

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ
ΔΙΑΤΜΗΜΑΤΙΚΟ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΩΝ ΣΠΟΥΔΩΝ
ΑΓΡΟΧΗΜΕΙΑ ΚΑΙ ΒΙΟΛΟΓΙΚΕΣ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΕΣ

**Σύγκριση σε επίπεδο οικοφυσιολογίας μεταξύ παραδοσιακών και εμπορικών
ποικιλιών αρακά (*Pisum sativum*) και κουκιού (*Vicia faba*)**

ΓΙΑΝΝΑΚΗΣ ΚΑΡΟΛΟΣ

ΙΩΑΝΝΙΝΑ 2005



Πρόλογος

Η παρούσα μελέτη εκπονήθηκε στο Εργαστήριο Βοτανικής του Τμήματος Βιολογικών Εφαρμογών και Τεχνολογιών, υπό την επίβλεψη του Επίκουρου Καθηγητή κ. Άρη Κυπαρίσση τον οποίο και θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά για την ουσιαστική καθοδήγησή του καθώς και για την κατανόηση και την υπομονή που έδειξε προς το πρόσωπό μου.

Είχα επίσης την τύχη να βρίσκομαι υπό την συνεπίβλεψη της Διδάκτορα Έφης Λεβίζου και του Διδάκτορα Γεώργιου Λιακόπουλου τους οποίους και ευχαριστώ για την σημαντική βοήθεια που μου παρείχαν κατά την διάρκεια εκπόνησης της συγκεκριμένης μελέτης.

Θερμές ευχαριστίες και στον κ. Δημήτριο Μητακάκη για την προσφορά των σπόρων των παραδοσιακών ποικιλιών.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τους διδακτορικούς φοιτητές Αικατερίνη Ιωβή και Νικόλαο Μάρκο καθώς τους προπτυχιακούς φοιτητές Έλενα Αρβανίτη και Σταύρο Σταγάκη για τη βοήθειά τους στην ερευνητική μου προσπάθεια αλλά και για το πραγματικά όμορφο κλίμα που επικρατούσε κατά τις ώρες εργασίας μας στο εργαστήριο.

Οι βαθύτερες ευχαριστίες μου απευθύνονται στην οικογένειά μου που στάθηκε κοντά μου όλο αυτόν τον καιρό. Τους ευχαριστώ κυρίως για την κατανόησή τους αλλά και για την ηθική και υλική στήριξή τους σε όλη τη διάρκεια της προσπάθειάς μου.



Περιεχόμενα

Συντομογραφίες.....	1
Εισαγωγή.....	3
Γενετικοί πόροι.....	4
Άγρια φυτά και στενά συγγενικά είδη και γένη.....	4
Παραδοσιακές ποικιλίες.....	4
Η θέση των παραδοσιακών ποικιλιών στην σύγχρονη γεωργία.....	5
Επιπτώσεις της μειωμένης γενετικής παραλλακτικότητας στην γεωργία.....	5
Οικονομική αξία των γενετικών πόρων.....	6
Η ανάπτυξη των φυτικών οργανισμών περιορίζεται από τα κατώτερα όρια θερμοκρασίας του περιβάλλοντος.....	8
Μηχανισμοί αντοχής.....	9
Συμπτώματα καταπόνησης λόγω ψύχους.....	10
Επιπτώσεις των χαμηλών θερμοκρασιών στα φυτικά κύτταρα.....	10
Επιπτώσεις των χαμηλών θερμοκρασιών στον χλωροπλάστη.....	11
Επιπτώσεις των χαμηλών θερμοκρασιών στη φωτοσύνθεση.....	11
Επιπτώσεις της έντονης ηλιακής ακτινοβολίας στην φωτοσυνθετική συσκευή των φυτών.....	14
Φωτοπροσαρμογή.....	16
Μηχανισμοί φωτοαναστολής.....	17
Φωτοπροστασία.....	20
Μορφολογικοί μηχανισμοί προστασίας.....	20
Φυσιολογικοί μηχανισμοί προστασίας.....	22
Μηχανισμοί επιδιόρθωσης.....	28
Σκοπός της εργασίας.....	31
Υλικά και μέθοδοι.....	33
Πειραματικό Υλικό.....	33
Δειγματοληψίες.....	34
Μορφολογικές παράμετροι.....	34
Ανάπτυξη.....	34
Ειδική μάζα φύλλου (LSM).....	35
Το πάχος του φύλλου.....	35
Βιοχημικές και Φυσιολογικές Παράμετροι.....	35
Συγκέντρωση χλωροφυλλών.....	35
Ανάλυση Φωτοπροστατευτικών Χρωστικών και παράμετροι λειτουργίας του κύκλου των ξανθοφυλλών.....	36
Ημερήσιες μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης.....	36
Μετρήσεις Φωτοσύνθεσης.....	38
Καμπύλες απόκρισης του φωτοσυνθετικού ρυθμού σε σχέση με την ένταση της ακτινοβολίας.....	38
Στατιστική επεξεργασία.....	39
Κλιματολογικές συνθήκες.....	39
Αποτελέσματα.....	41
<i>Pisum sativum</i> L. (Αρακάς).....	41
Μορφολογικές παράμετροι.....	41
Συγκέντρωση χλωροφυλλών.....	42
Φυσιολογικές παράμετροι.....	43



Εξάρτηση της φωτοσύνθεσης από την ένταση του φωτός.....	43
Μέτρηση της φωτοσυνθετική ταχύτητας.....	44
Ημερήσια μέτρηση της ταχύτητας διαπνοής.....	46
Ιn vīno μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης	46
Παράμετροι του φωτοπροστατευτικού μηχανισμού του κύκλου των ξανθοφυλλών	49
<i>Vicia faba</i> (Κουκί)	51
Μορφολογικές παράμετροι	51
Συγκέντρωση χλωροφυλλών.....	52
Φυσιολογικές παράμετροι.....	53
Εξάρτηση της φωτοσύνθεσης από την ένταση του φωτός.....	53
Μέτρηση της φωτοσυνθετική ταχύτητας.....	53
Ταχύτητα διαπνοής.....	55
Ιn vīno μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης	56
Παράμετροι του φωτοπροστατευτικού μηχανισμού του κύκλου των ξανθοφυλλών.	58
Συζήτηση.....	61
Περίληψη.....	63
Βιβλιογραφία	65



Συνομογραφίες

A	απορροφητικότητα
ASC	ασκορβικό οξύ
Chla	χλωροφύλλη a
Chlb	χλωροφύλλη b
¹Chl	χλωροφύλλη σε κατάσταση διέγερσης απλότητας
³Chl	χλωροφύλλη σε κατάσταση διέγερσης τριπλότητας
DHA	διϋδροασκορβικό οξύ
DPS	συντελεστής μετατροπής του κύκλου των ξανθοφυλλών
Fo	βασικός φθορισμός της χλωροφύλλης
Fv/Fm	λόγος του μεταβαλλόμενου (Fv, variable fluorescence) προς το μέγιστο (Fm, maximum fluorescence) φθορισμό της χλωροφύλλης
GLU	γλουταθειόνη
LHC I	σύμπλοκο συλλογής φωτός I (light harvesting complex I)
LHC II	σύμπλοκο συλλογής φωτός II (light harvesting complex II)
LSM	ειδική μάζα φύλλου (leaf specific mass, g dm ⁻²)
MDA	μονοδεϋδροασκορβικό οξύ
NPQ	μη φωτοχημική επαγωγή του φθορισμού της χλωροφύλλης (non-photochemical quenching)
¹O₂	οξυγόνο σε κατάσταση διέγερσης απλότητας
P	επίπεδο σημαντικότητας
PAR	φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία (photosynthetically active radiation, μmol m ⁻² s ⁻¹)
Pheo	φαιοφυτίνη
PS I	φωτοσύστημα I (photosystem I)
PS II	φωτοσύστημα II (photosystem II)
P680	πρωτογενής ηλεκτρονιοδότης
Q_A	κινόνη A
Q_B	κινόνη B
QP	φωτοχημική επαγωγή του φθορισμού της χλωροφύλλης (photochemical quenching)
ROS	ενεργές μορφές οξυγόνου (reactive oxygen species)
SOD	σουπεροξειδική δισμουτάση (superoxide dismutase)
VAZ	άθροισμα βιολαξανθίνης, ανθεραξανθίνης και ζεαξανθίνης
VDE	αποεποξειδάση της βιολαξανθίνης (violaxanthin deoxidase)
Y_D⁺	τυροσίνη D
Y_Z⁺	τυροσίνη Z
ZE	εποξειδάση της ζεαξανθίνης (zeaxanthin epoxidase)



Εισαγωγή

Η αρχή της νέας χιλιετίας έφερε την ανθρωπότητα αντιμέτωπη με πολλές νέες προκλήσεις. Μια από αυτές είναι και η σίτιση του παγκόσμιου πληθυσμού. Ο ρυθμός αύξησης του παγκόσμιου πληθυσμού ανέρχεται στους 160 ανθρώπους ανά λεπτό, με το 90% εξ αυτών να γεννιέται στις αναπτυσσόμενες χώρες (Evans 1998). Σύμφωνα με τον Ehrlich (1975) σε περίπτωση που ο παγκόσμιος πληθυσμός συνεχίσει να αυξάνει με αυτόν τον ρυθμό, τότε σύντομα οι γήινοι πόροι, συμπεριλαμβανομένης της ικανότητας παραγωγής προϊόντων, δεν θα μπορούν να καλύψουν τις ανάγκες του. Αν και τα τελευταία χρόνια ο ρυθμός αύξησης του παγκόσμιου πληθυσμού έχει επιβραδυνθεί σημαντικά, η πρόκληση της σίτισής του παραμένει, καθώς σύμφωνα με τις προβλέψεις ο παγκόσμιος πληθυσμός θα αυξηθεί από τα 6 στα 8 δισεκατομμύρια μέχρι το 2050. Έτσι, φαίνεται περισσότερο πιθανό η ανεπάρκεια τροφίμων να προέλθει, όχι εξαιτίας της αύξησης του παγκόσμιου πληθυσμού (αν και σε ορισμένες από τις φτωχότερες περιοχές, ο ρυθμός αύξησης του παραμένει εξαιρετικά υψηλός), αλλά λόγω της απαίτησης όλο και μεγαλύτερων ποσοτήτων τροφίμων, για την κάλυψη των διαρκώς αυξανόμενων αναγκών, κυρίως στις ανεπτυγμένες χώρες (Hoisington *et al.* 1999). Γίνεται αντιληπτό, πως η σίτιση αυτού του πληθυσμού θα απαιτήσει μια τρομακτική αύξηση στην παραγωγή τροφίμων. Έχει υπολογιστεί ότι η ποσότητα τροφίμων που θα χρειαστεί να παράγει η ανθρωπότητα, κατά την διάρκεια των επόμενων πενήντα ετών, θα είναι ίση με την ποσότητα των προϊόντων που έχουν παραχθεί από την αρχή της γεωργίας, 10.000 έτη πριν, μέχρι σήμερα (Evenson *et al.* 1999).

Επομένως, κρίνεται αναγκαία η αύξηση της γεωργικής παραγωγής προκειμένου να ικανοποιηθούν οι διαρκώς αυξανόμενες ανάγκες της ανθρωπότητας. Όμως, η αύξηση της γεωργικής παραγωγής δεν είναι εύκολο να επιτευχθεί, δεδομένου ότι η διαθέσιμη γη για την παραγωγή γεωργικών προϊόντων παραμένει σταθερή από το 1960. Έτσι, παρόλο που σε πολλές περιπτώσεις νέες εκτάσεις άρχισαν να καλλιεργούνται, η διάβρωση των εδαφών και η αστικοποίηση εκμηδένισε τα οφέλη (Williams 1998). Επιπλέον, ολοένα και λιγότερο ανθρώπινο δυναμικό αλλά και λιγότεροι οικονομικοί πόροι χρησιμοποιούνται για την αντιμετώπιση των προβλημάτων της γεωργικής παραγωγής. Έτσι, τα κονδύλια τα οποία χρησιμοποιούνται για τη γεωργική έρευνα συρρικνώνονται διαρκώς, δεδομένου ότι τα περισσότερα από τα αναπτυγμένα έθνη συνεχίζουν να στρέφουν την προσοχή τους στα εσωτερικά ζητήματα παρά στην εξέταση του πλήθους προβλημάτων που απασχολούν την ανθρωπότητα (Hoisington *et al.* 1999).

Γεννιέται συνεπώς, το ερώτημα πως θα επιτευχθεί η αύξηση της γεωργικής παραγωγής. Η “πράσινη επανάσταση” κατέδειξε την τεράστια επίδραση που μπορούν να ασκήσουν οι γενετικοί πόροι στην αύξηση της γεωργικής παραγωγής. Έτσι, πολλοί είναι αυτοί που υποστηρίζουν πως η λύση βρίσκεται στη διατήρηση και σωστή αξιοποίηση των γενετικών πόρων (Altieri 1987).

Γενετικοί πόροι

Οι τράπεζες γενετικού υλικού των καλλιεργούμενων φυτών περιλαμβάνουν πέντε κατηγορίες γενετικών πόρων:

- τις παραδοσιακές ποικιλίες
- τα άγρια φυτά του ίδιου είδους
- τα στενά συγγενικά είδη και γένη
- το γενετικό υλικό που προκύπτει μέσα από τα προγράμματα βελτίωσης
- και τις εμπορικές ποικιλίες

Το γενετικό υλικό των τριών πρώτων κατηγοριών έχει ιδιαίτερη αξία λόγω της καθοριστικής συμβολής του στην δημιουργία των δύο τελευταίων. Όσον αφορά τις παραδοσιακές ποικιλίες, αυτές είναι το σημαντικότερο κομμάτι των γενετικών τραπεζών καθώς αποτελούν το 60% του συνολικού γενετικού υλικού (FAO 1996).

Άγρια φυτά και στενά συγγενικά είδη και γένη

Τα άγρια φυτά του ίδιου είδους και τα στενά συγγενικά είδη και γένη απαντώνται κυρίως στα φυσικά οικοσυστήματα, τα οποία πολλές φορές γειτνιάζουν με τις γεωργικές εκτάσεις. Όμως, πολλά από τα είδη αυτά βρίσκονται στο χείλος της εξαφάνισης, λόγω της καταστροφής των φυσικών οικοσυστημάτων και της αυξανόμενης χρήσης των ζιζανιοκτόνων (Brush 1991).

Παραδοσιακές ποικιλίες

Οι αγρότες παραδοσιακά βασιζόντουσαν στις δικές τους δεξιότητες και στους δικούς τους πόρους για την παραγωγή των απαραίτητων προϊόντων. Η διαδικασία αυτή ξεκίνησε με την εξημέρωση των άγριων ειδών και συνεχίστηκε με την προσεκτική επιλογή των φυτών εκείνων που επιδείκνυαν καλύτερη προσαρμοστικότητα στις επικρατούσες συνθήκες (Odek 1994). Το τελικό αποτέλεσμα αυτής της διαδικασίας ήταν η δημιουργία μιας σύνθετης και συνεχώς εξελισσόμενης συλλογής τοπικών ποικιλιών, η οποία απεικονίζει τις αλληλεπιδράσεις με τα άγρια συγγενικά είδη, τις περιβαλλοντικές συνθήκες και τις προσαρμογές στις διαρκώς μεταβαλλόμενες καλλιεργητικές τεχνικές καθώς και στους οικονομικούς και πολιτιστικούς παράγοντες που διαμορφώνουν τις προτεραιότητες και τις ανάγκες των αγροτών. Οι παραδοσιακές ποικιλίες είναι άμεσα συνδεδεμένες με την παραδοσιακή γεωργία, καθώς τα κύρια χαρακτηριστικά τους, τα οποία είναι η γενετική και φαινοτυπική ετερογένεια και η άριστη προσαρμογή στο φυσικό τους περιβάλλον ταιριάζουν απόλυτα με ένα σύστημα καλλιέργειας χαμηλών εισροών όπως είναι η παραδοσιακή γεωργία. Γίνεται αντιληπτό πως ο τρόπος δημιουργίας και βελτίωσης των παραδοσιακών ποικιλιών είχε ως αποτέλεσμα οι ποικιλίες αυτές να καταδεικνύουν χαρακτηριστικά όπως η ανθεκτικότητα και η αξιοπιστία παρά η υψηλή παραγωγικότητα (Frankel *et al.* 1995). Συνεπώς, οι αγρότες παραδοσιακά διατηρούσαν αυτές τις ποικιλίες καθώς τους εξασφάλιζαν σταθερότητα στην παραγωγή. Εκτός αυτού, οι παραδοσιακές ποικιλίες αποτελούσαν άριστη ζωοτροφή, ικανοποιούσαν τις επιπρόσθετες οικιακές ανάγκες και πολλές φορές είχαν θρησκευτική, εθιμοτυπική και πολιτιστική σημασία (Brush 1992).



Η θέση των παραδοσιακών ποικιλιών στην σύγχρονη γεωργία

Η γεωργική παραγωγή πριν από τον 18^ο αιώνα ήταν πλήρως εξαρτημένη από τις παραδοσιακές ποικιλίες. Η ανακάλυψη της γενετικής από τον Mendel στα μέσα του 19^{ου} αιώνα, καθώς και οι ανακαλύψεις των μεταγενέστερων γενετιστών επέδρασαν καθοριστικά στη γεωργική παραγωγή. Η πρόοδος της γενετικής, οδήγησε στη δημιουργία νέων ποικιλιών με κύριο χαρακτηριστικό την υψηλή παραγωγικότητα, γεγονός που κατέστησε την καλλιέργειά τους πολύ πιο συμφέρουσα για τους παραγωγούς (Brush 1998). Όμως, η ευρεία αποδοχή των εμπορικών ποικιλιών από τους καλλιεργητές δεν οφείλεται μόνο στην υψηλή αποδοτικότητα τους, αλλά και στο γεγονός ότι πολλές από τις εμπορικές ποικιλίες επιδεικνύουν και άλλα επιθυμητά χαρακτηριστικά, όπως η καλύτερη ποιότητα παραγόμενου προϊόντος αλλά και η αυξημένη αντοχή έναντι των βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης (Villareal *et al.* 1991). Σε αντίθεση με τις εμπορικές ποικιλίες, οι παραδοσιακές εμφανίζουν χαρακτηριστικά τα οποία δεν συμβαδίζουν με τις απαιτήσεις της σύγχρονης γεωργίας. Έτσι, εκτός από χαμηλές αποδόσεις οι παραδοσιακές ποικιλίες χαρακτηρίζονται από φαινοτυπική ανομοιομορφία, με αποτέλεσμα το παραγόμενο προϊόν να μην ανταποκρίνεται στις βιομηχανικές απαιτήσεις της τυποποίησης, της συσκευασίας και της μεταποίησης (Altieri 1987). Τέλος, τα γεωργικά προϊόντα που προέρχονται από την καλλιέργεια των παραδοσιακών ποικιλιών, πολλές φορές δεν ικανοποιούν τις διαρκώς μεταβαλλόμενες ανάγκες του καταναλωτικού κοινού, καθώς η εκλογή των χαρακτηριστικών τους, έγινε με βάση τις απαιτήσεις των παραγωγών, οι οποίες καθορίζονται από τις οικονομικές και πολιτισμικές συνθήκες της κάθε περιοχής. Άμεση συνέπεια είναι ότι τα παραδοσιακά προϊόντα δεν παρουσιάζουν σταθερή ζήτηση από το καταναλωτικό κοινό, με αποτέλεσμα η καλλιέργεια των νέων ποικιλιών να κερδίζει συνεχώς έδαφος, καθώς οι βελτιωτές κατά τη δημιουργία των νέων ποικιλιών, έχουν ως πρώτο μέλημα τους την ικανοποίηση των απαιτήσεων του καταναλωτικού κοινού (Brush *et al.* 1988).

Όλοι αυτοί οι λόγοι οδήγησαν σταδιακά στον παραγκωνισμό των παραδοσιακών ποικιλιών και την ευρεία καλλιέργεια των εμπορικών. Αναντίρρητα, η καλλιέργεια των εμπορικών ποικιλιών οδήγησε τόσο σε ποιοτικές όσο και σε ποσοτικές βελτιώσεις της γεωργικής παραγωγής, ταυτόχρονα όμως προκάλεσε τη μείωση της γενετικής παραλλακτικότητας καθώς οι εταιρείες και τα κρατικά επιστημονικά ιδρύματα στην προσπάθειά τους να δημιουργήσουν νέες “βελτιωμένες” ποικιλίες, εκτόπισαν το τεράστιο γενετικό δυναμικό της φύσης και υπερχρησιμοποίησαν λίγους “εκλεκτούς” γονείς, με αποτέλεσμα τον περιορισμό της γενετικής βάσης και την έκλειψη πολλών παραδοσιακών ποικιλιών (Brush and Meng 1998).

Επιπτώσεις της μειωμένης γενετικής παραλλακτικότητας στην γεωργία

Η εκτεταμένη καλλιέργεια των γενετικά ομοιόμορφων εμπορικών ποικιλιών έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση της γενετικής παραλλακτικότητας. Όμως, η μείωση της γενετικής παραλλακτικότητας ελλοχεύει κινδύνους για την σταθερότητα της γεωργικής παραγωγής.

Όπως προαναφέρθηκε, η ευρεία αποδοχή των εμπορικών ποικιλιών δεν οφείλεται μόνο στην υψηλή παραγωγικότητά τους αλλά και στο γεγονός ότι ορισμένες από αυτές εμφανίζουν αυξημένη αντοχή έναντι των βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης. Όμως, η μείωση της γενετικής παραλλακτικότητας καθιστά



μακροπρόθεσμα, ακόμα και αυτές τις ποικιλίες εξαιρετικά ευαίσθητες έναντι των παραγόντων καταπόνησης. Η αυξημένη αντοχή που εμφανίζουν οι εμπορικές ποικιλίες έναντι των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης έχει ως συνέπεια να ασκείται έντονη βιολογική πίεση στους φυσικούς εχθρούς και στους παθογόνους μικροοργανισμούς. Έτσι, οι φυσικοί εχθροί και οι παθογόνοι μικροοργανισμοί εξελίσσονται προκειμένου να υπερνικήσουν την αυξημένη αντίσταση των φυτών ξενιστών. Η πιθανότητα επιτυχούς έκβασης της εξελικτικής πορείας αυξάνεται λόγω της μειωμένης γενετικής παραλλακτικότητας των εμπορικών ποικιλιών. Έχει υπολογιστεί ότι οι νέες ποικιλίες διατηρούν την ανθεκτικότητά τους, έναντι των βιοτικών παραγόντων καταπόνησης, κατά μέσο όρο για ένα χρονικό διάστημα από πέντε έως οχτώ έτη. Η ανθεκτικότητά των νέων ποικιλιών έναντι των αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης διατηρείται για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα, δεδομένου ότι η μεταβολή των αβιοτικών παραγόντων γίνεται με βραδύτερους ρυθμούς. Έτσι, στην σύγχρονη γεωργική πράξη, που επικρατεί η μονοκαλλιέργεια, οι καλλιέργειες χαρακτηρίζονται από στενή γενετική βάση, η οποία οδηγεί σταδιακά στην αύξηση της “γενετικής ευπάθειας” έναντι των παθογόνων. Από γενετική άποψη η ευπάθεια αυτή γίνεται τόσο μεγαλύτερη όσο μειώνεται η γενετική παραλλακτικότητα. Συνεπώς, ο συνδυασμός της εκτεταμένης καλλιέργειας των εμπορικών ποικιλιών και της μονοκαλλιέργειας που απαιτούν τα σύγχρονα γεωργικά συστήματα παραγωγής θέτουν σε κίνδυνο τη σταθερότητα της γεωργικής παραγωγής (Villareal *et al.* 1991).

Εντούτοις, μέχρι σήμερα, οι παραγωγές για πολλές σημαντικές καλλιέργειες είναι σχετικά σταθερές, πιθανώς επειδή η χρονική ποικιλομορφία (ποικιλομορφία μέσω του χρόνου) έχει αντικαταστήσει την χωρική ποικιλομορφία (ποικιλομορφία μέσα σε μια περιοχή). Έτσι, ενώ η σύγχρονη γεωργία χαρακτηρίζεται από την έντονη χωρική ομοιομορφία, η σύγχρονη γενετική παρέχει διαρκώς νέες ποικιλίες οι οποίες φέρουν γνωρίσματα που αυξάνουν την αντοχή έναντι των φυσικών εχθρών και των παθογόνων μικροοργανισμών. Όμως, η ικανότητα των βελτιωτών να διατηρούν σταθερή την παραγωγή μέσω της χρονικής ποικιλομορφίας εξαρτάται άμεσα από την ύπαρξη του κατάλληλου γενετικού υλικού και συνεπώς τη διατήρηση των παραδοσιακών ποικιλιών (Altieri 1987).

Οικονομική αξία των γενετικών πόρων

Διάφορες μέθοδοι έχουν χρησιμοποιηθεί για να υπολογιστεί η οικονομική αξία των γενετικών πόρων. Όμως, ο υπολογισμός της οικονομικής αξίας των γενετικών πόρων, και συνεπώς και της αξίας των παραδοσιακών ποικιλιών, είναι μια πολύπλοκη διαδικασία καθώς είναι δύσκολο να καθοριστεί η συμβολή τους στην βελτίωση της γεωργικής παραγωγής. Επίσης, η οικονομική αξία των γενετικών πόρων δεν μπορεί να υπολογιστεί ακριβώς δεδομένου ότι ακόμα και οι πόροι που δεν χρησιμοποιούνται αυτή την περίοδο μπορεί μελλοντικά να αποκτήσουν ιδιαίτερη αξία για την γεωργική παραγωγή ή και για χρήσεις που δεν είναι γνωστές προς το παρόν. Παραδείγματος χάριν, οι άνθρωποι κάνουν προς το παρόν λίγη χρήση των πολλών γενετικών πόρων που βρίσκονται στα τροπικά δάση. Εντούτοις, με τη συντήρηση αυτών των πόρων διατηρούμε την επιλογή να τους χρησιμοποιήσουμε στο μέλλον, όταν αυτοί μπορεί να γίνουν σημαντικοί για γεωργικές ή φαρμακευτικές εφαρμογές. Εν ολίγοις, ενώ γνωρίζουμε ότι η διατήρηση και η βελτίωση της γεωργικής παραγωγής είναι άμεσα συνδεδεμένη με την διατήρηση και αξιοποίηση



των γενετικών πόρων, και συνεπώς και των παραδοσιακών ποικιλιών, εντούτοις δεν μπορούμε να καθορίσουμε επακριβώς το είδος του γενετικού υλικού που θα χρειαστεί μελλοντικά (Altieri 1987).

Έτσι, είναι πολύ πιο εύκολο να περιγραφούν τα οφέλη που προκύπτουν από την «άμεση» και «έμμεση» χρήση τους. Αξίζει όμως να τονιστεί ότι σύμφωνα με τους Brennan *et al.* (1997) η συμβολή των γενετικών πόρων στην αύξηση της απόδοσης των ποικιλιών ρυζιού στην Αυστραλία από το 1962 έως το 1994, καθορίστηκε στο 64% της συνολικής αύξησης της αποδόσεως, με τα οικονομικά οφέλη να ανέρχονται στο ποσό της τάξεως των 848 εκατομμυρίων δολαρίων.

Η «άμεση» χρήση περιλαμβάνει κυρίως την χρήση των γενετικών πόρων για την δημιουργία νέων ποικιλιών, με σκοπό την βελτίωση της ποιότητας και της ποσότητας της γεωργικής παραγωγής. Όμως, η εισοδος και η καλλιέργεια μίας νέας τέτοιας ποικιλίας σε μια περιοχή μπορεί να μην επιφέρει τα επιθυμητά αποτελέσματα εξαιτίας της αδυναμίας της να προσαρμοστεί στο νέο της περιβάλλον. Επομένως, πριν την εισοδο και εγκατάσταση βελτιωμένων ποικιλιών σε νέες περιοχές είναι αναγκαία η σύγκρισή τους με τις παραδοσιακές ποικιλίες των συγκεκριμένων περιοχών, οι οποίες όχι μόνο είναι καλά προσαρμοσμένες στο μικροκλίμα της περιοχής και στις καλλιεργητικές τεχνικές που χρησιμοποιούν οι παραγωγοί της αλλά αντανακλούν και τις οικονομικές και πολιτισμικές συνθήκες που επικρατούν και οι οποίες καθορίζουν σε μεγάλο βαθμό τις προτεραιότητες των παραγωγών (Simmons and Smartt 1999). Επίσης, οι παραδοσιακές ποικιλίες χρησιμοποιούνται σε πολλούς τομείς της έρευνας. Χρησιμοποιούνται για την μελέτη της γενετικής ποικιλομορφίας τόσο ανάμεσα στις ποικιλίες του ίδιου είδους όσο και ανάμεσα στα διαφορετικά είδη. Η σύγκριση γίνεται συνήθως με την χρησιμοποίηση μορφολογικών, ηλεκτροφορικών και μοριακών δεικτών (Ahmad and McNeil 1996, Tohme *et al.* 1996). Επιπλέον, χρησιμοποιούνται σε μελέτες για την παραγωγή σωματικών υβριδίων καθώς και σε ταξινομικές και κυτταρολογικές μελέτες για τις οποίες είναι απαραίτητη η ύπαρξη πλούσιου γενετικού υλικού (Demurin *et al.* 1996, Diaz *et al.* 1996, Ravel and Charmet 1996).

Όσον αφορά τα «έμμεσα» οφέλη αυτά προέρχονται κυρίως από τις ιδιαίτερης οικονομικής αξίας πληροφορίες που παρέχουν οι γενετικοί πόροι. Έτσι, μια παραδοσιακή ποικιλία πατάτας (*Solanum tuberosum*) που καλλιεργείται στις Άνδεις μπορεί να μην παρουσιάζει ιδιαίτερο οικονομικό ενδιαφέρον, εντούτοις η συγκεκριμένη ποικιλία μας παρέχει σημαντικές πληροφορίες για το γονιδίωμα του είδους. Για παράδειγμα, ότι το γονιδίωμα της πατάτας διαθέτει γονίδια για την προσαρμογή του φυτού σε μεγάλα υψόμετρα. Η συγκεκριμένη πληροφορία μπορεί μελλοντικά να έχει ευεργετική επίδραση στην αγροτική παραγωγή (Kaplan 1998).

Τέλος, αξίζει να τονιστεί ότι οι σύγχρονες τεχνικές της βιοτεχνολογίας και της μοριακής γενετικής επιτρέπουν όχι μόνο την αναλυτική χαρτογράφηση του γονιδιώματος των παραδοσιακών ποικιλιών αλλά και τη μελέτη της γενετικής παραλλακτικότητας και των γενετικών ομοιοτήτων ανάμεσα στα είδη, τον προσδιορισμό των γονιδίων και των παραγόντων που καθορίζουν την έκφρασή τους καθώς και τον τρόπο λειτουργίας και την επίδρασή τους στις μεταβολικές διαδικασίες και τη σύνθεση των πρωτεϊνών. Γίνεται αντιληπτό ότι οι παραδοσιακές ποικιλίες αποκτούν ιδιαίτερη αξία, καθώς η εξέλιξη της βιοτεχνολογίας και της μοριακής γενετικής είχε ως συνέπεια τη μείωση του κόστους καθορισμού και ενσωμάτωσης των γονιδίων που προσδίδουν επιθυμητά χαρακτηριστικά στις νέες ποικιλίες (Hoisington *et al.* 1999).

