

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5

Ορισμένοι παράγοντες του περιβάλλοντος επηρεάζουν τα ισοζύγια ενέργειας, άνθρακα και νερού των φυτών

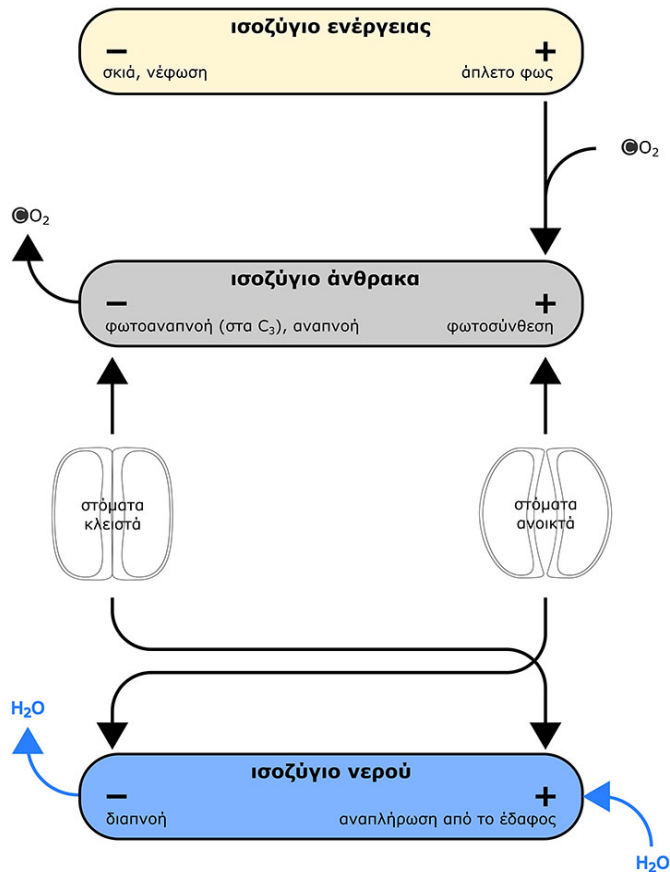
DRAFT

5.1. Ο ζωτικός ρόλος των ισοζυγίων ενέργειας, νερού και άνθρακα

Προκειμένου να ολοκληρώσει το βιολογικό του κύκλο ένα φυτό, θα πρέπει τα ισοζύγια ενέργειας, άνθρακα και νερού να ανταποκρίνονται στις ανάγκες για αύξηση βιομάζας και ανάπτυξη. Πιο συγκεκριμένα:

Το ισοζύγιο ενέργειας (εισορή ενέργειας/κατανάλωση ενέργειας) θα πρέπει να είναι θετικό. Αυτό σημαίνει ότι η εισροή ενέργειας μέσω της φωτοσύνθεσης θα πρέπει να επαρκεί να υποστηρίξει όχι μόνο τις ανάγκες συντήρησης, αλλά και ανάπτυξης του οργανισμού. Το ισοζύγιο άνθρακα (αφομοίωση άνθρακα/απώλειες άνθρακα) θα πρέπει να είναι και αυτό θετικό. Ο άνθρακας (CO_2) που αφομοιώνεται μέσω της φωτοσύνθεσης θα πρέπει να υπερτερεί του άνθρακα που χάνεται μέσω της αναπνοής και της φωτοαναπνοής (στα C_3 φυτά). Το πλεόνασμα του άνθρακα αντιπροσωπεύει τον άνθρακα της βιομάζας. Τέλος, το υδατικό ισοζύγιο (μεταφορά νερού από τη ρίζα/απώλειες νερού από τα φύλλα) θα πρέπει να μην είναι ελλειμματικό. Για το σκοπό αυτό το νερό που χάνεται μέσω της διαπνοής θα πρέπει να αντικαθίσταται πλήρως μέσω της μεταφοράς από τη ρίζα. Εάν αυτό δεν συμβαίνει τότε το φυτό υφίσταται αφυδάτωση ή έκταση της οποίας είναι προοδευτικά τόσο μεγαλύτερη όσο μεγαλύτερο είναι το έλλειμμα νερού.

Το ισοζύγιο ενέργειας εξαρτάται άμεσα από τη ποσότητα (ένταση) και ποιότητα (φασματική σύσταση) της ηλιακής ακτινοβολίας που δέχονται τα φύλλα κατά τη διάρκεια ανάπτυξης ενός φυτού. Το ισοζύγιο άνθρακα συνδέεται με το υδατικό ισοζύγιο, διότι η παροχή άνθρακα (CO_2) χρησιμοποιεί τις ίδιες πύλες εισόδου από τις οποίες το νερό χάνεται προς την ατμόσφαιρα, δηλ. τα στόματα. Συνδέεται επίσης με το ενεργειακό ισοζύγιο, διότι η αφομοίωση του CO_2 απαιτεί τη δαπάνη ενέργειας. Οι τρεις βασικές λειτουργίες που αναφέρθηκαν στα προηγούμενα κεφάλαια σχετίζονται άμεσα με τα ισοζύγια ενέργειας, άνθρακα και νερού (εικόνα 5.1). Η φωτοσύνθεση και η αναπνοή (και η φωτοαναπνοή στα C_3 φυτά) σχετίζονται με τα ισοζύγια ενέργειας και άνθρακα, ενώ η διαπνοή με τα ισοζύγια άνθρακα και νερού. Επομένως παράγοντες του περιβάλλοντος που επηρεάζουν, θετικά ή αρνητικά, την ταχύτητα των τριών αυτών λειτουργιών επηρεάζουν άμεσα και τα ισοζύγια ενέργειας, άνθρακα και νερού. Ο κεντρικός ρυθμιστής των ισοζυγίων άνθρακα και νερού είναι τα στόματα (εικόνα 5.1).



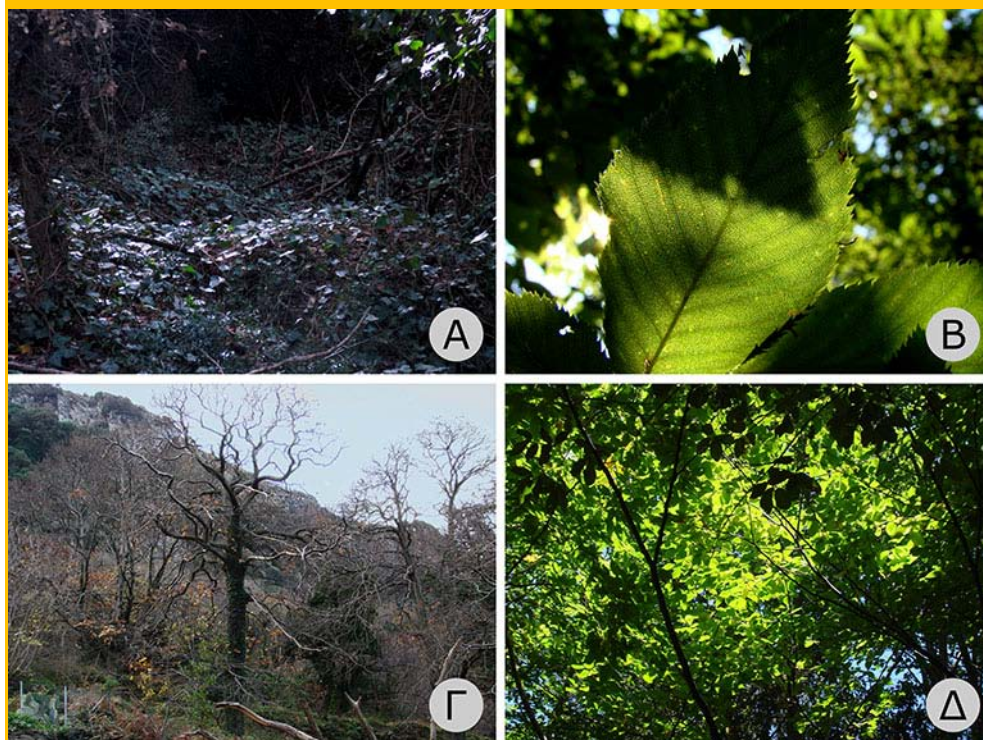
Εικόνα 5.1. Ο ρόλος της φωτοσύνθεσης, της διαπνοής και της αναπνοής (και της φωτοαναπνοής στα C₃ φυτά) στη διαμόρφωση των ισοζυγίων ενέργειας, άνθρακα και νερού. Τα τρία ισοζύγια επηρεάζονται επίσης από την ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας, την παροχή CO₂ και την παροχή νερού. Οι παροχές CO₂ και νερού επηρεάζονται από το άνοιγμα των στομάτων.

