

Υδραυλική αρχιτεκτονική στα
Μεσογειακά οικοσυστήματα:
μελέτη μεταξύ διαφορετικών
λειτουργικών ομάδων και κατά
μήκος μιας κλιματικής
διαβάθμισης.

Διδακτορική διατριβή

ΙΩΒΗ ΚΑΤΕΡΙΝΑ

Δασολόγος-Περιβαλλοντολόγος

Ιώβη Κατερίνα
Δασολόγος Περιβαλλοντολόγος, M.Sc.

Υδραυλική Αρχιτεκτονική στα Μεσογειακά Οικοσυστήματα: Μελέτη
Μεταξύ Διαφορετικών Λειτουργικών Ομάδων και κατά μήκος μιας
Κλιματικής Διαβάθμισης.

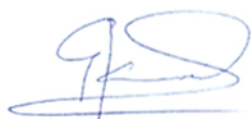
Διδακτορική διατριβή

Υποβλήθηκε στο Τμήμα Βιολογικών Εφαρμογών και Τεχνολογιών
του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων, Εργαστήριο Βοτανικής.

Επιβλέπων Καθηγητής: Άρης Κυπαρίσσης
Επίκουρος Καθηγητής Βιολογίας και
Τεχνολογίας Φυτών του Τμήματος Βιολογικών
Εφαρμογών και Τεχνολογιών του Πανεπιστημίου
Ιωαννίνων

Ημερομηνία παρουσίασης: 19 Δεκεμβρίου 2011

Τα μέλη της Επταμελούς Εξεταστικής Επιτροπής



Γεώργιος Καραμπουριώτης
Καθηγητής
Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών



Γεωργία Πετροπούλου
Επίκουρη Καθηγήτρια
Πανεπιστημίου Πατρών



Γεώργιος Γραμματικόπουλος
Επίκουρος Καθηγητής
Πανεπιστημίου Πατρών



Γεώργιος Λιακόπουλος
Λέκτορας
Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών

Τα μέλη της Συμβουλευτικής Επιτροπής




Ιωάννης Μανέτας
Καθηγητής
Πανεπιστημίου Πατρών



Κωνσταντίνος Φασσέας
Καθηγητής
Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών

Ο Επιβλέπων



Άρης Κυπαρίσσης
Επίκουρος Καθηγητής
Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Στο Σωτηράκη μου,

*που στάθηκε το μεγαλύτερο εμπόδιο
στην πορεία αυτής της διατριβής
και το μεγαλύτερο βήμα
στην πορεία της ζωής μου.*

ΠΡΟΛΟΓΟΣ – ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Η παρούσα ερευνητική εργασία αποτελεί τη διδακτορική μου διατριβή, η οποία πραγματοποιήθηκε στο εργαστήριο Βοτανικής του Τμήματος Βιολογικών Εφαρμογών και Τεχνολογιών του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων, με την επίβλεψη του επίκουρου καθηγητή Άρη Κυπαρίσση. Η διατριβή ξεκίνησε στα τέλη του 2004 και το μεγαλύτερο μέρος της εκπονήθηκε κατά τη διάρκεια της τετραετούς εκπαιδευτικής άδειας που μου παραχωρήθηκε από τη Δασική Υπηρεσία, της οποίας είμαι υπάλληλος.

Για την ολοκλήρωση αυτής της έρευνας σημαντική ήταν η συνεισφορά κάποιων ανθρώπων και υπηρεσιών. Το λιγότερο που οφείλω να τους αποδώσω είναι ένα «ευχαριστώ».

Κατά αρχήν θα ήθελα να ευχαριστήσω τη Διεύθυνση Δασών του Νομού Ιωαννίνων καθώς και το Υπηρεσιακό Συμβούλιο, με τη σύμφωνη γνώμη των οποίων εξασφαλίστηκε η εκπαιδευτική άδεια, κατά τη διάρκεια της οποίας είχα τη δυνατότητα της πλήρους ενασχόλησης με την έρευνα.

Θερμές ευχαριστίες οφείλω επίσης στον επιβλέποντα καθηγητή μου, Άρη Κυπαρίσση, αφενός γιατί αποδεχόμενος τον απαιτητικό ρόλο της επίβλεψής μου έδωσε τη δυνατότητα να πραγματοποιήσω αυτήν τη διατριβή και αφετέρου για την πολύτιμη βοήθειά του στην αντιμετώπιση των προβλημάτων και των προκλήσεων που προέκυψαν κατά τη διάρκειά της. Τον ευχαριστώ επίσης για την παραχώρηση του εργαστηρίου του και γιατί έκανε ότι ήταν δυνατό για να μου παρέχει τα μέσα και τον εξοπλισμό που ήταν απαραίτητα για τη διεκπεραίωση της παρούσας έρευνας.

Τις ευχαριστίες μου θα ήθελα να εκφράσω και στους Ιωάννη Μανέτα και Κωνσταντίνο Φασσέα, μέλη της τριμελούς συμβουλευτικής επιτροπής καθώς και στους Γεώργιο Καραμπουρνιώτη, Γεωργία Πετροπούλου, Γεώργιο Γραμματικόπουλο και, Γεώργιο Λιακόπουλο, μέλη της εφταμελούς εξεταστικής επιτροπής, τόσο για τη συμμετοχή τους στις παραπάνω επιτροπές, όσο και για τον πολύτιμο χρόνο που διέθεσαν για διορθώσεις και παρατηρήσεις. Επιπρόσθετα ευχαριστώ τον Γεώργιο Ψαρά για τις πολύτιμες συμβουλές του σε θέματα που αφορούν την ανατομία του ξυλώματος, καθώς και για την παραχώρηση του εργαστηριακού εξοπλισμού κατά την επεξεργασία των τομών του ξυλώματος.