Η ανάπτυξη των φυτικών οργανισμών περιορίζεται από τα κατώτερα όρια θερμοκρασίας του περιβάλλοντος

Κατά τη διάρκεια του βιολογικού τους κύκλου τα φυτά εκτίθενται πολλές φορές σε αντίξοες συνθήκες, οι οποίες επηρεάζουν δυσμενώς τόσο την ανάπτυξη όσο και την ίδια τους την επιβίωση. Ο όρος καταπόνηση αναφέρεται στην επίδραση δυσμενών παραγόντων του περιβάλλοντος, οι οποίοι τείνουν να παρεμποδίσουν την εύρυθμη λειτουργία φυσιολογικών μηχανισμών. Επομένως, η εμφάνιση δυσλειτουργιών σε ένα φυτικό όργανο (αποκλίσεις από τα κανονικά επίπεδα λειτουργίας) αποτελεί ένδειξη ύπαρξης παραγόντων καταπόνησης στο περιβάλλον του. Στις περισσότερες περιπτώσεις η καταπόνηση εκτιμάται μέσω του παραγόμενου γεωργικού προϊόντος, της επιβίωσης του φυτού, της συσσώρευσης βιομάζας ή του ρυθμού αφομοίωσης CO₂ ή θρεπτικών συστατικών (Καραμπουρνιώτης 2003).

Κάθε φυτικός οργανισμός έχει προσαρμοστεί μέσω της εξέλιξης να αναπτύσσεται χωρίς προβλήματα μέσα σε καθορισμένα όρια συνθηκών του περιβάλλοντος (βέλτιστες συνθήκες). Εάν, επομένως, παραβιαστούν τα βέλτιστα αυτά όρια, ο φυτικός οργανισμός θα επιβαρυνθεί και θα εμφανίσει τα πρώτα συμπτώματα καταπόνησης. Η κατάσταση αυτή θα παρουσιαστεί, όταν π.χ. ένα φυτό εκτεθεί σε συνθήκες θερμοκρασίας στις οποίες δεν έχει γενετικά προσαρμοστεί. Σε συνθήκες έντονης καταπόνησης παρατηρούνται σημαντικές αποκλίσεις από τις βέλτιστες συνθήκες ανάπτυξης, καθώς και πρόσκαιρες ή/και μόνιμες επιδράσεις σε όλα τα επίπεδα λειτουργίας ενός φυτικού οργανισμού (Καραμπουρνιώτης 2003).

Τα φυτά ανήκουν στους ποικιλόθερμους οργανισμούς καθώς δεν φέρουν θερμορυθμιστικούς μηχανισμούς. Η θερμοκρασία του σώματος των ποικιλόθερων οργανισμών, συνεπώς και των φυτών, ποικίλει και ταυτίζεται σχεδόν πάντοτε με τη θερμοκρασία του περιβάλλοντος. Η προσαρμογή των φυτών σε θερμοκρασιακές μεταβολές της τάξεως των ± 10 °C, από τη βέλτιστη τιμή στο φυσικό τους περιβάλλον, κρίνεται ικανοποιητική (Nilsen and Orcut 1995).

Το ψύχος αποτελεί παράγοντα καταπόνησης κυρίως για τους μεσόφιλους και θερμόφιλους φυτικούς οργανισμούς. Η κυριότερη επίδραση των θερμοκρασιών που είναι κατώτερες από την βέλτιστη είναι προφανώς η καθυστέρηση στην ανάπτυξη του φυτού. Κατά συνέπεια, ο χρόνος που απαιτείται για την συμπλήρωση του ετήσιου κύκλου ζωής των φυτών αυξάνεται όσο το κλίμα γίνεται ψυχρότερο. Πολλές φορές η γεωγραφική εξάπλωση ενός φυτικού είδους περιορίζεται από την αδυναμία του να συμπληρώσει το βιολογικό του κύκλο και να δώσει απογόνους όταν η μέση θερμοκρασία κατά την ευνοϊκή περίοδο για την ανάπτυξη δεν ξεπερνά ένα κρίσιμο όριο (Μανέτας 1987). Γίνεται αντιληπτό πως η επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών είναι κρίσιμη για τα φυτά καθώς επηρεάζει σε μεγάλο βαθμό την φυσική εξάπλωση και αφθονία των πληθυσμών τους. Συνεπώς, καθορίζει και τον βαθμό εξάπλωσης και τη δυνατότητα καλλιέργειας των σημαντικότερων οικονομικά καλλιεργειών (Nilsen and Orcut 1995).

Ο όρος ψύχος αντιπροσωπεύει το εύρος θερμοκρασιών μεταξύ 0 και 15 °C. Οι θερμοκρασίες αυτές δεν αποτελούν σημαντικό παράγοντα καταπόνησης φυτών τα οποία ενδημούν σε ψυχρά κλίματα. Η καταπόνηση λόγω ψύχους παρατηρείται κυρίως στα



γηγενή φυτικά είδη των τροπικών και υποτροπικών περιοχών της γης. Έτσι, πολλά από τα καλλιεργούμενα φυτά όπως το καλαμπόκι, η τομάτα, η σόγια, το βαμβάκι κ.α. τα οποία προέρχονται από τις τροπικές και υποτροπικές περιοχές της γης, εμφανίζουν υψηλή ευαισθησία στις χαμηλές θερμοκρασίες, με τα πρώτα συμπτώματα καταπόνησης να γίνονται εμφανή σε θερμοκρασίες κάτω των 10 °C (Kratsch and Wise 2000).

Ψυχροευαίσθητα καλούνται εκείνα τα φυτικά είδη στα οποία θερμοκρασίες της τάξεως μεταξύ 0 και 15 °C, προκαλούν ζημίες ή σε ακραίες περιπτώσεις ακόμα και το θάνατο αυτών. Αντίθετα, ψυχροανθεκτικά καλούνται όσα φυτικά είδη είναι σε θέση να αναπτυχθούν και να αναπαραχθούν σε θερμοκρασίες κοντά στους 0 °C (Graham and Patterson 1982). Στην φύση, η αντίσταση των φυτών στις χαμηλές θερμοκρασίες μεταβάλλεται με την πάροδο των εποχών, σε συμφωνία πάντοτε με τις επικρατούσες θερμοκρασίες. Τα φυτά δηλαδή που διαχειμάζουν, αυξάνουν την αντίστασή τους στο ψύχος του χειμώνα μέσω των σχετικά χαμηλών θερμοκρασιών του φθινοπώρου. Η αντίσταση χάνεται κατά την άνοιξη και το καλοκαίρι όταν και η ευαισθησία φθάνει στο μέγιστο σημείο (Μανέτας 1987). Επίσης, υψηλή ευαισθησία έναντι των χαμηλών θερμοκρασιών παρουσιάζεται όταν τα φυτά βρίσκονται στα αρχικά στάδια ανάπτυξης καθώς και στο αναπαραγωγικό στάδιο ορισμένων, τουλάχιστον, ειδών (π.χ. ρύζι). Γενικότερα, τα περισσότερα φυτικά είδη εμφανίζουν έντονη ευαισθησία στο ψύχος όταν παρουσιάζουν αυξημένη μεταβολική δραστηριότητα (Guy 1990).

Μηχανισμοί αντοχής

Οι μηχανισμοί αντοχής κατατάσσονται σε τρεις κατηγορίες:

- Εγγενείς (συστατικοί, constitutive)
- Προσαρμογής (adaptive)
- Εγκλιματισμού (acclimation, hardening)

Οι εγγενείς μηχανισμοί είναι γενετικώς καθοριζόμενα χαρακτηριστικά, όπως π.χ. βυθισμένα στόματα, τρίχες που ανακλούν το φως, το βαθύ ριζικό σύστημα κ.ά. Εκφράζονται συνεχώς, ανεξαρτήτως της ύπαρξης καταπόνησης. Αντιθέτως, οι μηχανισμοί προσαρμογής είναι εξειδικευμένες μακροχρόνιες αντιδράσεις, που αφορούν τροποποιήσεις σε βιοχημικά και άλλα χαρακτηριστικά, π.χ. διαφοροποιήσεις των χρωστικών. Παραδείγματα μηχανισμών προσαρμογής είναι ο σχηματισμός ηλιόφιλων και σκιοφιλων χλωροπλαστών με διαφορετικές αναλογίες χρωστικών, σε υψηλό και χαμηλό φωτισμό, αντίστοιχα, η έντονη συσσώρευση ουσιών που απορροφούν την υπεριώδη ακτινοβολία στην επιδερμίδα φυτών εξωτερικού χώρου σε σύγκριση με εκείνη των φυτών εσωτερικού χώρου (Κωνσταντινίδου 2003). Τέλος, ο εγκλιματισμός αναφέρεται σε επίκτητες τροποποιήσεις μορφολογικών ή/και φυσιολογικών χαρακτηριστικών οι οποίες συμβαίνουν κατά την διάρκεια του βιολογικού κύκλου ενός φυτικού οργανισμού, ως απάντηση στην ύπαρξη ενός ή περισσότερων παραγόντων καταπόνησης. Στην περίπτωση αυτή οι τροποποιήσεις συνήθως επάγονται κατά την διάρκεια βαθμιαίας έκθεσης στις αντίξοες συνθήκες και έχουν ως αποτέλεσμα την αντιμετώπιση της καταπόνησης. Θα πρέπει στο σημείο αυτό να τονιστεί ότι η ικανότητα εγκλιματισμού αποτελεί γενετικά καθοριζόμενο χαρακτηριστικό, ωστόσο οι επαγόμενες τροποποιήσεις δεν μεταβιβάζονται ως χαρακτήρας στην επόμενη γενεά. Κατά την διάρκεια του εγκλιματισμού παρατηρούνται μεταβολικές τροποποιήσεις, ώστε η

ομοίωσταση σε κυτταρικό επίπεδο να ανταποκρίνεται στις νέες συνθήκες (Καραμπουρνιώτης 2003).

Συμπτώματα καταπόνησης λόγω ψύχους

Η χρονική εμφάνιση των συμπτωμάτων καταπόνησης λόγω ψύχους διαφέρει ανάμεσα στα φυτικά είδη. Τα συμπτώματα καταπόνησης μπορεί να γίνουν αντιληπτά μέσα σε λίγες ώρες ή να απαιτηθούν μέρες ή ακόμη και μήνες προκειμένου να γίνουν εμφανή. Συνήθως, όσο μεγαλύτερο είναι το χρονικό διάστημα που απαιτείται για την εμφάνιση των συμπτωμάτων καταπόνησης τόσο ανθεκτικότερα είναι τα φυτά στο ψύχος (Guy 1990). Σε ορισμένα φυτικά είδη η εμφάνιση των συμπτωμάτων γίνεται κατά την διάρκεια της έκθεσης των φυτών στις χαμηλές θερμοκρασίες, ενώ σε άλλα μετά την πάροδο της περιόδου των χαμηλών θερμοκρασιών, όταν η θερμοκρασία στους φυτικούς ιστούς έχει επανέλθει σε φυσιολογικά επίπεδα. Το χρονικό διάστημα εμφάνισης των συμπτωμάτων δεν εξαρτάται μόνο από την ευαισθησία του φυτού στο ψύχος αλλά και από άλλους παράγοντες όπως είναι η ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας και η εδαφική υγρασία. (Saltveit and Morris 1990).

Τα συμπτώματα καταπόνησης λόγω ψύχους περιλαμβάνουν μοριακές αλλαγές π.χ. διαφοροποίηση της σύνθεσης και της δομής των μεμβρανών, ανεξέλεγκτη διαρροή ηλεκτρολυτών και πλασμόλυση, διαφοροποίηση του μεταβολισμού (αύξηση ή μείωση του ρυθμού αναπνοής, ανάλογα με την ένταση του φαινομένου, σύνθεση μη φυσιολογικών μεταβολιτών λόγω αναερόβιων συνθηκών), μείωση του ρυθμού ανάπτυξης, δημιουργία τραυμάτων στην επιφάνεια των φύλλων και των καρπών, μαρασμό των φύλλων, χλώρωση, σπάσιμο των βλαστών, μειωμένη βλαστικότητα, ενώ σε ακραίες περιπτώσεις παρατηρούνται νεκρωτικές κηλίδες ή/και ο θάνατος του φυτού (Saltveit and Morris 1990).

Ο μαρασμός των φύλλων, ανεξαρτήτως αν η διαθεσιμότητα του νερού είναι επαρκής ή όχι, αποτελεί την πρώτη ένδειξη καταπόνησης των φυτών λόγω ψύχους. Ο μαρασμός αποδίδεται σε ορισμένους παράγοντες οι οποίοι μπορούν να δρουν είτε ανεξάρτητα είτε σε συνδυασμό, όπως:

- Σε χαμηλές θερμοκρασίες μειώνεται αισθητά η αγωγιμότητα μεμβρανών των ριζών, μέσω των οποίων μεταφέρονται τα μόρια νερού, ενώ ταυτόχρονα αυξάνεται το ιξώδες του νερού.
- Ο μηχανισμός των στοματικών κινήσεων παρουσιάζει παρεμπόδιση ή υστέρηση να ανταποκριθεί στο υπάρχον έλλειμμα νερού. Η δράση των παραγόντων αυτών δημιουργεί ουσιαστικά συνθήκες υδατικής καταπόνησης (Καραμπουρνιώτης 2003).

Επιπτώσεις των χαμηλών θερμοκρασιών στα φυτικά κύτταρα

Σύμφωνα με τους Raison and Orr (1990) η πρώτη επίπτωση των χαμηλών θερμοκρασιών στους φυτικούς οργανισμούς είναι η μετάπτωση των κυτταρικών μεμβρανών από την ρευστή λειτουργική μορφή τους στην ημικρυσταλλική. Αυτό συμβαίνει όταν η θερμοκρασία πέσει κάτω από ένα κρίσιμο επίπεδο, το οποίο διαφέρει ανάμεσα στα φυτικά είδη και επηρεάζεται από τις συνθήκες κάτω από τις οποίες αναπτύχθηκαν τα φυτά. Έτσι, πιστεύεται ότι η μείωση της θερμοκρασίας προκαλεί



μεταβολή της διευθέτησης των λιπιδίων των κυτταρικών μεμβρανών, με αποτέλεσμα την μετάπτωση των μεμβρανών από μία κατάσταση «εύκαμπτη» σε μία περισσότερο «άκαμπτη». Η μετάπτωση αυτή εξαρτάται από το ποσοστό και το είδος των λιπαρών οξέων της μεμβράνης. Έχει αποδειχτεί ότι οι μεμβράνες των ψυχροευαίσθητων φυτών έχουν μεγαλύτερο ποσοστό κεκορεσμένων λιπαρών οξέων από αυτές των φυτών που ανέχονται τις χαμηλές θερμοκρασίες. Τα κεκορεσμένα λιπαρά οξέα έχουν υψηλότερο σημείο πήξεως από τα ακόρεστα και η ακαμψία τους σε χαμηλές θερμοκρασίες πιστεύεται ότι δημιουργεί συστολή της μεμβράνης και δημιουργία οπών (Μανέτας 1987). Η μετάβαση των μεμβρανών στην ημικρυσταλλική μορφή προκαλεί δυσλειτουργίες καθώς αλλοιώνεται η ακεραιότητα και η περατότητα των κυτταρικών μεμβρανών, με αποτέλεσμα την απώλεια της διαμερισματοποίησης και την ανεξέλεγκτη διαρροή μεταβολιτών. Προκαλούνται επίσης διαταραχές στη δομή και λειτουργία μεμβρανικών πρωτεϊνών, οι οποίες αποτελούν αναπόσπαστα μέρη λειτουργιών όπως η αναπνοή και η φωτοσύνθεση. Αν η πτώση της θερμοκρασίας δεν είναι μεγάλη ή αν η διάρκεια της έκθεσης των φυτών στις χαμηλές θερμοκρασίες είναι περιορισμένη τότε η διαδικασία είναι αναστρέψιμη και τα φυτά δεν υφίστανται ζημιές (Καραμπουρνιώτης 2003).

Επιπτώσεις των χαμηλών θερμοκρασιών στον χλωροπλάστη

Συνήθως, οι χλωροπλάστες αποτελούν τα πρώτα υποκυτταρικά οργανίδια, στην δομή των οποίων γίνεται εμφανής η επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών (Kimball and Salisbury 1973). Υπό φυσιολογικές συνθήκες οι χλωροπλάστες φέρουν ένα εκτεταμένο σύστημα μεμβρανών που είναι γνωστές ως θυλακοειδή. Τα περισσότερα από τα θυλακοειδή εμφανίζονται να είναι σε πολύ στενή επαφή μεταξύ τους. Αυτές οι συστοιχίες (στιβάδες) των μεμβρανών είναι γνωστές ως ελάσματα των grana (κάθε συστοιχία ονομάζεται granum), ενώ οι εκτιθέμενες μεμβράνες στις οποίες απουσιάζει το στοιβάγμα είναι γνωστές ως ελάσματα στρώματος. Οι χλωροπλάστες περιβάλλονται από δύο χωριστές μεμβράνες, κάθε μια συντιθέμενη από ένα διπλό λιπιδικό στρώμα, οι οποίες είναι γνωστές ως περίβλημα. Συνήθως, η διόγκωση των χλωροπλάστων αποτελεί το πρώτο σημάδι καταπόνησης τους λόγω ψύχους. Επιπλέον, παρατηρείται η διόγκωση και αλλοίωση των θυλακοειδών και ο σχηματισμός κύστεων στο περίβλημα του χλωροπλάστη (Wise *et al.* 1983). Η παρατεταμένη έκθεση των φυτών σε χαμηλές θερμοκρασίες μπορεί να προκαλέσει την συσσώρευση λιπιδίων στο στρώμα, την αποδιοργάνωση των grana με αποτέλεσμα να προκαλείται η στρέβλωση τους αλλά και η αποδιοργάνωση των ελασμάτων του στρώματος. (Jagels 1970, Murfy and Wilson 1981, Musser *et al.* 1984). Τέλος, μπορεί να προκληθεί ακόμα και η αποσύνθεση του περιβλήματος με αποτέλεσμα το περιεχόμενο των χλωροπλάστων να έρχεται σε επαφή με το κυτόπλασμα (Wise *et al.* 1983, Gemel *et al.* 1986).

Επιπτώσεις των χαμηλών θερμοκρασιών στη φωτοσύνθεση

Η φωτοσύνθεση αποτελεί ένα σύνολο φωτοχημικών και χημικών αντιδράσεων. Όσον αφορά τις καθαρά φωτοχημικές αντιδράσεις αυτές δεν επηρεάζονται από τις χαμηλές θερμοκρασίες. Αντιθέτως, η ταχύτητα των χημικών αντιδράσεων περιορίζεται αισθητά καθώς οι χαμηλές θερμοκρασίες επιδρούν αρνητικά στη δράση των ενζύμων. Οι χαμηλές θερμοκρασίες επηρεάζουν τόσο ποιοτικά όσο και ποσοτικά τα ένζυμα. Συνήθως, η

ταχύτητα μετουσίωσης (αποδιάταξη) των ενζύμων επιβραδύνεται από την επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών, ταυτόχρονα όμως μειώνεται έντονα και η δραστηκότητά τους. Συνήθως, προκαλείται μείωση της δραστηκότητας των ενζύμων που συμμετέχουν στις μεταβολικές διαδικασίες του φυτού, ενώ αύξηση της δραστηκότητας παρατηρείται στα ένζυμα που σχετίζονται με φυτοπροστατευτικούς μηχανισμούς (Palta and Weiss 1993). Έτσι, πολλά ένζυμα που συμμετέχουν στην αφομοίωση του CO₂, όπως η καρβοξυλάση του πυροσταφυλικού οξέος και η καρβοξυλάση της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης, αδρανοποιούνται λόγω ψύχους. Πιο συγκεκριμένα έχει παρατηρηθεί ότι σε φυτά καλαμποκιού (*Zea mays*) η μείωση της θερμοκρασίας στους 14 °C προκάλεσε την μείωση της δραστηκότητας της RuBisCo κατά 75% σε σχέση με φυτά που αναπτύσσονταν στους 24 °C (Pessarakli 1999).

Όμως οι χαμηλές θερμοκρασίες δεν επιδρούν μόνο στην ταχύτητα των χημικών αντιδράσεων καθώς επηρεάζουν και την ταχύτητα των φαινομένων διαχύσεως. Έτσι, η μείωση της θερμοκρασίας δυσχεραίνει και τη διάχυση του CO₂ από την ατμόσφαιρα στους χλωροπλάστες με αποτέλεσμα να περιορίζει σημαντικά την φωτοσυνθετική ταχύτητα (Γαβαλάς 1987). Όπως προαναφέρθηκε, τα φυτά κάτω από την επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών συχνά αφυδατώνονται με αποτέλεσμα το κλείσιμο των στομάτων. Το φαινόμενο αυτό παρατηρείται εντονότερα σε φυτά που έχουν εγκλιματιστεί στο ψύχος. Στα φυτά αυτά τα στόματα παρουσιάζουν αυξημένη θερμοευαισθησία με αποτέλεσμα να κλείνουν ταχύτερα και για μεγαλύτερο διάστημα σε σχέση με τα στόματα των φυτών που δεν έχουν εγκλιματιστεί σε χαμηλές θερμοκρασίες. Αυτή η αντίδραση να μιν προκαλεί ακόμη μεγαλύτερη μείωση του φωτοσυνθετικού ρυθμού αλλά ταυτόχρονα προστατεύει τα φυτά από την αφυδάτωση και συνεπώς περιορίζει τις δυσμενείς επιπτώσεις των χαμηλών θερμοκρασιών (Wilson 1987).

Το ψύχος δεν επιδρά μόνο στην δραστηκότητα των ενζύμων αλλά και στη δομή και τη δραστηκότητα του πρωτοπλάσματος. Σε κυτταρικό επίπεδο, μια από τις πρώτες επιπτώσεις του ψύχους είναι η μείωση της πρωτοπλασματικής ροής. Εκτός αυτού, σε ορισμένες περιπτώσεις παρατηρείται η διόγκωση των κυστιδίων Golgi αλλά και ο σχηματισμός κύστεων στην κυτοπλασματική μεμβράνη. Όμως, όλες αυτές οι διαφοροποιήσεις επιδρούν αρνητικά και στη φωτοσυνθετική ικανότητα των φυτών καθώς αυτή είναι άμεσα συνδεδεμένη με τη δομή και τη δραστηκότητα του πρωτοπλάσματος (Murphy and Wilson 1981).

Όπως προαναφέρθηκε το ψύχος μεταβάλλει τη δομή των θυλακοειδών. Πιστεύεται ότι η διαφοροποίηση της δομής των θυλακοειδών παρεμποδίζει τη φωτόλυση του νερού γεγονός που συνεπάγεται και την παρεμπόδιση της εύρυθμης λειτουργίας της φωτοσυνθετικής συσκευής. Επιπλέον, η παρατεταμένη έκθεση των φυτών σε χαμηλές θερμοκρασίες μπορεί να προκαλέσει ακόμα και τη μείωση του μεγέθους της φωτοσυνθετικής αντένας. Πιο συγκεκριμένα παρατηρήθηκε ότι η έκθεση των φυτών του είδους *Alnus glutinosa*, κατά τη διάρκεια της νύχτας, επί δίωρο σε θερμοκρασίες της τάξεως από -1 έως 4 °C και για ένα χρονικό διάστημα δύο εβδομάδων προκάλεσε τη μείωση της φωτοσυνθετικής αντένας κατά 17% (Pessarakli 1999).

Γίνεται αντιληπτό, ότι ένας παράγοντας καταπόνησης επηρεάζει περισσότερες από μια φυσιολογικές λειτουργίες. Από την άλλη πλευρά η αλληλεπίδραση περισσότερων του ενός παραγόντων καταπόνησης δημιουργεί εξαιρετικά πολύπλοκες φυσιολογικές αντιδράσεις στα φυτά. Έτσι, τα φυτά παρουσιάζουν ακόμα πιο έντονα τα συμπτώματα



καταπόνησης όταν ταυτόχρονα με τις χαμηλές θερμοκρασίες επικρατούν συνθήκες έντονης ηλιακής ακτινοβολίας (Bowers 1994).



Επιπτώσεις της έντονης ηλιακής ακτινοβολίας στην φωτοσυνθετική συσκευή των φυτών

Η φυσική εξέλιξη των φυτών έχει ακολουθήσει μια πορεία μεταξύ της μεγιστοποίησης της συλλογής του φωτός για την ενίσχυση της φωτοσύνθεσης και ελαχιστοποίησης της πιθανής ζημίας που προκαλείται από την υπερβολική ακτινοβολία στη φωτοσυνθετική συσκευή (Long and Humphries 1994). Η απορρόφηση της ορατής φωτεινής ακτινοβολίας από την φωτοσυνθετική συσκευή των φυτών είναι άμεσα συνδεδεμένη και εναρμονισμένη με τη χρησιμοποίηση του παραγόμενου φωτοχημικού έργου σε βιοσυνθετικές οδούς. Ωστόσο, σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας η παραγόμενη ενέργεια από τις φωτοχημικές αντιδράσεις υπερβαίνει κατά πολύ τις ανάγκες χρήσης της από τις αναβολικές διαδικασίες, γεγονός το οποίο μπορεί να προκαλέσει σοβαρές διαταραχές στην φωτοσυνθετική λειτουργία (Hall and Rao 1999).

Το φως διαφέρει από κάθε άλλο αβιοτικό κλιματολογικό παράγοντα όσον αφορά το εύρος και το ρυθμό μεταβολής του. Κατά τη διάρκεια της ημέρας, τα φυτά έρχονται αντιμέτωπα με πολλές αλλαγές στην ποιότητα και στην ποσότητα της προσπίπτουσας ακτινοβολίας. Τα φυτά μπορούν να ανταποκριθούν σε χαμηλής συχνότητας διακυμάνσεις της ποιότητας και της ποσότητας του φωτός προσαρμόζοντας ανάλογα τον φωτοσυνθετικό μηχανισμό τους (Anderson *et al.* 1988, Osmond and Chow 1988). Όταν υπάρχουν μεγάλες διακυμάνσεις στην ποιότητα και στην ποσότητα ή όταν τα φυτά δεν είναι ικανά να προσαρμοστούν στις επικρατούσες συνθήκες φωτός, τότε μπορεί να υπάρξει υπερδιέγερση της φωτοσυνθετικής συσκευής, η οποία μπορεί να προκαλέσει την αναστολή της φωτοσύνθεσης (Long *et al.* 1994). Για παράδειγμα, η ξαφνική έκθεση φυτών τα οποία δεν έχουν προσαρμοστεί σε περιβάλλοντα άπλετου φωτισμού, σε υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας συνήθως επιφέρει την ισχυρή ελάττωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας (Καραμπουρνιώτης 2003, Choudhury and Behera 2001).

Η φωτοαναστολή έχει οριστεί ως η παρεμπόδιση της φωτοσύνθεσης που προκαλείται από την υπερβολική ακτινοβολία και η οποία μπορεί να βλάψει τη φωτοσυνθετική συσκευή, προκαλώντας ακόμη και καταστροφή των φωτοσυνθετικών χρωστικών (Rowles 1984). Το φαινόμενο του αποχρωματισμού των χρωστικών ουσιών καλείται "φωτοοξειδωση". Εντούτοις, ο όρος της φωτοαναστολής χρησιμοποιείται και για να ορίσει μια αργή και αναστρέψιμη μείωση της φωτοσυνθετικής αποδοτικότητας, η οποία εξαρτάται από την ακτινοβολία και οδηγεί σε μερική απώλεια της ικανότητας του φυτού να μετατρέπει την φωτεινή ενέργεια σε βιομάζα και συνεπώς, σε αύξηση (Long *et al.* 1994, Krause *et al.* 1995, Laing *et al.* 1995). Ο Osmond (1994) ονόμασε τον πρώτο τύπο "χρόνια φωτοαναστολή" και τον τελευταίο "δυναμική φωτοαναστολή". Πιο συγκεκριμένα στη "δυναμική φωτοαναστολή" οι αμυντικοί μηχανισμοί του φυτού δεν επιτέλουν την πρόκληση μόνιμης βλάβης. Η κατάσταση αυτή, συνεπώς, είναι αντιστεπτή και εφόσον αρθούν οι παράγοντες καταπόνησης, το φυτό γρήγορα επανέρχεται στην αρχική κατάσταση λειτουργίας. Αντίθετα, στη "χρόνια φωτοαναστολή" οι αμυντικοί μηχανισμοί του φυτού δεν επαρκούν για την προστασία του από τις υψηλές εντάσεις φωτός, με αποτέλεσμα τη δημιουργία και παραμονή ενεργών μορφών οξυγόνου, οι οποίες προκαλούν μόνιμες βλάβες. Στα αρχικά της στάδια τέτοιου είδους φωτοαναστολή



μπορεί να είναι αντιστρεπτή, αν και με πολύ αργούς ρυθμούς, ενώ σε παρατεταμένες καταστάσεις καταπόνησης επέρχονται μη αναστρέψιμες βλάβες που οδηγούν στο θάνατο του φυτού. Όσον αφορά την φωτοοξειδωση των χρωστικών, αυτή αποτελεί δευτερεύον φαινόμενο, το οποίο παρατηρείται μόνο όταν τα φυτά εκτίθενται για παρατεταμένο χρονικό διάστημα σε υψηλής έντασης ακτινοβολία (Powles 1984, Long *et al.* 1994). Η εκδήλωση του φαινομένου λαμβάνει χώρα παρουσία οξυγόνου ενώ η ένταση του εξαρτάται κυρίως από την ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας (Powles 1984, Hendrey *et al.* 1987).

Η φωτοαναστολή μπορεί να προκληθεί τόσο από την ορατή όσο και από την υπεριώδη ακτινοβολία, αλλά και από τον συνδυασμό αυτών των δύο (Powles 1984). Κάτω από χαμηλής έντασης ακτινοβολία (μικρότερη από $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ποσοστό μεγαλύτερο από το 80% των απορροφούμενων φωτονίων χρησιμοποιείται στην φωτοσυνθετική διαδικασία (Bjorkman and Demmig-Adams 1987). Αντίστοιχα όταν η ένταση φωτός πλησιάζει τα $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (που αντιστοιχεί στο 50% της πλήρους έντασης της ηλιακής ακτινοβολίας), λιγότερο από το 25% των απορροφούμενων φωτονίων χρησιμοποιείται, ενώ κάτω από πλήρους έντασης ηλιακή ακτινοβολία το ποσοστό μειώνεται στο 10% (Long and Humphries 1994).

Η φωτοαναστολή παρουσιάζεται τόσο σε φυτά τα οποία είναι υποχρεωτικά σκιάφυτα, όσο και σε ηλιόφυτα, στα οποία μετά από μία περίοδο φωτισμού με ασθενείς εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας παρέχεται αιφνίδιος φωτισμός υψηλής έντασης. Το φαινόμενο της φωτοαναστολής κάνει επίσης εποχιακή εμφάνιση σε φυτά τα οποία διαβιούν στον υποόροφο δασών φυλλοβόλων δένδρων, αλλά και παροδική στη διάρκεια της ημέρας με την είσοδο ακτινοβολίας δια μέσου του υπερκείμενου φυλλώματος, λόγω μετακίνησής του ή μεταβολής της γωνίας πρόσπτωσης των ηλιακών ακτίνων (Καραμπουρνιώτης 2003).