5.2. Ποια είναι τα κρίσιμα χαρακτηριστικά της ακτινοβολίας που επηρεάζουν το ενεργειακό ισοζύγιο;

Τόσο η ποσότητα (ένταση), όσο και η ποιότητα (φασματική σύσταση) της ακτινοβολίας επηρεάζουν το ενεργειακό ισοζύγιο. Η ποιότητα της φωτεινής ακτινοβολίας καθορίζεται από τις επί μέρους φασματικές περιοχές (χρώματα) από τις οποίες απαρτίζεται, επομένως από τα μήκη κύματος των φωτονίων. Η ποιότητα της προσπίπτουσας ακτινοβολίας είναι διαφορετική όταν τα φύλλα είναι εκτεθειμένα στο άπλετο φως έναντι αυτής που δέχονται φύλλα τα οποία σκιάζονται. Φύλλα τα οποία βρίσκονται στο εσωτερικό της κόμης ενός δένδρου δέχονται ακτινοβολία σχετικά εμπλουτισμένη σε μήκη κύματος τα οποία δεν είναι τόσο αποδοτικά (πράσινο) ή καθόλου αποδοτικά (υπέρυθρο) για τη φωτοσύνθεση, και φτωχότερη στη μπλε και κόκκινη περιοχή, που απορροφώνται από τη χλωροφύλλη των εξωτερικών φύλλων (εικόνα 5.2, βλ. επίσης πίνακα ...). Το ίδιο συμβαίνει και με τα φύλλα ενός θάμνου ο οποίος αναπτύσσεται στη σκιά ενός υψηλόκορμου δένδρου (εικόνα 5. 2).

Η ποσότητα της ακτινοβολίας που δέχονται τα φύλλα καθορίζεται από την ένταση (δηλ. την προσπίπτουσα ενέργεια ανά μονάδα επιφάνειας και ανά μονάδα χρόνου). Τα φύλλα του εσωτερικού μιας κόμης, αλλά και τα φυτά που αναπτύσσονται στον υπόροφο ενός δάσους δέχονται όχι μόνο ποιοτικά διαφορετική ακτινοβολία, αλλά και σημαντικά χαμηλότερες εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας

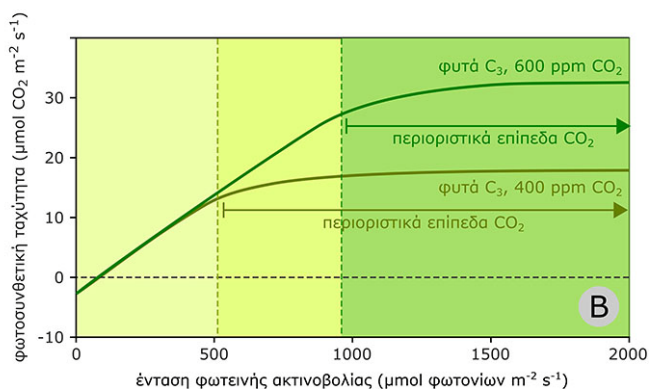
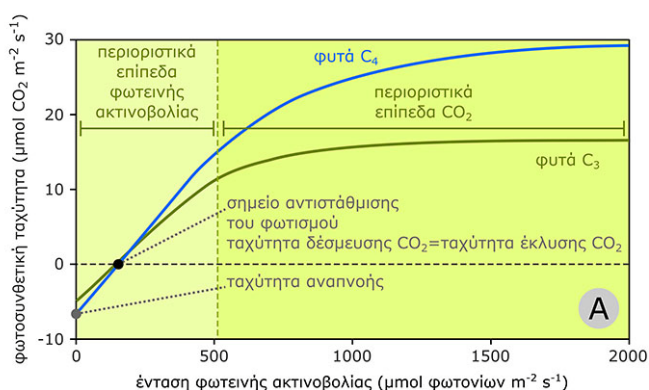
(εικόνα 5.2. Η ένταση μεταβάλλεται στη διάρκεια μιας ημέρας λόγω κίνησης της γης αλλά και καιρικών φαινομένων όπως η νέφωση.



Εικόνα. 5.2. Α. Τα φύλλα του κισσού στο πρώτο πλάνο της φωτογραφίας σκιάζονται περιοδικά στη διάρκεια της ημέρας από τα υπερκείμενα δένδρα. Παρατηρείστε ότι η σκίαση είναι διαφορετική για κάθε φύλλο του κισσού. Η κατάσταση αυτή αποτελεί τον κανόνα σε όλα τα δάση. (Β). Το έλασμα του φύλλου αυτού δέχεται διαφορετικές εντάσεις φωτισμού λόγω σκίασης. (Γ). Ο κισσός δέχεται επίσης και διαφορετικές εντάσεις φωτισμού ανάλογα με την εποχή. Στη διάρκεια του χειμώνα το πλατάνι χάνει τα φύλλα του, οπότε ο κισσός δέχεται υψηλές εντάσεις φωτισμού. Το αντίθετο συμβαίνει το καλοκαίρι. Δ. Τα φύλλα του δένδρου αυτού δέχονται διαφορετικής ποιότητας και ποσότητας φωτισμό, ανάλογα με τη θέση τους.

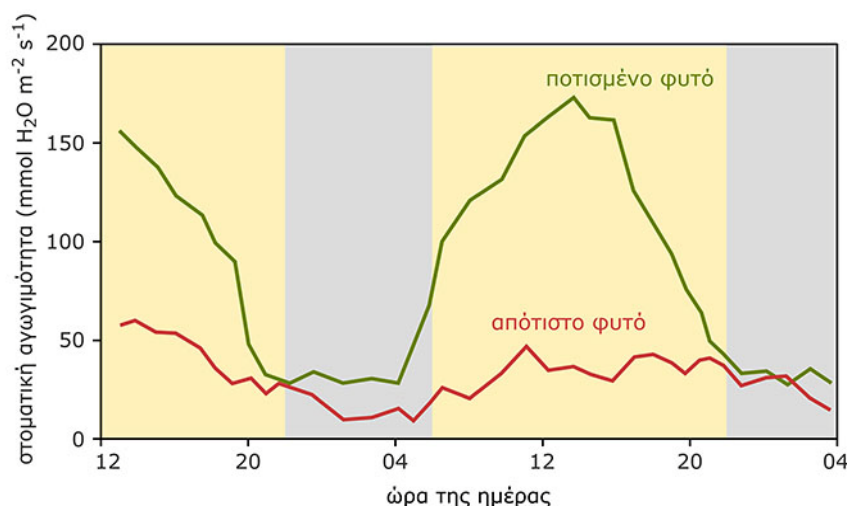
5. 3. Το ενεργειακό ισοζύγιο εξαρτάται από τη παροχή ενέργειας

Εάν τα στόματα παραμένουν ανοικτά παρουσία φωτισμού, η φωτοσυνθετική ταχύτητα εξαρτάται από την ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας. Όταν η ένταση έχει πολύ χαμηλές τιμές και κοντά στο μηδέν (άκρο αριστερό μέρος της συνάρτησης μεταξύ έντασης του φωτός και φωτοσυνθετικής ταχύτητας, **εικόνα 5.3**), το καθαρό ισοζύγιο στις ανταλλαγές O_2 (ή CO_2) είναι αρνητικό, δηλαδή η αναπνοή και η φωτοαναπνοή υπερσχύουν της φωτοσύνθεσης. Αυξανόμενης της έντασης του φωτός φτάνουμε σε ένα σημείο όπου η ταχύτητα της φωτοσύνθεσης αντισταθμίζεται από την ταχύτητα της αναπνοής και φωτοαναπνοής. Το σημείο αυτό ονομάζεται **‘σημείο αντιστάθμισης φωτισμού’**. Εδώ το ενεργειακό ισοζύγιο είναι μηδενικό, αφού η εισροή ενέργειας επαρκεί μόνο για τη συντήρηση του οργανισμού και όχι για περαιτέρω ανάπτυξη. Όταν η ένταση ακτινοβολίας παίρνει τιμές ανώτερες του σημείου αντιστάθμισης, η καμπύλη παρουσιάζει δύο φάσεις, εκείνη κατά την οποία ο περιοριστικός παράγοντας είναι η ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας (ευθύγραμμο τμήμα της καμπύλης), και εκείνη κατά την οποία περιοριστικός παράγοντας αναδεικνύεται πλέον η συγκέντρωση του CO_2 (τμήμα της καμπύλης όπου η ταχύτητα της φωτοσύνθεσης δεν αυξάνεται γραμμικά αλλά οδεύει ασυμπτωτικά προς τον κορεσμό). Στη περιοχή κορεσμού το ενεργειακό ισοζύγιο έχει πάρει τη μέγιστη θετική τιμή. Η ταχύτητα της φωτοσύνθεσης περιορίζεται πλέον όχι από την εισροή ενέργειας, αλλά από τις βιοχημικές αντιδράσεις (κύκλος Calvin), κυρίως από τη δραστηριότητα της Rubisco. Στα C_4 φυτά η φωτοσυνθετική ταχύτητα αυξάνεται συνεχώς ακόμη και σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας (**εικόνα 5.3**), ενώ σε ορισμένα εξ αυτών δεν παρατηρείται καν κορεσμός. Το γεγονός αυτό οφείλεται στην απουσία φωτοαναπνοής και στο μηχανισμό άντλησης CO_2 προς τα κύτταρα του δεσμικού κολεού στα φυτά αυτά.