Επίσης ευχαριστώ όλους όσους μαζί εργαστήκαμε στο εργαστήριο Βοτανικής, όλα αυτά τα χρόνια, για την άποψη και ευχάριστη συνεργασία. Ιδιαίτερος οφείλω να ευχαριστήσω:

- την απόφοιτη πλέον του Τμήματος Χρύσα Κολοβού, καθώς με την πτυχιακή της εργασία κατάφερε να λειτουργήσει τη συσκευή

μέτρησης της αγωγιμότητας και έτσι συνέβαλε ουσιαστικά στη δυνατότητα κατασκευής των καμπύλων ευπάθειας, που αποτέλεσαν σημαντικό δεδομένο της παρούσας έρευνας,

- το μέλος Δ.Ε.Π. Έφη Λεβίζου, για τις πολύτιμες συμβολές και παρατηρήσεις της.

Για τη δωρεάν παροχή πολύτιμων μετεωρολογικών δεδομένων οφείλω να ευχαριστήσω επίσης την Εθνική Μετεωρολογική Υπηρεσία και τη Δ.Ε.Η.

Τέλος, ένα μεγάλο ευχαριστώ αξίζει στον άντρα μου και σύντροφο της ζωής μου, Βαγγέλη Καλύβα, καθώς και στην οικογένειά μου (που τώρα περιλαμβάνει και τη δικιά του οικογένεια) γιατί με ενθάρρυναν και με παρότρυναν να ολοκληρώσω την παρούσα έρευνα, αλλά και γιατί με στήριξαν έμπρακτα, αναλαμβάνοντας πολλές φορές τα δικά μου πια οικογενειακά βάρη, προκειμένου να το καταφέρω. Χωρίς αυτούς η ολοκλήρωση αυτού του διδακτορικού θα γινόταν πολύ δύσκολα.

ΠΙΝΑΚΑΣ ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΩΝ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	3
1. Υδραυλική αρχιτεκτονική	5
1.1. Ορισμοί	5
1.2. Παράμετροι που περιγράφουν την υδραυλική αρχιτεκτονική....	5
1.2.1. Υδραυλική αγωγιμότητα.....	5
1.2.3. Ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος.....	7
Μέγεθος των αγωγών	7
Πυκνότητα των αγωγών.....	8
1.2.3. Δείκτης Huber	9
1.2.4. Εμβολές.....	10
Αιτίες εμφάνισης εμβολών	10
Εκτός ελέγχου εμβολές (Runaway embolism)	12
Ανάκαμψη από τις εμβολές.....	13
1.2.5. Ακουσπορίνες.....	14
1.2.6. Συγκέντρωση ιόντων στο χυμό του ξυλώματος.....	15
1.3. Διαφοροποίηση των παραμέτρων της υδραυλικής αρχιτεκτονικής στο φυτό	17
2. Ποικιλομορφία της υδραυλικής αρχιτεκτονικής.....	19
2.1. Κλίμα	19
2.2. Λειτουργικές ομάδες	21
Συστηματική κατάταξη (Κωνοφόρα-Αγγειόσπερμα)	22
Οικολογία του φυλλώματος (Αειθαλή-Φυλλοβόλα).....	23
Αυξητικός τύπος	24
Τύπος ξυλώματος (με αυξητικούς δακτυλίους - χωρίς αυξητικούς δακτυλίους).....	25
3. Η υδραυλική αρχιτεκτονική στα Μεσογειακά οικοσυστήματα	26
3.1. Μεσογειακό κλίμα	26
3.2. Μεσογειακή βλάστηση και λειτουργικοί τύποι φυτών	27
3.3. Μηχανισμοί επιβίωσης.....	29
3.2.1. Μηχανισμοί απόκρισης στην καλοκαιρινή ξηρασία.....	29
3.2.2. Μηχανισμοί απόκρισης στις χαμηλές θερμοκρασίες του χειμώνα	32
ΣΚΟΠΟΣ.....	35
ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ.....	37
1. Περιοχή έρευνας.....	37
2. Είδη που μελετήθηκαν.....	37
3. Θέσεις έρευνας και δειγματοληψίας.....	38
4. Οικοφυσιολογικές μετρήσεις πεδίου	43
5. Αγωγιμότητα του φυτού (K_{plant})	44
6. Ανατομία του ξυλώματος	44