Σε επίπεδο ιστών οι υψηλές εντάσεις φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας αποτελούν μόνιμο παράγοντα καταπόνησης για τους χλωροπλάστες των εξωτερικών στοιβάδων του δρυφακτοειδούς παρεγχύματος, σε φύλλα τα οποία εκτίθενται συνεχώς σε άπλετο φως (Powles 1984, and Long *et al.* 1994).

Σε υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας η αφομοίωση του CO_2 περιορίζεται, επειδή ο υπάρχων βιοχημικός εξοπλισμός του κύκλου του Calvin δεν επαρκεί ώστε να καταναλωθεί η πλεονάζουσα ενέργεια. Φωτοαναστολή μπορεί επίσης να παρατηρηθεί ακόμη και σε μέτριες εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας, όταν π.χ. σε συνθήκες μέτριας υδατικής καταπόνησης αυξάνεται η αντίσταση των στομάτων και επομένως περιορίζεται η παροχή CO_2 . Στις συνθήκες αυτές η φωτοσυνθετική ροή των ηλεκτρονίων διακόπτεται, ενώ οι ενδιάμεσοι φορείς μεταφοράς των ηλεκτρονίων παραμένουν σε ανηγμένη μορφή. Τα πλεονάζοντα ηλεκτρόνια στα φωτοχημικά κέντρα μπορούν πλέον να προκαλέσουν αλλοιώσεις της δομής των πρωτεϊνών. Οι τελευταίες σχηματίζουν σύμπλοκα με την χλωροφύλλη *a* ($\text{Chl}a$), η οποία καταστρέφεται με ρυθμούς ταχύτερους εκείνων μέσω των οποίων συντίθεται (Καραμπουρνιώτης 2003).

Αποτέλεσμα όλων αυτών των διαφοροποιήσεων, λόγω της υψηλής εντάσεως ακτινοβολίας, είναι: (α) η μείωση της μέγιστης απόδοσης ανά φωτόνιο για αφομοίωση του CO_2 και έκλυση O_2 , (β) η ελάττωση της φωτοχημικής ενεργότητας του φωτοσυστήματος II (PS II) και (γ) η μείωση του μέγιστου φωτοσυνθετικού ρυθμού (Boese and Huner 1992, Long *et al.* 1994). Η μείωση της μέγιστης απόδοσης ανά φωτόνιο και της φωτοχημικής ενεργότητας του PS II μπορούν να συμβούν χωρίς να

προκαλέσουν αντίστοιχη μείωση του μέγιστου φωτοσυνθετικού ρυθμού (Long *et al.* 1994).

Φωτοπροσαρμογή

Η σωστή λειτουργία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού σε διαφορετικά φωτονιακά περιβάλλοντα εξαρτάται άμεσα από τη δυνατότητα προσαρμογής του σε διαφορετικές εντάσεις και ποιότητες φωτισμού (φωτοπροσαρμογή). Η φωτοπροσαρμογή του φυτού δεν περιορίζεται απλώς σε αλλαγές του φωτοσυνθετικού μηχανισμού, αλλά επεκτείνεται τόσο στη δομή του χλωροπλάστη όσο και ολόκληρου του φύλλου. Έτσι, τα φύλλα των φυτών που αναπτύσσονται σε περιβάλλοντα υψηλής έντασεως φωτισμού παρουσιάζουν μεγαλύτερο πάχος ελάσματος, σε σχέση με εκείνα που αναπτύχθηκαν σε φωτισμό χαμηλής έντασης. Αυτό οφείλεται στην αύξηση του δρυφακτοειδούς παρεγχύματος λόγω της αύξησης του μεγέθους των κυττάρων, αλλά και του αριθμού των κυτταρικών στοιβάδων. Επιπλέον, οι χλωροπλάστες των φυτών που δέχονται υψηλές εντάσεις φωτός είναι λιγότεροι και με λιγότερα γрана, ενώ ο φωτοσυνθετικός τους μηχανισμός φέρει μικρότερα σύμπλοκα συλλογής φωτός σε σχέση με τα αντίστοιχα φυτών που αναπτύχθηκαν σε συνθήκες φωτισμού χαμηλής έντασης (Anderson and Osmond 1987, Osmond and Chow 1988, Horton and Ruban 1992). Αποτέλεσμα όλων αυτών των διαφοροποιήσεων είναι τα φυτά να παρουσιάζουν όχι μόνο διαφορετική δομή αλλά και διαφορετικό τρόπο λειτουργίας του φωτοσυνθετικού μηχανισμού. Πιο συγκεκριμένα ο φωτοσυνθετικός μηχανισμός που είναι προσαρμοσμένος σε φωτισμό χαμηλής έντασης, για λόγους «οικονομίας», χρησιμοποιεί μία αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων για περισσότερα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης (μία αλυσίδα φωτοσυνθετικής μεταφοράς ηλεκτρονίων για κάθε 2 ή 3 PS I και PS II, με τα αντίστοιχα τους LHC I και LHC II). Συνεπώς, στα φυτά που αναπτύσσονται στη σκιά, παρουσιάζεται μια αύξηση στην αναλογία μεταξύ των φωτοσυνθετικών χρωστικών και των κέντρων αντίδρασης (Γανωτάκης και Κοτζαμπάσης 2003).

Σκοπός της φωτοπροσαρμογής του φωτοσυνθετικού μηχανισμού, που δικαιολογεί όλες τις παραπάνω αλλαγές, είναι η μεγιστοποίηση της αξιοποίησης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας για τη φωτοσυνθετική διαδικασία και, ταυτόχρονα, η ελαχιστοποίηση των κινδύνων για το φωτοσυνθετικό μηχανισμό (άμεση ή έμμεση διοχέτευση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας στο O₂, με αποτέλεσμα τη δημιουργία ενεργών μορφών οξυγόνου). Όμως, αυτές οι αλλαγές στη δομή και στον τρόπο λειτουργίας του φωτοσυνθετικού μηχανισμού είναι φυσικό να επηρεάζουν την φωτοσυνθετική ικανότητα των φυτών. Έτσι, φυτά προσαρμοσμένα σε φωτισμό χαμηλής έντασης παρουσιάζουν μια χαρακτηριστική καμπύλη εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από την ένταση του φωτός, με ιδιαίτερα χαμηλό σημείο αντισταθμίσεως, γρήγορο κορεσμό και χαμηλό επίπεδο μέγιστης φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, σε σχέση με την αντίστοιχη καμπύλη φυτών προσαρμοσμένων σε φωτισμό υψηλής έντασης (Horton and Ruban 1992). Επιπλέον, φυτά που είναι προσαρμοσμένα σε συνθήκες άπλετου φωτισμού παρουσιάζουν υψηλότερη ικανότητα όχι μόνο για τη χρησιμοποίηση της φωτεινής ενέργειας στη φωτοσύνθεση αλλά και για τη διοχέτευση της περίσσειας ενέργειας μέσω του κύκλου των ξανθοφυλλών (Demmig-Adams *et al.* 1995).

Εκτός αυτού, γίνεται προφανές ότι φυτά που είναι προσαρμοσμένα σε πλήρης έντασης ηλιακή ακτινοβολία είναι σε θέση να εγκλιματιστούν και να αναπτυχθούν σε



συνθήκες σκίασης, ενώ φυτά που αναπτύχθηκαν σε συνθήκες σκίασης δεν μπορούν να προσαρμοστούν σε συνθήκες άπλετου φωτισμού (Smith 1982). Η μεταφορά ηλίουφυτων που καλλιεργούνται υπό συνθήκες χαμηλού φωτισμού σε συνθήκες υψηλής ακτινοβολίας επιφέρει μια αύξηση στη φωτοσυνθετική αποδοτικότητα δεδομένου ότι τα φυτά έχουν την ικανότητα να προσαρμόσουν τον φωτοσυνθετικό τους μηχανισμό στις νέες συνθήκες. Εάν η μεταφορά των φυτών είναι απότομη τότε σε ορισμένα φύλλα των φυτών αυτών μπορεί να παρουσιαστεί το φαινόμενο της φωτοαναστολής. Σε αυτήν την περίπτωση, η φωτοαναστολή θα παρατηρηθεί πρωτίστως στα ώριμα φύλλα και ίσως οδηγήσει στον αποχρωματισμό των φωτοσυνθετικών χρωστικών. Στα νέα φύλλα, που αναπτύσσονται μετά από τη μεταφορά των φυτών στις συνθήκες υψηλής ακτινοβολίας, δεν παρατηρείται έντονα το φαινόμενο της φωτοαναστολής (Long *et al.* 1994).

Μηχανισμοί φωτοαναστολής

Όπως προαναφέρθηκε, ο όρος φωτοαναστολή χρησιμοποιείται για να οριστεί η μείωση της φωτοσυνθετικής ικανότητας που προκαλείται από την έκθεση των οργανισμών σε ακτινοβολία υπερβολικής έντασης (Powles 1984, Krause 1988). Ο ίδιος όρος χρησιμοποιείται για να ορίσει και τη μείωση της φωτοσυνθετικής ικανότητας που προκαλείται στο φωτοσύστημα II. Η φωτοαναστολή του PS II δεν πρέπει να θεωρείται επιβλαβής για τα φυτά καθώς αποτελεί φωτοπροστατευτικό μηχανισμό μέσω του οποίου επιτυγχάνεται ο εγκλιματισμός των φυτών σε συνθήκες έντονης ακτινοβολίας. Η προστασία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού γίνεται σε βάρος της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, μειώνοντας με αυτόν τον τρόπο την πιθανότητα διοχέτευσης περίσσειας ενέργειας στο O₂ και τον σχηματισμό οξυγόνου σε κατάσταση απλότητας (¹O₂). Έχει υπολογιστεί ότι για την φωτοαναστολή του PS II απαιτούνται περίπου 10⁶-10⁷ φωτόνια (Anderson *et al.* 1997). Πρέπει να υπογραμμιστεί ότι η μείωση της φωτοσυνθετικής αποδοτικότητας που προκαλείται στο PS II, θεωρείται φωτοαναστολή όταν υπάρχει μείωση της φωτοσυνθετικής ικανότητας όλης της φωτοσυνθετικής συσκευής και όχι ενός μόνο μέρους αυτής (Long *et al.* 1994).

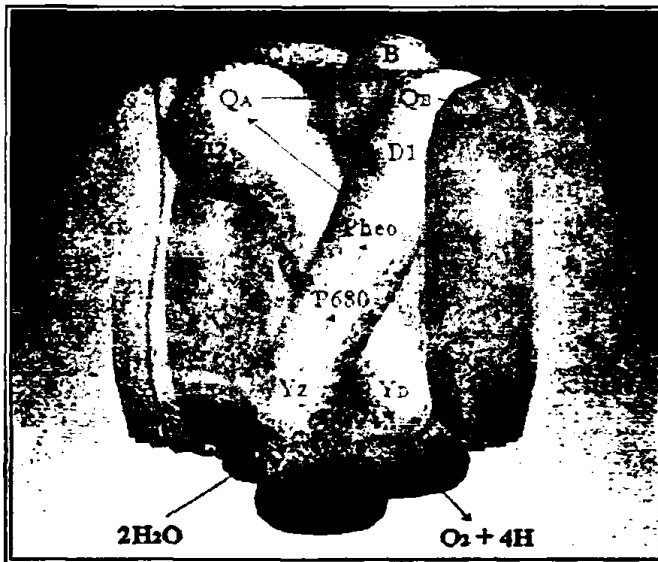
Κάθε μόριο χλωροφύλλης που διεγείρεται σε κατάσταση απλότητας (¹Chl) μεταφέρει την ενέργεια διέγερσης ταχύτατα (< ps) μέσω των γειτονικών μορίων χλωροφύλλης στο κέντρο αντίδρασης του PS II. Όσο μεγαλύτερο είναι το χρονικό διάστημα παραμονής των μορίων χλωροφύλλης σε κατάσταση απλότητας (¹Chl) τόσο πιο εύκολη είναι η μετάβαση των μορίων χλωροφύλλης σε κατάσταση τριπλότητας (³Chl). Τα μόρια της χλωροφύλλης μπορούν να παραμείνουν σε κατάσταση τριπλότητας για μεγάλο χρονικό διάστημα, ακόμη και για μερικά χιλιοστά του δευτερολέπτου (ms), με αποτέλεσμα να αυξάνονται οι πιθανότητες να αντιδράσουν με το μοριακό οξυγόνο (O₂) και συνεπώς να σχηματιστεί οξυγόνο σε κατάσταση απλότητας (¹O₂) (Niyogi 1999).

Τρία είναι τα κύρια σημεία εμφάνισης των ενεργών μορφών οξυγόνου στη φωτοσυνθετική συσκευή: το σύμπλοκο συλλογής φωτός του PS II, το κέντρο αντίδρασης του PS II και η αναγωγική πλευρά του φωτοσυστήματος I (PS I). Το φαινόμενο της φωτοαναστολής παρατηρείται κυρίως στο PS II για δύο λόγους. Πρώτον, διότι αυτό μπορεί να παράγει πολύ ισχυρά οξειδωτικά, αφού η δημιουργία τους αποτελεί την ενεργειακή προϋπόθεση για τη διάσπαση του μορίων του νερού (Andersson and Barber 1996) και δεύτερον διότι τα μόρια χλωροφύλλης παραμένουν για πολύ μεγαλύτερο χρονικό διάστημα σε κατάσταση απλότητας (¹Chl) στο PS II από ότι στο PS I. Επομένως,

η πιθανότητα σχηματισμού οξυγόνου σε κατάσταση απλότητας ($^1\text{O}_2$) στο PS II είναι ιδιαιτέρως αυξημένη (Niyogi 1999).

Το PS II αποτελείται από τον πυρήνα και από το σύμπλοκο συλλογής φωτός (LHC II). Αν και δεν έχει διευκρινισθεί πλήρως η οργάνωση του LHC II στο φωτοσύστημα II, πιστεύεται ότι υπάρχουν δύο διαφορετικοί υποπληθυσμοί LHC II: αυτός που βρίσκεται στο εσωτερικό του φωτοσυστήματος και είναι σταθερά συνδεδεμένος με το PS II και αυτός που βρίσκεται εξωτερικά του PS II και μπορεί να αποσπασθεί από αυτό. Ο πυρήνας περιλαμβάνει: το κέντρο αντίδρασης, όπου πραγματοποιείται ο πρωτογενής διαχωρισμός του φορτίου και το σύμπλοκο έκλυσης οξυγόνου, όπου συσσωρεύονται τα οξειδωτικά ισοδύναμα που δημιουργούνται κατά τις φωτοχημικές αντιδράσεις. Το φωτοχημικό κέντρο αντίδρασης του PS II αποτελείται από τις πρωτεΐνες D₁ με μοριακό βάρος (32 kD), D₂ (34 kD), CP 47 (47 kD) και την CP 43 (43 kD). Δομικά, οι D₁ και D₂ μοιάζουν και σχηματίζουν ένα διμερές. Το διμερές D₁/D₂ δεσμεύει μια σειρά παραγόντων που συμμετέχουν στην ηλεκτρονιακή ροή, όπως τον πρωτογενή δότη ηλεκτρονίων P680 (χλωροφύλλη a), την φαιοφυτίνη (Pheo) που αποτελεί τον πρωτογενή ηλεκτρονιοδέκτη, τις κινόνες Q_A και Q_B και τις τυροσίνες Y_Z⁺ και Y_D⁺ (Γανωτάκης και Κοτζαμπάσης 2003).

Το σύμπλοκο έκλυσης οξυγόνου αποτελείται από 4 τέσσερα άτομα Mg, τα οποία βρίσκονται προσκολλημένα στο διμερές των πρωτεϊνών D₁/D₂, από τρεις περιφερειακές πρωτεΐνες V, U, και O, με μοριακά βάρη 33, 16 και 10 kDa αντίστοιχα, οι οποίες με την παρουσία ιόντων Ca²⁺ και Cl⁻ εξασφαλίζουν τη σταθεροποίηση των ατόμων Mg στο διμερές (Schulze and Caldwell 1997) (εικόνα 1).



Εικόνα 1: Δομή του φωτοσυστήματος II

Η φωτοαναστολή στο PS II ερμηνεύεται με δύο διαφορετικούς μηχανισμούς (Andersson and Barber 1996). Ο πρώτος αφορά στην καταστροφή της αναγωγικής πλευράς του PS II και πιο συγκεκριμένα στο σημείο πρόσδεσης της κινόνης Q_A ή Q_B και καλείται μηχανισμός σημείου δέκτη (acceptor site mechanism) ενώ ο άλλος αφορά στην καταστροφή της οξειδωτικής πλευράς του PS II, καταστροφή η οποία εμποδίζει το

διαχωρισμό φορτίου και καλείται μηχανισμός σημείου δότη (donor side mechanism) (Hall and Rao 1999). Η φωτοαναστολή που προέρχεται από την πλευρά του δέκτη, προκαλείται όταν η ένταση της ακτινοβολίας υπερβαίνει τη χωρητικότητα της αλυσίδας φωτοσυνθετικής μεταφοράς ηλεκτρονίων. Ο μηχανισμός αυτός περιλαμβάνει ανασυνδιασμό του ζεύγους ριζών $P680^+ Pheo^-$ (Vass *et al.* 1992), όπου το $P680^+$ αποτελεί τον πρωταρχικό δότη στο PS II, ενώ η φαιοφυτίνη $Pheo^-$ αποτελεί τον πρωταρχικό δέκτη στο PS II (Andersson and Barber 1996). Στη συνέχεια, μεταφέρονται ηλεκτρόνια με ταχείς ρυθμούς από την $Pheo^-$ στην κινόνη (Q_A) (ως τον επόμενο δέκτη ηλεκτρονίων) με αποτέλεσμα η Q_A να υπερανάγεται στο επίπεδο Q_AH_2 (με δύο ηλεκτρόνια) και όχι στην φυσιολογική της μορφή Q_AH (με ένα ηλεκτρόνιο), φαινόμενο το οποίο παρεμποδίζει προσωρινά τη μεταφορά ηλεκτρονίων από το ενεργό κέντρο στην Q_A . Έτσι, στο ενεργό κέντρο το μόριο της χλωροφύλλης διεγείρεται σε κατάσταση τριπλότητας, και σε περίπτωση που δεν μπορεί να αποσβεστεί από τα καροτενοειδή τότε σχηματίζει οξυγόνο στην κατάσταση διεγερσης απλότητας (1O_2) (Hall and Rao 1999). Εκτός αυτών στις συνθήκες αυτές, η πρωτεΐνη D_1 , η οποία προσδέεται στην κινόνη (Q_B) τροποποιείται κατά τέτοιο τρόπο ώστε να ευνοείται η πρωτεολυτική της αποδόμηση (Andersson and Barber 1996).

Από την άλλη πλευρά, ο μηχανισμός της πλευράς του δότη δεν εξαρτάται από την παρουσία του οξυγόνου και είναι αποτέλεσμα της καταστροφής που προκαλείται από την απώλεια της ικανότητας του συμπλόκου οξειδωσης του νερού να παραχωρεί ηλεκτρόνια στο κέντρο αντίδρασης του PS II, λόγω της υψηλής έντασης ακτινοβολίας (Biswal and Biswal 1999, Minkov *et al.* 1999). Κάτω από τέτοιες συνθήκες, το σύμπλοκο φωτόλυσης του νερού παρουσιάζεται ανίκανο να διατηρήσει τον ρυθμό με τον οποίο μεταφέρονται τα ηλεκτρόνια από το $P680$ προς τους δέκτες της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων, με αποτέλεσμα την αναγωγή του $P680$ (Thompson and Brudvig 1988). Ακολούθως το $P680^+$ αφαιρεί ηλεκτρόνια από το γύρω περιβάλλον, φαινόμενο το οποίο οδηγεί σε καταστροφή της πρωτεΐνης D_1 του φωτοχημικού κέντρου, και του β -καροτενίου, παραγόντων που συνδέονται με το φωτοχημικό κέντρο του PS II (Barber 1994). Αξίζει να τονιστεί ότι η πρωτεΐνη D_1 του φωτοχημικού κέντρου του PS II αποτελεί ένα από τα συστατικά της φωτοσυνθετικής συσκευής που επηρεάζονται περισσότερο, καθώς καταστρέφεται με ταχύτερους ρυθμούς από εκείνους με τους οποίους συντίθεται (Mattoo *et al.* 1984, Reisman and Ohad 1986, Jegerschöld *et al.* 1990, Aro *et al.* 1993, Critchley and Russell 1994, Anderson *et al.* 1997, Minkov *et al.* 1999). Η καταστροφή της πρωτεΐνης D_1 οφείλεται στην δράση μιας πρωτεάσης του PS II, η οποία πιθανώς ενεργοποιείται παρουσία φωτός. Παρόλα αυτά, η πρωτεΐνη D_1 του PS II διαθέτει τον υψηλότερο ρυθμό αναπλήρωσης αποθεμάτων (turnover rate) μέσω εκ νέου σύνθεσης ($t_{1/2}$ περίπου 2 ώρες) ανάμεσα στις πρωτεΐνες των χλωροπλαστών. Ο υψηλός ρυθμός αναπλήρωσης αποθεμάτων είναι αναγκαίος δεδομένου ότι η πρωτεΐνη D_1 γειτνιάζει με ισχυρά οξειδωτικά τα οποία είναι απαραίτητα για την φωτόλυση του νερού. Συνεπώς, ο υψηλός ρυθμός αναπλήρωσης αποθεμάτων θα μπορούσε να αποτελέσει τον κύριο παράγοντα για την αποκατάσταση των καταστροφών στο φωτοσυστήματος II λόγω της έντονης ακτινοβολίας (Minkov *et al.* 1999, Hall and Rao 1999).

Φωτοπροστασία

Τα φυτά έχουν αναπτύξει μηχανισμούς προστασίας και επιδιόρθωσης της φωτοσυνθετικής συσκευής.

Μορφολογικοί μηχανισμοί προστασίας

Οι μορφολογικοί μηχανισμοί έχουν ως κύριο στόχο τη μείωση της ακτινοβολίας που φτάνει στις φωτοσυνθετικές συσκευές και περιλαμβάνουν:

- Κίνηση των χλωροπλαστών εντός των κυττάρων. Σε χαμηλές εντάσεις φωτός οι χλωροπλάστες είναι δυνατό να διευθετούνται στα τοιχώματα των κυττάρων που βρίσκονται παράλληλα με την επιφάνεια του φύλλου μεγιστοποιώντας την απορροφούμενη ακτινοβολία. Αντίθετα, σε υψηλές εντάσεις μπορούν να μετακινούνται προς τα τοιχώματα που βρίσκονται κάθετα προς την επιφάνεια του φύλλου, μειώνοντας σημαντικά την ακτινοβολία που φτάνει σε αυτούς (Λεβίζου και Κυπαρίσσης 2004). Έχει υπολογιστεί ότι με αυτόν τον μηχανισμό προκαλείται μείωση της απορροφούμενης ακτινοβολίας σε ποσοστό της τάξεως του 20% (Long and Humphries 1984).
- Αλλαγή της κλίσης των φύλλων ως προς την οριζόντιο. Σε εποχές του έτους κατά τις οποίες δεν εμφανίζονται συνθήκες φωτοαναστολής, τα φύλλα είναι δυνατό να διευθετούνται παράλληλα με την επιφάνεια του εδάφους, μεγιστοποιώντας έτσι την προσπίπτουσα ακτινοβολία. Αντίθετα, στη διάρκεια εποχών με έντονες συνθήκες φωτοαναστολής είναι δυνατό να αλλάζουν την κλίση τους, τείνοντας να διευθετηθούν κάθετα προς την επιφάνεια του εδάφους (Λεβίζου και Κυπαρίσσης 2004).
- Κυλινδρισμός των φύλλων. Ακόμα ένας μηχανισμός με εποχιακή εμφάνιση, ο οποίος καταλήγει σε μείωση της επιφάνειας του φύλλου που εκτίθεται στις ηλιακές ακτίνες. Συνήθως, ο κυλινδρισμός γίνεται με τέτοιο τρόπο ώστε στο εσωτερικό του κυλίνδρου που δημιουργείται να εγκλωβίζεται η άνω επιφάνεια του φύλλου, ενώ στο εξωτερικό να εκτίθεται η κάτω επιφάνεια. Αυτό συμβαίνει διότι κατά κανόνα η κάτω επιφάνεια του φύλλου παρουσιάζει υψηλότερη ανακλαστικότητα σε σχέση με την πάνω, με αποτέλεσμα να μειώνεται ακόμα περισσότερο η ακτινοβολία που περνάει στο εσωτερικό του φύλλου (Λεβίζου και Κυπαρίσσης 2004).
- Αύξηση της ανακλαστικότητας της επιφάνειας του φύλλου μέσω ανάπτυξης ισχυρά ανακλαστικής εφυμενίδας (κηρώδης εφυμενίδα) ή τριχώματος (Λεβίζου και Κυπαρίσσης 2004).
- Μείωση της ακτινοβολίας που φθάνει στο μεσόφυλλο μέσω σύνθεσης ανθοκυανινών (εικόνα 2). Οι ανθοκυανίνες συσσωρεύονται σε μεγάλα χυμοτόπια και δρουν ως φίλτρα του φωτός, καθώς δημιουργούν συνθήκες σκιάς στο μεσόφυλλο. Έντονη παρουσία ανθοκυανινών έχει παρατηρηθεί περισσότερο σε νεαρά φύλλα, όπου τα βιοχημικά συστήματα προστασίας ενδεχομένως δεν είναι ακόμα λειτουργικά, ή/και λόγω του γεγονότος ότι η φωτοσυνθετική συσκευή δεν έχει ολοκληρωθεί και δεν μπορεί να διαχειριστεί αποδοτικά υψηλά ποσά ενέργειας προς παραγωγή φωτοχημικού έργου (Λεβίζου και Κυπαρίσσης 2004). Για παράδειγμα στο φυτικό είδος *Spartina anglica* συνήθως παρατηρείται αύξηση της συγκέντρωσης των ανθοκυανινών στην άνω επιδερμίδα του φύλλου στις αρχές της άνοιξης όταν



επικρατούν χαμηλές θερμοκρασίες σε συνδυασμό με ανέφελες ημέρες (Long and Humphries 1984).

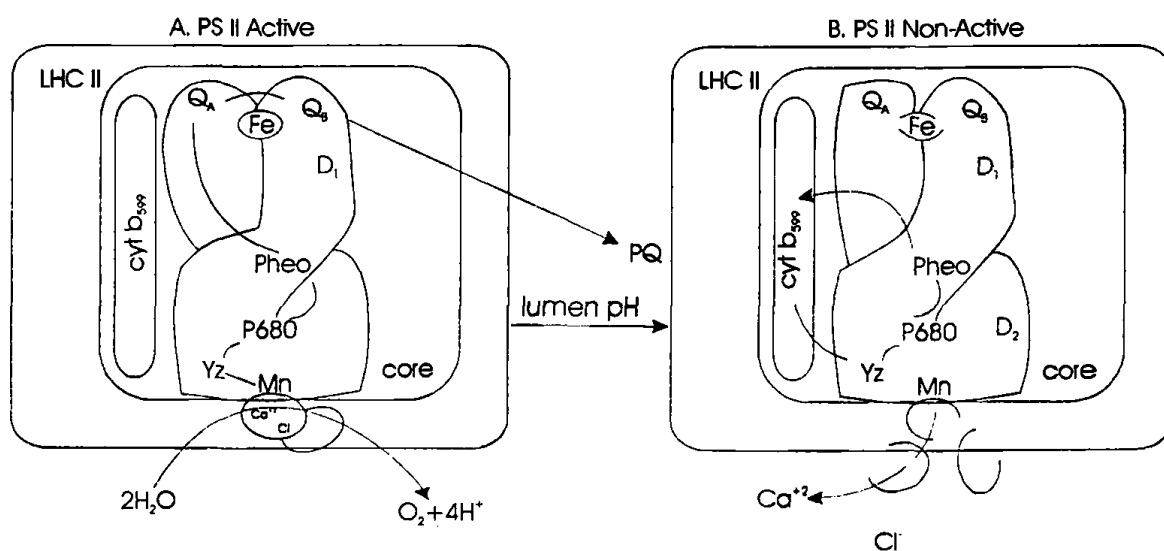


Εικόνα 2: Τομή σε βελόνα φυτού *Pinus banksiana* εγκλιματισμένου σε χαμηλές θερμοκρασίες. Το βέλος υποδεικνύει το φωτοπροστατευτικό στρώμα ανθοκυανινών στα επιδερμικά κύτταρα.

- Εκτός των ανθοκυανινών τα φυτά συσσωρεύουν στην επιδερμίδα και άλλες ουσίες που απορροφούν την υπεριώδη ακτινοβολία όπως οι φλαβόνες, οι φλαβονόλες, το σιναμικό οξύ και το φερουλικό οξύ (Κωσταντινίδου 2003).
- Αλλαγές στη δομή των χλωροπλαστών (Chow *et al.* 1988a, b). Σε φυτά σίκαλης (*Secale cereale*) που εκτέθηκαν σε χαμηλές θερμοκρασίες κατά το στάδιο της ανάπτυξης τους παρατηρήθηκε ότι το σύμπλοκο συλλογής φωτός του PS II παρουσίαζε συγκεκριμένες αλλαγές στην οργάνωση της δομής του, μικρότερο μέγεθος και ότι στα θυλακοειδή υπήρχε μικρότερος αριθμός grana. Το μέγεθος του συμπλόκου συλλογής φωτός τόσο του PS II όσο και του PS I μπορεί να μεταβληθεί προκειμένου να εξισορροπηθεί ο ρυθμός απορρόφησης της ενέργειας με τον ρυθμό χρησιμοποίησής της στις μεταβολικές διαδικασίες. Οι περιβαλλοντικές συνθήκες επηρεάζουν την ταχύτητα αποδόμησης των πρωτεϊνών του συμπλόκου συλλογής φωτός καθώς και την έκφραση των γονιδίων που σχετίζονται με την σύνθεση αυτών των πρωτεϊνών. Συνεπώς, το μέγεθος του συμπλόκου συλλογής φωτός εξαρτάται άμεσα από τις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες και κυρίως από την ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας. Βραχυπρόθεσμη αλλαγή του μεγέθους του συμπλόκου συλλογής φωτός του PS II και του PS I παρατηρείται όταν το PS II ενεργοποιείται πιο συχνά από το PS I, με αποτέλεσμα να μικραίνει το μέγεθος της δεξαμενής των πλαστοκινονών και να ενεργοποιείται μια πρωτεϊνική κινάση η οποία φωσφορυλιώνει το συμπλόκο συλλογής φωτός του PS II. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα να μειώνεται το μέγεθος του ενεργού τμήματος του συμπλόκου συλλογής φωτός του

PS II. Επομένως, η φωσφορυλίωση του PS II αποτελεί φωτοπροστατευτικό μέτρο, η αποτελεσματικότητά του οποίου όμως είναι περιορισμένη δεδομένου ότι η συγκεκριμένη πρωτεϊνική κινάση αδρανοποιείται κάτω από συνθήκες υψηλής έντασης ακτινοβολίας (Niyogi 1999).