Εικόνα 5.3. Α. Αντιπροσωπευτική καμπύλη εξάρτησης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας ενός C₃ φυτού (πράσινη γραμμή) και ενός αντιπροσωπευτικού C₄ φυτού (μπλε γραμμή) από την ένταση φωτεινής ακτινοβολίας. Στο σκοτάδι παρατηρείται μόνο έκλυση CO₂, επειδή λειτουργεί μόνο η αναπνοή. Στο γραμμικό τμήμα της καμπύλης του C₃ φυτού η φωτοσύνθεση περιορίζεται από τα επίπεδα της φωτεινής ακτινοβολίας. Για υψηλότερες εντάσεις ακτινοβολίας η καμπύλη εμφανίζει κύρτωση η οποία οφείλεται στο γεγονός ότι ο περιοριστικός παράγοντας της φωτοσυνθετικής ταχύτητας είναι πλέον τα επίπεδα του CO₂. **Β.** Το γεγονός αυτό αποδεικνύεται εύκολα εάν καταγραφεί η ίδια καμπύλη για το C₃ φυτό υπό δύο συγκεντρώσεις ατμοσφαιρικού CO₂, στη φυσιολογική συγκέντρωση των 400 ppm και σε μια υψηλότερη (π.χ. 600 ppm). Στη δεύτερη περίπτωση η φωτοσύνθεση αυξάνεται περαιτέρω με κάθε αύξηση της έντασης της φωτεινής ακτινοβολίας και φθάνει σε υψηλότερες τιμές. Το γραμμικό τμήμα της καμπύλης δεν επηρεάζεται. Τα όρια της περιοχής περιοριστικών επιπέδων CO₂ έχουν μετατοπιστεί προς τα δεξιά για τα 600 ppm.

Η εισροή ενέργειας θα πρέπει να συντονίζεται με τη λειτουργία των στομάτων, ώστε να εξασφαλίζεται και η επάρκεια CO₂. Επομένως κατά τη διάρκεια της ημέρας τα στόματα θα πρέπει να είναι ανοικτά ώστε τα φωτοσυνθετικά κύτταρα να τροφοδοτούνται με CO₂. Πράγματι, σε συνθήκες επάρκειας νερού και ικανοποιητικές τιμές ατμοσφαιρικής υγρασίας, το εύρος του στοματικού πόρου εξαρτάται από την ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας που προσπίπτει στο φύλλο. Απουσία φωτισμού τα στόματα παραμένουν κλειστά (εικόνα 5.4). Σύμφωνα με τα παραπάνω, με εξαίρεση τα φυτά CAM (βλ.), σε όλα τα φυτά τα στόματα ανοίγουν την ημέρα και κλείνουν την νύκτα. Οι ημερονύκτιες αυτές ταλαντώσεις στο άνοιγμα των στομάτων ακολουθούν συνήθως βιολογικό ρυθμό (*βλ...). Η επίδραση της ακτινοβολίας στο άνοιγμα των στομάτων έχει δύο συνιστώσες: η πρώτη είναι φωτοσυνθετική και για αυτήν ευθύνεται το σύνολο της φωτοσυνθετικά ενεργής ακτινοβολίας. Οφείλεται στην πραγματοποίηση φωτοσύνθεσης από τους χλωροπλάστες των καταφρακτικών κυττάρων η οποία συμβάλλει στην εξασφάλιση οσμωτικά ενεργών ουσιών και ενέργειας για τη λειτουργία του μηχανισμού ανοίγματος (βλ. ...). Μέσω της πρώτης συνιστώσας επιτυγχάνεται η σύνδεση του στοματικού ανοίγματος με την ένταση της ακτινοβολίας και πρακτικά μέσω αυτής ελέγχεται το ήμισυ περίπου του πλήρους ανοίγματος. Η δεύτερη συνιστώσα είναι μη-φωτοσυνθετική και σε αυτήν το φως λειτουργεί ως σήμα προκαλώντας περαιτέρω άνοιγμα των στομάτων. Για τη δεύτερη συνιστώσα ευθύνεται η μπλε φασματική περιοχή το φως της οποίας ενεργοποιεί τους κατάλληλους φωτοδέκτες, όπου στην περίπτωση των στοματικών κινήσεων είναι το καροτενοειδές ζεαξανθίνη και οι φωτοτροπίνες (βλ....). Συνεπώς, σε φυσικές συνθήκες επάγονται και οι δύο συνιστώσες του μηχανισμού ανοίγματος με εξαίρεση το λυκαυγές, στη διάρκεια του οποίου επικρατεί φως χαμηλής έντασης εμπλουτισμένο στην μπλε περιοχή του φάσματος.



Εικόνα 5.4. Ημερονύκτιες διακυμάνσεις της στοματικής αγωγιμότητας (υψηλή αγωγιμότητα αντιπροσωπεύει ανοικτά στόματα) φυτών βλίτου (*Amaranthus* sp.) σε συνθήκες επάρκειας νερού και έντονης υδατικής καταπόνησης. Η κίτρινη και γκρι σκίαση αντιστοιχεί στην φωτοπερίοδο και τη σκοτοπερίοδο αντίστοιχα. Τα στόματα στο ποτισμένο φυτό κλείνουν σταδιακά μετά το μεσημέρι, ενώ στο απότιστο παραμένουν κλειστά σε όλη τη διάρκεια της ημέρας. Η συμπεριφορά αυτή χαρακτηρίζει ένα

μεγάλο αριθμό φυτικών ειδών, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνονται και καλλιεργούμενα. Τροποποιημένο από το διδακτορικό της Γ. Τοουλάκου.

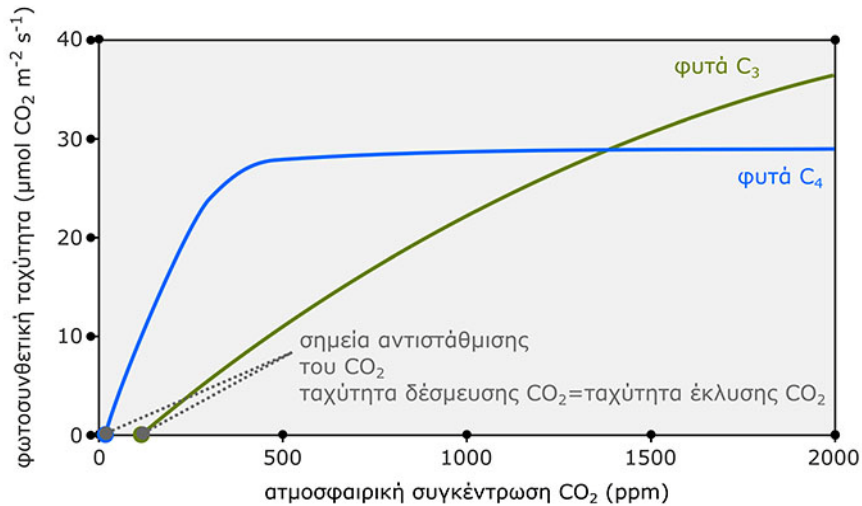
Το άνοιγμα των στομάτων παρουσία φωτισμού ελέγχεται όχι μόνο από τις φωτοτροπίνες και τη ζεαξανθίνη (ευαίσθητες στο μπλε φως) αλλά και από τα φυτόχρωματα (ευαίσθητα στο κόκκινο και υπέρυθρο φως (βλ.....)). Η ενεργοποίηση των φωτοτροπινών από τη μπλε ακτινοβολία έχει ως τελικό αποτέλεσμα την ενεργοποίηση της H^+ -ΑΤΡάσης, της επαγωγής της υδρόλυσης του αμύλου και της συνακόλουθης παραγωγής μηλικού οξέος με τελικό αποτέλεσμα το άνοιγμα του στόματος (βλ. ...). Ο μηχανισμός αυτός παρουσιάζεται εξαιρετικά ευαίσθητος σε χαμηλές εντάσεις φωτισμού, προκαλεί ταχείες αντιδράσεις και φαίνεται ότι παίζει σημαντικό ρόλο στην αντίληψη των αλλαγών του φωτεινού περιβάλλοντος και στον εγκλιματισμό σε αυτές, όπως π.χ. κατά την ανατολή του ήλιου ή την περιοδική σκίαση κατά τη διάρκεια της ημέρας ενός φυτού το οποίο βρίσκεται στον υπόροφο ενός δάσους. Τα φυτόχρωματα φαίνεται ότι ασκούν έλεγχο στο μηχανισμό μέσω της ρύθμισης του βιολογικού ρολογιού.