7. Δείκτης Huber (HV).....	45
8. Ευπάθεια στις εμβολές	46
9. Στατιστική επεξεργασία.....	48
ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ.....	51
1. Στατικές παράμετροι.....	52
1.1. Ανατομία του ξυλώματος	52
1.2. Δείκτης Huber	57
1.3. Ευπάθεια στις εμβολές	58
2. Παράμετροι εποχιακά κυμαινόμενοι.....	60
2.1. Αγωγιμότητα του φυτού, K_{plant}	60
2.2. Διαπνοή, E	64
2.3. Υδατικό δυναμικό, Ψ	68
2.4. Ποσοστό απώλειας της αγωγιμότητας λόγω εμβολών, PLC ..	72
2.5. Δείκτης Huber, HV	75
3. Συσχετίσεις όλων των παραμέτρων.....	79
4. Συσχέτιση της αγωγιμότητας με μετεωρολογικά δεδομένα.....	88
5. Πρόβλεψη της αγωγιμότητας από μετεωρολογικά δεδομένα	92
5.1 Πρόβλεψη της αγωγιμότητας για την καλοκαιρινή περίοδο	92
5.2. Πρόβλεψη της αγωγιμότητας για την χειμερινή περίοδο.....	95
ΣΥΖΗΤΗΣΗ.....	97
1. Κατάταξη των ειδών στις λειτουργικές ομάδες βάση των υδραυλικών χαρακτηριστικών τους.....	97
2. Η επίδραση του κλίματος στις παραμέτρους της υδραυλικής αρχιτεκτονικής.	100
2.1. Στατικοί παράμετροι.....	100
2.2. Παράμετροι εποχιακά κυμαινόμενοι	101
2.2.1. Εποχιακές μεταβολές.....	101
2.2.2. Διαφορές μεταξύ κλιματικών περιοχών	102
2.3. Πρόγνωση του K_{plant} από μετεωρολογικές παραμέτρους.....	104
3. Συσχετίσεις.....	106
3.1. $K_{plant} - \Psi_{leaf}$	107
3.2. $AK_{plant(min)} - \Psi_{50}$ και $A\Psi_{leaf(min)}$	111
3.3. $K_{plant} - PLC$	112
ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ.....	115
ΠΕΡΙΛΗΨΗ.....	117
SUMMARY.....	119
ΣΥΝΤΟΜΟΓΡΑΦΙΕΣ	121
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	123

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Ένας από τους σημαντικότερους περιβαλλοντικούς παράγοντες που καθορίζουν την επιβίωση των χερσαίων φυτών είναι η διαθεσιμότητα του νερού. Για το λόγο αυτό τα φυτά έχουν αναπτύξει ειδικές προσαρμογές που τα καθιστούν ικανά να επιβιώσουν ακόμα και κάτω από τις σκληρότερες συνθήκες ξηρασίας. Τα μεσογειακά οικοσυστήματα, με τη σχεδόν απόλυτη απουσία βροχοπτώσεων κατά τη καλοκαιρινή περίοδο, σε συνδυασμό με τις υψηλές θερμοκρασίες και εντάσεις φωτός, κατατάσσονται ανάμεσα στα πιο απαιτητικά περιβάλλοντα για την επιβίωση των φυτών.

Ο αγωγός ιστός και συγκεκριμένα το ξύλωμα, είναι υπεύθυνο για τη μεταφορά του νερού και των θρεπτικών ουσιών μέσα στο φυτικό σώμα. Η φυσιολογική αυτή διεργασία είναι ιδιαίτερα σημαντική για τα φυτά και θα πρέπει να λαμβάνεται υπόψη στην κατανόηση της αντίδρασής τους σε περιβαλλοντικά και ενδογενή ερεθίσματα (Mencuccini 2003). Τα χαρακτηριστικά δε του ξυλώματος αποτελούν έναν από τους σημαντικότερους παράγοντες που καθορίζουν τις υδατικές σχέσεις των φυτών και συνεπώς την απόδοσή τους σε ένα οικοσύστημα (Tyree & Ewers 1991). Το σύνολο των παραπάνω χαρακτηριστικών, τα οποία επηρεάζουν την κίνηση του νερού από τις ρίζες προς τα φύλλα, αποτελεί το πεδίο εκείνο των υδατικών σχέσεων που ονομάζουμε υδραυλική αρχιτεκτονική (Cruiziat et al. 2002).

Είναι γεγονός ότι η υδραυλική αρχιτεκτονική εμφανίζει σημαντική ποικιλομορφία στη φύση με διαφορές τόσο μεταξύ των ειδών όσο και μεταξύ των ατόμων του ίδιου είδους που αναπτύσσονται κάτω από διαφορετικές κλιματικές συνθήκες (Dickison 2000). Αρκετή έρευνα έχει γίνει για την κατανόηση του τρόπου με τον οποίο η υδραυλική αρχιτεκτονική των φυτών έχει εξελιχθεί προκειμένου να ανταποκρίνεται στην επιβίωση τους κάτω από διαφορετικά περιβάλλοντα. Τα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος, η υδραυλική αγωγιμότητα και η ευπάθεια του ξυλώματος στις εμβολές είναι κάποιες από τις παραμέτρους που έχουν μελετηθεί για την επίτευξη αυτού του στόχου.

Όποια και αν είναι η εξέλιξη των παραγόντων που διαμορφώνουν την υδραυλική αρχιτεκτονική ενός είδους, αυτή καθορίζει την επιβίωσή του, που εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό, από την ικανότητά του να διαμορφώσει ένα υδραυλικό σύστημα αποτελεσματικό (με υψηλή αγωγιμότητα) και ταυτόχρονα ασφαλές (ικανό να διατηρεί κάτω από αρνητική πίεση αδιάρρηκτη στήλη νερού). Για να το πετύχουν αυτό τα φυτά φαίνεται να ελέγχουν κάποια χαρακτηριστικά που επηρεάζουν τη σχέση μεταξύ ασφάλειας και αποτελεσματικότητας. Ορισμένα από αυτά τα χαρακτηριστικά είναι το υδατικό δυναμικό και η διαπνοή, που έχει

βρεθεί, ότι κάτω από συνθήκες υδατικής καταπόνησης, διατηρούνται μέσα στα όρια που καθορίζονται από το σημείο πέρα από το οποίο η επέκταση των εμβολών θα οδηγήσει το υδραυλικό σύστημα σε αποτυχία (Sperry & Pockman 1993, Kolb & Sperry 1999, Salleo et al. 2000).