- Τέλος, έχει προταθεί από τους Critchley and Russel (1994) ότι κάτω από συνθήκες έντονης ακτινοβολίας δημιουργείται ένας πληθυσμός διαφοροποιημένων PS II τα οποία δεν συμμετέχουν στη μη κυκλική ροή ηλεκτρονίων. Το μέγεθος του πληθυσμού εξαρτάται από την ένταση του φωτός, την διάταξη των χλωροπλαστών στο φύλλο και τη μορφολογία των grana. Τόσο η διάταξη των χλωροπλαστών όσο και η μορφολογία των grana καθορίζεται ως ένα βαθμό από τις συνθήκες φωτός που επικρατούν κατά το στάδιο της ανάπτυξης των φυτών. Στον συγκεκριμένο υποπληθυσμό PS II, η δομή της πρωτεΐνης D_1 διαφοροποιείται, γεγονός που προκαλεί την αδρανοποίηση του συμπλόκου έκλυσης οξυγόνου (O_2) και την αλλαγή της ροής των ηλεκτρονίων. Πιο συγκεκριμένα, σε συνθήκες παρόμοιες με αυτές που παρατηρείται η αδρανοποίηση του κέντρου έκλυσης οξυγόνου, η φαιοφυτίνη ανάγει το κυτόχρωμα b_{559} . Έτσι, τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται από την φαιοφυτίνη στο κυτόχρωμα b_{559} και μέσω της τυροσίνης (Yz^+) επιστρέφουν στη P_{680} (σχήμα 1). Με αυτόν τον τρόπο επιτυγχάνεται τόσο η διατήρηση της ροής των ηλεκτρονίων όσο και η κατανάλωση ενέργειας.



Σχήμα 1: Α. απεικονίζεται η ροή ηλεκτρονίων όταν το PS II είναι ενεργό (active). Β. απεικονίζεται η κυκλική ροή ηλεκτρονίων εντός του PS II όταν είναι μη ενεργό (non-active).

Φυσιολογικοί μηχανισμοί προστασίας

Προκειμένου να διατηρηθεί η φωτοσυνθετική λειτουργία σταθερή, κάτω από συνθήκες υψηλής έντασης φωτισμού, τα φυτά έχουν αναπτύξει μηχανισμούς προστασίας της φωτοσυνθετικής συσκευής. Σε βιοχημικό επίπεδο, η απόσβεση της πλεονάζουσας ενέργειας των φωτοχημικών κέντρων γίνεται μέσα από τους εξής μηχανισμούς:

α. Επανεκπομπή των φωτονίων με τη μορφή φθορισμού.

β. Κατανάλωση της πλεονάζουσας ενέργειας με τη μορφή ATP σε μεταβολικές διαδικασίες μέσω των οποίων δεν παράγονται ανηγμένα μόρια. Στις διαδικασίες αυτές περιλαμβάνονται η φωτοαναπνοή, η ενεργητική μεταφορά ιόντων και η αντίδραση Mehler.

γ. Η πλεονάζουσα ενέργεια των φωτοσυστημάτων αποσβένεται με τη μορφή θερμότητας (θερμική απόσβεση) (Καραμπουρνιώτης 2003).

Το φαινόμενο του φθορισμού παρατηρείται κατά την ενεργειακή μετάπτωση ενός μορίου χλωροφύλλης. Κάθε μόριο χλωροφύλλης που απορροφά φως και φθάνει σε ένα ενεργειακό επίπεδο S_n αποδιεγείρεται και μεταπίπτει σταδιακά σε χαμηλότερα ενεργειακά επίπεδα μέχρι να φθάσει στο επίπεδο S_1 (π.χ. $S_3 \rightarrow S_2 \rightarrow S_1$). Στη συνέχεια, η αποδιέγερσή του από το ενεργειακό επίπεδο S_1 στο ενεργειακό επίπεδο S_0 μπορεί να γίνει είτε απευθείας είτε μέσω ενός ενδιάμεσου ενεργειακού επιπέδου T_1 (τριπλότητας). Τα ενεργειακά επίπεδα S (singlet) υποδηλώνουν μια αντιπαράλληλη διάταξη των ηλεκτρονιακών spin, ενώ αντίθετα τα ενεργειακά επίπεδα T (triplet) παρουσιάζουν παράλληλα spin. Η ενεργειακή μετάπτωση του μορίου της χλωροφύλλης από υψηλά επίπεδα S μέχρι το ενεργειακό επίπεδο S_1 συνοδεύεται πάντοτε από την απελευθέρωση ενέργειας με τη μορφή θερμότητας. Η απελευθέρωση ενέργειας κατά τη μετάπτωση $S_1 \rightarrow S_0$ μπορεί να παρουσιαστεί είτε ως εκπομπή θερμότητας είτε ως εκπομπή φωτονιακής ακτινοβολίας, η οποία μπορεί φυσικά να χρησιμοποιηθεί για την ενεργειακή διέγερση γειτονικών μορίων. Η εκπομπή φωτονιακής ακτινοβολίας κατά την αποδιέγερση διεγερθέντος μορίου από την S_1 στην S_0 ονομάζεται φθορισμός. Ο φθορισμός δεν αποτελεί σημαντικό προστατευτικό μηχανισμό των φυτών καθώς μόνο ένα μικρό ποσοστό της περίσσειας ενέργειας, περίπου στο 3-4%, μπορεί να αποσβεστεί μέσω αυτού. Όμως, η εκπομπή φωτονιακής ακτινοβολίας κατά την διάρκεια του φαινομένου του φθορισμού της χλωροφύλλης, μπορεί να χρησιμοποιηθεί:

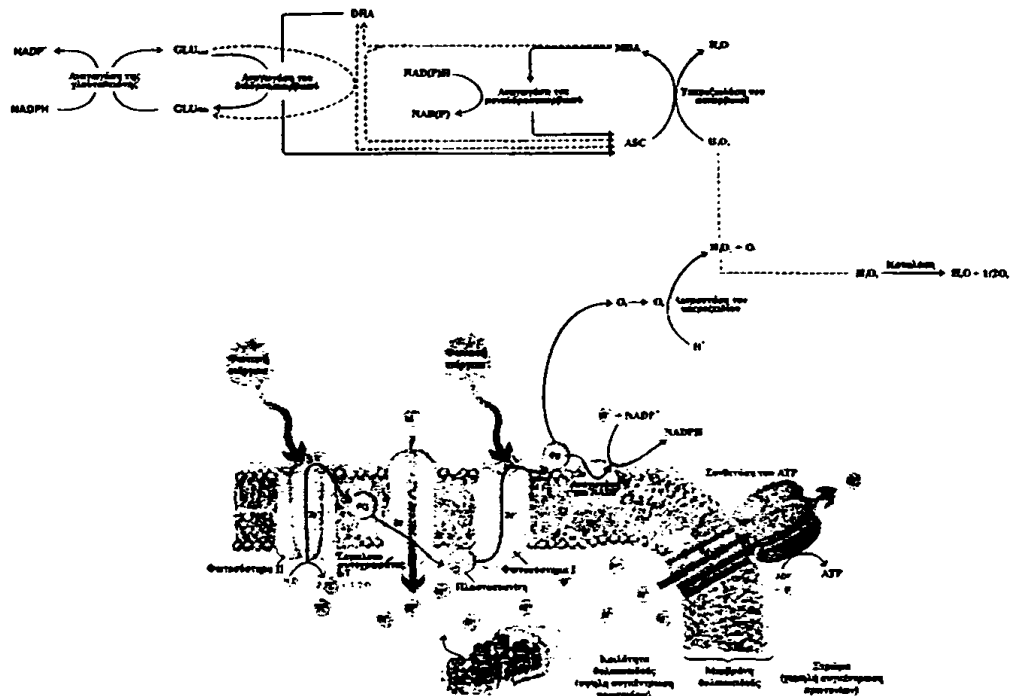
- για τον υπολογισμό της αποδοτικότητας της φωτοσυνθετικής συσκευής, όσον αφορά τη μετατροπή της φωτεινής ενέργειας σε φωτοχημικό έργο
- για τον υπολογισμό του βαθμού αδρανοποίησης του κέντρου αντίδρασης στο PS II
- καθώς και για τον υπολογισμό της μη φωτοχημικής απόσβεσης μέσω της εκπομπής θερμότητας (Schulze and Candwell 1997).

Από όλα τα παραπάνω γίνεται κατανοητό ότι το είδος της ενέργειας που απελευθερώνεται κατά την αποδιέγερση των φωτοσυνθετικών χρωστικών καθορίζει και την φωτοσυνθετική δραστηριότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής. Όταν η διοχτευμένη φωτονιακή ενέργεια χρησιμοποιηθεί αποτελεσματικά στη φωτοχημική διαδικασία της φωτοσύνθεσης, τότε έχουμε μειωμένο φθορισμό (Schulze and Candwell 1997).

Εκτός από τη μη κυκλική και την κυκλική ροή ηλεκτρονίων, υπάρχει μια εναλλακτική ροή ηλεκτρονίων, η ψευδοκυκλική ροή ηλεκτρονίων ή αντίδραση Mehler. Μάλιστα ο μηχανισμός αυτός αποτελεί το βασικό προστατευτικό μηχανισμό των πλαστιδίων, όπου δεν υπάρχει καταλάση και όπου παράγεται πληθώρα ελευθέρων μορφών οξυγόνου (ROS) κατά τη διάρκεια των βιοχημικών διεργασιών. Η ψευδοκυκλική ροή ηλεκτρονίων έχει πολλές ομοιότητες με τη μη κυκλική ροή ηλεκτρονίων. Η ροή ηλεκτρονίων από την φωτόλυση του νερού μέχρι την αναγωγή της φερρεδοξίνης είναι η ίδια και στις δύο διαδικασίες. Συγκεκριμένα ο κύκλος περιλαμβάνει την μετατροπή του H_2O_2 σε H_2O και του ασκορβικού σε αφυδροασκορβικό, με το ένζυμο της ασκορβικής περοξειδάσης και την χρήση ανηγμένης γλουταθειόνης από το ένζυμο διϋδροασκορβική αναγωγάση για την αναγωγή του αφυδροασκορβικού και την αναπαραγωγή ασκορβικού. Τέλος,



περιλαμβάνει την κατάλυση της γλουταθειόνης από την αναγωγή και την αναπαραγωγή ανηγμένης γλουταθειόνης από αναγωγικά ισοδύναμα, προερχόμενα από το NADPH. Σημειωτέον ότι η συγκέντρωση του τελευταίου στον χλωροπλάστη δεν είναι περιοριστική σε συνθήκες φωτός που ευνοούν την παραγωγή H_2O_2 (Κωνσταντινίδου 2003). Εφόσον το φυτό διαθέτει το ενζυμικό σύστημα απόσβεσης του O_2^- που περιγράφηκε παραπάνω, δημιουργείται ένας κύκλος που ξεκινάει με την φωτόλυση του νερού στο PS II και καταλήγει στην ενζυμική μετατροπή του H_2O_2 σε νερό. Για το λόγο αυτό ο παραπάνω μηχανισμός έχει ονομαστεί κύκλος νερού-νερού (water-water cycle) (σχήμα 2).



Σχήμα 2: Το ενζυμικό σύστημα απόσβεσης του O_2^- . Οι στικτές γραμμές αντιπροσωπεύουν μη ενζυμικές μετατροπές. ASC ασκορβικό, MDA μονοδεϋδροασκορβικό, DHA διϋδροασκορβικό, GLU γλουταθειόνη.

Εκτός από την απόσβεση του O_2^- , ο κύκλος νερού-νερού ασκεί περαιτέρω φωτοπροστατευτική δράση καθώς:

- συντηρεί τη ροή ηλεκτρονίων, μεταβιβάζοντας ηλεκτρόνια από την φερρεδοξίνη στο οξυγόνο
- καταναλώνει NADPH στις διάφορες ενζυμικές μετατροπές κατά την απόσβεση του O_2^-
- συνεισφέρει στη διατήρηση της διαφοράς pH μεταξύ των δύο πλευρών των θυλακοειδών, συνθήκη απαραίτητη για την παραγωγή ATP, αλλά και τη λειτουργία του κύκλου των ξανθοφυλλών (δες παρακάτω).

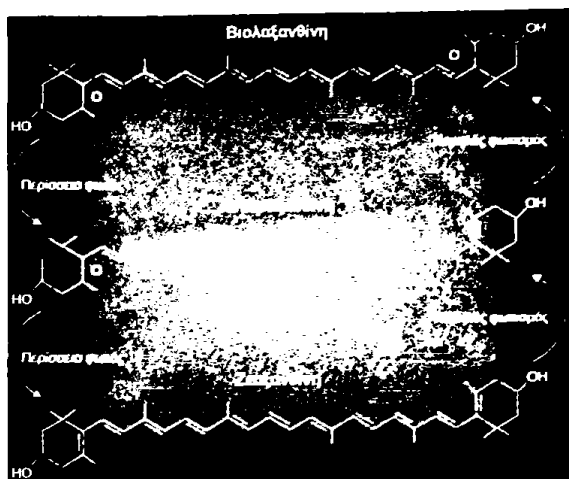
Όσον αφορά την φωτοαναπνοή, ειδικά σε συνθήκες περιορισμού του CO_2 , είναι σε θέση να συντηρήσει μια σημαντική ροή ηλεκτρονίων αλλά και να συμβάλλει στην κατανάλωση της περίσσειας ενέργειας. Έτσι, σε φυτά στα οποία παρατηρείται έντονα το



φαινόμενο της φωτοαναπνοής, οι αρνητικές επιπτώσεις της φωτοαναστολής εμφανίζονται σε μικρότερο βαθμό σε σχέση με φυτά στα οποία η φωτοαναπνοή κυμαίνεται σε χαμηλά επίπεδα (Niyogi 1999).

Ο τέταρτος μηχανισμός αφορά κυρίως στον κύκλο των ξανθοφυλλών (σχήμα 3), ο οποίος παρέχει τη δυνατότητα απόσβεσης της ενέργειας διέγερσης μέσω ορισμένων καροτενοειδών. Τα καροτενοειδή εκτελούν βασικούς φωτοπροστατευτικούς ρόλους στους χλωροπλάστες δεδομένου ότι προκαλούν απόσβεση της χλωροφύλλης στην κατάσταση διέγερσης τριπλότητας, και αποτοξίνωση των ελευθέρων ριζών οξυγόνου ή άλλων ενεργών μορφών οξυγόνου, που σχηματίζονται λόγω της έκθεσης σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας, μέσω εξειδικευμένων αντιδράσεων (Choudhury and Behera 2001).

Ενδιαφέρον παρουσιάζει η τοπολογία των καροτενοειδών στο φωτοσύστημα II. Το φωτοχημικό κέντρο περιστοιχίζεται από δύο διαφορετικού μεγέθους και σύστασης σύμπλοκα αντενών. Εγγύτερα του φωτοχημικού κέντρου, εντοπίζεται το μικρό σύμπλοκο το οποίο περιλαμβάνει ένα περιορισμένο μόνο κλάσμα της συνολικής χλωροφύλλης, αποτελείται κυρίως από Ch1a και είναι πλούσιο σε συστατικά του κύκλου των ξανθοφυλλών, ενώ εξωτερικά αυτού εδράζεται το μεγάλο σύμπλοκο της αντέννας το οποίο δεσμεύει περισσότερα μόρια χλωροφύλλης και αποτελείται κυρίως από χλωροφύλλη b (Ch1b). Τα δεδομένα δείχνουν ότι το μεγάλο περιφερειακό σύμπλοκο φωτοσυλλογής πιθανώς να αποτελεί το σημείο στο οποίο λαμβάνει χώρα η εποξειδωση της ζεαξανθίνης (Demmig-Adams and Adams 1996). Σημαντικό ρόλο στην φωτοπροστασία διαδραματίζουν το β-καροτένιο και οι ξανθοφύλλες. Το β-καροτένιο προκαλεί άμεση απόσβεση τόσο των ελευθέρων ριζών οξυγόνου (ROS) όσο και της χλωροφύλλης από την κατάσταση διέγερσης τριπλότητας, η οποία ευνοεί τον σχηματισμό της ελεύθερης ρίζας οξυγόνου (Cogdell and Frank 1987), ενώ οι ξανθοφύλλες περιορίζουν τον σχηματισμό της χλωροφύλλης στην κατάσταση διέγερσης τριπλότητας αποσβaineοντας την ενέργεια των μορίων από την κατάσταση διέγερσης απλότητας της (¹Ch1) (Choudhury and Behera 2001). Ο κύκλος των ξανθοφυλλών (σχήμα 3) περιλαμβάνει τρία καροτενοειδή (βιολαξανθίνη, ανθεραξανθίνη και ζεαξανθίνη), των οποίων η συγκέντρωση παρουσιάζει ημερονύκτια διακύμανση, ανάλογα με τις ανάγκες του φυτού για φωτοπροστασία. Οι τρεις ξανθοφύλλες διαφέρουν μεταξύ τους κατά ένα άτομο οξυγόνου και η μεταξύ τους μετατροπή πραγματοποιείται ενζυμικά, με τη δράση της απο-εποξειδάσης της βιολαξανθίνης και της εποξειδάσης της ζεαξανθίνης. Στη διάρκεια της νύχτας ή κάτω από συνθήκες χαμηλού φωτισμού, η ισορροπία του κύκλου τείνει προς την φωτοπροστατευτικά μη δραστική βιολαξανθίνη, ενώ όσο αυξάνεται η ένταση του φωτός η ισορροπία του κύκλου μετατοπίζεται προς τις φωτοπροστατευτικά δραστικές ανθεραξανθίνη και ζεαξανθίνη. Έτσι, στη διάρκεια μιας ανέφελης ημέρας, νωρίς το πρωί παρατηρούνται υψηλές συγκεντρώσεις βιολαξανθίνης, ενώ κατά την διάρκεια του μεσημεριού υψηλές συγκεντρώσεις ανθεραξανθίνης και ζεαξανθίνης. Με άλλα λόγια, όταν υπάρχει ανάγκη φωτοπροστασίας η ισορροπία του κύκλου των ξανθοφυλλών μετατοπίζεται προς την φωτοπροστατευτική κατεύθυνση, ως απόκριση στις προοδευτικά αυξανόμενες εντάσεις φωτός (Λεβίζου και Κυπαρίσσης 2004).



Σχήμα 3: Κύκλος των ξανθοφυλλών

Όπως προαναφέρθηκε, οι ξανθοφύλλες, οι οποίες εδράζονται στους χλωροπλάστες έχουν ως κύρια λειτουργία να αυξάνουν την μη φωτοχημική απόσβεση της πλεονάζουσας ενέργειας διέγερσης με τη μορφή θερμότητας και να προστατεύουν με τον τρόπο αυτό τους χλωροπλάστες από την καταπόνηση της πλεονάζουσας ακτινοβολίας (Demmig-Adams 1990, Gilmore and Govindjee 1999, Bukhov *et al.* 2001, Grudziński *et al.* 2001). Η λειτουργία του κύκλου των ξανθοφυλλών επάγεται από ισχυρά όξινο pH στην κοιλότητα των θυλακοειδών (Demmig-Adams and Adams 1996), καθώς και από την παρουσία ασκορβικού οξέος (Hall and Rao 1999). Η επικράτηση συνθηκών φωτοαναστολής προκαλεί τη δημιουργία μιας πολύ υψηλής τιμής διαφοράς pH (ΔpH) μεταξύ της κοιλότητας του θυλακοειδούς (χαμηλό pH) και του στρώματος (υψηλό pH) στους χλωροπλάστες. Υπό κανονικές συνθήκες, η διαβάθμιση αυτή του pH τροφοδοτεί ενεργειακά τις διαδικασίες φωτοφωσφορυλίωσης και επομένως εξασφαλίζει την παραγωγή ATP. Ωστόσο, σε συνθήκες φωτοαναστολής η δημιουργία πολύ υψηλής ΔpH αποτελεί το σήμα κινδύνου το οποίο σηματοδοτεί την έναρξη λειτουργίας των προστατευτικών μηχανισμών (Καραμπουρνιώτης 2003). Έτσι, η έντονη οξίνιση της κοιλότητας των θυλακοειδών προκαλεί μεταβολές στη διαμόρφωση των πρωτεϊνών που σχηματίζουν σύμπλοκα με τις χρωστικές στην αντένα φωτοσυλλογής του PS II καθώς και επαναδιευθέτηση των χρωστικών (Καραμπουρνιώτης 2003). Συνεπώς, τα PS I και PS II μεταπίπτουν από την κατάσταση υψηλής απόδοσης στην κατάσταση φωτοπροστασίας. Λόγω των πολύ χαμηλών τιμών του pH της κοιλότητας του θυλακοειδούς δραστηριοποιείται η απο-εποξειδάση της βιολαξανθίνης, με αποτέλεσμα την ενδομετατροπή της βιολαξανθίνης σε ζεαξανθίνη, μέσω του σχηματισμού της ανθεραξανθίνης (Καραμπουρνιώτης 2003). Η μετατροπή αυτή παίζει σημαντικό ρόλο στην ρύθμιση της δέσμευσης ακτινοβολίας από τα συστήματα φωτοσυλλογής (LHC) και στην επακόλουθη διάχυση της ενέργειας (Choudhury and Behera 2001). Τα ένζυμα που εμπλέκονται στις ενδομετατροπές στον κύκλο των ξανθοφυλλών είναι η αποεποξειδάση της βιολαξανθίνης (VDE) και η εποξειδάση της ζεαξανθίνης (ZE). Η βιολαξανθίνη μετατρέπεται με αποεποξειδάση σε ζεαξανθίνη με τελική κατάληξη δομικές μεταβολές στα σύμπλοκα LHC (Choudhury and Behera 2001). Τα παραπάνω φαινόμενα έχουν ως τελικό αποτέλεσμα την κατευθυνόμενη απόσβεση του φθορισμού της χλωροφύλλης (Choudhury and Behera 2001). Πιο συγκεκριμένα, το ένζυμο VDE μετατρέπει την βιολαξανθίνη σε ζεαξανθίνη όταν η τιμή του pH της κοιλότητας είναι χαμηλή, φαινόμενο

το οποίο προκαλείται από υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας, ενώ από την άλλη πλευρά η εποξειδάση της ζεαξανθίνης καταλύει τον σχηματισμό της βιολαξανθίνης από την ζεαξανθίνη. Με την μετατροπή της βιολαξανθίνης σε ζεαξανθίνη, η πλεονάζουσα ενέργεια στην αντένα του PS II αποσβάζεται με τη μορφή θερμότητας (Demmig-Adams 1990). Είναι αξιοσημείωτη η υπόθεση που υποστηρίζει ότι εκτός από την βιολαξανθίνη και την ζεαξανθίνη σημαντικό ρόλο στην απόσβεση της πλεονάζουσας ενέργειας παίζει και η ανθεραξανθίνη. Η τελευταία εμπλέκεται στον φωτοπροστατευτικό μηχανισμό απόσβεσης, καθώς έχει την ικανότητα να παγιδεύει και να αποσβάζει το πλεόνασμα της ενέργειας διέγερσης των συμπλόκων της αντένας του PS II υπό μορφή θερμότητας (Gilmore *et al.* 1998, Gilmore and Yamamoto 2001, Gilmore 2001).

Υπάρχουν δύο θεωρίες που ασχολούνται με την φύση και το μηχανισμό μέσω του οποίου μια απλή μετατροπή στο μόριο των ξανθοφυλλών του LHC επηρεάζει την ισορροπία μεταξύ της δέσμευσης φωτονίων και της απόσβεσης της ενέργειας σε διαφορετικές εντάσεις ακτινοβολίας (Young *et al.* 1997, Horton *et al.* 1999). Η πρώτη περιγράφει ένα θεωρητικό μοντέλο που βασίζεται στην αυθόρμητη singlet-singlet μεταφορά διέγερσης από την Chl στην ζεαξανθίνη και έχει ως αποτέλεσμα την απόσβεση του φθορισμού της χλωροφύλλης και την έκλυση της ενέργειας διέγερσης. Η θεωρία αναφέρεται ως αυθόρμητη (direct) απόσβεση της ενέργειας. Το ενδεχόμενο ότι οι διαφορές στο S_1 ενεργειακό επίπεδο ανάμεσα στην βιολαξανθίνη και στην ζεαξανθίνη μπορεί να ευθύνονται για την δράση της μεσολαβητικής απόσβεσης της περίσσειας ενέργειας προτάθηκε για πρώτη φορά από την Demmig-Adams (1990) και αργότερα διευκρινίστηκε από τους Owens *et al.* (1992). Πρότειναν ότι η ζεαξανθίνη έχει ενεργειακό επίπεδο S_1 πανομοιότυπο με εκείνο του β -καροτενίου. Το S_1 ενεργειακό επίπεδο της ζεαξανθίνης βρίσκεται χαμηλότερα από εκείνο της Chla, επιτρέποντας στο μόριο της ζεαξανθίνης να συμπεριφέρεται ως χοάνη για την περίσσεια ενέργεια της Chla. Η ζεαξανθίνη σε ενεργειακό επίπεδο S_1 δύναται να αποσβέσει τον φθορισμό της Chla, με την απενεργοποίηση της ^1Chl . Αντίθετα, η βιολαξανθίνης με υψηλότερο επίπεδο S_1 θα μπορούσε μόνο να λειτουργήσει ως φωτοσυλλεκτική χρωστική, μεταφέροντας την ενέργεια διέγερσης στην Chla. Επομένως όταν υπάρχει ανάγκη απόσβεσης της περίσσειας ενέργειας σχηματίζεται ζεαξανθίνη μέσα στο LHC II, η οποία συνεισφέρει στην απενεργοποίηση της ^1Chl και στην απόσβεση της πλεονάζουσας ενέργειας υπό μορφή θερμότητας (Gilmore 1997, Minkov *et al.* 1999).

Η δεύτερη θεωρία αποσαφηνίζει τον ρόλο των χρωστικών του κύκλου των ξανθοφυλλών στο να προκαλούν μεταβολές στην διάταξη του LHC II στον χώρο, η οποία καταλήγει στη μη φωτοχημική απόσβεση ενέργειας. Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή προτείνεται ότι η ζεαξανθίνη προκαλεί δομικές αλλαγές στο φωτοσυλλεκτικό σύστημα των θυλακοειδών μεμβρανών που συμβάλλουν στη μη φωτοχημική απόσβεση (Gilmore 1997, Minkov *et al.* 1999). Η μείωση του pH στην κοιλότητα του θυλακοειδούς ενεργοποιεί το αποεποξειδάση της βιολαξανθίνης και προωθεί την πρωτονίωση της CP πρωτεΐνης (εικόνα 1). Αυτά τα δύο γεγονότα προκαλούν εξειδικευμένες δομικές αλλαγές στο LHC και μετατροπή της βιολαξανθίνης σε ζεαξανθίνη. Στο φωτοπροστατευτικό σύστημα των πρωτεϊνών που σχηματίζουν χλωροπρωτεϊνικά σύμπλοκα στον φωτοσυνθετικό μηχανισμό με τις χλωροφύλλες a και b, τα μόρια των χλωροφυλλών τοποθετούνται κοντά, αλλά διαχωρίζονται μεταξύ τους από μόρια ξανθοφυλλών. Αυτοί οι ισχυροί αποσβέστες (οι ξανθοφύλλες) εμποδίζουν με τον τρόπο αυτό τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των μορίων της χλωροφύλλης και διευκολύνουν την απόσβεση



(Searle *et al.* 1990) χωρίς ωστόσο να παρεμβαίνουν στην μεταφορά ενέργειας μεταξύ των μορίων της χλωροφύλλης. Η βασική διαδικασία που προκαλεί την απόσβεση με αυτό τον μηχανισμό είναι οι αλλαγές στην κατάσταση ιονισμού των πρωτεϊνών που επισυμβαίνουν και οδηγούν σε μια συσσωμάτωση χλωροφυλλών και ξανθοφυλλών. Έτσι, επιτρέπουν την αυθόρμητη απόσβεση της ^1Chl από την ζεαξανθίνη και την ενεργειακή απόσβεση (Eskling *et al.* 1997, Gilmore 1997). Υπό κανονικές συνθήκες φωτοσύνθεσης η θερμική απόσβεση μπορεί να ευθύνεται για απώλειες πάνω από το 50% της ενέργειας ακτινοβολίας που απορροφάται από τις χλωροφύλλες του ενεργού κέντρου του φωτοσυστήματος II.

Εκτός από τις ξανθοφύλλες, υπάρχουν και άλλα αντιοξειδωτικά μόρια στον χλωροπλάστη, τα οποία μπορούν να ανιχνεύσουν τις ενεργές μορφές οξυγόνου που αναπόφευκτα παράγονται μέσω της φωτοσύνθεσης. Σε πολλές περιπτώσεις, έχει παρατηρηθεί αύξηση των συγκεντρώσεων των αντιοξειδωτικών μορίων κατά την διάρκεια εγκλιματισμού των φυτών σε συνθήκες έντονης ακτινοβολίας.

Ένα σημαντικό αντιοξειδωτικό μόριο είναι η λιπόφιλη α -τοκοφερόλη (βιταμίνη E), στην οποία αποδίδεται ρόλος απόσβεσης του $^1\text{O}_2$ και, κατά συνέπεια, μείωσης των υδροξυλικών ριζών που προέρχονται από την μετατροπή του. Η α -τοκοφερόλη, σε αντίθεση με τις ξανθοφύλλες, δεν είναι δεσμευμένη στις μεμβράνες των θυλακοειδών και επιπλέον πιστεύεται ότι συμβάλλει στον έλεγχο της ρευστότητας και της σταθερότητας της μεμβράνης. Αν και η α -τοκοφερόλη είναι η πιο άφθονη τοκοφερόλη στον χλωροπλάστη, άλλες τοκοφερόλες όπως η β - και η γ -τοκοφερόλη είναι παρούσες σε χαμηλά επίπεδα. Οι μικρότερες τοκοφερόλες είναι ενδιάμεσες στην σύνθεση της α -τοκοφερόλης. Δυστυχώς, υπάρχουν λίγα στοιχεία που να δείχνουν την σημασία των συγκεκριμένων τοκοφερολών στην φωτοπροστασία. Πρέπει να τονιστεί ότι το ασκορβικό οξύ εκτός του ότι συμβάλλει στην αποτροπή οξειδωτικής ζημίας μέσω της απόσβεσης των $^1\text{O}_2$, O_2^- και των υδροξυλικών ριζών συμμετέχει και στην εκ νέου σύνθεση της α -τοκοφερόλης (Niyogi 1999).

Μηχανισμοί επιδιόρθωσης

Οι παραπάνω μηχανισμοί σε ορισμένες περιπτώσεις δεν παρέχουν επαρκή προστασία έναντι της φωτοοξειδωσης της φωτοσυνθετικής συσκευής. Η αδυναμία των μηχανισμών προστασίας σε συνθήκες καταπόνησης από υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας αντισταθμίζεται με τη δραστηριοποίηση μηχανισμών επιδιόρθωσης των ζημιών οι οποίες έχουν προκύψει. Συνήθως περιλαμβάνουν αναπλήρωση ενζυμικών μορίων ή /και χρωστικών με *de novo* σύνθεσή τους (Καραμπουρνιώτης 2003).