5.4. Τι είναι η νυκτερινή διαπνοή;

Στα περισσότερα είδη τα στόματα κατά τη διάρκεια της νύκτας δεν κλείνουν εντελώς, επιτρέποντας τη διεξαγωγή της νυκτερινής διαπνοής. Η νυκτερινή διαπνοή ευθύνεται για απώλειες νερού της τάξης των 10-15% της ημερήσιας και ο πιθανός της ρόλος είναι η διατήρηση ενός διαπνευστικού ρεύματος για τη συνεχή μεταφορά απαραίτητων θρεπτικών στοιχείων στο υπέργειο μέρος, ακόμη και κατά τη διάρκεια της νύκτας. Μια άλλη πιθανή λειτουργία είναι η συνέργεια με τη ριζική πίεση (βλ.) για την αποκατάσταση των εμβολών που έχουν δημιουργηθεί στα αγγεία του ξύλου κατά τη διάρκεια της ημέρας.

5.5. Τα ισοζύγια άνθρακα και νερού επηρεάζονται από τη συγκέντρωση του CO_2

Η συγκέντρωση CO_2 (του υποστρώματος της φωτοσύνθεσης) στην ατμόσφαιρα της γης ανέρχεται σε 0.04% (400 ppm) περίπου. Η χαμηλή αυτή συγκέντρωση είναι το αποτέλεσμα της έντονης φωτοσυνθετικής δραστηριότητας της χλωρίδας του πλανήτη στο απώτερο γεωλογικό παρελθόν (βλ...). Η συγκέντρωση αυτή είναι πολύ χαμηλή και σε υψηλές εντάσεις φωτισμού αποτελεί τον περιοριστικό παράγοντα για τη φωτοσύνθεση των C_3 φυτών (εικόνα 5.3.B). Εάν η φωτοσύνθεση ενός φύλλου C_3 φυτού μετράται κάτω από υψηλές εντάσεις φωτισμού και με ανοιχτά στόματα, η φωτοσυνθετική ταχύτητα αυξάνεται αυξανόμενης της συγκέντρωσης του CO_2 στο περιβάλλον του φύλλου έως ένα όριο στο οποίο επέρχεται κορεσμός (εικόνα 5.5). Στα περισσότερα C_3 φυτά ο κορεσμός της φωτοσυνθετικής συσκευής με CO_2 συμβαίνει σε συγκεντρώσεις του αερίου κατά πολύ ανώτερες της ατμοσφαιρικής, και εξαρτάται από την ένταση της φωτοαναπνοής. Όταν η συγκέντρωση CO_2 πάρει χαμηλές τιμές, το καθαρό ισοζύγιο στις ανταλλαγές O_2 (ή CO_2) μηδενίζεται, δηλ. η φωτοσυνθετική ταχύτητα αντισταθμίζεται από την ταχύτητα της αναπνοής και της φωτοαναπνοής. Στην κατάσταση αυτή έχει επιτευχθεί το **σημείο αντιστάθμισης CO_2** , και το ισοζύγιο άνθρακα είναι μηδενικό (το φυτό δεν μπορεί να αυξήσει τη βιομάζα του). Το σημείο αντιστάθμισης CO_2 για τα περισσότερα C_3 φυτά κυμαίνεται μεταξύ 25 και 100 ppm CO_2 . Αντίθετα, για τα περισσότερα C_4 φυτά το σημείο αντιστάθμισης του CO_2 παίρνει συνήθως πολύ χαμηλές έως μηδενικές τιμές (μπλε καμπύλη στην **εικόνα 5.5**). Αυτό οφείλεται στην απουσία φωτοαναπνοής στα C_4 φυτά. Επίσης, ο κορεσμός της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας στα φυτά αυτά επέρχεται σε πολύ χαμηλότερες συγκεντρώσεις CO_2 λόγω του μηχανισμού άντλησης CO_2 προς τα σημεία όπου λειτουργεί η Rubisco. Ως συνέπεια, τα φυτά αυτά εκμεταλλεύονται αποτελεσματικότερα τις χαμηλές συγκεντρώσεις CO_2 . Σύμφωνα με τα παραπάνω, η ατμοσφαιρική συγκέντρωση του CO_2 (400 ppm CO_2), αποτελεί περιοριστικό παράγοντα μόνο για τη φωτοσύνθεση των C_3 φυτών.



Εικόνα 5.5. Επίδραση της συγκέντρωσης CO₂ στην φωτοσυνθετική ταχύτητα των φύλλων ενός αντιπροσωπευτικού C₃ φυτού (πράσινη καμπύλη) και ενός αντιπροσωπευτικού C₄ φυτού (μπλε καμπύλη). Οι μετρήσεις έχουν πραγματοποιηθεί στις βέλτιστες συνθήκες φωτισμού για κάθε είδος και σε συγκέντρωση O₂ ίση με 20%.

Σε συνθήκες ικανοποιητικών επιπέδων φωτισμού, η συνεχής αφομοίωση CO₂ από τα κύτταρα του μεσοφύλλου έχει ως αποτέλεσμα την ταχεία πτώση της συγκέντρωσης του CO₂ στους μεσοκυττάρους χώρους. Η επικράτηση χαμηλών συγκεντρώσεων CO₂ στο εσωτερικό ενός φύλλου προκαλεί άνοιγμα των στομάτων, ενώ υψηλές συγκεντρώσεις CO₂ προκαλούν το κλείσιμο. Με τη ρύθμιση αυτή επιτυγχάνεται ο συντονισμός της φωτοσυνθετικής λειτουργίας με το μηχανισμό των κινήσεων των καταφρακτικών κυττάρων: Το άνοιγμα των στομάτων επιφέρει ταχύτερη διάχυσή του από την ατμόσφαιρα προς το εσωτερικό του φύλλου και επομένως αύξηση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Σε συνθήκες ανεπαρκών επιπέδων φωτισμού ή στη διάρκεια της νύκτας η φωτοσύνθεση υπολειπεται ή παρεμποδίζεται πλήρως, οπότε η συγκέντρωση CO₂ στο εσωτερικό του φύλλου αυξάνεται με ταχείς ρυθμούς λόγω της αναπνευστικής δραστηριότητας. Αφού δεν υπάρχει πλέον ανάγκη εισόδου του CO₂ της ατμόσφαιρας, τα στόματα κλείνουν προκειμένου να μην υπάρξουν άσκοπες απώλειες νερού. Επομένως τα στόματα είναι ο κεντρικός ρυθμιστής των ισοζυγίων άνθρακα και νερού, δίδοντας συνεχώς τη κατάλληλη απάντηση στο θεμελιώδες δίλημμα των φυτών (βλ....).

Σημείο αντιστάθμισης φωτισμού: Η ένταση ακτινοβολίας στην οποία η ταχύτητα αφομοίωσης CO₂ αντισταθμίζεται από τη ταχύτητα έκλυσης CO₂, οπότε η καθαρή ανταλλαγή CO₂ μηδενίζεται.

Σημείο αντιστάθμισης της θερμοκρασίας: Η θερμοκρασία στην οποία η ταχύτητα αφομοίωσης CO₂ αντισταθμίζεται από τη ταχύτητα έκλυσης CO₂, οπότε η καθαρή ανταλλαγή αερίων μηδενίζεται.

Σημείο αντιστάθμισης CO₂: Η συγκέντρωση CO₂ στην οποία η ταχύτητα αφομοίωσης CO₂ αντισταθμίζεται από τη ταχύτητα έκλυσης CO₂, οπότε η καθαρή ανταλλαγή αερίων μηδενίζεται.