Ο κοινός στόχος της ασφάλειας και αποτελεσματικότητας του υδραυλικού συστήματος των φυτών είναι πιθανό να επιτυγχάνεται από έναν κοινό μηχανισμό που δεν εξαρτάται από το είδος, την λειτουργική ομάδα ή την ανατομία και τον τύπο του ξυλώματος. Η προσπάθεια διερεύνησης αυτού του μηχανισμού δεν έχει οδηγήσει μέχρι στιγμής σε σαφή συμπεράσματα αφού αντικρουόμενα αποτελέσματα έχουν προκύψει (Sperry et al. 1994, Martinez-Vilalta et al. 2002, Maherali et al. 2004, McElrone et al. 2004).

Η περαιτέρω έρευνα των μηχανισμών που καθορίζουν την επιτυχία του υδραυλικού συστήματος των φυτών, καθώς και η μελέτη της ποικιλομορφίας της υδραυλικής αρχιτεκτονικής τους, μπορεί να μας δώσει χρήσιμες πληροφορίες για την ερμηνεία των οικοφυσιολογικών προσαρμογών των ειδών, σε διαφορετικές περιβαλλοντικές συνθήκες και να αποτελέσει χρήσιμο εργαλείο για την αποσαφήνιση του λειτουργικού τους ρόλου μέσα στο οικοσύστημα.

1. Υδραυλική αρχιτεκτονική

1.1. Ορισμοί

Η υδραυλική αρχιτεκτονική είναι ένας όρος που επινοήθηκε από τον Zimmermann στα τέλη της δεκαετίας του '70 και καθιερώθηκε έως τις μέρες μας. Παρά τα γεγονότα ότι από τη βιβλιογραφία δε προκύπτει ένας κοινά αποδεκτός ορισμός η υδραυλική αρχιτεκτονική αποτελεί ένα καλά καθορισμένο κεφάλαιο στο τεράστιο επιστημονικό πεδίο των υδατικών σχέσεων των φυτών (Cruiziat et al. 2002).

Κατά καιρούς έχουν διατυπωθεί διάφοροι ορισμοί, όπως:

- Η υδραυλική αρχιτεκτονική ρυθμίζει την αντίσταση τριβής και την ικανότητα ροής στα φυτικά όργανα (Pallardy 1987).
- Η υδραυλική αρχιτεκτονική εκφράζει τη δομή του αγωγού συστήματος των φυτών (Tyree & Ewers 1991).
- Η υδραυλική αρχιτεκτονική περιγράφει τη σχέση μεταξύ της υδραυλικής αγωγιμότητας του ξυλώματος στα διάφορα μέρη του φυτικού σώματος και του ποσού των φύλλων που αυτό εφοδιάζει (Tyree & Sperry 1989).
- Η υδραυλική αρχιτεκτονική αποτελεί το σύνολο των υδραυλικών χαρακτηριστικών του αγωγού ιστού ενός φυτού που προσδιορίζουν ποιοτικά και ποσοτικά τη ροή του χυμού από τις ρίζες προς τα φύλλα (Cruiziat et al. 2002).

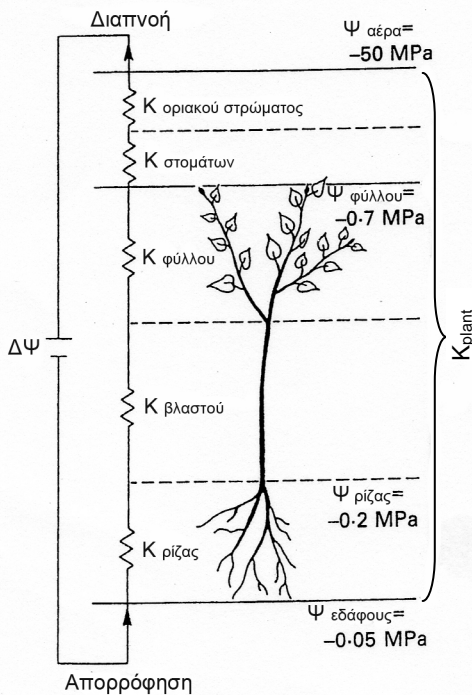
1.2. Παράμετροι που περιγράφουν την υδραυλική αρχιτεκτονική

1.2.1. Υδραυλική αγωγιμότητα

Ένας από σημαντικότερους παράγοντες που περιγράφουν την υδραυλική αρχιτεκτονική ενός φυτού είναι η αντίσταση που συναντά το νερό όταν μετακινείται, διαμέσου του ξυλώματος, από τις ρίζες προς τα φύλλα. Η υδραυλική αγωγιμότητα εκφράζει το αντίστροφο αυτής της αντίστασης και εμφανίζεται στις έρευνες που αφορούν την υδραυλική αρχιτεκτονική των φυτών σε δυο τύπους:

- A. Την αγωγιμότητα (K , conductance, $\text{Kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ή $\text{mmol m}^{-2} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) μεταξύ δυο σημείων του υδραυλικού συστήματος, που προκύπτει όταν διαιρέσουμε την ταχύτητα ροής του νερού (Kg s^{-1}) με τη διαφορά πίεσης (συμπίπτει με το υδατικό δυναμικό) μεταξύ των σημείων αυτών (MPa). Η αγωγιμότητα αυτή εκφράζεται από την αναλογία του νόμου του Ohm στο υδραυλικό σύστημα των φυτών, σύμφωνα με την οποία η ροή διαμέσου διαφόρων τμημάτων της αλληλουχίας έδαφος-