Η καταστροφή της πρωτεΐνης D_1 καθιστά το κέντρο αντίδρασης του PS II μη λειτουργικό. Για την επιδιόρθωση του μη λειτουργικού κέντρου αντίδρασης του PS II απαιτείται η μεταφορά του συμπλόκου στο μικροχώρο (lumen) του θυλακοειδούς, όπου η κατεστραμμένη πρωτεΐνη D_1 απομακρύνεται από μια θερμο-ευαίσθητη πρωτεάση. Ακολουθεί η σύνθεση νέας D_1 πρωτεΐνης, η οποία στη συνέχεια τοποθετείται στο κέντρο αντίδρασης του PS II. Έπειτα το επιδιορθωμένο PS II επιστρέφει στη μεμβράνη του θυλακοειδούς και επανακτά την φωτοσυνθετική του ικανότητα. Συνεπώς, η ένταση του φαινομένου της φωτοαναστολής δεν εξαρτάται μόνο από τον ρυθμό καταστροφής της D_1 πρωτεΐνης, αλλά και από τον ρυθμό επανασύνθεσης της, καθώς και από την ταχύτητα μετακίνησης του PS II από και προς το μικροχώρο του θυλακοειδούς. Επομένως, αυτοί οι



παράγοντες επηρεάζουν τόσο την έκταση της φωτοαναστολής όσο και τον ρυθμό επανάκαμψης του φωτοσυνθετικού μηχανισμού και εξηγούν εν μέρει την επίδραση των περιβαλλοντικών συνθηκών στο φαινόμενο της φωτοαναστολής (Long and Humphries 1994).



Σκοπός της εργασίας

Στα περισσότερα καλλιεργούμενα φυτικά είδη η γεωπονική έρευνα παρέχει σήμερα βελτιωμένες ποικιλίες με γενετικά χαρακτηριστικά τα οποία συμβάλλουν στην αύξηση της γεωργικής παραγωγής και της εμπορευσιμότητας των προϊόντων. Ωστόσο, οι σύγχρονες ποικιλίες καλλιεργουμένων φυτών συχνά εμφανίζονται ελλειπείς ως προς χαρακτηριστικά τα οποία σχετίζονται με την αντοχή σε παράγοντες καταπόνησης, είτε βιοτικούς όπως τα φυτοφάγα και τα παθογόνα, είτε αβιοτικούς όπως η εδαφική ξηρασία και οι ακραίες θερμοκρασίες. Ωστόσο, τέτοια χαρακτηριστικά βρίσκονται σε ισορροπία στους φυσικούς πληθυσμούς. Για το λόγο αυτό οι τελευταίοι αποτελούν συχνά πολύτιμες γενετικές δεξαμενές από τις οποίες μπορούν να αντληθούν γονίδια με σκοπό την πρόσδοση χαρακτηριστικών ανθεκτικότητας σε καλλιεργούμενες ποικιλίες (Simmons and Smart 1999). Σκοπός της εργασίας ήταν η σύγκριση σε οικοφυσιολογικό επίπεδο μεταξύ δύο πούλικιών αρακά (*Pisum sativum* L.) και κουκιού (*Vicia faba* L.). Έτσι, επιλέχθηκαν δύο ποικιλίες αρακά, η ποικιλία Progress 9 (εμπορική) και μια τοπική ποικιλία (παραδοσιακή) της Πτολεμαΐδας, καθώς και δύο ποικιλίες κουκιού, η ποικιλία Super Aqua Dulce (εμπορική) και μια τοπική ποικιλία (παραδοσιακή) της Πτολεμαΐδας. Τα φυτά καλλιεργήθηκαν στο πεδίο σε χαμηλές θερμοκρασίες και πλήρη ένταση ηλιακής ακτινοβολίας. Η έκθεση των φυτών στο συνδυασμό χαμηλών θερμοκρασιών και υψηλών εντάσεων ηλιακής ακτινοβολίας οδηγεί στη μείωση της φωτοσυνθετικής ικανότητας των φυτών λόγω συσσώρευσης βλαβών κυρίως στο φωτοσύστημα II. Έτσι, μελετήθηκαν ανατομικές και φυσιολογικές παράμετροι, οι οποίες σχετίζονται με την φωτοσύνθεση και την φωτοπροστασία.

Υλικά και μέθοδοι

Πειραματικό Υλικό

Το πείραμα διεξήχθη στο αγρόκτημα του Εργαστηρίου Βοτανικής του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων. Η περιοχή βρίσκεται σε υψόμετρο 500 μέτρων, με γεωγραφικό πλάτος 39°40' Β και γεωγραφικό μήκος 20°51' Α, ενώ το κλίμα της περιοχής χαρακτηρίζεται ηπειρωτικό.

Ο αρακάς (*Pisum sativum* L.) είναι μονοετής αυτογονιμοποιούμενη πόα, η οποία πιστεύεται ότι είναι μεσογειακής καταγωγής. Πρόκειται για φυτό υγρών και προπαντός δροσερών περιοχών. Καλλιεργείται σε όλα σχεδόν τα εδάφη, από ελαφρά αμμοαργιλώδη μέχρι συνεκτικά αργιλώδη, προτιμά όμως τα γόνιμα και καλά στραγγιζόμενα αργιλλοπηλώδη. Η καλλιέργειά του είναι περισσότερο διαδεδομένη στα μεγαλύτερα γεωγραφικά πλάτη. Καλλιεργείται κυρίως στην Β. και Κ. Ευρώπη στις Η.Π.Α, και την Ευρωπαϊκή Ρωσία (Αγγίδης 1998).

Το κουκί (*Vicia faba* L.) είναι ετήσιο σταυρογονιμοποιούμενο ποώδες φυτό, το οποίο κατάγεται από την Ν.Δ. Ασία. Είναι ανθεκτικό στις χαμηλές θερμοκρασίες και ιδιαίτερος απαιτητικό σε υγρασία. Προσαρμόζεται εύκολα σε ποικιλία εδαφών, προτιμά όμως περισσότερο τα σχετικά βαριά πηλώδη εδάφη με καλή στράγγιση. Καλλιεργείται κυρίως στις παραμεσόγειες χώρες, στην Δ. Ευρώπη ως τον 60° Β.Π., στην Ασία και στην Βραζιλία (Δημητρακάκης 1982).

Η πειραματική περίοδος κατά την οποία εξετάστηκε η επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών σε συνδυασμό με υψηλές εντάσεις ηλιακής ακτινοβολίας, στην φωτοσυνθετική ικανότητα των φυτών ξεκίνησε στις 18 Ιανουαρίου 2005 και έληξε στις 25 Μαρτίου 2005.

Στις 18 Ιανουαρίου 2005 ξεκίνησε η διαδικασία φύτευσης των σπερμάτων. Εκατό σπέρματα, κάθε ποικιλίας, τοποθετήθηκαν σε μικρά γλαστράκια διαστάσεων 5x5 cm, σε συνθήκες φυσικού φωτισμού και θερμοκρασία 19 °C. Χρησιμοποιήθηκε όξινο φυτόχωμα (pH 6,2) και περλίτης σε αναλογία 3:1. Η σύσταση του φυτοχώματος ήταν η εξής: 80% τύρφη (Blonde-Black), 8% χουμικά, φουλβικά οξέα και χουμίνες, 2% δολομίτης, 7% ανόργανα συστατικά (N,P,K) και 3% ιχνοστοιχεία. Ύστερα από 14 ημέρες στις προαναφερθείσες συνθήκες, όλα τα αρτίβλαστα είχαν εκπτύξει πλήρως το πρώτο ζεύγος κανονικών φύλλων. Με βάση μετρήσεις των μορφολογικών χαρακτηριστικών (αριθμός φύλλων και ύψος), επλέχθηκαν από κάθε ποικιλία 15 υγιή και ομοιόμορφα φυτά. Ακολούθως, τα νεαρά φυτάρια μεταφυτεύθηκαν σε γλάστρες όγκου 2L (εικόνες 3, 4). Για την μεταφύτευση χρησιμοποιήθηκε φυτόχωμα ίδιας σύστασης ενώ και η αναλογία φυτοχώματος περλίτη παρέμεινε σταθερή. Στις 11 Φεβρουαρίου τα φυτά τοποθετήθηκαν στο πεδίο και ύστερα από χρονικό διάστημα 14 ημερών, κατά το οποίο πραγματοποιήθηκε ο εγκλιματισμός των φυτών στις χαμηλές θερμοκρασίες, ξεκίνησαν οι μετρήσεις. Σε όλη την διάρκεια του πειράματος τα φυτά ποτίζονταν ανά τακτά χρονικά διαστήματα.



Εικόνα 3: Φυτά κουκιού μετά την μεταφύτευση σε γλάστρες όγκου 2L. Αριστερά της εικόνας η παραδοσιακή ποικιλία ενώ δεξιά βρίσκεται η εμπορική ποικιλία.



Εικόνα 4: Φυτά αρακά μετά την μεταφύτευση σε γλάστρες όγκου 2L. Αριστερά της εικόνας η εμπορική ποικιλία ενώ δεξιά βρίσκεται η παραδοσιακή ποικιλία.

Δειγματοληψίες

Σε τακτά χρονικά διαστήματα κατά την διάρκεια της πειραματικής περιόδου, πραγματοποιούνταν μετρήσεις της ανάπτυξης των φυτών καθώς και κάποιων φυσιολογικών τους παραμέτρων.

Μορφολογικές παράμετροι

Ανάπτυξη

Σε εβδομαδιαία βάση γινόταν καταγραφή του ύψους του φυτού και του αριθμού των φύλλων. Επιπλέον, στο τέλος της πειραματικής περιόδου έγινε μέτρηση της συνολικής επιφάνειας των φύλλων ανά φυτό. Προκειμένου να μετρηθεί η συνολική επιφάνεια των φύλλων, έγινε αποφύλλωση των φυτών και εν συνεχεία τα φύλλα φωτογραφήθηκαν ενώ προκειμένου να μετρηθεί η επιφάνεια του ελάσματος. Ο υπολογισμός της φυλλικής επιφάνειας σε cm^2 έγινε μέσω κατάλληλου λογισμικού. Τέλος, μετρήθηκε το ξηρό βάρος των φύλλων, των βλαστών και των ριζών. Για τον σκοπό αυτό, από κάθε φυτό διαχωρίστηκαν επιπλέον οι βλαστοί και το ριζικό σύστημα. Στη συνέχεια τοποθετήθηκαν με χάρτινα σακουλάκια στον κλίβανο, στους 60°C , όπου τα φύλλα παρέμειναν για 48 ώρες ενώ οι βλαστοί και οι ρίζες παρέμειναν για 72 ώρες. Το ξηρό βάρος του κάθε φυτικού μέρους ζυγίστηκε με ζυγό ακριβείας (Ohaus, Adventurer Balances).



Ειδική μάζα φύλλου (LSM)

Για τον υπολογισμό της ειδικής μάζας φύλλου (Leaf Specific Mass, LSM) χρησιμοποιήθηκαν τα στοιχεία που προέκυψαν από την μέτρηση του ξηρού βάρους των φύλλων και της συνολικής φυλλικής επιφάνειας. Η ειδική μάζα φύλλου αποτελεί το λόγο του ξηρού βάρους των φύλλων σε γραμμάρια (g) προς τη συνολική φυλλική επιφάνεια σε τετραγωνικά δεκατόμετρα (dm^2).

Το πάχος του φύλλου

Η μέτρηση του πάχους των φύλων και των τεσσάρων ποικιλιών έγινε με παχύμετρο ακριβείας 0,01 mm (Mitutoyo), σε πλήρως αναπτυγμένα φύλλα.

Βιοχημικές και Φυσιολογικές Παράμετροι

Συγκέντρωση χλωροφυλλών

Το ποσό των χλωροφυλλών μετρήθηκε με το φορητό χλωροφυλλόμετρο CCM-200 (Opti-sciences). Η μέτρηση με το συγκεκριμένο όργανο βασίζεται στην σύγκριση της διαπερατότητας του φύλλου σε δύο μήκη κύματος: στα 650 nm, όπου απορροφά το χλωροφύλλη και στα 940 nm, όπου δεν απορροφά κανένα συστατικό του φύλλου, και η οποίο χρησιμοποιείται προκειμένου να αντισταθμιστούν διαφορές οι οποίες οφείλονται στα διαφορετικά χαρακτηριστικά των φύλλων, π.χ. το πάχος των φύλλων. Έτσι, το όργανο με βάση την διαπερατότητα του φύλλου σε αυτά τα δύο μήκη κύματος υπολογίζει μία τιμή η οποία είναι ανάλογη της συγκέντρωσης χλωροφύλλης στο δείγμα. Καθώς το χλωροφυλλόμετρο δίνει σχετικές τιμές, είναι αναγκαία η βαθμονόμησή του με τις πραγματικές συγκεντρώσεις που προκύπτουν από την κλασική φασματοφωτομετρική μέθοδο (Lichtenthaler and Wellburn 1983). Και για τις τέσσερις ποικιλίες η πρότυπη καμπύλη κατασκευάστηκε ως εξής: ολόκληρα φύλλα διαφόρων ηλικιών (συνεπώς διαφορετικών συγκεντρώσεων χλωροφύλλης) φυτών που συμμετείχαν στο πείραμα, εκχυλίστηκαν σε πορσελάνινο γουδί με άμμο και μικρή ποσότητα CaCO_3 , χρησιμοποιώντας ως εκχυλιστικό, διάλυμα ακετόνης 80%. Το εκχύλισμα φυγοκεντρήθηκε για 10 λεπτά στα 2500g, ογκομετρήθηκε και ακολούθησε φωτομέτρηση στα 720, 663, 646, και 470 nm. Η απορρόφηση (A) στα 720 nm οφείλεται σε πιθανό σκεδασμό και η τιμή αυτή αφαιρείται από τις αντίστοιχες στα 663, 646, και 470 nm. Για τον υπολογισμό της συγκέντρωσης των ουσιών σε μg ανά ml διαλύματος χρησιμοποιούνται οι παρακάτω εξισώσεις (Lichtenthaler and Wellburn 1983):

χλωροφύλλη a, μg ανά ml, $\text{Ca}=12,21A_{663}-2,81A_{646}$

χλωροφύλλη b, μg ανά ml, $\text{Cb}=20,13A_{646}-5,03A_{663}$

Ανάλυση Φωτοπροστατευτικών Χρωστικών και παράμετροι λειτουργίας του κύκλου των ξανθοφυλλών

Για την ανάλυση των φωτοσυνθετικών και των φωτοπροστατευτικών (καροτενοειδών) χρωστικών διεξήχθησαν δύο ειδών δειγματοληψίες ώστε να εκτιμηθούν οι παράμετροι λειτουργίας του κύκλου των ξανθοφυλλών (Kyriassis *et al.* 2000). Η πρώτη δειγματοληψία διεξήχθη πριν την ανατολή του ήλιου (05:30–07:00), ενώ η δεύτερη δειγματοληψία το μεσημέρι (11:30–13:00). Και στις δύο περιπτώσεις ελήφθησαν ολόκληρα φύλλα, τα οποία εμβαπτίστηκαν αμέσως σε υγρό άζωτο μέχρι τη μεταφορά τους σε κατάψυξη (-80°C), όπου και παρέμειναν έως ότου να χρησιμοποιηθούν για την χρωματογραφική ανάλυση. Τα δείγματα λειοτριβήθηκαν με υγρό άζωτο έως λεπτή σκόνη και εκχυλίστηκαν σε ακετόνη 80% (10 ml) με ίχνη CaCO_3 με τη βοήθεια άμμου εκχύλισης σε πορσελάνινο γουδί. Το εκχύλισμα καθαρίστηκε από τα στερεά υπολείμματα με φυγοκέντρηση (για 10 λεπτά στα 2500 g). Όλοι οι χειρισμοί πραγματοποιήθηκαν κάτω από χαμηλό φωτισμό. Η χρωματογραφική ανάλυση πραγματοποιήθηκε σύμφωνα με τους Thayer and Bjorkman (1990). Η έκλυση πραγματοποιήθηκε ισοκρατικά (20 λεπτά με ακετονιτρίλιο : μεθανόλη, 85:15 v/v και 20 λεπτά με μεθανόλη : οξικό αιθυλεστέρα, 68:32 v/v, ενώ η ροή της κινητής φάσης ήταν 1 ml min^{-1} . Προκειμένου να ανιχνευθούν οι χρωστικές μετρήθηκε η απορροφητικότητα στα 445 nm. Η μέτρηση έγινε με τον χρωματογράφο FRC-10A Shimadzu ενώ η ολοκλήρωση πραγματοποιήθηκε μέσω του λογισμικού του οργάνου.

Ημερήσιες μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης

Όπως έχει προαναφερθεί η ηλιακή ενέργεια που απορροφάται από τα σύμπλοκα συλλογής φωτός μπορεί να ακολουθήσει μια από τις τρεις οδούς: (α) να χρησιμοποιηθεί στην φωτοσυνθετική διαδικασία, (β) να εκλυθεί υπό τη μορφή θερμότητας και (γ) να εκλυθεί ως φωτονιακή ακτινοβολία (φθορισμός). Αυτές οι διεργασίες δρουν ανταγωνιστικά, με αποτέλεσμα η αύξηση της απόδοσης της μιας εξ αυτών να σημαίνει τη μείωση της απόδοσης των άλλων. Έτσι, μετρώντας την απόδοση του φθορισμού της χλωροφύλλης μπορούμε να συλλέξουμε πληροφορίες για την φωτοχημική διαδικασία και την έκλυση θερμότητας.

Οι αλλαγές του φθορισμού μελετήθηκαν για πρώτη φορά από τον Kautsky το 1960, όταν κατά τη μεταφορά φωτοσυνθετικού υλικού από το σκοτάδι στο φως παρατηρήθηκε αύξηση του φθορισμού της χλωροφύλλης. Αυτή η αύξηση ήταν αποτέλεσμα της αναγωγής κυρίως της κινόνης Q_A , η οποία είναι ο πρωτογενής αποδέκτης ηλεκτρονίων του φωτοσυστήματος II. Υπό κανονικές συνθήκες όταν η Q_A δεχθεί ένα ηλεκτρόνιο από την φαιοφυτίνη, δεν είναι σε θέση να δεχθεί το επόμενο εάν πρώτα δεν προωθήσει το προηγούμενο στον επόμενο δέκτη ηλεκτρονίων Q_B . Κατά τη διάρκεια αυτής της διαδικασίας το κέντρο της αντίδρασης θεωρείται κλειστό. Έτσι, όταν ένα φύλλο μεταφέρεται από το σκοτάδι στο φως τα κέντρα αντίδρασης του PS II προοδευτικά κλείνουν με αποτέλεσμα την αύξηση του φθορισμού. Μετά όμως από μερικά λεπτά το επίπεδο του φθορισμού σταδιακά αρχίζει να μειώνεται. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται επαγωγή του φθορισμού (fluorescence quenching). Η μείωση του φθορισμού οφείλεται: πρώτον, στην αύξηση του ρυθμού μεταφοράς ηλεκτρονίων από το PS II, γεγονός το οποίο οφείλεται κυρίως στην επαγόμενη από το φως ενεργοποίηση των ενζύμων που



συμμετέχουν στον κύκλο του Calvin και στο άνοιγμα των στομάτων και δεύτερον στην αύξηση του ποσού της περίσσειας ενέργειας που εκπέμπεται στο περιβάλλον υπό τη μορφή θερμότητας. Η πρώτη διεργασία αναφέρεται ως φωτοχημική επαγωγή (photochemical quenching) ενώ η δεύτερη ως μη φωτοχημική επαγωγή (non-photochemical quenching, NPQ) (Johnson *et al.* 1990). Σε ένα τυπικό φυτό, οι αλλαγές αυτές έχουν διάρκεια περίπου 15-20 λεπτά, έως ότου αποκατασταθεί μια ισορροπία. Φυσικά αυτός ο χρόνος μπορεί να διαφέρει από φυτό σε φυτό.

Για να αποκτήσουμε χρήσιμες πληροφορίες που αφορούν την φωτοσυνθετική δραστηριότητα ενός φυτού μέσω μετρήσεων της απόδοσης του φθορισμού της χλωροφύλλης, είναι αναγκαίο να γίνει ο διαχωρισμός των συνεισφορών ανάμεσα στο φωτοχημικό και στο μη φωτοχημικό έργο. Η συνήθης προσέγγιση είναι ο «μηδενισμός» της μιας συνεισφοράς, έτσι ώστε η απόδοση του φθορισμού να είναι αποτέλεσμα μιας μόνο διαδικασίας.

Οι μετρήσεις φθορισμού πραγματοποιήθηκαν σε διάφορες ημερομηνίες ανάλογα με την καταλληλότητα των καιρικών συνθηκών (ανέφελος ημέρες σε συνδυασμό με χαμηλές θερμοκρασίες), σε δεκαπέντε φυτά της κάθε ποικιλίας. Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν με το φθορισμόμετρο (PAM 2100, Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany). Το φθορισμόμετρο που χρησιμοποιήθηκε, παρείχε στο φύλλο φως έντασης $15.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν στην άνω επιφάνεια ενός φύλλου από κάθε φυτό.

Η πρώτη μέτρηση έγινε πριν την ανατολή του ηλίου. Λόγω της παραμονής στο σκοτάδι όλοι οι πρωταρχικοί δέκτες ηλεκτρονίων του PS II οξειδώνονται. Κάτω από φυσιολογικές συνθήκες, πρακτικά όλος ο εκπεμπόμενος φθορισμός προέρχεται από τα μόρια της χλωροφύλλης *a*, η οποία σχετίζεται με το φωτοσύστημα II. Έτσι, με τον απότομο φωτισμό, ο φθορισμός (F) ανέρχεται σε ένα αρχικό επίπεδο F_0 που αντιστοιχεί στον βασικό φθορισμό της φωτοσυνθετικής συσκευής πριν το PS II διεργασθεί. Στη συνέχεια και εφ' όσον η ένταση του διεγείροντος φωτός αντιστοιχεί σε επίπεδα κορεσμού, ο αρχικός φθορισμός ανέρχεται σε ένα μέγιστο επίπεδο (F_{max} , F_m) που συμπίπτει με την πλήρη αναγωγή όλων των αποθεμάτων του πρωταρχικού δέκτη Q_A , άρα στο σημείο αυτό η φωτοχημική ικανότητα είναι μηδέν. Η διαφορά μεταξύ μεγίστου και αρχικού φθορισμού ονομάζεται μεταβλητός φθορισμός ($F_v = F_m - F_0$). Ο λόγος του μεταβλητού φθορισμού προς τον μέγιστο φθορισμό (F_v/F_m) αποτελεί έναν πολύ χρήσιμο δείκτη της φωτοχημικής ικανότητας των φυτών καθώς είναι ευθέως ανάλογος με την ανά φωτόνιο απόδοση της φωτοσύνθεσης αποτελώντας έτσι μία καλή ένδειξη φωτοανασταλτικών βλαβών, που μπορούν να προέρχονται από διάφορες μορφές περιβαλλοντικής καταπόνησης (Λεβίζου 2000). Η τιμή της φωτοσυνθετικής αποδοτικότητας του PS II κυμαίνεται από 0 έως 1. Για τα φυτά που δεν έχουν υποστεί φωτοαναστολή, η τιμή του F_v/F_m συνήθως κυμαίνεται γύρω στο 0,8. Σύμφωνα με τους Adams *et al.*, (1990) η παράμετρος αυτή σχετίζεται γραμμικά με την φωτοχημική ικανότητα του φωτοσυστήματος II. Οι τιμές της παραμέτρου αυτής σχετίζονται με τη φυσιολογική κατάσταση των φωτοχημικών κέντρων όσον αφορά στη μεταφορά ενέργειας από τον φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό αντίνα φωτοσυλλογής προς τα φωτοχημικά κέντρα αντίδρασης.

Εν συνεχεία, οι μετρήσεις πραγματοποιούνταν ανά δύο ώρες, καθ' όλη τη διάρκεια της ημέρας, μέχρι τη δύση του ηλίου. Δύο επίσης σημαντικοί μετρούμενοι παράγοντες είναι το F_m' , που αποτελεί τη μέγιστη απόδοση του φθορισμού όταν ένα δείγμα είναι σε

φως και δέχεται παλμό κορεσμού φωτεινής ακτινοβολίας και ο F_t , ο οποίος αντιπροσωπεύει τον φθορισμό σε συγκεκριμένη χρονική στιγμή, και καθορίζεται από το ενεργειακό επίπεδο του δείγματος. Το όργανο μετράει τη θερμοκρασία του φύλλου καθώς και την ένταση της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας στο επίπεδο του φύλλου (PAR).

Οι παράμετροι αυτοί μας δίνουν τη δυνατότητα υπολογισμού της φωτοχημικής αποδοσης του φωτοσυστήματος II (yield) και της μη φωτοχημικής επαγωγής (NPQ) μέσω των εξισώσεων:

$$\text{Yield} = \frac{(Fm' - Ft)}{Fm'}, \text{ αντιπροσωπεύει την φωτοχημική απόδοση του φωτοσυστήματος II.}$$

$$\text{NPQ} = \frac{(Fm - Fm')}{Fm}, \text{ ο συντελεστής αυτός είναι ένα μέτρο της περίσσειας ενέργειας διέγερσης που μετατρέπεται σε θερμότητα.}$$

Μετρήσεις Φωτοσύνθεσης

Οι μετρήσεις φωτοσύνθεσης πραγματοποιήθηκαν στο πεδίο με τον φορητό αναλυτή αερίων (LCPro+, ADC Bioscientific, Hoddensdon, U.K.). Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε διάφορες ημερομηνίες ανάλογα με την καταλληλότητα των καιρικών συνθηκών (ανέφελες ημέρες σε συνδυασμό με χαμηλές θερμοκρασίες), σε δεκαπέντε φυτά της κάθε ποικιλίας. Προκειμένου να καταγραφεί η ημερήσια φωτοσυνθετική ταχύτητα των φύλλων των φυτών έγιναν τρεις μετρήσεις, σε φύλλα τα οποία κατά τη διάρκεια των μετρήσεων ήταν εκτεθειμένα σε πλήρης ένταση ηλιακή ακτινοβολία, με την πρώτη μέτρηση να πραγματοποιείται στις 9:00, τη δεύτερη στις 12:00 και την τρίτη στις 15:00. Το κύκλωμα του αναλυτή αερίων και του θαλάμου μέτρησης είναι ανοιχτό και οι μετρήσεις φωτοσύνθεσης γίνονται σε σύντομο χρόνο. Από την στιγμή που το φύλλο κλείσει στον θάλαμο μέτρησης και εφόσον το φως, η υγρασία και η θερμοκρασία διατηρούνται σχετικά σταθερές, αποκαθίσταται ένας σταθερός ρυθμός μείωσης της συγκέντρωσης του CO_2 στο εσωτερικό του θαλάμου, και με μια μικρή καθυστέρηση σε ολόκληρο το σύστημα. Από τον ρυθμό αυτό και την επιφάνεια του φύλλου υπολογίζεται η ταχύτητα φωτοσύνθεσης ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Καμπύλες απόκρισης του φωτοσυνθετικού ρυθμού σε σχέση με την ένταση της ακτινοβολίας

Επιπλέον μετρήθηκε η φωτοσυνθετική ικανότητα των φυτών κάτω από τεχνητές συνθήκες. Για τον σκοπό αυτό χρησιμοποιήθηκε ο φορητός αναλυτής αερίων (LCPro+, ADC Bioscientific, Hoddensdon, U.K.), εξοπλισμένος με σύστημα κατασκευής μικροκλίματος. Από κάθε ποικιλία επιλέχθηκαν τρία φυτά. Ένα φύλλο από κάθε φυτό τοποθετούνταν στον θάλαμο μέτρησης. Αρχικά η ένταση τεχνητής ακτινοβολίας ήταν μηδενική και παρέμενε σε αυτό το επίπεδο για τέσσερα λεπτά. Ακολούθως, η ένταση φωτός αυξάνονταν στα $80 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ όπου και παρέμενε σε αυτήν την ένταση για ίδιο χρονικό διάστημα. Στην συνέχεια η ένταση αυξάνονταν διαδοχικά στα 170, 500, 1000, 1500 και τελικά στα $2000 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ με τον χρόνο παραμονής σε κάθε ένταση να είναι τρία λεπτά. Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν στους 5°C και 10°C , ενώ για την προσομοίωση χρησιμοποιήθηκε εξίσωση εκθετικής μορφής.

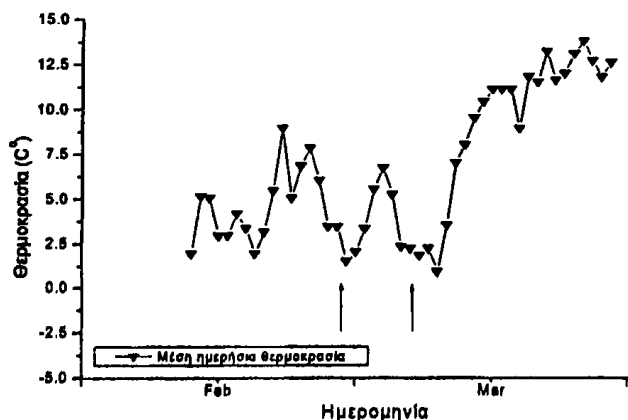


Στατιστική επεξεργασία

Τα αποτελέσματα εκφράζονται ως μέσοι όροι \pm την τυπική απόκλιση. Οι διαφορές ανάμεσα στις τιμές των δύο ποικιλιών της κάθε παραμέτρου ελέγχθηκαν ως προς τη στατιστική σημαντικότητα τους με t-test, μέσω του προγράμματος SPSS, αφού πρώτα διαπιστώθηκε ότι πληρούσαν τις προϋποθέσεις ομοιογένειας και κανονικότητας των διασπορών.

Κλιματολογικές συνθήκες

Στο σχήμα 4 που ακολουθεί εμφανίζεται η διακύμανση της μέσης ημερήσιας θερμοκρασίας, από τη στιγμή της εγκατάστασης των φυτών στο πεδίο (11 Φεβρουαρίου) έως το τέλος της πειραματικής περιόδου. Πρέπει να τονιστεί, ότι η θερμοκρασία κατά τη διάρκεια της νύχτας ρυθμίζονταν κατάλληλα ώστε να αποφευχθεί η νέκρωση τμημάτων ή και ολόκληρων των φυτών λόγω υπερβολικού ψύχους.



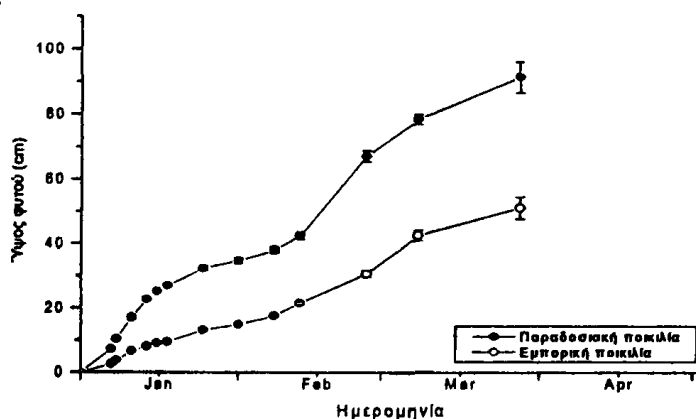
Σχήμα 4: Η διακύμανση της μέσης ημερήσιας θερμοκρασίας από τη στιγμή της εγκατάστασης των φυτών στο πεδίο (11 Φεβρουαρίου) έως το τέλος της πειραματικής περιόδου. Τα βέλη υποδεικνύουν τις ημερομηνίες κατά τις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις.