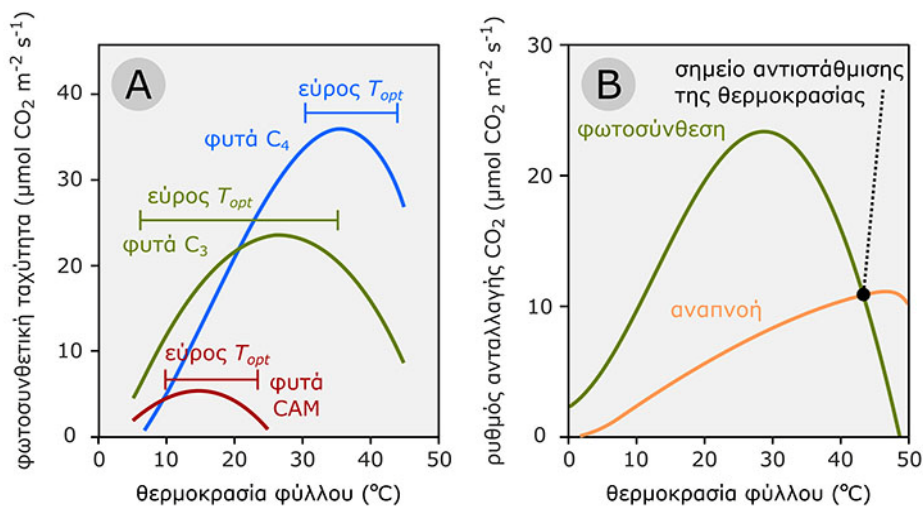
5. 6. Οι ακραίες θερμοκρασίες διαταράσσουν τα ισοζύγια άνθρακα και νερού, αλλά και το ενεργειακό ισοζύγιο

Η αύξηση της θερμοκρασίας του περιβάλλοντος προκαλεί ελάττωση της μερικής πίεσης των υδρατμών της ατμόσφαιρας. Δεδομένου ότι η ατμόσφαιρα του εσωτερικού του φύλλου παραμένει κορεσμένη σε υδρατμούς παρά την αύξηση της θερμοκρασίας, συνάγεται το συμπέρασμα ότι όταν αυξάνεται η θερμοκρασία του περιβάλλοντος αυξάνεται και η διαφορά των μερικών πιέσεων (δηλ. η διαφορά των δυναμικών νερού) μεταξύ του εσωτερικού του φύλλου και της ατμόσφαιρας και ως εκ τούτου τείνει να αυξηθεί η ταχύτητα διαπνοής. Εάν οι απώλειες νερού συνεχιστούν τα στόματα κλείνουν, οπότε η φωτοσυνθετική ταχύτητα μειώνεται δραστικά.

Εάν τα στόματα παραμένουν ανοιχτά, η φωτοσυνθετική ταχύτητα αυξάνεται αυξανόμενης της θερμοκρασίας έως ένα βέλτιστο όριο το οποίο για τα περισσότερα C_3 φυτά των εύκρατων κλιμάτων επιτυγχάνεται στη περιοχή θερμοκρασιών 25- 35 °C (εικόνα 5.6 A). Αύξηση της θερμοκρασίας πέραν του βέλτιστου ορίου επιφέρει ελάττωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας, η οποία οφείλεται σε δύο κυρίως λόγους:

α. Η ταχύτητες της φωτοαναπόης και της αναπνοής αυξάνονται με ταχύτερους ρυθμούς έναντι αυτών της φωτοσύνθεσης (εικόνα 5.6 B). Το γεγονός έχει ως αποτέλεσμα αυξανόμενης της θερμοκρασίας να ανατρέπεται το ισοζύγιο της ταχύτητας αφομοίωσης του CO_2 (μέσω της φωτοσύνθεσης) και της ταχύτητας έκλυσης CO_2 (μέσω της αναπνοής και της φωτοαναπόης), σταδιακά εις βάρος της πρώτης. Σε μια ορισμένη θερμοκρασία οι ταχύτητες αφομοίωσης και έκλυσης CO_2 μέσω των δύο λειτουργιών εξισώνονται, οπότε επέρχεται το **σημείο αντιστάθμισης της θερμοκρασίας**. Αυξανόμενης περαιτέρω της θερμοκρασίας επικρατεί η έκλυση CO_2 , δηλ. το ισοζύγιο άνθρακα παίρνει πλέον αρνητικές τιμές. Η επιδείνωση του ισοζυγίου της ταχύτητας αφομοίωσης CO_2 σε υψηλές θερμοκρασίες είναι περισσότερο έντονη στα C_3 φυτά επειδή αυτά επιδίδονται σε φωτοαναπόη.

β. Οι υψηλές θερμοκρασίες προκαλούν δυσλειτουργίες στις μεμβράνες των θυλακοειδών των χλωροπλαστών. Η λειτουργία του φωτοσυστήματος II εμφανίζεται ιδιαίτερα ευαίσθητη έναντι των υψηλών θερμοκρασιών. Επομένως στις συνθήκες αυτές ανατρέπεται και το ενεργειακό ισοζύγιο.



Εικόνα 5.6. A. Αντιπροσωπευτικές τάσεις εξάρτησης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας ενός C_3 φυτού (πράσινη καμπύλη), ενός C_4 φυτού (μπλε καμπύλη) και ενός CAM φυτού (κόκκινη καμπύλη) από τη θερμοκρασία. Στην εικόνα σημειώνονται επίσης τα αναμενόμενα εύρη βέλτιστης θερμοκρασίας (T_{opt}) για κάθε κατηγορία φυτών. Δανεισμένο από Yamori et al (2014). B. Αντιπροσωπευτικές τάσεις εξάρτησης της φωτοσυνθετικής και αναπνευστικής ταχύτητας από τη θερμοκρασία. Το σημείο στο οποίο τέμνονται οι δύο καμπύλες αντιπροσωπεύει το σημείο αντιστάθμισης της θερμοκρασίας.

Η περιοχή βέλτιστων θερμοκρασιών των C_4 φυτών παρουσιάζεται συνήθως μετατοπισμένη σε υψηλότερες τιμές έναντι των C_3 φυτών, διότι εκτός των άλλων χαρακτηριστικών τους, τα C_4 φυτά δεν διαθέτουν φωτοαναπνοή. Η περιοχή βέλτιστων θερμοκρασιών των CAM φυτών παρουσιάζεται συνήθως μετατοπισμένη σε χαμηλότερες τιμές, διότι η δέσμευση του CO_2 συμβαίνει κατά τη διάρκεια της νύκτας, όταν οι θερμοκρασία του περιβάλλοντος είναι χαμηλή. Θα πρέπει επίσης στο σημείο αυτό να τονιστεί ότι η βέλτιστη περιοχή θερμοκρασιών δεν αποτελεί μόνιμο χαρακτηριστικό ενός φυτικού είδους, αλλά εξαρτάται από το εύρος θερμοκρασιών στις οποίες έχει προηγουμένως εγκλιματιστεί (εικόνα 5.10, για την επεξήγηση του όρου βλ. παρακάτω).

Οι επικράτηση χαμηλών θερμοκρασιών διαταράσσει επίσης το ενεργειακό ισοζύγιο. Σε χαμηλές θερμοκρασίες η φωτοσυνθετική συσκευή είναι ευάλωτη έναντι της φωτοπαρεμπόδισης διότι η παραγωγή ATP και NADPH στις φωτεινές αντιδράσεις συνεχίζεται απρόσκοπτα, εφόσον υπάρχει επαρκής ένταση ηλιακής ακτινοβολίας, αλλά οι ενζυμικές αντιδράσεις (κύκλος Calvin) στις οποίες καταναλώνονται τα υποστρώματα αυτά καταστέλλονται. Επομένως υπάρχει υπερπροσφορά ενέργειας η οποία δεν μπορεί να καταναλωθεί. Αυτό συμβαίνει διότι οι φωτοχημικές αντιδράσεις, αντίθετα προς τις βιοχημικές, δεν επηρεάζονται από τη θερμοκρασία. Επομένως στις ψυχρές ημέρες του χειμώνα με έντονη ηλιοφάνεια η επικράτηση φωτοπαρεμπόδισης και η πρόκληση ζημιών στη φωτοσυνθετική συσκευή είναι σύνθητες φαινόμενο.