φυτό-ατμόσφαιρα, αντιπαραβάλλεται με το ρεύμα ενός ηλεκτρικού κυκλώματος, αποτελούμενο από σειρά αντιστάσεων (το αντίστροφο της αγωγιμότητας). Ανάλογα με το τμήμα του υδραυλικού συστήματος στο οποίο αναφέρεται διακρίνουμε την αγωγιμότητα της ρίζας, του βλαστού, των φύλλων, των στομάτων, καθώς και ολόκληρου του φυτού (σχήμα 1, Tyree & Ewers 1991). Στην τελευταία περίπτωση η ταχύτητα ροής ταυτίζεται με το ρεύμα διαπνοής ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), που αποτελεί την κινητήρια δύναμη που «τραβάει» το νερό από το έδαφος προς τα φύλλα.



Σχήμα 1: Το ανάλογο του νόμου του Ohm στο υδραυλικό σύστημα των φυτών. Η συνολική αγωγιμότητα (K_{plant}) είναι η συνισταμένη της αγωγιμότητας της ρίζας, του βλαστού, των φύλλων, των στομάτων και του οριακού στρώματος. Η ροή του νερού προκαλείται από τη διαφορά του υδατικού δυναμικού ($\Delta\Psi$) μεταξύ του υδατικού δυναμικού (Ψ) του εδάφους και της ατμόσφαιρας. (από Ewers & Cruiziat 1990).

- B. Την αγωγιμότητα (k , conductivity, $\text{Kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}$) του τμήματος ενός βλαστού που προκύπτει όταν διαιρέσουμε την ταχύτητα ροής του νερού (Kg s^{-1}) με τη διαβάθμιση της πίεσης που προκαλεί τη ροή, η οποία ισούται με το λόγο της πίεσης που προκαλεί τη ροή προς το μήκος του βλαστού (MPa m^{-1}). Από την αγωγιμότητα αυτή, διαιρώντας με την εγκάρσια τομή του λειτουργικού ξυλώματος του βλαστού, προκύπτει η ειδική αγωγιμότητα (k_s), που αποτελεί μέτρο του πορώδους του βλαστού, ενώ διαιρώντας με τη φυλλική επιφάνεια

των υπερκείμενων του βλαστού φύλλων, προκύπτει ή ειδική φυλλική αγωγιμότητα (k_i), που αποτελεί μια χρήσιμη μέτρηση της υδραυλικής αποτελεσματικότητας του βλαστού να προμηθεύσει με νερό τα φύλλα.

Αυτή η μορφή αγωγιμότητας μπορεί να υπολογιστεί και σύμφωνα με την εξίσωση 1, που βασίζεται στο νόμο των Hagen και Poiseuille, για τη ροή υγρών διαμέσου μιας δέσμης απόλυτα κυλινδρικών αγωγών. Η αγωγιμότητα που υπολογίζεται με αυτόν τον τρόπο ονομάζεται θεωρητική αγωγιμότητα k_{th} (theoretical conductivity, $\text{Kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}$).

$$k_{th} = \frac{\pi\rho}{128\eta} \sum_{i=1}^n (d_i^4) \quad (1)$$

Όπου: ρ η πυκνότητα του υγρού (Kg m^{-3}), η το ιξώδες του υγρού (MPa s), d η διάμετρος του i αγγείου (m) και n ο αριθμός των αγωγών της δέσμης. Από την εξίσωση 1 γίνεται φανερό η επίδραση του μεγέθους των αγγείων στην υδραυλική αγωγιμότητα, αφού λίγα μεγάλα αγγεία συμβάλουν σε μεγάλο βαθμό στη συνολική αγωγιμότητα. Έτσι μεγέθη όπως το εμβαδό της εγκάρσιας τομής των αγγείων ή η πυκνότητά τους δεν είναι αντιπροσωπευτικά για να συγκρίνουμε την αγωγιμότητα δυο βλαστών, η οποία είναι ανάλογη του αθροίσματος της 4^{ης} δύναμης της διαμέτρου των αγγείων τους. Σύμφωνα με τους Tyree & Ewers (1991), στα περισσότερα φυτά η πραγματική αγωγιμότητα αποτελεί το 20 με 100% της θεωρητικής. Αυτή η υπερεκτίμηση που γίνεται στη θεωρητική αγωγιμότητα μπορεί να οφείλεται στο ότι κατά τον υπολογισμό της δεν λαμβάνεται υπόψη η αντίσταση των βοθρίων στο τέλος των αγγείων και πολύ περισσότερο των τραχειΐδων, καθώς και στη μη λειτουργικότητα κάποιων αγωγών της εγκάρσιας τομής του βλαστού.

1.2.3. Ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος

Τα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος αποτελούν σημαντική πηγή πληροφοριών σχετικά με τον τρόπο που αντιμετωπίζουν τα φυτά τις αντικρουόμενες απαιτήσεις για βέλτιστη υδραυλική αγωγιμότητα και ασφάλεια (Robert et al. 2009). Χαρακτηριστικά όπως το μέγεθος και η πυκνότητα των αγωγών του υδραυλικού συστήματος, παίζουν σημαντικό ρόλο στη διαμόρφωση των υδατικών σχέσεων και για το λόγο αυτό αποτελούν παράγοντες που περιγράφουν την υδραυλική αρχιτεκτονική των φυτών.