Αποτελέσματα

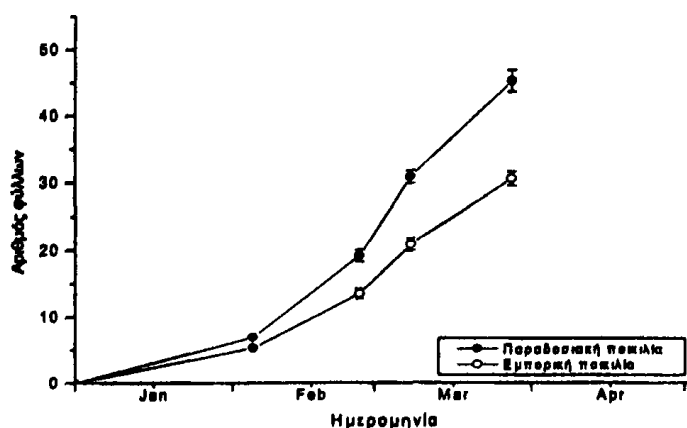
Pisum sativum L. (Αρακάς)

Μορφολογικές παράμετροι

Μελετήθηκαν παράμετροι των ποικιλιών, οι οποίοι καταδεικνύουν σε μεγάλο βαθμό την ικανότητα προσαρμογής των φυτών στις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες. Η σύγκριση των μορφολογικών χαρακτηριστικών κατέδειξε την παρουσία σημαντικών διαφορών μεταξύ των δύο ποικιλιών. Πιο συγκεκριμένα, τα φυτά της παραδοσιακής ποικιλίας, σε όλη τη διάρκεια της πειραματικής περιόδου, ήταν σημαντικά υψηλότερα (σχήμα 5) έναντι των φυτών της εμπορικής ποικιλίας ενώ είχαν και μεγαλύτερο αριθμό φύλλων (σχήμα 6).



Σχήμα 5: Η διακύμανση του ύψος των φυτών κατά τη διάρκεια της πειραματικής περιόδου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο δεκαπέντε επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



Σχήμα 6: Ο αριθμός των φύλλων ανά φυτό κατά τη διάρκεια της πειραματικής περιόδου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο δεκαπέντε επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

Επιπλέον, στο τέλος της πειραματικής περιόδου, παρατηρήθηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές όσον αφορά το ξηρό βάρος των βλαστών (πίνακας 1, $P < 0.001$), των ριζών (πίνακας 1, $P = 0.0178$), αλλά και της ειδικής μάζας φύλλου (πίνακας 1, $P = 0.0479$). Αντίθετα, αν και η παραδοσιακή ποικιλία παρουσιάζει σαφή τάση για μεγαλύτερη φυλλική επιφάνεια, η διαφορά της από την εμπορική δεν είναι στατιστικώς σημαντική (πίνακας 1, $P = 0.6464$). Αξίζει να τονιστεί ότι η υψηλότερη ειδική μάζα φύλλου που εμφανίζεται στην εμπορική ποικιλία (πίνακας 1), μπορεί να αιτιολογηθεί από το μεγαλύτερο πάχος ελάσματος των φύλλων της, σε σχέση με τα φύλλα της παραδοσιακής ποικιλίας (πίνακας 1, $P < 0.001$).

	Παραδοσιακή ποικιλία	Εμπορική ποικιλία	Επίπεδο σημαντικότητας (P)
Ξηρό βάρος βλαστών (g)	6.65 ± 0.34	3.70 ± 0.21	<0.001
Ξηρό βάρος ριζών (g)	2.11 ± 0.10	1.70 ± 0.12	0.0178
Πάχος ελάσματος (mm)	0.22 ± 0.37	0.34 ± 0.69	<0.001
Φυλλική επιφάνεια ανά φυτό (cm ²)	1277 ± 72	982 ± 61	0.6464
Ειδική μάζα φύλλου (LSM, g/dm ²)	0.47 ± 0.01	0.55 ± 0.03	0.0479

Πίνακας 1: Μορφολογικές παράμετροι για την παραδοσιακή και την εμπορική ποικιλία αρακά. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου και το επίπεδο σημαντικότητας (P) για τις μεταξύ τους διαφορές.

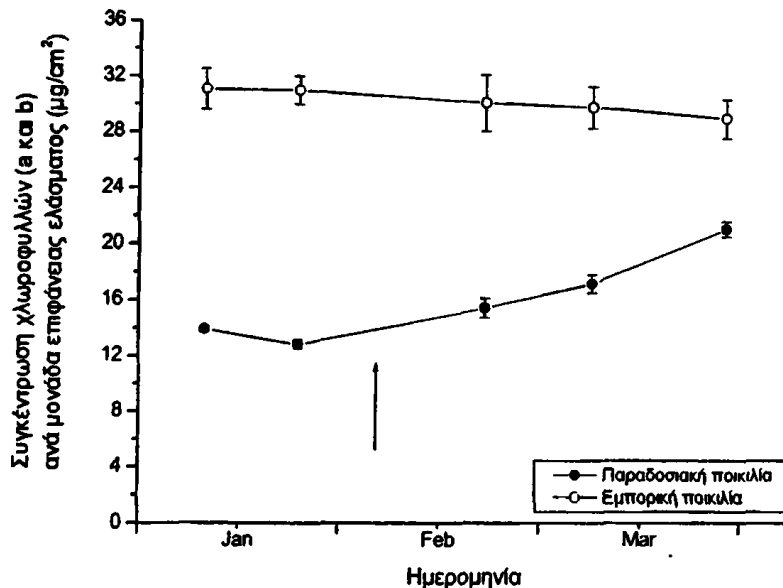
Οι σημαντικές διαφορές οι οποίες παρατηρούνται ανάμεσα στις δύο ποικιλίες, όσον αφορά το ύψος και συνεπώς και το ξηρό βάρος των βλαστών και των ριζών, δεν αποτελούν ένδειξη καλύτερου εγκλιματισμού της παραδοσιακής ποικιλίας στις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες καθώς θα πρέπει να ληφθεί σοβαρά υπ' όψιν το γεγονός ότι η σύγχρονη γεωργία επιτάσσει τη χρησιμοποίηση ποικιλιών μικρού ύψους. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι οι ποικιλίες με μικρό ύψος διευκολύνουν την πραγματοποίηση των καλλιεργητικών εργασιών αλλά και μειώνουν την πιθανότητα πρόκλησης ζημιών (π.χ. πλάγιασμα των φυτών) λόγω αντίξωων καιρικών φαινομένων. Συνεπώς, οι διαφορές αυτές είναι περισσότερο πιθανό να οφείλονται στην ανθρώπινη επιλογή, κατά τη δημιουργία της συγκεκριμένης εμπορικής ποικιλίας από τους βελτιωτές, παρά στον καλύτερο εγκλιματισμό της παραδοσιακής ποικιλίας στις συνθήκες του περιβάλλοντος.

Συγκέντρωση χλωροφυλλών

Επιπλέον, μελετήθηκαν παράμετροι οι οποίοι σχετίζονται με την φωτοσυνθετική λειτουργία σε συνδυασμό με την αντοχή σε χαμηλές θερμοκρασίες. Έτσι, μετρήθηκε η



συγκέντρωση χλωροφυλλών (a και b) πριν και μετά τη μεταφορά των φυτών στο πεδίο. Τα φύλλα της εμπορικής ποικιλίας εμφάνισαν μικρή πτώση ενώ αυτά της παραδοσιακής ποικιλίας σημαντική άνοδο της συγκέντρωσης χλωροφυλλών με το χρόνο (σχήμα 7).

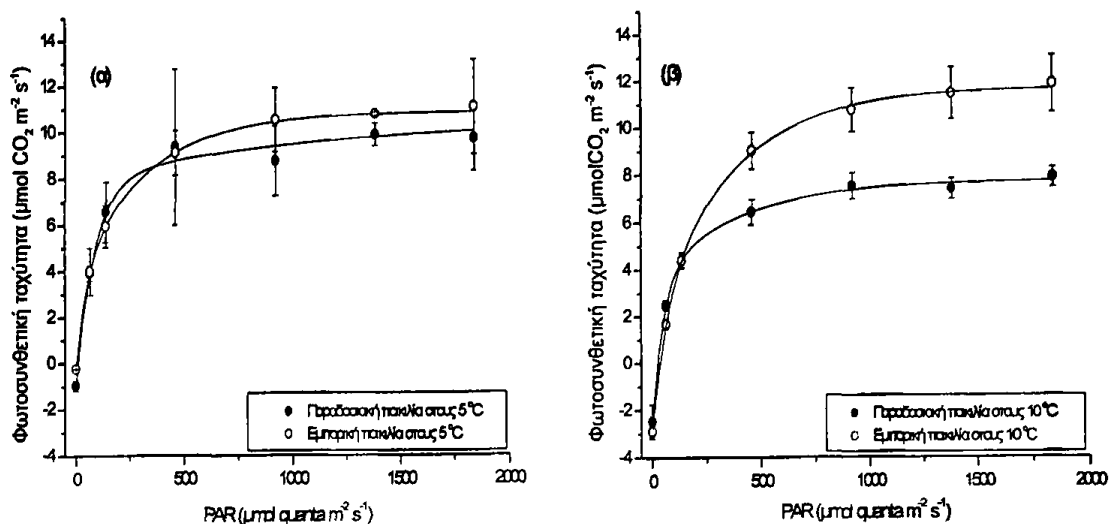


Σχήμα 7: Μεταβολές της συγκέντρωσης χλωροφυλλών (a και b) ανά μονάδα επιφάνειας ελάσματος του φύλλου για τα φυτά των δύο ποικιλιών αρακά σε συνάρτηση με το χρόνο. Οι μετρήσεις αφορούν σε φυτά πριν και μετά τη μεταφορά τους στο πεδίο. Το βέλος υποδεικνύει τη χρονική στιγμή μεταφοράς των φυτών στο πεδίο. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο δεκαπέντε επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

Φυσιολογικές παράμετροι

Εξάρτηση της φωτοσύνθεσης από την ένταση του φωτός

Οι μετρήσεις αυτής της ενότητας αφορούν σε παραμέτρους της φωτοσυνθετικής λειτουργίας και των μηχανισμών φωτοπροστασίας των φύλλων. Σύμφωνα με τις καμπύλες απόκρισης της φωτοσύνθεσης από την ένταση ακτινοβολίας παρατηρήθηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές ανάμεσα στις δύο ποικιλίες τόσο στους 5 °C ($P=0.0238$) όσο και στους 10 °C ($P=0.0073$). Πιο συγκεκριμένα σε θερμοκρασία 5 °C, η ένταση κορεσμού προσδιορίστηκε στα 500 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ για την παραδοσιακή και στα 860 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ για την εμπορική ποικιλία (σχήμα 8α). Όσον αφορά στην ταχύτητα της φωτοσύνθεσης οι μεγαλύτερες διαφορές μεταξύ των δύο ποικιλιών εμφανίζονται στους 10 °C με την εμπορική να υπερισχύει της παραδοσιακής (σχήμα 8β).



Σχήμα 8: Καμπύλες απόκρισης του φωτοσυνθετικού ρυθμού με την ένταση ακτινοβολίας των δύο ποικιλιών αρακά. Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν (α) στους 5 °C ($P=0.0238$) και (β) στους 10 °C ($P=0.0073$), υπό τεχνητό φως. Για την προσομοίωση χρησιμοποιήθηκε εξίσωση εκθετικής μορφής. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο τριών επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

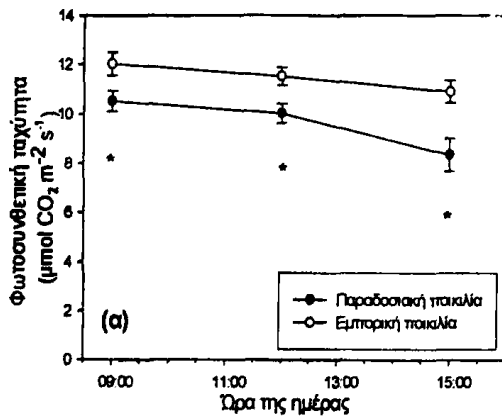
Μέτρηση της φωτοσυνθετική ταχύτητας

Στις 3 και 9 Μαρτίου πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φύλλων. Στον πίνακα 2 απεικονίζεται η φωτοσυνθετική ταχύτητα (ως ρυθμός αφομοίωσης του διοξειδίου του άνθρακα) των δύο ποικιλιών. Η μέτρηση αυτή πραγματοποιήθηκε κατά τη μεσημβρία (12:00), κάτω από συνθήκες άπλετου φωτισμού, με την εμπορική ποικιλία αρακά να εμφανίζει υψηλότερη φωτοσυνθετική ταχύτητα από την παραδοσιακή, όταν η φωτοσυνθετική ταχύτητα είναι εκφρασμένη ανά επιφάνεια φύλλου ($P=0.0182$), ενώ δεν παρατηρούνται στατιστικώς σημαντικές διαφορές όταν αυτή εκφραστεί ανά ξηρό βάρος φύλλου ($P=0.501$).

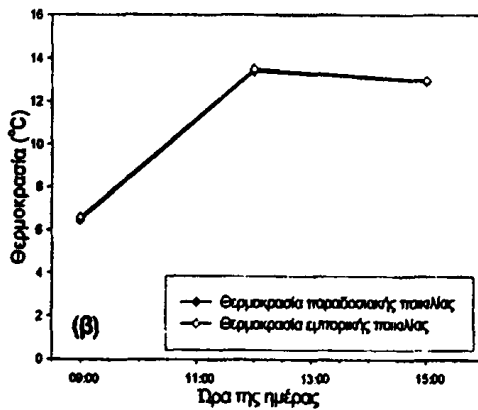
Αρακάς	Παραδοσιακή ποικιλία	Εμπορική ποικιλία	Επίπεδο σημαντικότητας (P)
Φωτοσυνθετική ταχύτητα ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	11.60 ± 0.44	13.28 ± 0.50	0.0182
Φωτοσυνθετική ταχύτητα ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	2.47 ± 0.06	2.43 ± 0.04	0.501

Πίνακας 2: Η ταχύτητα φωτοσυνθετικής αφομοίωσης CO_2 των δύο ποικιλιών αρακά στις 3/3 εκφρασμένη ανά επιφάνεια φύλλου και ανά μονάδα ξηρού βάρους. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου και η τιμή του P.

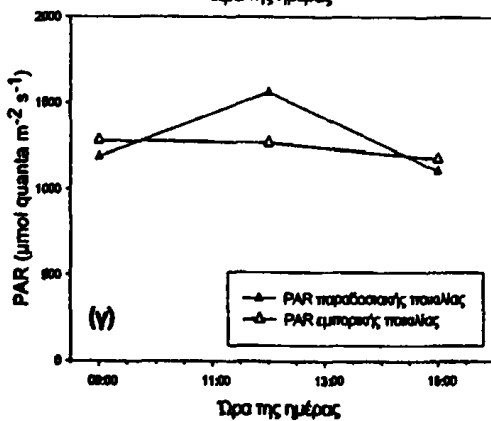
Όπως προαναφέρθηκε, ημερήσια μέτρηση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των δύο ποικιλιών πραγματοποιήθηκε στις 9 Μαρτίου με την εμπορική ποικιλία να εμφανίζει στατιστικώς υψηλότερη φωτοσυνθετική ταχύτητα σε όλη τη διάρκεια της ημέρας έναντι της παραδοσιακής (σχήμα 9). Πρέπει να τονιστεί, ότι και στις δύο ποικιλίες μετά την πρώτη μέτρηση, η οποία πραγματοποιήθηκε στις 9:00, η αύξηση της έντασης της ηλιακής ακτινοβολίας δεν προκάλεσε αντίστοιχη αύξηση στην ταχύτητα της φωτοσύνθεσης. Έτσι, παρατηρούμε ότι η αύξηση της έντασης της ηλιακής ακτινοβολίας προκαλεί τη διαρκή μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας με αποτέλεσμα αυτή να αποκτά και για τις δύο ποικιλίες, τη μικρότερη τιμή της στην τελευταία μέτρηση, η οποία έγινε κατά τις πρώτες απογευματινές ώρες (15:00).



Σχήμα 9: (α) Η ταχύτητα φωτοσυνθετικής αφομοίωσης CO₂ των δύο ποικιλιών αρακά στις 9/3. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου. Το σύμβολο * υποδηλώνει στατιστικώς σημαντικές διαφορές με P<0.01 σε επίπεδο σημαντικότητας 0,05.



(β) Η θερμοκρασία στις οποίες έγιναν οι μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας.

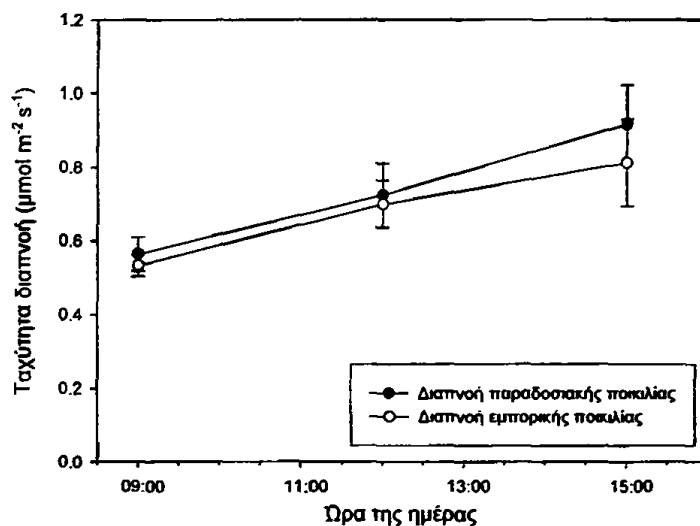


(γ) Η ένταση του φυσικού φωτός στις οποίες έγιναν οι μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας.

Αξίζει να αναφερθεί, ότι οι διαφορές οι οποίες προκύπτουν υπέρ τις εμπορικής ποικιλίας, τόσο από τις καμπύλες απόκρισης της φωτοσύνθεσης στους 5°C (σχήμα 8α) και 10°C (σχήμα 8β) όσο και από τις μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας (σχήμα 9α), όταν εκφράζεται ανά επιφάνεια, ίσως εξηγούνται σε μεγάλο βαθμό από το γεγονός ότι η εμπορική ποικιλία έχει πολύ μεγαλύτερο πάχος ελάσματος (πίνακας 1), το οποίο μπορεί να οφείλεται είτε στο μεγαλύτερο μέγεθος των κυττάρων, είτε στο μεγαλύτερο αριθμό κυτταρικών στοιβάδων. Αυτό συνεπάγεται περισσότερο χλωροφυλλούχο παρέγχυμα στα φύλλα, γεγονός που ενισχύεται και από τις μετρήσεις συγκέντρωσης των χλωροφυλλών (σχήμα 7). Συνεπώς, η υψηλότερη συγκέντρωση χλωροφύλλης σε συνδυασμό με το μεγαλύτερο πάχος ελάσματος στην εμπορική ποικιλία έχουν ως συνέπεια την υψηλότερη φωτοσυνθετική ικανότητα που παρουσιάζει έναντι της παραδοσιακής στις συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες.

Ημερήσια μέτρηση της ταχύτητας διαπνοής

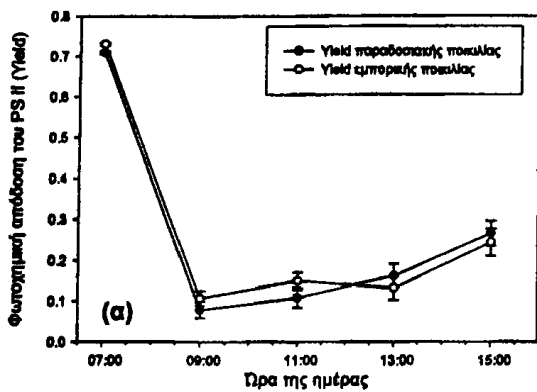
Στο σχήμα 10 απεικονίζεται η ταχύτητα διαπνοής των φύλλων κατά τη διάρκεια της ημέρας. Ανάμεσα στις δύο ποικιλίες αρακά δεν παρατηρούνται στατιστικώς σημαντικές διαφορές. Η διαπνοή μετρήθηκε ταυτόχρονα με την φωτοσύνθεση και επομένως η θερμοκρασία και η ένταση του φυσικού φωτός είναι ίδιες με αυτές του σχήματος 9.



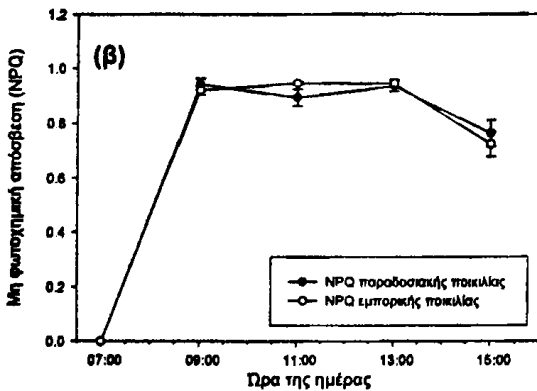
Σχήμα 10: Η ταχύτητα διαπνοής στα φύλλα των δύο ποικιλιών αρακά. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

In vivo μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης

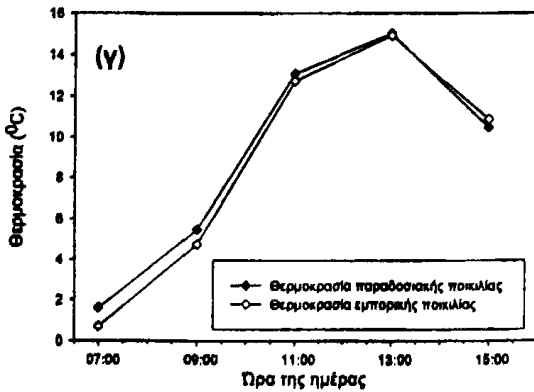
Σύμφωνα με τις μετρήσεις των *in vivo* παραμέτρων του φθορισμού της χλωροφύλλης, δεν παρουσιάστηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές στην φωτοχημική απόδοση του φωτοσυστήματος II και τη μη φωτοχημική απόσβεση του φθορισμού στην ημερήσια μέτρηση που πραγματοποιήθηκε στις 3 Μαρτίου (σχήμα 11).



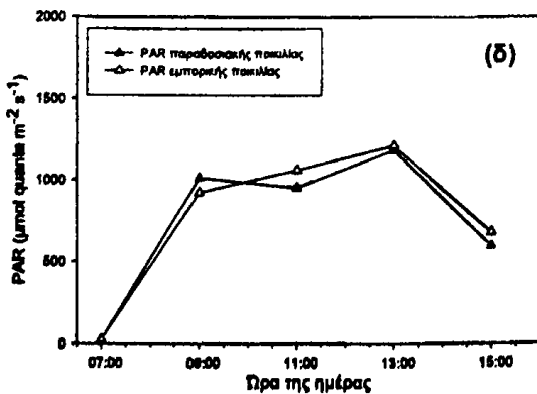
Σχήμα 11: (α) Ημερήσια διακύμανση της φωτοχημικής απόδοσης του PS II των δύο ποικιλιών αρακά στις 3 Μαρτίου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



(β) Ημερήσια διακύμανση της μη φωτοχημικής απόσβεσης των δύο ποικιλιών αρακά στις 3 Μαρτίου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

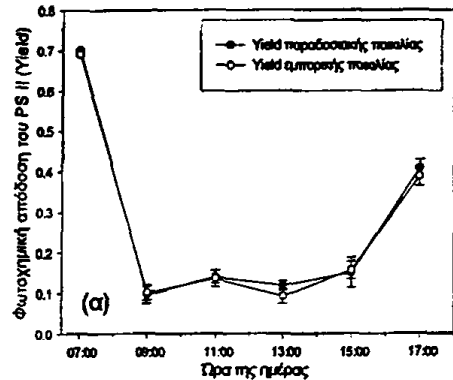


(γ) Η θερμοκρασία κάτω από τις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης.

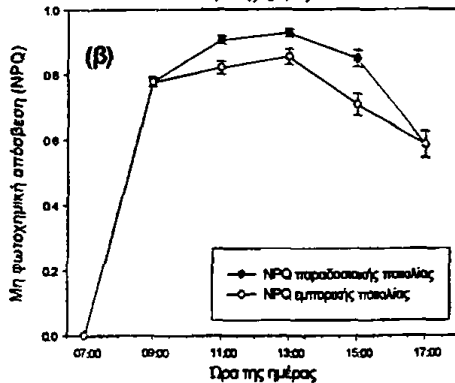


(δ) Η ένταση του φυσικού φωτός στις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης.

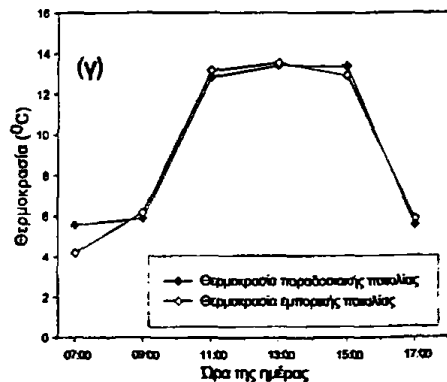
Επιπλέον, δεν παρουσιάστηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές στην φωτοχημική απόδοση του φωτοσυστήματος II και τη μη φωτοχημική απόσβεση του φθορισμού στην ημερήσια μέτρηση που πραγματοποιήθηκε στις 9 Μαρτίου (σχήμα 12).



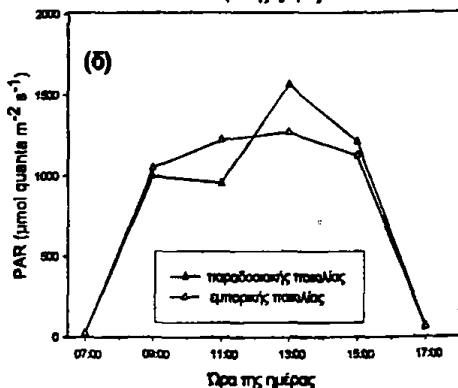
Σχήμα 12: (α) Ημερήσια διακύμανση της φωτοχημικής απόδοσης του PSII των δύο ποικιλιών αρακά στις 9 Μαρτίου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



(β) Ημερήσια διακύμανση της μη φωτοχημικής απόσβεσης των δύο ποικιλιών αρακά στις 9 Μαρτίου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



(γ) Η θερμοκρασία κάτω από τις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης.

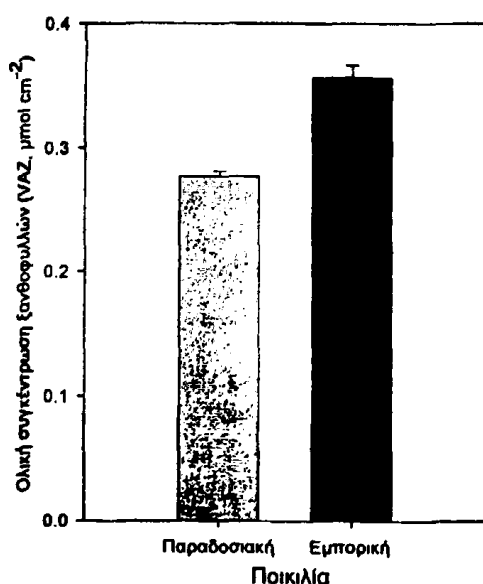


(δ) Η ένταση του φυσικού φωτός στις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης.

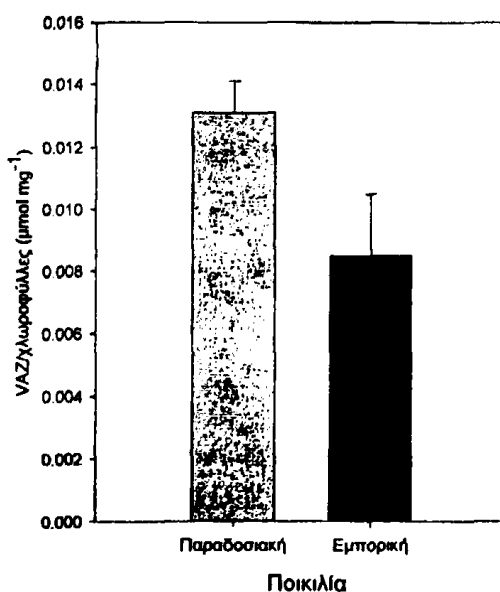
Και στις δύο ημερήσιες μετρήσεις η φωτοχημική απόδοση του φωτοσυστήματος II είχε τη μέγιστη τιμή της κατά την πρώτη μέτρηση, που έγινε πριν την ανατολή του ηλίου, παρά τη χαμηλή θερμοκρασία. Στη συνέχεια, η φωτοχημική απόδοση περιορίστηκε αισθητά με την αύξηση της έντασης της ηλιακής ακτινοβολίας, ενώ άρχισε να δείχνει τα πρώτα σημάδια ανάκαμψης κατά τις απογευματινές ώρες όταν και η ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας άρχισε να μειώνεται.

Παράμετροι του φωτοπροστατευτικού μηχανισμού του κύκλου των ξανθοφυλλών

Στο σχήμα 13 παρουσιάζεται αθροιστικά η συγκέντρωση των τριών συστατικών του κύκλου των ξανθοφυλλών εκφρασμένη ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου των δύο ποικιλιών αρακά. Η τιμή αυτή αντιπροσωπεύει το μέγεθος της δεξαμενής του κύκλου ανά μονάδα επιφάνειας του φύλλου. Επιπλέον, για να διαπιστώσουμε αν υπάρχουν διαφορές στην ποσότητα των καροτενοειδών του κύκλου αναφορικά με την συγκέντρωση των χλωροφυλλών εξετάσαμε τη συγκέντρωση των συστατικών του κύκλου ανά μονάδα χλωροφύλλης (σχήμα 14). Ανάμεσα στις δύο ποικιλίες παρατηρούνται στατιστικώς σημαντικές διαφορές τόσο στη συγκέντρωση των τριών συστατικών του κύκλου των ξανθοφυλλών εκφρασμένη ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου (σχήμα 13, $P=0.0475$) όσο και στη συγκέντρωση των συστατικών του κύκλου ανά μονάδα χλωροφύλλης (σχήμα 14, $P=0.0237$). Όπως παρατηρούμε η εμπορική ποικιλία εμφανίζει μεγαλύτερο μέγεθος της δεξαμενής του κύκλου ανά μονάδα επιφάνειας του φύλλου, ενώ η παραδοσιακή ποικιλία έχει υψηλότερη συγκέντρωση των συστατικών του κύκλου ανά μονάδα χλωροφύλλης.