5. 7. Η υδατική καταπόνηση διαταράσσει τα ισοζύγια άνθρακα, νερού και ενέργειας

Η διαμόρφωση χαμηλού δυναμικού του νερού στο έδαφος (εάν π.χ. τα φυτά μείνουν απότιστα ή η συγκέντρωση αλάτων στο εδαφικό διάλυμα είναι υψηλή) επηρεάζει αρνητικά την τροφοδοσία των υπέργειων οργάνων με νερό. Εάν δεν υπάρξει έλεγχος των διαπνευστικών απωλειών (δηλ. εάν η διαπνοή διατηρήσει τους ρυθμούς που παρατηρούνται σε συνθήκες επάρκειας νερού), υπάρχει κίνδυνος τα κύτταρα να χάσουν τη σπαργή τους ή να δημιουργηθούν ασυνέχειες στη στήλη του νερού στα αγγεία του ξύλου (βλ. ...). Η ύπαρξη ικανοποιητικής σπαργής στα κύτταρα αποτελεί την απαραίτητη προϋπόθεση για την απρόσκοπτη προώθηση των αυξητικών διαδικασιών (βλ. ...), επομένως η απώλειά της επιφέρει μαρασμό του φυτού και παρεμπόδιση της περαιτέρω ανάπτυξής του. Από την άλλη πλευρά, οι ασυνέχειες στη στήλη του νερού στα αγγεία του ξύλου εμφανίζονται όταν στο εσωτερικό τους επικρατεί υψηλή αρνητική πίεση λόγω έντονης διαπνοής αλλά και αδυναμίας της ρίζας να αναπληρώσει τις υδατικές απώλειες. Τότε ενδέχεται το διαπνευστικό ρεύμα να διακοπεί από τη δημιουργία φυσαλίδων αέρα στα αγγεία. Σύμφωνα λοιπόν με τα παραπάνω, σε συνθήκες έλλειψης νερού στο έδαφος επιβάλλεται το όσο το δυνατό ταχύτερο κλείσιμο των στομάτων ώστε να περιοριστούν στο ελάχιστο οι απώλειες νερού, το οποίο δεν μπορεί να αναπληρωθεί μέσω του διαπνευστικού ρεύματος με τροφοδοσία από τη ρίζα. Πράγματι, ο μηχανισμός των στοματικών κινήσεων παρουσιάζεται ευαίσθητος στην έλλειψη νερού στο έδαφος και το εύρος του πόρου μειώνεται κατάλληλα. Η ανεπάρκεια νερού στο έδαφος γίνεται αντιληπτή από τα φύλλα μέσω ενός ορμονικού σήματος. Η εμπλεκόμενη ορμόνη (αμπισικόν οξύ, ABA, βλ. επίσης ...) συντίθεται στις ρίζες, και σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης η συγκέντρωσή της αυξάνεται. Το ABA μεταφέρεται μέσω των αγγείων του ξύλου στα φύλλα και τελικά στον κύριο στόχο του που είναι τα στόματα. Σε ορισμένα φυτά σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης παρατηρείται επαγωγή της σύνθεσης του ABA και στα φύλλα με αποτέλεσμα την αύξηση της συγκέντρωσής του. Ακολούθως, το ABA προσδένεται σε ειδικούς υποδοχείς στις κυτταροπλασματικές μεμβράνες των καταφρακτικών κυττάρων και προκαλεί ταχεία έξοδο ιόντων K^+ και των συνοδών ανιόντων προς τα παρακαταφρακτικά κύτταρα. Η απώλεια ιόντων K^+ προκαλεί πτώση της πίεσης σπαργής των καταφρακτικών κυττάρων και μείωση του εύρους του στοματικού πόρου. Σε συνθήκες αγρού σε πολλά φυτικά είδη, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνονται και πολλά καλλιεργούμενα, μέτρια υδατική καταπόνηση προκαλεί μεσημβρινό κλείσιμο των στομάτων, ενώ σε συνθήκες έντονης έλλειψης νερού τα στόματα παραμένουν κλειστά ή ανοίγουν μόνο στις πρωινές ώρες της ημέρας (εικόνα 5.4). Σε είδη που είναι προσαρμοσμένα σε ξηρές

συνθήκες (όπως τα αείφυλλα σκληρόφυλλα και τα φρύγανα της μεσογειακής χλωρίδας) το μεσημβρινό κλείσιμο των στομάτων είναι εντονότερο, συμβαίνει ακόμα και αν υπάρχει επάρκεια νερού, και συνοδεύεται επίσης από γενικότερη καταστολή της φωτοσυνθετικής λειτουργίας, όπως π.χ. απενεργοποίηση των ενζύμων του κύκλου του Calvin. Το φαινόμενο ονομάζεται **μεσημβρινή καταστολή**. Το κλείσιμο των στομάτων αποτρέπει την επιδείνωση του υδατικού ισοζυγίου, ωστόσο επιδεινώνει το ισοζύγιο άνθρακα διότι παρεμποδίζεται ο απρόσκοπτος εφοδιασμός των φωτοσυνθετικών κυττάρων με το CO₂ της ατμόσφαιρας και παρατηρείται ελάττωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας.

Μεσημβρινή καταστολή: Το μεσημβρινό κλείσιμο των στομάτων που συνοδεύεται από γενικότερη καταστολή της φωτοσυνθετικής λειτουργίας. Χαρακτηρίζει τα αείφυλλα σκληρόφυλλα και τα φρύγανα της μεσογειακής χλωρίδας.

Διαπνευστικό πηλίκιο: Το πηλίκιο της ταχύτητας της διαπνοής προς την ταχύτητα της φωτοσύνθεσης. Στην πράξη υπολογίζονται τα kg νερού που διαπνέονται για κάθε kg βιομάζας που παράγεται.

Η έλλειψη νερού στα κύτταρα επηρεάζει αρνητικά τη δομική και λειτουργική ακεραιότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής. Στις συνθήκες αυτές εμφανίζονται δυσλειτουργίες τόσο στη φωτοφωσφορλίωση, όσο και στη φωτοσυνθετική ροή των ηλεκτρονίων και, με αποτέλεσμα να διαταράσσεται το ενεργειακό ισοζύγιο και να μειώνεται η φωτοσυνθετική ταχύτητα. Τα C₄ φυτά, αλλά κυρίως τα CAM, παρουσιάζουν πλεονεκτήματα έναντι των C₃ φυτών σε συνθήκες ανεπάρκειας νερού, λόγω των ιδιαίτερων βιοχημικών και ανατομικών προσαρμογών τους, που έχουν ως αποτέλεσμα την ελάττωση του διαπνευστικού πηλίκου (βλ.....).

Εφαρμογή 5.1

Το διαπνευστικό πηλίκιο και η επιλογή φυτών προς καλλιέργεια

Η παραγωγικότητα ή/και επιβίωση των φυτών στο φυσικό τους περιβάλλον εξαρτάται αφενός μεν από την διαθεσιμότητα νερού στο έδαφος, αφετέρου δε από κρίσιμα χαρακτηριστικά του φυτικού οργανισμού, όπως:

1. Από την ικανότητα άντλησης νερού από το έδαφος
2. Από την ικανότητα εγκλιματισμού σε συνθήκες έλλειψης νερού
3. Από το διαπνευστικό πηλίκιο).

Το **διαπνευστικό πηλίκιο** είναι το πηλίκιο της ταχύτητας της διαπνοής προς την ταχύτητα της φωτοσύνθεσης. Η παράμετρος αυτή είναι σημαντική επειδή περιγράφει από κοινού τα ισοζύγια άνθρακα και νερού ενός φυτού. Στην πράξη υπολογίζονται τα kg νερού που διαπνέονται για κάθε kg βιομάζας που παράγεται. Όσο λιγότερη ποσότητα νερού απαιτείται, τόσο υψηλότερη είναι αποδοτικότητα χρήσης νερού. Τα καλλιεργούμενα φυτά παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές όσον αφορά στις απαιτήσεις τους σε νερό οι οποίες αντικατοπτρίζουν και το διαφορετικό γενετικό τους υπόβαθρο. Π.χ. τα C₄ φυτά, λόγω κατάλληλων ανατομικών χαρακτηριστικών αλλά και βιοχημικών μηχανισμών παρουσιάζουν σημαντικά χαμηλότερο διαπνευστικό πηλίκιο έναντι των C₃ φυτών. Το χαμηλότερο ωστόσο διαπνευστικό πηλίκιο παρουσιάζουν τα φυτά CAM, αφού ο φωτοσυνθετικός μεταβολισμός τους είναι κατάλληλα προσαρμοσμένος, ώστε τα στόματα να παραμένουν κλειστά στη διάρκεια της ημέρας (βλ. πίνακα 5.1). Σύμφωνα με τα παραπάνω, η επιλογή ενός φυτικού είδους προς καλλιέργεια θα πρέπει να λαμβάνει υπόψη και τα ιδιαίτερα αυτά χαρακτηριστικά. Θα ήταν επομένως άστοχη η επιλογή της μηδικής σε μια περιοχή με χαμηλή διαθεσιμότητα νερού.