Μέγεθος των αγωγών

Το μέγεθος ενός αγωγού μπορεί να παρουσιάζει μεγάλο εύρος τιμών. Υπάρχουν αγωγοί με διάμετρο μικρότερη των 5 μm , στις βελόνες

των κωνοφόρων, άλλα και μεγαλύτεροι των 500 μm , στα τροπικά επίφυτα. Το μήκος των αγωγών καλύπτει ακόμα μεγαλύτερο εύρος, από λίγα χιλιοστά στις τραχειίδες, έως και περισσότερο από 10 μέτρα σε αναρριχητικά φυτά και σε δέντρα που σχηματίζουν αυξητικούς δακτυλίους (Hacke & Sperry 2001). Από τη διάμετρο των αγωγών καθορίζεται σε σημαντικό βαθμό η υδραυλική αγωγιμότητα του συστήματος, αφού σύμφωνα με τον νόμο των Hagen και Poiseuille η αγωγιμότητα ενός αγωγού είναι ανάλογη με τη διάμετρό του, υψωμένη στην 4^η δύναμη. Η παραπάνω σχέση έχει οδηγήσει πολλούς ερευνητές (Sperry et al. 1994, McElrone et al. 2004, Sellin et al. 2008) στη χρήση μιας νέας παραμέτρου, με την οποία σταθμίζεται η σημαντικότητα της διαμέτρου των αγωγών σε σχέση με την συμμετοχή τους στην αγωγιμότητα. Πρόκειται για την υδραυλικώς σταθμισμένη διάμετρο D_h , που ορίζεται από τον λόγο: $D_h = \sum d^5 / \sum d^4$, όπου d η διάμετρος του αγωγού (Sperry et al. 1994).

Το μέγεθος των αγωγών όμως, παίζει σημαντικό ρόλο και στην ασφάλεια του υδραυλικού συστήματος των φυτών. Ιδιαίτερα όσο αφορά τις εμβολές του χειμώνα είναι γνωστό ότι μεγάλης διαμέτρου αγωγοί είναι πιθανότερο να υποστούν εμβολές λόγω παγετού (Davis et al. 1999, Pittermann & Sperry 2003). Η σχέση μεταξύ του μεγέθους των αγωγών και της καλοκαιρινής ξηρασίας δεν είναι τόσο ξεκάθαρη, αφού στην περίπτωση αυτή τον καθοριστικό ρόλο για την ασφάλεια του υδραυλικού συστήματος τον παίζουν τα βοθρία, που σύμφωνα με την υπόθεση της εισβολής του αέρα (βλέπε κεφάλαιο «εμβολές») αποτελούν τα σημεία εισόδου του αέρα στον αγωγό. Συγκεκριμένα ο αέρας εισέρχεται από τους πόρους της μεμβράνης των βοθρίων. Η εμβολή ενός αγωγού λόγω ξηρασίας εξαρτάται από το μέγεθος των μεγαλύτερων σε διάμετρο πόρων του (Wheeler et al. 2005), αφού από τους πόρους αυτούς η πίεση που απαιτείται για την εισβολή του αέρα είναι μικρότερη (βλέπε εξίσωση 2, κεφάλαιο «εμβολές»). Σύμφωνα με τους Martinez-Vilalta et al. (2002) οι μεγαλύτεροι αγωγοί έχουν την τάση να φέρουν πόρους μεγαλύτερης διαμέτρου και έτσι υπάρχει μια έμμεση σχέση μεταξύ του μεγέθους των αγωγών και της ευπάθειάς τους στις εμβολές λόγω ξηρασίας. Παρόλα αυτά η παραπάνω τάση έχει αμφισβητηθεί από πολλούς ερευνητές και φαίνεται να εξαρτάται σημαντικά από το είδος που κάθε φορά εξετάζεται (Wheeler et al. 2005).

Πυκνότητα των αγωγών

Η πυκνότητα των αγωγών σχετίζεται άμεσα τόσο με την αποτελεσματικότητα όσο και με την ασφάλεια του υδραυλικού συστήματος. Η υψηλή πυκνότητα έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της υδραυλικής αγωγιμότητας, αλλά και την ασφάλεια του υδραυλικού

συστήματος, αφού σε σχέση με ένα λιγότερο πυκνό δίκτυο αγγείων εμφανίζεται μεγαλύτερο ποσοστό αγγείων που μένουν λειτουργικά σε σχέση με τον ίδιο αριθμό εμβολισμένων αγγείων (Robert et al. 2009). Σε συνδυασμό με την υψηλή ομαδοποίηση των αγγείων η υψηλή πυκνότητα μπορεί επίσης να έχει λειτουργικά πλεονεκτήματα επειδή επιτρέπει στο νερό να παρακάμψει τα εμβολισμένα αγγεία μέσω των εναλλακτικών διαδρομών που δημιουργούνται από τα βοθρία που έρχονται σε επαφή, μεταξύ των γειτονικών αγγείων μιας ομάδας (Robert et al. 2009). Από την άλλη μεριά η υψηλή ομαδοποίηση των αγγείων μπορεί να αυξήσει την πιθανότητα εμβολών αφού η επαφές των αγγείων, που επηρεάζουν την διάδοση των εμβολών, είναι πιο έντονες (Wheeler et al. 2005, Choat et al. 2008).