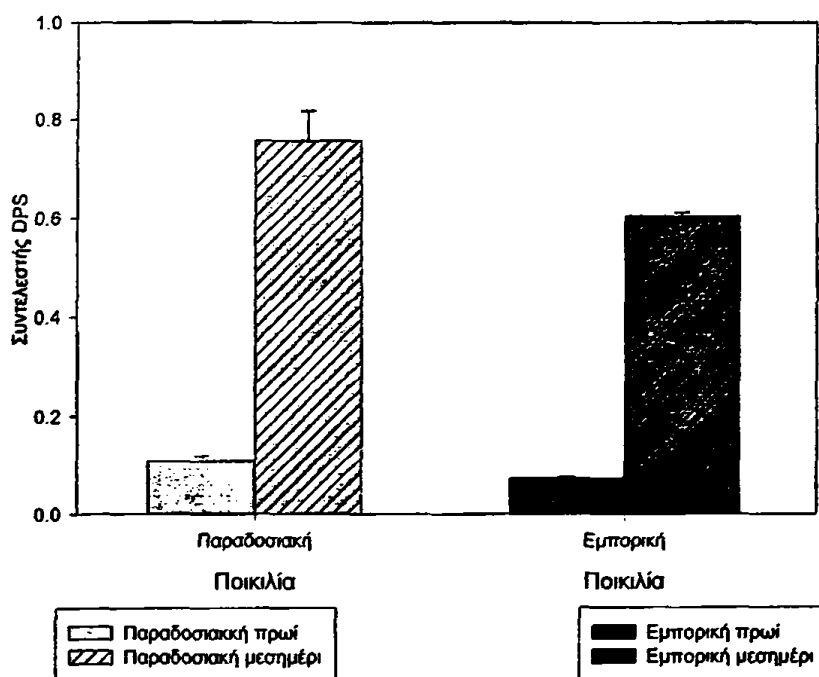


Σχήμα 13: Η ολική συγκέντρωση των ξανθοφυλλών ($P=0.0475$). Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο τριών επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



Σχήμα 14: Συγκέντρωση των συστατικών του κύκλου ανά μονάδα χλωροφύλλης ($P=0.0237$). Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο τριών επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

Επίσης, για να απεικονίσουμε την ένταση λειτουργίας του κύκλου των ξανθοφυλλών στα φύλλα των ποικιλιών υπολογίσαμε το συντελεστή μετατροπής (DPS). Ο συντελεστής αυτός υπολογίζεται ως το κλάσμα των ανηγμένων παραγώγων του κύκλου (ανθεραξίνη και ζεαξανθίνη) ως προς τη συνολική δεξαμενή και αντιπροσωπεύει την ένταση λειτουργίας του κύκλου. Πριν την ανατολή του ηλίου (σχήμα 15) οι τιμές του συντελεστή μετατροπής και για τις δύο ποικιλίες είναι χαμηλές, γεγονός που υποδηλώνει μετατόπιση της ισορροπίας προς την κατεύθυνση της φωτοπροστατευτικά ανενεργής βιολαξανθίνης, σε αντίθεση με τις μεσημβρινές ώρες όπου παρατηρήθηκαν σημαντικά υψηλότερες τιμές τόσο στην παραδοσιακή όσο και στην εμπορική ποικιλία (σχήμα 15). Πρέπει να τονιστεί, ότι παρατηρήθηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές τόσο πριν την ανατολή του ηλίου ($P=0.0475$), όσο και κατά τη μεσημβρία ($P=0.0237$), με την παραδοσιακή ποικιλία να εμφανίζει σημαντικά υψηλότερες τιμές του συντελεστή μετατροπής του κύκλου των ξανθοφυλλών.

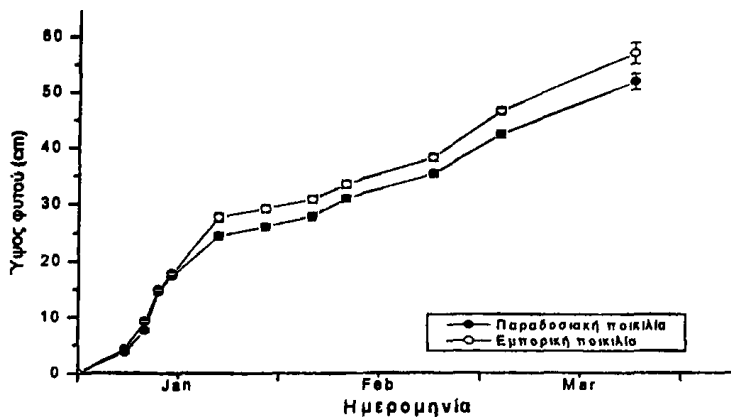


Σχήμα 15: Ο συντελεστής μετατροπής των καροτενοειδών του κύκλου των ξανθοφυλλών στα φύλλα των δύο ποικιλιών αρακά πριν την ανατολή του ηλίου ($P=0.0475$) και κατά τη μεσημβρία ($P=0.0237$). Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο τριών επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

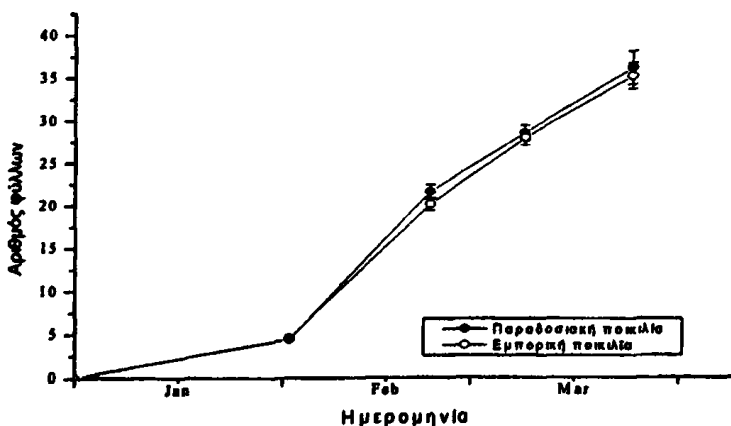
Vicia faba (Κουκί)

Μορφολογικές παράμετροι

Σε αντίθεση με τον αρακά, στο κουκί δεν παρουσιάστηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές ανάμεσα στις δύο ποικιλίες όσον αφορά το ύψος των φυτών (σχήμα 16) αλλά και στον αριθμό των φύλλων (σχήμα 17).



Σχήμα 16: Η διακύμανση του ύψους των φυτών κατά τη διάρκεια της πειραματικής περιόδου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο δεκαπέντε επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



Σχήμα 17: Ο αριθμός των φύλλων ανά φυτό κατά τη διάρκεια της πειραματικής περιόδου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο δεκαπέντε επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

Επιπλέον, στο τέλος της πειραματικής περιόδου, δεν παρατηρήθηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές όσον αφορά το ξηρό βάρος των βλαστών (πίνακας 3, $P=0.1978$), το ξηρό βάρος των ριζών (πίνακας 3, $P=0.821$), το πάχος του ελάσματος των δύο ποικιλιών



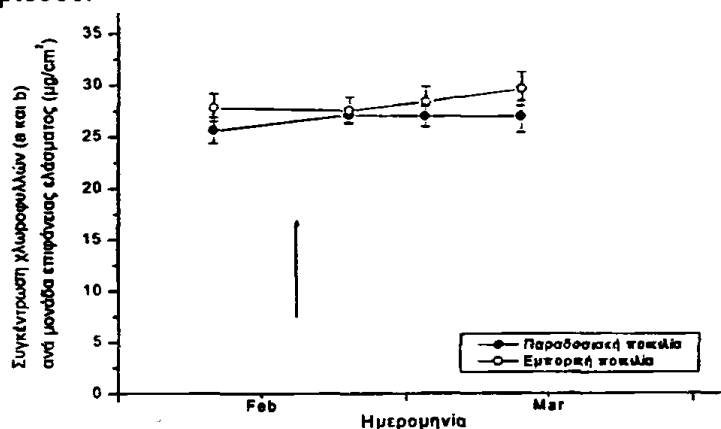
(πίνακας 3, $P=0.1681$), τη συνολική φυλλική επιφάνεια ανά φυτό (πίνακας 3, $P=0.9071$), αλλά και την ειδική μάζα φύλλου (πίνακας 3, $P=0.1175$). Συνεπώς, η σύγκριση των μορφολογικών παραμέτρων δεν παρέχει σαφείς ενδείξεις καλύτερου εγκλιματισμού μιας εκ των δύο ποικιλιών στις συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες.

	Παραδοσιακή ποικιλία	Εμπορική ποικιλία	Επίπεδο σημαντικότητας (P)
Ξηρό βάρος βλαστών (g)	6.23 ± 0.42	7.02 ± 0.42	0.1978
Ξηρό βάρος ριζών (g)	3.38 ± 0.21	4.46 ± 0.23	0.8210
Πάχος ελάσματος (mm)	0.53 ± 0.70	0.55 ± 1.07	0.1681
Φυλλική επιφάνεια ανά φυτό (cm^2)	796 ± 59	788 ± 63	0.9071
Ειδική μάζα φύλλου (LSM, g/dm^2)	0.44 ± 0.01	0.48 ± 0.01	0.1175

Πίνακας 3: Μορφολογικές παράμετροι για την παραδοσιακή και την εμπορική ποικιλία κουκιού. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου και το επίπεδο σημαντικότητας (P) για τις μεταξύ τους διαφορές.

Συγκέντρωση χλωροφυλλών

Όσον αφορά τη συγκέντρωση χλωροφυλλών (a και b), στα φύλλα των φυτών, δεν εμφανίστηκαν σημαντικές διαφορές ανάμεσα στις δύο ποικιλίες (σχήμα 18). Τα φύλλα και των δύο ποικιλιών εμφάνισαν σταθερή συγκέντρωση σε όλη τη διάρκεια της πειραματικής περιόδου.



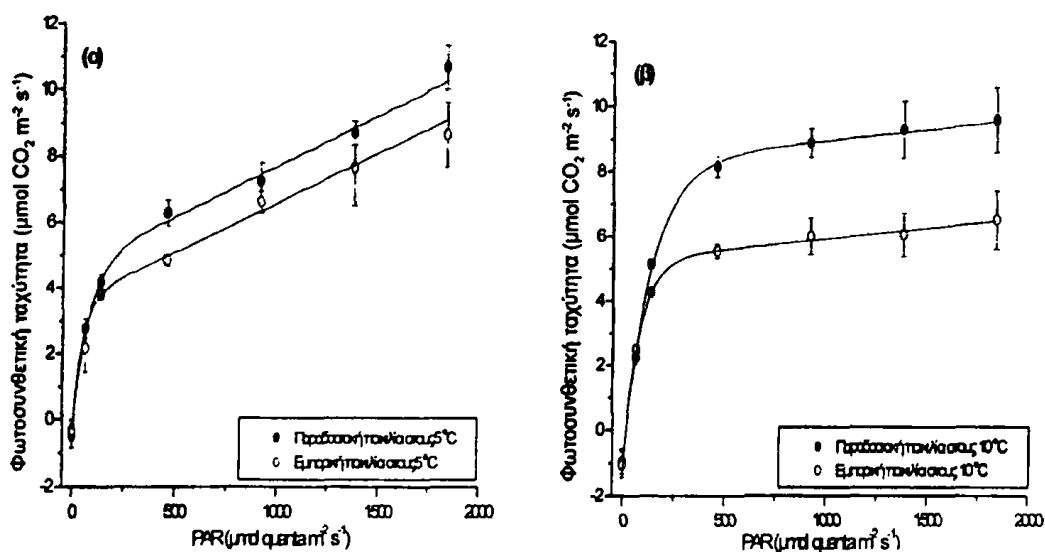
Σχήμα 18: Μεταβολές της συγκέντρωσης χλωροφυλλών (a και b) ανά μονάδα επιφάνειας ελάσματος του φύλλου σε συνάρτηση με το χρόνο. Οι μετρήσεις αφορούν σε φυτά πριν και μετά τη μεταφορά τους στο πεδίο. Το βέλος υποδεικνύει τη χρονική στιγμή μεταφοράς των φυτών στο πεδίο. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο δεκαπέντε επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



Φυσιολογικές παράμετροι

Εξάρτηση της φωτοσύνθεσης από την ένταση του φωτός

Σύμφωνα με τις καμπύλες εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από την ένταση ακτινοβολίας, παρατηρήθηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές, τόσο στους 5 °C ($P=0.0072$) όσο και στους 10 °C ($P=0.0073$) ανάμεσα στις δύο ποικιλίες. Πιο συγκεκριμένα σε θερμοκρασία 5 °C, η παραδοσιακή ποικιλία εμφάνισε υψηλότερο φωτοσυνθετικό ρυθμό (σχήμα 19α). Όπως και στον αρακά έτσι και στο κουκί, οι διαφορές στον φωτοσυνθετικό ρυθμό μεταξύ των δύο ποικιλιών μεγιστοποιήθηκαν στους 10 °C. Έτσι, η παραδοσιακή ποικιλία δεν εμφάνισε σημάδια κορεσμού με την αύξηση της έντασης της ακτινοβολίας, σε αντίθεση με την εμπορική ποικιλία η οποία έδωσε ένταση κορεσμού στα 860 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (σχήμα 19β). Επίσης, τόσο στους 5 °C όσο και στους 10 °C η παραδοσιακή είχε εμφάνισε υψηλότερη τιμή της μέγιστης φωτοσυνθετικής ταχύτητας.



Σχήμα 19: Καμπύλες απόκρισης του φωτοσυνθετικού ρυθμού με την ένταση ακτινοβολίας των δύο ποικιλιών κουκιού. Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν (α) στους 5 °C ($P=0.0072$) και (β) στους 10 °C ($P=0.0073$), υπό τεχνητό φως. Για την προσομοίωση χρησιμοποιήθηκε εξίσωση εκθετικής μορφής. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο τριών επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

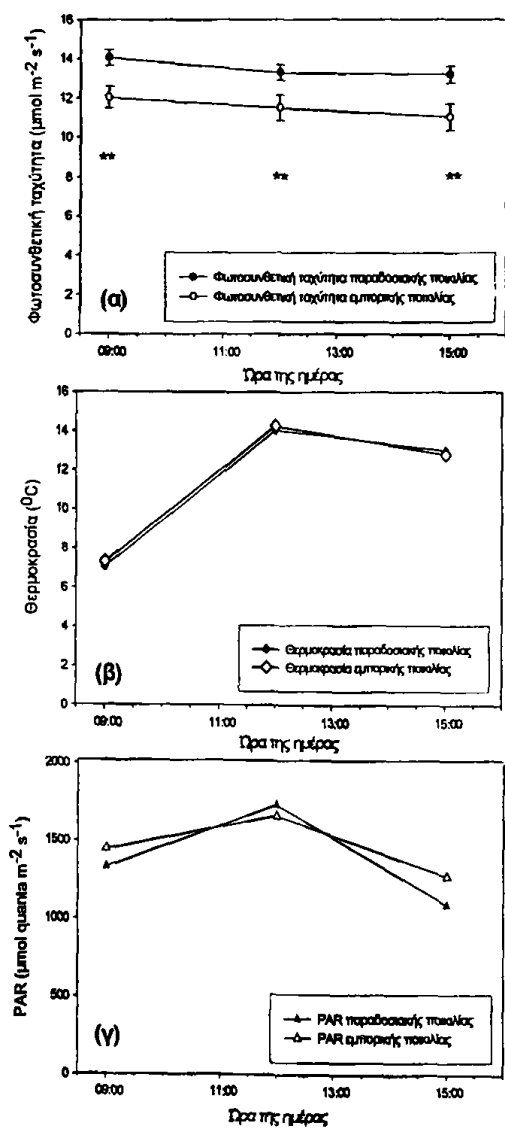
Μέτρηση της φωτοσυνθετική ταχύτητας

Επιπλέον, στις 3 και 9 Μαρτίου πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Στον πίνακα 4 απεικονίζεται η φωτοσυνθετική ταχύτητα (ως ρυθμός αφομοίωσης του διοξειδίου του άνθρακα) των δύο ποικιλιών. Η μέτρηση πραγματοποιήθηκε στις 3 Μαρτίου κατά τη μεσημβρία (12:00), κάτω από συνθήκες άπλετου φωτισμού, με την παραδοσιακή ποικιλία κουκιού να εμφανίζει την υψηλότερη φωτοσυνθετική ταχύτητα ανάμεσα στις δύο ποικιλίες ($P=0.0276$).

Κουκί	Παραδοσιακή ποικιλία	Εμπορική ποικιλία	Επίπεδο σημαντικότητας (P)
Φωτοσυνθετική ταχύτητα ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	13.2 ± 0.23	12.08 ± 0.41	0.0276

Πίνακας 4: Η ταχύτητα φωτοσυνθετικής αφομοίωσης CO_2 . Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου και η τιμή του P.

Επίσης, ημερήσια μέτρηση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των δύο ποικιλιών πραγματοποιήθηκε στις 9 Μαρτίου. Ανάμεσα στις δύο ποικιλίες παρατηρήθηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές με την παραδοσιακή ποικιλία να υπερτερεί ξανά έναντι της εμπορικής (σχήμα 20).



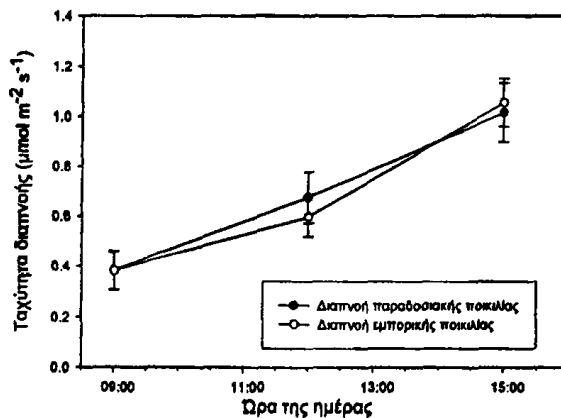
Σχήμα 20: (α) Η ταχύτητα φωτοσυνθετικής αφομοίωσης CO_2 των δύο ποικιλιών κουκιού στις 9/3. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου. Το σύμβολο ** υποδηλώνει στατιστικώς σημαντικές διαφορές με $P < 0.01$ σε επίπεδο σημαντικότητας 0,05.

(β) Η θερμοκρασία κάτω από τις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας.

(γ) Η ένταση του φυσικού φωτός στις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας.

Ταχύτητα διαπνοής

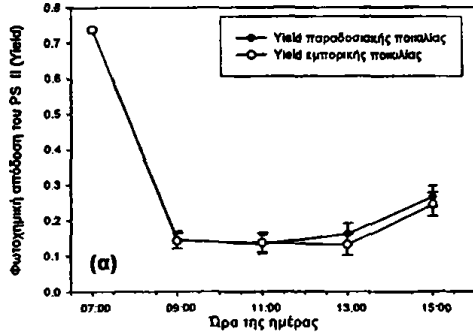
Στο σχήμα 21 απεικονίζεται η ταχύτητα διαπνοής των φύλλων κατά τη διάρκεια της ημέρας. Ανάμεσα στις δύο ποικιλίες κουκιού δεν παρατηρούνται στατιστικώς αξιοσημείωτες διαφορές. Σημαντική είναι η αύξηση που παρατηρείται στην ταχύτητα διαπνοής των φύλλων κατά τη διάρκεια της ημέρας, γεγονός που πιθανώς να οφείλεται στην αύξηση της θερμοκρασίας. Η διαπνοή μετρήθηκε ταυτόχρονα με την φωτοσύνθεση και επομένως η θερμοκρασία και η ένταση του φυσικού φωτός είναι ίδιες με αυτές του σχήματος 20.



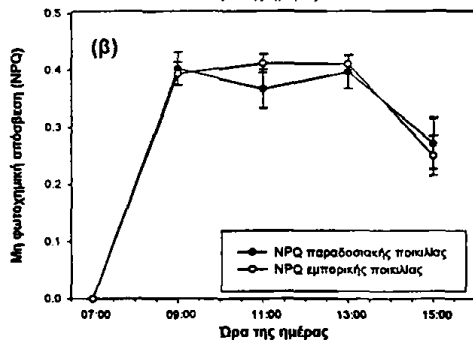
Σχήμα 21: Η ταχύτητα διαπνοής στα φύλλα των δύο ποικιλιών κουκιού. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

In vivo μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης

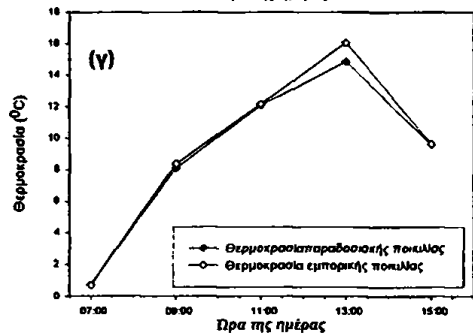
Στο κουκί, η ημερήσια μέτρηση που πραγματοποιήθηκε στις 3 Μαρτίου δεν κατέδειξε στατιστικώς σημαντικές διαφορές στην φωτοχημική απόδοση των δύο ποικιλιών και στη μη φωτοχημική απόσβεση του φθορισμού (σχήμα 22).



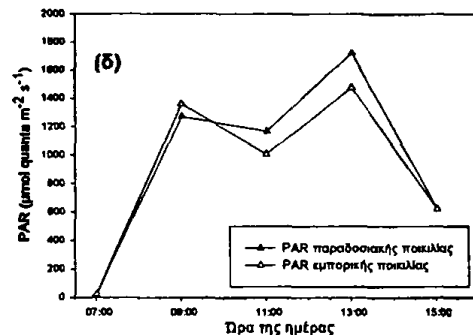
Σχήμα 22: (α) Ημερήσια διακύμανση της φωτοχημικής απόδοσης του PS II των δύο ποικιλιών κουκιού στις 3 Μαρτίου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



(β) Ημερήσια μέτρηση της μη φωτοχημικής απόσβεσης των δύο ποικιλιών κουκιού στις 3 Μαρτίου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



(γ) Η θερμοκρασία κάτω από τις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης.

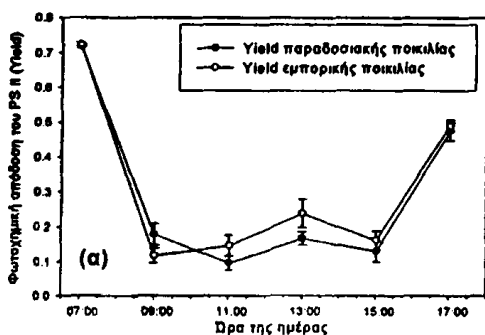


(δ) Η ένταση του φυσικού φωτός στις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης.

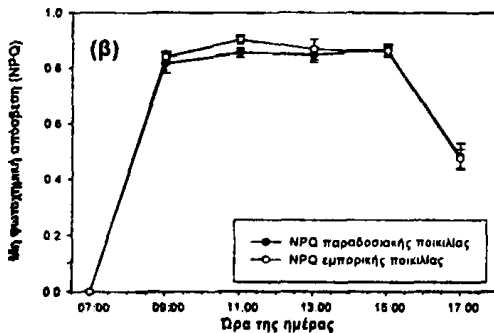
Επίσης, και κατά τη δεύτερη ημερήσια μέτρηση που πραγματοποιήθηκε στις 9 Μαρτίου δεν παρατηρήθηκαν στατιστικώς σημαντικές διαφορές όσον αφορά την φωτοχημική απόδοση, την φωτοχημική και την μη φωτοχημική απόσβεση του



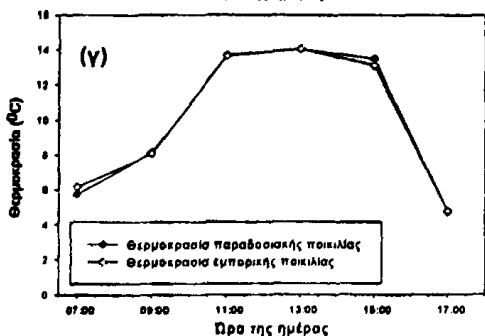
φθορισμού των δύο ποικιλιών (σχήμα 23). Αξίζει να τονιστεί ότι και στις δύο μετρήσεις (3 και 9 Μαρτίου) η ανατολή του ηλίου (07:00) προκάλεσε αξιοσημείωτη μείωση της φωτοχημικής απόδοσης του φωτοσυστήματος II, η οποία αποκαταστάθηκε μετά τις 15:00 όταν και η ένταση της ακτινοβολίας μειώθηκε. Το φαινόμενο αυτό παρατηρείται ιδιαίτερος έντονο στην μέτρηση της φωτοχημικής απόδοσης των δύο ποικιλιών κουκιού που πραγματοποιήθηκε στις 9 Μαρτίου.



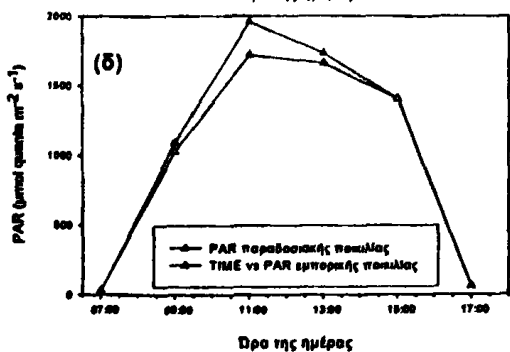
Σχήμα 23: (α) Ημερήσια διακύμανση της φωτοχημικής απόδοσης του PSII των δύο ποικιλιών κουκιού στις 9 Μαρτίου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



(β) Ημερήσια μέτρηση της μη φωτοχημικής απόσβεσης των δύο ποικιλιών κουκιού στις 9 Μαρτίου. Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο 15 επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.



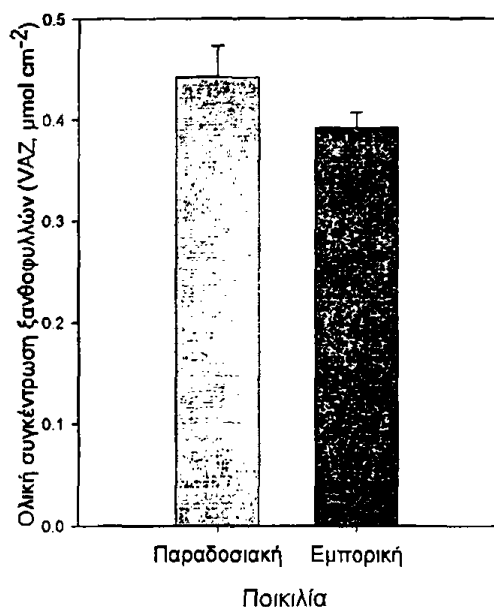
(γ) Η θερμοκρασία κάτω από τις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης.



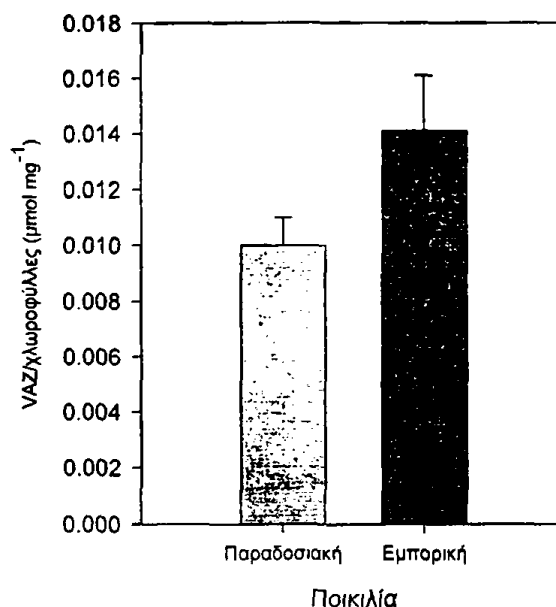
(δ) Η ένταση του φυσικού φωτός στις οποίες πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης.

Παράμετροι του φωτοπροστατευτικού μηχανισμού του κύκλου των ξανθοφυλλών.

Στο κουκί, εμφανίζονται στατιστικώς σημαντικές διαφορές τόσο στην περιεκτικότητα σε συστατικά του κύκλου των ξανθοφυλλών (σχήμα 24, $P=0.0486$) όσο και στη συγκέντρωση των συστατικών του κύκλου των ξανθοφυλλών ανά μονάδα χλωροφύλλης (σχήμα 25, $P=0.0133$). Έτσι, η παραδοσιακή ποικιλία εμφανίζει μεγαλύτερη περιεκτικότητα σε συστατικά του κύκλου των ξανθοφυλλών (σχήμα 24), ενώ η εμπορική έχει υψηλότερη συγκέντρωση των συστατικών του κύκλου των ξανθοφυλλών ανά μονάδα χλωροφύλλης (σχήμα 25).



Σχήμα 24: Η ολική συγκέντρωση των ξανθοφυλλών ($P=0.0486$). Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο τριών επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

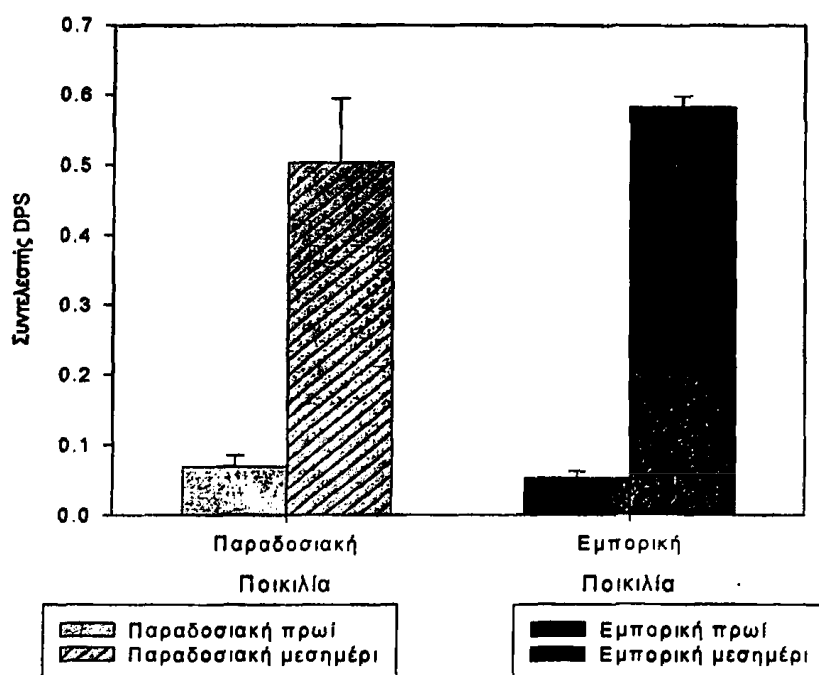


Σχήμα 25: Συγκέντρωση των συστατικών του κύκλου ανά μονάδα χλωροφύλλης ($P=0.0133$). Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο τριών επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

Επιπλέον, ανάμεσα στις δύο ποικιλίες δεν εμφανίζεται στατιστικώς σημαντική διαφορά, όσον αφορά την ένταση λειτουργίας του κύκλου των ξανθοφυλλών, πριν την ανατολή του ηλίου (σχήμα 26, $P=0.0602$). Αντίθετα, εμφανίζεται στατιστικώς σημαντική διαφορά, όσον αφορά την ένταση λειτουργίας του κύκλου των ξανθοφυλλών, μετά την ανατολή του ηλίου (σχήμα 26, $P=0.045$). Πιο συγκεκριμένα, η ένταση λειτουργίας του κύκλου των ξανθοφυλλών κυμαίνεται σε χαμηλά επίπεδα και για τις δύο ποικιλίες πριν από την ανατολή του ηλίου, ενώ κατά τη μεσημβρία ο συντελεστής μετατροπής του κύκλου των ξανθοφυλλών είναι σαφώς μεγαλύτερος για την εμπορική ποικιλία, το οποίο υποδηλώνει τη μειωμένη ικανότητα των φυτών αυτών για φωτοχημική χρήση της συλλεγόμενης ενέργειας (σχήμα 26). Το γεγονός αυτό πιθανώς αιτιολογεί την υψηλότερη φωτοσυνθετική ταχύτητα που παρουσιάζουν τα φυτά της παραδοσιακής ποικιλίας, όπως προκύπτει από τις καμπύλες απόκρισης της φωτοσύνθεσης από την ένταση ακτινοβολίας



στους 5°C και 10°C (σχήμα 22), καθώς και από τις μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας που έγιναν στις 3 (πίνακας 4) και 9 Μαρτίου (σχήμα 23).