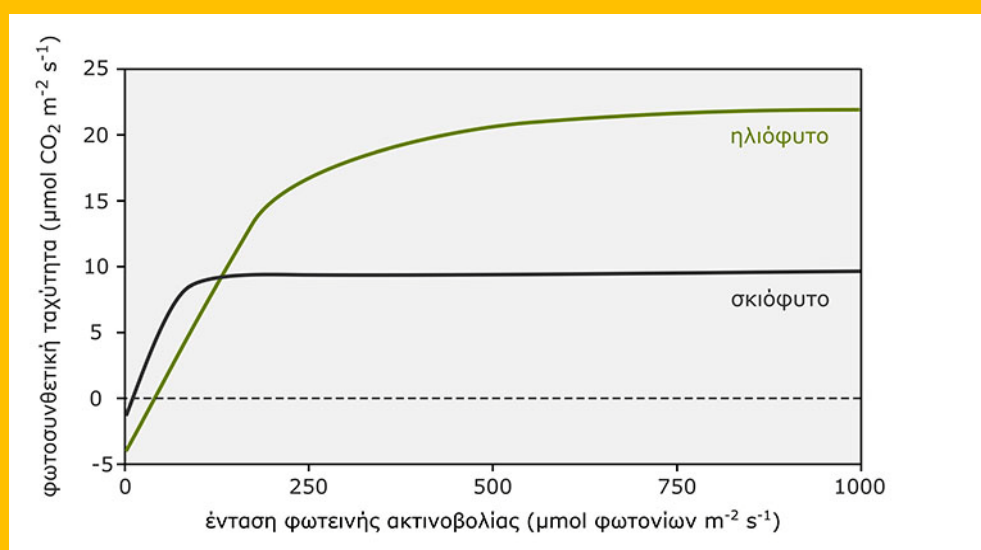
Πίνακας 5.1. Το διαπνευστικό πηλίκο ορισμένων καλλιεργούμενων φυτών (Chrispeels and Sadana, Jones and Barlett Publishers, London 1994)

Είδος	Διαπνευστικό πηλίκο (kg απαιτούμενου νερού για κάθε kg παραγόμενης ξηρής ουσίας)
Μηδική (C ₃)	850
Σόγια (C ₃)	650
Βρώμη, πατάτα (C ₃)	580
Σιτάρι (C ₃)	550
Σακχαρότευτλα (C ₃)	380
Καλαμπόκι (C ₄)	350
Σόργο (C ₄)	300
Αντιπροσωπευτικός μέσος όρος φυτών CAM	125

5.8. Πως τα φυτά ανταποκρίνονται στις διαφορετικές συνθήκες περιβάλλοντος;

Τα φυτά τα οποία ενδημούν σε ψυχρές περιοχές είναι ικανά να φωτοσυνθέτουν σε ένα περιβάλλον στο οποίο ο περιοριστικός παράγοντας για την ανάπτυξή τους είναι οι χαμηλές θερμοκρασίες που μπορεί να πέφτουν και κάτω από τους 0°C. Από την άλλη πλευρά φυτικά είδη τα οποία ενδημούν σε ερημικές περιοχές είναι ικανά να φωτοσυνθέτουν σε θερμοκρασίες οι οποίες μπορεί να υπερβαίνουν τους 60°C, σε ένα περιβάλλον στο οποίο περιοριστικός παράγοντας για την ανάπτυξη είναι η έλλειψη νερού. Η ικανότητα του κάθε φυτού να αντεπεξέρχεται έναν συγκεκριμένο παράγοντα καταπόνησης, προϋποθέτει και τις κατάλληλες τροποποιήσεις σε επίπεδο δομών ή/και λειτουργιών. Εάν οι τροποποιήσεις καθορίζονται γενετικά και εμφανίζονται μέσω της διαδικασίας της επιλογής για ένα διάστημα αρκετών γενεών, περιγράφονται με τον όρο **προσαρμογή** (βλ...). Κατάλληλες τροποποιήσεις των φύλλων σε ανατομικό αλλά και φυσιολογικό επίπεδο μέσω της διαδικασίας της προσαρμογής δίδουν τη δυνατότητα ανάπτυξης και επιβίωσης σε συνθήκες οι οποίες θεωρούνται αντίξοες για είδη τα οποία δεν διαθέτουν τις τροποποιήσεις αυτές. Χαρακτηριστικό παράδειγμα προσαρμογής αποτελεί η ανατομία τύπου Kranz και ο C₄ μεταβολισμός που τη συνοδεύει στα C₄ φυτά.

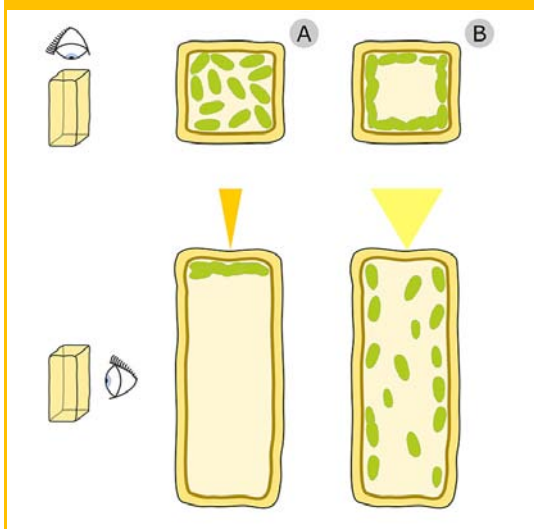
Μια άλλη χαρακτηριστική περίπτωση προσαρμογής των φύλλων σε αντίξοες συνθήκες αποτελούν τα φύλλα των υποχρεωτικά σκιοφύτων. Τα φυτά αυτά αναπτύσσονται συνήθως στον υπόροφο δασών τροπικών ή εύκρατων περιοχών σε περιβάλλον έντονης σκίασης, όπου τόσο η ποσότητα (ένταση), όσο και η ποιότητα (φασματική σύσταση) της ακτινοβολίας που δέχονται τα φυτά είναι δραματικά διαφορετικές από τις αντίστοιχες του άπλετου φωτισμού (βλ. την περίπτωση του σκιαζόμενου κισσού στην εικόνα 5.2). Σε συνθήκες σκιάς τα επίπεδα της φωτεινής ακτινοβολίας αναδεικνύονται σε περιοριστικό παράγοντα ανάπτυξης και ουσιαστικά τα φυτά αναπτύσσονται σε συνθήκες «φωτοπενίας», δηλ. ανεπαρκούς παροχής ενέργειας. Τα επίπεδα ακτινοβολίας κάτω από τα οποία αναπτύσσονται τα φυτά αποτελούν ένα κρίσιμο παράγοντα του περιβάλλοντος, ο οποίος επηρεάζει σημαντικά την ανατομία, τη μορφολογία, τη βιοχημεία και τη φυσιολογία των φύλλων. Σε μορφολογικό-ανατομικό επίπεδο τα φύλλα των σκιοφύτων παρουσιάζουν ορισμένα κοινά χαρακτηριστικά, όπως: Οριζόντια διευθέτηση, μεγάλη επιφάνεια και το μικρό πάχος, ασυμμετρία (δηλ. εμφανή διαχωρισμό του μεσοφύλλου σε δρυφρακτοειδές και σπογγώδες παρέγχυμα), ύπαρξη στομάτων μόνο στην αποαξονική (κάτω) επιφάνεια, ιδιόμορφη μορφολογία-γεωμετρία των επιδερμικών κυττάρων (τα οποία δρουν ως μικροφακοί και εστιάζουν τις ηλιακές ακτίνες στο μεσόφυλλο), και περιορισμένη εναπόθεση λιγνίνης στα λεπτά κυτταρικά τους τοιχώματα. Εκτός των ανατομικών διαφορών, τα φύλλα των σκιοφύτων χαρακτηρίζονται από σημαντικά χαμηλότερες ταχύτητες φωτοσύνθεσης σε συνθήκες φωτοκορεσμού, υψηλότερες ταχύτητες σε χαμηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας και χαμηλότερα σημεία αντιστάθμισης φωτισμού, έναντι των φύλλων των ηλιοφύτων (εικόνα 5.). Τα μορφολογικά, ανατομικά και βιοχημικά αυτά χαρακτηριστικά ευνοούν τη μεγιστοποίηση των ισοζυγίων ενέργειας και άνθρακα σε συνθήκες περιορισμένης ενεργειακής παροχής.



Εικόνα 5.7. Αντιπροσωπευτικές τάσεις εξάρτησης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας από την ένταση φωτεινής ακτινοβολίας ενός αντιπροσωπευτικού σκιοφύτου (μαύρη καμπύλη) και ενός αντιπροσωπευτικού ηλιόφυτου (πράσινη καμπύλη). Το σκιοφύτο παρουσιάζει χαμηλότερο σημείο αντιστάθμισης φωτισμού, ώστε στις χαμηλές εντάσεις φωτισμού που αναπτύσσεται να έχει θετικό ισοζύγιο ενέργειας. Οι τάσεις αυτές παρατηρούνται τόσο σε υποχρεωτικά σκιοφύτα/ηλιόφυτα, όσο και μεταξύ φύλλων του ίδιου φυτού τα οποία έχουν αναπτυχθεί είτε σε σκιά είτε σε άπλετο φως.