Η πυκνότητα των αγγείων επηρεάζει σημαντικά παραμέτρους που σχετίζονται με την μηχανική αντοχή του ξύλου όπως η πυκνότητα του ξύλου και οι συντελεστές ελαστικότητας και ρήξης του ξύλου. Όπως είναι φυσικό, η μηχανική αντοχή θεωρείται αναγκαία για τη στήριξη του φυτού και την προστασία του από τη βαρύτητα, τους ανέμους, την απόθεση χιονιού και άλλες εξωτερικές δυνάμεις. Παρόλα αυτά από πολλές έρευνες έχει φανεί ότι η μηχανική αντοχή του ξύλου ίσως είναι περισσότερο σημαντική για την αποφυγή της κατάρρευσης των αγωγών του ξυλώματος λόγω των αρνητικών πιέσεων που εμφανίζονται σε αυτούς κάτω από συνθήκες ξηρασίας. Συγκεκριμένα, έχει βρεθεί θετική συσχέτιση μεταξύ της μηχανικής αντοχής του ξύλου και της αντίστασης στις εμβολές (Hacke et al. 2001, Jacobsen et al. 2005), ενώ έχει διαπιστωθεί η παραγωγή πυκνότερου ξύλου ως απόκριση σε συνθήκες ξηρασίας (Domec & Gartner 2002, Searson et al. 2004). Υψηλή μηχανική αντοχή όμως απαιτεί υψηλό κατασκευαστικό κόστος που συνεπάγεται μειωμένους ρυθμούς αύξησης (Hacke & Sperry 2001). Έτσι γίνεται φανερό ότι στα φυτά επικρατούν αντικρουόμενες ανάγκες για αντίσταση στις εμβολές και για περιορισμό του κατασκευαστικού κόστους που απαιτείται για υψηλής πυκνότητας ξύλο.

1.2.3. Δείκτης Huber

Ο δείκτης Huber (HV, καθαρός αριθμός) ορίζεται από την εγκάρσια τομή του ξυλώματος ενός βλαστού (ή την εγκάρσια τομή του βλαστού) διαιρεμένη από την επιφάνεια των φύλλων (ή κάποιες φορές τη ξηρή μάζα των φύλλων) που φέρει ο βλαστός. Ο HV ενός βλαστού δείχνει την επένδυση σε ξυλώδη ιστό που απαιτείται για να τροφοδοτηθεί η μονάδα φυλλικής επιφάνειας του βλαστού. Από τους παραπάνω ορισμούς γίνεται φανερό ότι $k_1 = HV \times k_s$.

Σύμφωνα με τον Zimmermann (1983) η παράμετρος αυτή της υδραυλικής αρχιτεκτονικής έχει δυο σοβαρά μειονεκτήματα. Το πρώτο

είναι ότι η αγώγιμη επιφάνεια του βλαστού αποτελεί ένα τμήμα μόνο της συνολικής εγκάρσιας τομής και το δεύτερο και σημαντικότερο, ότι η ροή του νερού διαμέσου των αγωγών, είναι ανάλογη της 4^{ης} δύναμης της διαμέτρου τους, που σημαίνει ότι διαμέσου της ίδιας επιφάνειας εγκάρσιας τομής και με την ίδια διαβάθμιση του υδατικού δυναμικού, η ροή κυμαίνεται ανάλογα με τη κατανομή της διαμέτρου των αγγείων.

1.2.4. Εμβολές

Είναι γνωστό ότι το νερό κινείται μέσα στους αγωγούς του ξυλώματος κάτω από αρνητική πίεση. Όταν η πίεση αυτή μειωθεί σημαντικά, είναι δυνατόν οι δυνάμεις συνοχής των μορίων του νερού να μην μπορούν να συγκρατήσουν τη στήλη του νερού και αυτή να «σπάσει» δημιουργώντας μια κοιλότητα μέσα στην οποία το νερό εξατμίζεται. Αυτή η απότομη μεταβολή του υγρού νερού σε υδρατμούς, υπό πίεση, καταλήγει σε εμβολή (cavitation). Μέσα σε διάστημα ωρών ή και λιγότερο, αέρας από το νερό που συνορεύει με την κοιλότητα εξέρχεται, αυξάνοντας την πίεση της φυσαλίδας που δημιουργήθηκε στην ατμοσφαιρική (Lewis et al. 1994). Τότε η κοιλότητα έχει γεμίσει με αέρα φράζοντας τον αγωγό, ο οποίος θεωρείται εμβολισμένος. Η δημιουργία εμβολής σε έναν αγωγό καθορίζεται από τη διαφορά πίεσης (ΔP) μεταξύ του νερού που ρέει στον αγωγό (ισούται με την αρνητική πίεση του ξυλώματος) και του αέρα. Όπως φαίνεται από την παρακάτω εξίσωση (Tyree & Sperry 1989) η διαφορά πίεσης νερού-αέρα είναι αντιστρόφως ανάλογη της ακτίνας της κυκλικής επιφάνειας επαφής νερού-αέρα (r)

$$\Delta P = 2T \cos \alpha / r \quad (2)$$

όπου: T , η επιφανειακή τάση του νερού και α , η γωνία επαφής μεταξύ του νερού και της επιφάνειας νερού-αέρα.

Όπως είναι λογικό, οι εμβολές εμποδίζουν την κίνηση του νερού μέσα στο ξύλωμα, έχουν ως αποτέλεσμα την μείωση της υδραυλικής αγωγιμότητας του φυτού. Αυτό εκφράζεται από τις καμπύλες ευπάθειας, οι οποίες απεικονίζουν την ποσοστιαία πτώση που υφίσταται η υδραυλική αγωγιμότητα, όσο μειώνεται η αρνητική πίεση του ξυλώματος που προκαλεί τις εμβολές.