Σχήμα 26: Ο συντελεστής μετατροπής των καροτενοειδών του κύκλου των ξανθοφυλλών των δύο ποικιλιών κουκιού: πριν την ανατολή του ηλίου ($P=0.0602$) και κατά τη μεσημβρία ($P=0.045$). Κάθε τιμή αποτελεί μέσο όρο τριών επαναλήψεων ενώ εμφανίζεται το τυπικό σφάλμα του μέσου.

Συζήτηση

Όπως προκύπτει από τις καμπύλες απόκρισης της φωτοσύνθεσης από την ακτινοβολία τόσο στους 5 °C όσο κυρίως στους 10 °C αλλά και από τις μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας που έγιναν στις 3 και 9 Μαρτίου, η εμπορική ποικιλία αρακά εμφανίζει υψηλότερη φωτοσυνθετική ικανότητα στις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες. Όμως, σε αντίθεση με τις μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φύλλων, οι μετρήσεις της φωτοσυνθετικής απόδοσης του PS II μέσω φθορισμού της χλωροφύλλης δεν κατέδειξαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των δύο ποικιλιών. Αυτή η αντίθεση ανάμεσα στις μετρήσεις είναι πολύ πιθανόν να οφείλεται στην αρχή λειτουργίας του φθορισμόμετρου. Πιο συγκεκριμένα, η μέτρηση του φθορισμού της χλωροφύλλης αφορά κυρίως τα μόρια της χλωροφύλλης που βρίσκονται στα επιφανειακά στρώματα του χλωροφυλλούχου παρεγχύματος και όχι τα μόρια χλωροφύλλης όλου του φύλλου. Συνεπώς, τα αποτελέσματα που προκύπτουν από τις μετρήσεις φθορισμού αντιπροσωπεύουν ένα μικρό μέρος και όχι το σύνολο των χλωροπλαστών του φύλλου. Αντίθετα, οι μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας απεικονίζουν το ρυθμό αφομοίωσης του διοξειδίου του άνθρακα από ολόκληρο το φύλλο με αποτέλεσμα να δίνουν μια πιο ακριβή εικόνα της φωτοσυνθετικής ικανότητας των δύο ποικιλιών.

Με βάση τα παραπάνω, θα ανέμενε κανείς ότι η εμπορική ποικιλία λόγω της υψηλότερης φωτοσυνθετικής ικανότητας, στις συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες, θα εμφάνιζε και μεγαλύτερη ικανότητα παραγωγής βιομάζας. Κάτι τέτοιο όμως δεν επιβεβαιώθηκε από τα αποτελέσματα των μορφολογικών παραμέτρων. Αντιθέτως, η παραδοσιακή ποικιλία εμφάνισε μεγαλύτερο ύψος και αριθμό φύλλων, καθώς και μεγαλύτερο ξηρό βάρος βλαστών και ριζών. Τα μοναδικά σημεία στα οποία έδειξε να υπερτερεί η εμπορική ποικιλία ήταν το πάχος του ελάσματος με άμεση συνέπεια τη μεγαλύτερη τιμή ειδικής μάζας φύλλου.

Πρέπει να τονιστεί ότι η πειραματική περίοδος ολοκληρώθηκε χωρίς να έχει πραγματοποιηθεί σύγκριση της καρποφορίας των δύο ποικιλιών. Είναι λοιπόν πιθανό, η υστέρηση που εμφάνισε η εμπορική ποικιλία έναντι της παραδοσιακής, όσον αφορά την ικανότητα παραγωγής βιομάζας, να αντισταθμίζονταν μέσω επιλεκτικής επένδυσης των φωτοσυνθετικών προϊόντων προς παραγωγή καρπού. Στην περίπτωση αυτή θα μπορούσαμε να ισχυριστούμε ασφαλώς ότι η εμπορική ποικιλία είναι σαφώς καλύτερα προσαρμοσμένη στις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες.

Στην αντίθετη περίπτωση κατά την οποία η παραγωγικότητα ακόμα και μετά την καρποφορία παρέμενε υψηλότερη για την παραδοσιακή ποικιλία θα μπορούσαμε να διατυπώσουμε την εξής υπόθεση. Όπως ήδη αναφέρθηκε παραπάνω, η παραδοσιακή ποικιλία εμφάνισε μικρότερο πάχος ελάσματος φύλλων σε σχέση με την εμπορική και χαμηλότερη συγκέντρωση χλωροφυλλών. Τα δύο αυτά στοιχεία δικαιολογούν σαφώς τις μεγαλύτερες ταχύτητες φωτοσύνθεσης (εκφρασμένης ανά επιφάνεια) που εμφανίζονται στην εμπορική ποικιλία. Πλην όμως, όταν η φωτοσύνθεση εκφραστεί ανά μονάδα ξηρού βάρους φύλλου, τότε οι διαφορές μεταξύ των δύο ποικιλιών εξαφανίζονται. Θα μπορούσε λοιπόν κανείς να ισχυριστεί ότι η παραδοσιακή ποικιλία με τα λεπτότερα



φύλλα της εκμεταλλεύεται αποδοτικότερα το ηλιακό φως: τα λιγότερα στρώματα κυττάρων της παραδοσιακής δέχονται υψηλότερες εντάσεις φωτός σε σχέση με την εμπορική ποικιλία και, μακροπρόθεσμα, καταλήγουν στην υψηλότερη παραγωγή βιομάζας. Ο μοναδικός κίνδυνος που πιθανώς εμφανίζεται στα λεπτότερα φύλλα της παραδοσιακής ποικιλίας σχετίζεται με την αυξημένη πιθανότητα πρόκλησης ζημιών στη φωτοσυνθετική συσκευή λόγω φωτοαναστολής. Με βάση αυτό το σκεπτικό, θα ανέμενε κανείς η παραδοσιακή ποικιλία να έχει αυξημένα φωτοπροστατευτικά μέτρα σε σχέση με την εμπορική ποικιλία. Πραγματικά, η υπόθεση αυτή επαληθεύεται από τα αποτελέσματα των παραμέτρων του φωτοπροστατευτικού μηχανισμού του κύκλου των ξανθοφυλλών. Συγκεκριμένα, η παραδοσιακή ποικιλία εμφάνισε μεγαλύτερο μέγεθος δεξαμενής των ξανθοφυλλών, όταν αυτή εκφράστηκε ως προς το περιεχόμενο σε χλωροφύλλες των φύλλων. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί ότι η παραπάνω έκφραση με βάση το περιεχόμενο σε χλωροφύλλη αντικατοπτρίζει πληρέστερα την *in vivo* κατάσταση καθώς εκφράζει τις ανάγκες για φωτοπροστασία σε σχέση με τα μόρια ακριβώς που έχουν τέτοιου είδους ανάγκη (χλωροφύλλες) (Ordoidze and Daring 2001). Επιπροσθέτως, η παραδοσιακή ποικιλία εμφάνισε υψηλότερο βαθμό αλληλομετατροπής των συστατικών του κύκλου των ξανθοφυλλών σε σχέση με την εμπορική, γεγονός που υποδεικνύει εντονότερη ανάγκη για φωτοπροστασία κάτω από τις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες. Συνεπώς, στην περίπτωση κατά την οποία ακόμα και μετά την καρποφορία η παραδοσιακή ποικιλία παρέμενε παραγωγικότερη της εμπορικής, θα μπορούσαμε να συμπεράνουμε την καλύτερη προσαρμογή της στις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες, καθώς μέσω του λεπτότερου ελάσματος θα εξασφάλιζε μακροπρόθεσμα την αποδοτικότερη εκμετάλλευση της ηλιακής ενέργειας.

Όσον αφορά τις δύο ποικιλίες κουκιού αυτές εμφάνισαν παραπλήσια μορφολογικά χαρακτηριστικά ενώ παρόμοια ήταν και τα αποτελέσματα που προέκυψαν από τις ημερήσιες μετρήσεις του φθορισμού της χλωροφύλλης. Όμως, η παραδοσιακή ποικιλία έδειξε σαφώς υψηλότερους φωτοσυνθετικούς ρυθμούς όπως προκύπτει από τις καμπύλες απόκρισης της φωτοσύνθεσης από την ένταση της ακτινοβολίας τόσο στους 5 °C όσο και στους 10 °C, αλλά και από τις μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας που έγιναν στις 3 και 9 Μαρτίου. Επιπλέον, η παραδοσιακή ποικιλία παρουσίασε μεγαλύτερο μέγεθος της δεξαμενής των συστατικών του κύκλου των ξανθοφυλλών ανά μονάδα επιφάνειας του φύλλου, με την εμπορική ποικιλία να παρουσιάζει υψηλότερο συντελεστή μετατροπής του κύκλου των ξανθοφυλλών. Τα στοιχεία αυτά είναι εκείνα που δικαιολογούν την υψηλότερη φωτοσυνθετική ικανότητα της παραδοσιακής ποικιλίας, καθώς υποδεικνύουν τη μειωμένη ικανότητα των φυτών της εμπορικής ποικιλίας για φωτοχημική χρήση της συλλεγόμενης ενέργειας (Demming-Adams *et al.* 1995). Συνεπώς, η παραδοσιακή ποικιλία φαίνεται καλύτερα προσαρμοσμένη σε σχέση με την εμπορική ποικιλία στις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες.

Συμπερασματικά, η σύγκριση των παραδοσιακών και των εμπορικών ποικιλιών για τα δύο είδη έδειξε ότι, κατά περίπτωση, οι παραδοσιακές ποικιλίες μπορούν να διαθέτουν χαρακτηριστικά ανθεκτικότητας σε δυσμενείς παράγοντες του περιβάλλοντος τα οποία πρέπει να αξιολογηθούν περαιτέρω.



Περίληψη

Η έκθεση των φυτών σε συνδυασμό χαμηλών θερμοκρασιών και υψηλών εντάσεων ηλιακής ακτινοβολίας οδηγεί στη μείωση της φωτοσυνθετικής ικανότητας των φυτών λόγω συσσώρευσης βλαβών κυρίως στο φωτοσύστημα II. Στην παρούσα εργασία παρουσιάζονται τα αποτελέσματα που προέκυψαν από τη σύγκριση φυτών αρακά (*Pisum sativum* L.) τοπικής ποικιλίας της Πτολεμαΐδας (παραδοσιακή) και του υβριδίου Progress 9 (εμπορική) και φυτών κουκιού (*Vicia faba* L.) τοπικής ποικιλίας Πτολεμαΐδας (παραδοσιακή) και του υβριδίου Super Aqua Dulce (εμπορική), ύστερα από παραμονή των φυτών σε χαμηλές πρωινές θερμοκρασίες και τη συνακόλουθη έκθεσή τους σε υψηλές εντάσεις ηλιακής ακτινοβολίας.

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, η παραδοσιακή ποικιλία αρακά εμφάνισε μεγαλύτερη ικανότητα παραγωγής βιομάζας. Επίσης, η παραδοσιακή ποικιλία είχε μικρότερο πάχος ελάσματος φύλλων σε σχέση με την εμπορική και χαμηλότερη συγκέντρωση χλωροφυλλών. Τα δύο αυτά στοιχεία δικαιολογούν σαφώς τις μεγαλύτερες ταχύτητες φωτοσύνθεσης (εκφρασμένης ανά επιφάνεια) που εμφανίζονται στην εμπορική ποικιλία. Όταν όμως, η φωτοσύνθεση εκφραστεί ανά μονάδα ξηρού βάρους φύλλου, τότε οι διαφορές μεταξύ των δύο ποικιλιών εξαφανίζονται. Επιπλέον, η παραδοσιακή ποικιλία εμφάνισε όχι μόνο μεγαλύτερο μέγεθος δεξαμενής των ξανθοφυλλών, όταν αυτή εκφράστηκε ως προς το περιεχόμενο σε χλωροφύλλες των φύλλων, αλλά και υψηλότερο βαθμό αλληλομετατροπής των συστατικών του κύκλου των ξανθοφυλλών σε σχέση με την εμπορική, γεγονός που υποδεικνύει την εντονότερη ανάγκη για φωτοπροστασία κάτω από τις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες. Συνεπώς, τα στοιχεία αυτά είναι πιθανό να υποδηλώνουν την καλύτερη προσαρμογή της παραδοσιακής ποικιλίας στις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες, καθώς μέσω του λεπτότερου ελάσματος θα εξασφαλίζει μακροπρόθεσμα την αποδοτικότερη εκμετάλλευση της ηλιακής ενέργειας.

Στο κουκί, οι δύο ποικιλίες εμφάνισαν παρόμοια μορφολογικά χαρακτηριστικά, με την παραδοσιακή ποικιλία να εμφανίζει υψηλότερο φωτοσυνθετικό ρυθμό τόσο στους 5 °C όσο και στους 10 °C. Επιπλέον, η παραδοσιακή ποικιλία παρουσίασε μεγαλύτερο μέγεθος της δεξαμενής των συστατικών του κύκλου των ξανθοφυλλών ανά μονάδα επιφάνειας του φύλλου, με την εμπορική ποικιλία να παρουσιάζει υψηλότερο συντελεστή μετατροπής του κύκλου των ξανθοφυλλών. Ο συνδυασμός αυτών των στοιχείων υποδεικνύει τη μειωμένη ικανότητα των φυτών της εμπορικής ποικιλίας για φωτοχημική χρήση της συλλεγόμενης ενέργειας και επομένως αιτιολογούν την υψηλότερη φωτοσυνθετική ικανότητα της παραδοσιακής ποικιλίας.

Συμπερασματικά, οι εμπορικές ποικιλίες εμφανίστηκαν ανθεκτικές στις συνθήκες που μελετήθηκαν, ενώ οι παραδοσιακές ποικιλίες έδειξαν να πλεονεκτούν σε ορισμένα μορφολογικά και φωτοπροστατευτικά χαρακτηριστικά, τα οποία μπορούν να μελετηθούν περαιτέρω.

Βιβλιογραφία

- Adams P., Britz S.J. and Caldwell C.R. 1994. Amelioration of UV-B damage under high irradiance. II: Role of the blue light photoreceptors. *Photochemistry and photobiology*, 60, 110-115.
- Ahmad M., and McNeil D.L. 1996. Comparison of crossability, RAPD, SDS-PAGE and morphological markers for revealing genetic relationships among *Lens* species. *Theor. Appl. Gen.*, 93: 788-793.
- Altieri M.A., Merrick L.C. and Anderson M.K. 1987. Peasant Agriculture and the Conservation of Crop and Wild Plant Resources. *Conservation Biology*, 1, 49-55.
- Andersson B. and Barber J. 1996. Mechanisms of photodamage and protein degradation during photoinhibition of photosystem II. In: N.R. Baker (ed) *Photosynthesis and the environment*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, pp 101-121.
- Anderson J.M. and Aro E.-M. 1994. Grana stacking and protection of photosystem II in thylakoid membranes of higher plant leaves under sustained high irradiance: An hypothesis. *Photosynthesis research*. 41, 315-326.
- Anderson J.M. and Osmond C.B. 1987. Shade-sun responses: Compromises between acclimation and photoinhibition. *Elsevier, Amsterdam*. pp 1-38.
- Anderson J.M., Park, Y.-I. and Chow, W.S. 1997. Photoinactivation and photoprotection of photosystem II in nature. *Physiologia Plantarum*, 100, 214-223.
- Aro E.-M., Virgin I. and Andersson B. 1993. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1143, 113-134.
- Barber J. 1994. Molecular basis of the vulnerability of photosystem II to damage by light. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22: 201-208
- Biswal B. and Biswal U.C. 1999. Photosynthesis under stress: stress signals and adaptive response of chloroplasts. In: M. Pessarakli (ed), *Handbook of plant and crop stress*, New York: Marcel Dekker, pp. 315-336
- Bjorkman O. and Demming-Adams B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170, 489-504.

- Boese S.R. and Hunner A. P.1992. Developmental history affects the susceptibility of spinach leaves to in vivo low temperatures photoinhibition. *Plant Physiology*, 99, 1141-1145.
- Bowers M.C. 1994. Environmental effects of cold on plants. In *Wilkinson R.E.(ed), Plant-Environment Interactions, Marcel Dekker, New York.*
- Brush S.B. 1991. A Farmer-Based Approach to Conserving Crop Germplasm, *Economic Botany*, 45: 153-165
- Brush S.B. 1992. Farmers' rights and genetic cnservation in traditional farming systems. *World Development* 20,1617-1630.
- Brush S.B. 1998. Bio-cooperation and the Benefits of Crop Genetic Resources: The Case of Mexican Maize. *World Development*, 5, 755-766.
- Brush S.B., Bellon-Corales M. and Schmidt E.1988. Agricultural development and maize diversity in Mexico. *Human Ecology*, 16, 307-328.
- Brush S.B. and Meng E.1998. Farmers' valuation and conservation of crop genetic resources. *Genetic Resources and Crop Valuation*, 45, 139-150.
- Bukhov N.G., Kopecky J., Pfundel E.E., Klughammer C. and Heber U. 2001. A few molecules of zeaxanthin per reaction center of photosystem II permit effective thermal dissipation of light energy in photosystem II of a poikilohydric moss. *Planta*, 212: 739-748.
- Ehlich P.R. 1975. *The Population Bomb. (Ameron, Mattituck NY).*
- Frankel O., Anthony H.D. and Jeremy. J.B. 1995. *The Conservation of Plant Biodiversity. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 39-117.*
- Choudhury N.K. and Behera R.K. 2001. Photoinhibition of photosynthesis: Role of carotenoids in photoprotection of chloroplast constituents. *Photosynthetica*, 39: 481-488.
- Cogdell R.J. and Frank, H.A. 1987. How carotenoids function in photosynthetic bacteria. *Biochimica et Biophysica Acta*, 895: 63-79.
- Critchley C. and Russel, A. W. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in vivo: The role of protein turnover in photosystem II. *Physiologia Plantarum*, 92: 188-196.
- Demmig-Adams B. 1990. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1020: 1-24.



- Demming-Adams B., Adams III W. W., Logan B. A. and Verhoeven A. S. 1995. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible PS II efficiency in plants acclimated to light stress. *Plant physiology*, 22, 249-260.
- Demmig-Adams B. and Adams, W.W. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1: 21-26.
- Demurin Y., D. Skoric and D. Karlovic. 1996. Genetic variability of tocopherol composition in sunflower seeds as a basis of breeding. *Plant Breed*, 115, 33-36.
- Diaz J., Schmiediche P. and D.F. Austin. 1996. Polygon of crossability between eleven species of *Ipomoea*: Section *Batatas* (Convolvulaceae). *Euphytica*, 88, 189-200.
- Eskling M., Arvidsson P.-O. and Akerlund H.-E. 1997. The xanthophyll cycle, its regulation and components. *Physiologia Plantarum*, 100: 806-816.
- Evans L.T. 1998. Feeding the 10 Billion: Plants and Population Growth. (Cambridge University Press, London).
- Evenson R.E., Gollin D., Santaniello V., and Virchow D. 1999. Agricultural values of plant genetic resources. *European Review of Agricultural Economics*, 26 (2), 259-261
- FAO 1996. Report on the State of the World's Plant Genetic Resources. *Food and Agricultural Organization of the U.N., Rome*.
- Gemel J., Golinowski W. and Kaniuga Z. 1986. Low-temperatures induced changes in chloroplast ultrastructure in relation to changes of Hill reaction activity, manganese and free fatty acid levels in chloroplasts of chilling-sensitive and chilling-resistance plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 8, 135-143.
- Gilmore A.M. 1997. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiologia Plantarum*, 99: 197-209.
- Gilmore A.M. 2001. Xanthophyll cycle-dependent non-photochemical quenching in photosystem II: mechanistic insights gained from *Arabidopsis thaliana* L. mutants that lack violaxanthin deepoxidase activity and / or lutein. *Photosynthesis Research*, 67: 89-101.
- Gilmore A.M. and Govindjee A. 1999. How higher plants respond to excess light: Energy dissipation in photosystem II. In: G.S. Singhal, G. Renger, S.K. Sopory, K.-D. Irrang, Govindjee (eds), *Concepts in photobiology: Photosynthesis and photomorphogenesis*, New Delhi: Narosa Publishing House, pp. 513-548
- Gilmore A.M., Shinkarev, V.P., Hazlett, T.L. and Govindjee A. 1998. Quantitative analysis of the effects of intrathylakoid pH and xanthophyll cycle pigments on



- chlorophyll a fluorescence lifetime distribution and intensity in thylakoids. *Biochemistry*, 37: 13582-13593.
- Graham D. and Paterson B.D. 1982. Responses of plants to low, non-freezing temperatures: proteins, metabolism and acclimation. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 347-372.
- Grudziński W., Matula M., Sielewiesiuk J., Kernen P., Krupa Z. and Gruszecki W.I. 2001. Effect of 13-cis violaxanthin on organization of light harvesting complex II in monomolecular layers. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1503: 291-302.
- Guy C.L. 1990. Cold acclimation and freezing tolerance. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41, 187-223.
- Hall D.O. and Rao, K.K. 1999. Photosynthesis. *Cambridge: Cambridge University Press*.
- Hendry G. A., Houghton J. D. and Brown S.B. 1987. The degradation of chlorophyll:A biological enigma. *New phytology*, 107, 255-302.
- Horton P. and Ruban A. V. 1992. Regulation of photosystem II. *Photosynthesis research*. 34, 375-385.
- Hosington D., Khairallah M., Reeves T., Ribaut J., Skovamand B., Taba S. and Warburton M. 1998. Plant genetic resources: What can they contribute toward increased crop productivity? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 5937-5943.
- Jagels R. 1970. Photosynthetic apparatus in Selaginella. II. Changes in plastid ultrastructure and pigment content under different light and temperatures regimes. *Canadian Journal of Botany*, 48, 1853-1860.
- Jegerschöld C., Virgin I. and Styring S. 1990. Light-dependent degradation of the D1 protein in photosystem II is accelerated after inhibition of the water splitting reaction. *Biochemistry*, 29: 6179-6186.
- Kautsky H., Appel W. and Amann H. 1960. Chlorophyllfluorescenz und kohlenassimilation. *Biochemische Zeitschrift*.
- Kimball S.L. and Salisbury F.B. 1973. Ultrastructural changes of plants exposed to low temperatures. *American Journal of Botany*, 60, 1028-1033.
- Kratsch H.A. and Wise R. R. (2000) The ultrastructure of chilling stress. *Plant, Cell and Environment*, 23, 337-350.
- Krause G. H., Baker N. R. and Bowyer J. R. 1995. Photoinhibition of Photosynthesis: From molecular mechanisms to the field. Bios Scientific Publishers Oxford pp. 331-348.



- Krause G. H. 1988. Photoinhibition of photosynthesis: An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum*, 74, 566-574.
- Kyparissis A., Drilias P. and Manetas Y. 2000. Seasonal fluctuations in photoprotective (xanthophyll cycle) and photoselective (chlorophylls) capacity in eight Mediterranean plant species belonging to two different growth forms. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27: 265-272.
- Laing W. A., Greer D. H. and Schenell T. 1995. Photoinhibition of photosynthesis a reduction in vegetative rates of dwarf beans (*Phaseolus vulgaris*) plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 511-520.
- Liechtenthaler U.K. and Wellburn A. R. 1983. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 11, 591-592.
- Long S.P. and Humphries S. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Plant Physiology*, 45, 632-660.
- Mattoo A.K., Hoffman-Falk H., Marder J.B. and Edelman M. 1984. Regulation of protein metabolism: coupling of photosynthetic electron transport to in vivo degradation of the rapidly metabolized 32-kilodalton protein of the chloroplast membranes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 81: 1380-1384.
- Minkov I.N., Janoubjan G.T., Denev I.D. and Toneva V.T. 1999. Photooxidative stress in higher plants. In: M. Pessarakli (ed), *Handbook of plant and crop stress*, New York: Marcel Dekker, pp. 499-525.
- Murphy C. and Wilson J. M. 1981. Ultrastructural features of chilling-injury in *Epsica reptans*. *Plant, Cell and Environment*, 4, 261-265.
- Musser R.L., Thomas S.A., Wise R.R., Peeler T. and Naylor A.W. 1984. Chloroplast ultrastructure, chlorophyll fluorescence, and pigment composition in chilling-stressed soybeans. *Plant Physiology*, 74, 749-754.
- Nielsen E. and Orcutt D. *Physiology of plants under stress*. pp 486-493.
- Niyogi K. K. 1999. Photoprotection revisited: Genetic and Molecular Approaches. *Annual Review Plant Physiology*, 50, 333-359.
- Odek J.O. 1994. Bio-piracy: Creating proprietary rights in plant genetic resources. *Journal of Intellectual Property Law*, 2, 141-181.
- Ortoizze T. and Düring H. 2001. Light utilization and thermal dissipation in light- and shade-adapted leaves of *Vitis* genotypes. *Vitis*, 40, 131-136.



- Osmond C.B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparison of shade and sun plants. *Bios Scientific Publishers Oxford*. pp 1-24.
- Osmond C.B. and Chow W.S. 1988. Ecology of photosynthesis in the sun and shade: Summary and prognostications. *Plant Physiology*, 15, 1-9.
- Owens T.G., Shreve, A.P. and Albrecht, A.C. 1992. Dynamics and mechanisms of singlet energy transfer between carotenoids and chlorophylls: Light harvesting and non-photochemical fluorescence quenching. In: N. Murata (ed), *Research in photosynthesis, Vol. 1, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers*. pp. 179-186
- Palta J.P. and Weiss. L.S. 1993. Ice formation and freezing injury: an overview on the survival mechanisms and molecular aspects of injury and cold acclimation in herbaceous plants. In Li P.H. and Criststesson L. (ed), *Advances in Cold Hardiness*. CRC Press. Boca Raton, FL. PP 143-176.
- Powels S.B. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review Plant Physiology*, 35, 15-44.
- Pessarakli M. 1999. *Handbook of Plant and Crop Stress*. Marcel Dekker, Inc. New York.
- Ravel C., and Charmet G. 1996. A comprehensive multisite recurrent selection strategy in perennial ryegrass. *Euphytica*, 88, 215-226.
- Reisman, S. and Ohad, I. 1986. Light-dependent degradation of the thylakoid 32 kDa QB-protein in isolated chloroplast membranes of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biochimica et Biophysica Acta*, 849, 51-61.
- Salveit M.E. and Morris L.L. 1990. Overview of chilling injury of horticultural crops. In Wang C.Y. (eds), *Chilling Injury of Horticultural Crops*. CRC Press, Boca Raton, FL. pp 3-15
- Schulze E. and Caldwell M. 1997. *Ecophysiology of photosynthesis*. pp 4-5.
- Simmons N and Smart J. 1999. Principles of crop improvement. *Blackwell Science Oxford, UK*.
- Smith H. 1982. Light quality, photoprotection and plant strategy. *Annual Rev. Plant Physiology*, 33, 481-518.
- Searle G., Brody S. and Hoek A.v. 1990. Evidence for the formation of a chlorophyll a/zeaxanthin complex in lecithin liposomes from fluorescence decay kinetics. *Photochemistry and Photobiology*, 52, 401-407.
- Thayer SS and Bjorkman O. 1990. Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. *Photos. Res.* 23, 331-343.



- Tohme J., Gonzalez D.O., Beebe S. and Duque M.C. 1996. AFLP analysis of gene pools of a wild bean core collection. *Crop Science*, 36,1375–1384.
- Thompson L.K. and Brudvig G.W. 1988. Cytochrome b-559 may function to protect photosystem II from photoinhibition. *Biochemistry*, 27, 6653-6658.
- Young A.J. Philip, D. Frank, H.A., Ruban A.V. and Horton P. 1997. The xanthophyll cycle and carotenoid mediated dissipation of excess excitation energy in photosynthesis. *Pure and Applied Chemistry*, 69, 2125-2130.
- Vass I., Styring S., Hundal T., Koivuniemi A., Aro E.-M. and Andersson B. 1992. The reversible and irreversible intermediates during photoinhibition of photosystem II - stable reduced QA species promote chlorophyll triplet formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 89: 1408-1412.
- Villareal R. L., Rajaram S., Myjeeb-Kazi A. and Del Toro, E. 1991. *Plant Breeding*, 106,77-81.
- Williams T. 1998. Plant Genetic-Resources and Food Security. *Food Policy*, 13 (2), 178-184.
- Wilson J.M. 1987. Chilling injury in plants. In Grout W.W. and Morris G.J. (ed), *The Effects of Low Temperatures on Biological Systems*. Edward Arnold, London.
- Wise R.R., McWilliams J. and Naylor A.W. 1983. A comparative study of low-temperature-induced ultrastructure alterations of three species with differing chilling sensitivities. *Plant, Cell and Environment*, 6, 525-535.
- Αγγίδη Α. 1988. Καλλιέργεια λαχανικών για βιομηχανική επεξεργασία, *Γεωργική Τεχνολογία*, 5, 8-23.
- Γαβαλάς Ν.Α. 1997. Φυσιολογία φυτών. *Εκδόσεις Πανεπιστημίου Πατρών*.
- Γανωτάκης Δ. και Κοτζαμπάσης Κ. 2003. Φωτοσύνθεση Ι: Μετατροπή της ηλιακής ακτινοβολίας σε χημική ενέργεια. Στο Γαλάτης Β., Γανωτάκης Δ., Καραμπουρνιώτης Γ., Κοτζαμπάσης Κ., Κωνσταντινίδου Ε.-Ι., Μανέτας Ι. και Ρουμπελάκη-Αγγελάκη Κ,Α. *Φυσιολογία φυτών από το μόριο στο περιβάλλον. Πανεπιστημιακές εκδόσεις Κρήτης*. σελ 145-189.
- Δημητρακάκη Κ. 1982. Πρακτική Λαχανοκομία, *Εκδόσεις: POTAMITIS PRESS, Αθήνα*.
- Καραμπουρνιώτης Γ. Α. 2003 *Φυσιολογία καταπονήσεων των φυτών. Αθήνα: Εκδόσεις Έμβρυο*.
- Κωνσταντινίδου Ε.-Ι. 2003. Φυσιολογία αβιοτικών καταπονήσεων. Στο Γαλάτης Β., Γανωτάκης Δ., Καραμπουρνιώτης Γ., Κοτζαμπάσης Κ., Κωνσταντινίδου Ε.-Ι.,

Μανέτας Ι. και Ρουμπελάκη-Αγγελάκη Κ,Α. *Φυσιολογία φυτών από το μόριο στο περιβάλλον*. Πανεπιστημιακές εκδόσεις Κρήτης, σελ 555-619.

Λεβίζου Ε. 2000. Αλληλεπιδράσεις της αυξημένης υπεριώδους ακτινοβολίας-B (UV-B) με τη διαθεσιμότητα των θρεπτικών συστατικών του εδάφους και τον τεχνητό τραυματισμό στην ανάπτυξη και τη φυσιολογία Μεσογειακών φυτών *Rhombis fruticososa* L. και *Ceratonia siliqua* L. Διδακτορική διατριβή. Πάτρα 2000.

Λεβίζου Ε. και Κυπαρίσσης Α. 2004. *Οικοφυσιολογία Μεσογειακών Φυτών*. Εκδόσεις Πανεπιστημίου Ιωαννίνων.

Μανέτας Ι. 1987. *Οικοφυσιολογία φυτών*. Εκδόσεις Πανεπιστημίου Πατρών.