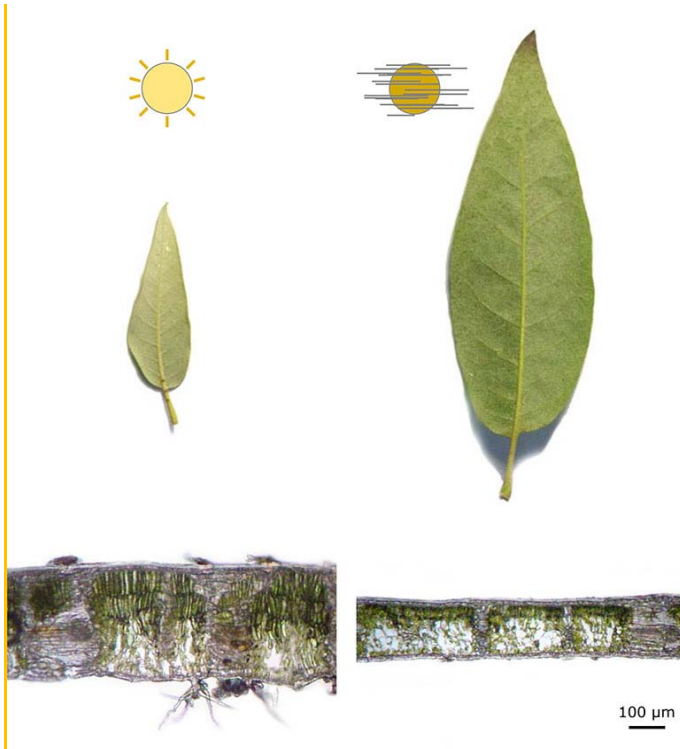
Τα δομικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά των οργάνων ενός φυτικού είδους δεν παραμένουν σταθερά κατά τη διάρκεια του βιολογικού του κύκλου. Στη προσπάθειά του να αντιμετωπίσει την αλλαγή των συνθηκών στο περιβάλλον κάθε φυτικό είδος έχει τη δυνατότητα να τροποποιήσει

ορισμένα δομικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά ώστε τελικά να αντιμετωπίσει τις αλλαγές αυτές. Ο **εγκλιματισμός** λοιπόν αναφέρεται σε επίκτητες τροποποιήσεις μορφολογικών ή/και φυσιολογικών χαρακτηριστικών οι οποίες συμβαίνουν κατά τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου ενός φυτικού οργανισμού. Οι τροποποιήσεις συνήθως επάγονται κατά τη διάρκεια της βαθμιαίας αλλαγής των συνθηκών. Θα πρέπει στο σημείο αυτό να τονιστεί ότι οι επαγόμενες τροποποιήσεις δεν μεταβιβάζονται ως χαρακτήρας στην επόμενη γενεά, ωστόσο η **ικανότητα εγκλιματισμού** αποτελεί γενετικά καθοριζόμενο χαρακτηριστικό. Ο εγκλιματισμός είναι μια συνεχής διαδικασία με σκοπό τη βέλτιστη λειτουργία των φυτών ακόμα και σε ραγδαίες αλλαγές του περιβάλλοντος, όταν οι απαραίτητες αποκρίσεις θα πρέπει να συμβούν μέσα σε μερικά λεπτά. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν οι ταχείες κινήσεις των χλωροπλάστων με στόχο τη βέλτιστη αξιοποίηση του φωτισμού που μεταβάλλεται (εικόνα 5.8). Οι κινήσεις αυτές ελέγχονται από τις φωτοτροπίνες (βλ....).



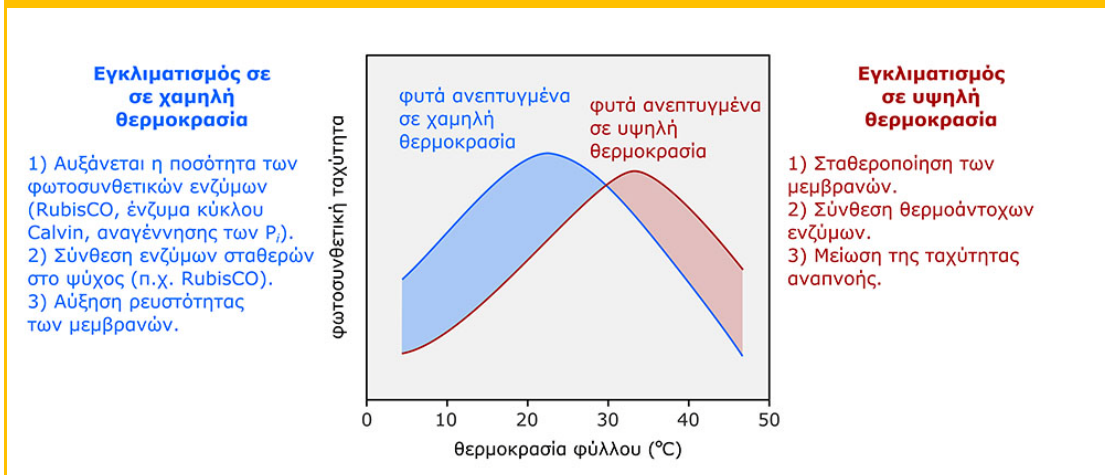
Εικόνα 5.8. **A.** Σε χαμηλές εντάσεις φωτισμού οι χλωροπλάστες ενός κυττάρου πασσαλώδους παρεγχύματος συγκεντρώνονται στην επάνω επιφάνεια του κυττάρου. **B.** Σε υψηλές εντάσεις φωτισμού βρίσκονται σε επαφή με τα πλαϊνά τοιχώματα. Δανεισμένο από Morita and Nakamura (2012).

Τυπική περίπτωση εγκλιματισμού σε διαφορετικές συνθήκες ανάπτυξης αποτελούν φύλλα του ίδιου φυτού, τα οποία όμως αναπτύσσονται κάτω από διαφορετικές συνθήκες φωτισμού. Φύλλα τα οποία αναπτύσσονται σε σκιά (φύλλα σκιάς, π.χ. φύλλα στο εσωτερικό της κόμης ενός δένδρου, όπως στο παράδειγμα της εικόνας 5.2) εγκλιματίζονται στο συγκεκριμένο φωτεινό περιβάλλον και αποκτούν ανατομικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά παρόμοια των φύλλων των σκιοφύτων, ενώ τα φύλλα που βρίσκονται στην περιφέρεια της κόμης και εκτίθενται σε άπλετο φως (φύλλα φωτός) αποκτούν χαρακτηριστικά παρόμοια των φύλλων των ηλιοφύτων (εικόνα 5.9.).



Εικόνα 5.9. Η αποξονική (κάτω) επιφάνεια φύλλου φωτός (αριστερά) και φύλλου σιάς (δεξιά) αριάς (*Quercus ilex*). Τα φύλλα προέρχονται από το ίδιο δένδρο αλλά από διαφορετικά σημεία της κόμης. Στο κάτω μέρος της εικόνα εμφανίζεται η εγκάρσια τομή του κάθε φύλλου. Το φύλλο φωτός διαθέτει μικρότερη επιφάνεια, περισσότερο τρίχωμα και είναι παχύτερο του φύλλου σιάς.

Ο εγκλιματισμός επίσης των φύλλων σε κατάλληλες θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης τους αποτελεί καθοριστικό παράγοντα της ανθεκτικότητάς τους σε ακραίες θερμοκρασίες (εικόνα 5.10).



Εικόνα 5.10. Αντιπροσωπευτικές τάσεις εξάρτησης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας από τη θερμοκρασία φυτών που έχουν αναπτυχθεί και εγκλιματιστεί σε χαμηλή θερμοκρασία και φυτών του ίδιου είδους που έχουν αναπτυχθεί και εγκλιματιστεί σε υψηλότερη θερμοκρασία. Αναφέρονται ενδεικτικά ορισμένοι μηχανισμοί εγκλιματισμού στις αντίστοιχες θερμοκρασίες ανάπτυξης. Δανεισμένο από Yamori et al (2014).

Προσαρμογή: Κατάλληλες τροποποιήσεις σε επίπεδο δομών ή/και λειτουργιών που καθορίζονται γενετικά και εμφανίζονται μέσω της διαδικασίας της επιλογής μέσα σε διάστημα αρκετών γενεών.

Εγκλιματισμός: Επίκτητες τροποποιήσεις μορφολογικών ή/και φυσιολογικών χαρακτηριστικών οι οποίες συμβαίνουν κατά τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου ενός φυτικού οργανισμού, ως απάντηση στην αλλαγή των συνθηκών του περιβάλλοντος.

Ικανότητα εγκλιματισμού: Το εύρος και η ένταση των επίκτητων τροποποιήσεων ενός φυτικού οργανισμού όταν μεταβάλλονται οι συνθήκες του περιβάλλοντος. Το εύρος αυτό καθορίζεται γενετικά.

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.

Morita MT, Nakamura M. 2012. Dynamic behavior of plastids related to environmental response. *Current Opinion in Plant Biology* 15: 722–728

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.

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.

Yamori W, Hikosaka K, Way DA. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research* 119: 101-117.