Αιτίες εμφάνισης εμβολών

Αιτίες εμφάνισης εμβολών αποτελούν η υδατική καταπόνηση που υφίστανται τα φυτά λόγω ξηρασίας (καλοκαιρινές εμβολές), το πάγωμα και λιώσιμο των χυμών κατά τους παγετούς του χειμώνα (χειμερινές εμβολές) και η προσβολή των φυτών από παθογόνους οργανισμούς (παθογενείς εμβολές).

A. Καλοκαιρινές εμβολές

Κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού η ξηρασία έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση του υδατικού δυναμικού του χυμού μέσα στο ξύλωμα, μια κατάσταση η οποία ευνοεί τη δημιουργία εμβολών. Ο ακριβής μηχανισμός περιγράφεται από τη θεωρία της εισβολής του αέρα (air-seeding hypothesis) η οποία υποστηρίζεται πειραματικά από πολλές έρευνες (Zimmerman 1983, Sperry & Tyree 1988). Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή, η εμβολή δημιουργείται όταν ο αέρας που βρίσκεται εξωτερικά ενός γεμάτου με νερό αγωγού αναρροφάται από τον αγωγό, μέσω των πόρων των βοθρίων του τοιχώματός του. Με την διακοπή της συνοχής της στήλης του νερού μέσα στον αγωγό, δημιουργείται μια κοιλότητα με αέρα και υδρατμούς, η οποία τελικά πληρώνεται με τον αέρα που εξέρχεται από το νερό που την περιβάλλει. Η εισβολή του αέρα μέσα στον αγωγό συμβαίνει όταν η διαφορά πίεσης (ΔP) μεταξύ του νερού που βρίσκεται μέσα στον αγωγό (ισούται με την πίεση του ξυλώματος, P_x) και του αέρα που βρίσκεται έξω από αυτόν (ισούται με την ατμοσφαιρική πίεση, P_a) υπερβεί τις τριχοειδείς δυνάμεις του αγωγού που συγκρατούν τον μηνίσκο αέρα-νερού στους πόρους των βοθρίων σταθερό. Όπως προκύπτει από την εξίσωση 2 αυτές οι δυνάμεις είναι αντιστρόφως ανάλογες με τη διάμετρο των πόρων των βοθρίων, η οποία τελικά καθορίζει την ευαισθησία του ξυλώματος στις καλοκαιρινές εμβολές, αφού όσο μεγαλύτερη είναι αυτή η διάμετρος τόσο μικρότερη είναι η διαφορά πίεσης που απαιτείται για να προκληθεί εμβολή. Η διαφορά πίεσης ισούται με την αρνητική πίεση του ξυλώματος, P_x αν η ατμοσφαιρική πίεση, P_a θεωρηθεί σταθερή και ίση με το μηδέν.

Για να προσδιοριστεί σωστά η διάμετρος του πόρου των βοθρίων θα πρέπει να ληφθεί υπ' όψη ότι κατά την εισβολή του αέρα η μεμβράνη των βοθρίων είναι τεντωμένη και αυτό επηρεάζει σημαντικά το μέγεθος των πόρων, οι οποίοι εμφανίζονται μεγαλύτεροι σε σχέση με τον υπολογισμό τους με τη χρήση ηλεκτρονικών μικροσκοπικών μεθόδων, κατά τις οποίες η μεμβράνη των βοθρίων είναι χαλαρή. Για το λόγο αυτό τα αποτελέσματα, που προέκυψαν από έρευνες που εφάρμοσαν τις παραπάνω μεθόδους, δείχνουν ότι το μέγεθος των πόρων που παρουσιάζει ευπάθεια στις εμβολές είναι πολύ μικρότερο από αυτό που προβλέπεται από την εξίσωση 2 (Choat et al. 2000). Η ακριβής διάμετρος του πόρου και κατά συνέπεια η ευαισθησία του ξυλώματος στις εμβολές, εξαρτάται από μηχανικά χαρακτηριστικά της μεμβράνης, όπως η αντοχή και η ελαστικότητα, καθώς και από τη συνολική γεωμετρία του συμπλέγματος του βοθρίου (Hacke & Sperry 2001).

B. Χειμερινές εμβολές

Το χειμώνα, όταν οι θερμοκρασία πέσει λίγους βαθμούς κάτω από το μηδέν, ο χυμός του ξυλώματος παγώνει και ο διαλυμένος αέρας που βρίσκεται μέσα σε αυτόν σχηματίζει φυσαλίδες (ο αέρας είναι σχεδόν αδιάλυτος στον πάγο). Κατά το λιώσιμο του πάγου, οι φυσαλίδες σταδιακά ελευθερώνονται στον σε υγρή πλέον μορφή χυμό του ξυλώματος, ο οποίος αρχίζει να ρέει κάτω από αρνητική πίεση (P_x). Έτσι, στο σημείο επαφής φυσαλίδας και χυμού δημιουργείται ένας μηνίσκος αέρα-νερού. Η διαφορά πίεσης μεταξύ του αέρα της φυσαλίδας (P_a) και του νερού (P_x) θα καθορίσει το αν η φυσαλίδα θα εξαπλωθεί εμβολίζοντας τον αγωγό του ξυλώματος ($P_x < P_a$) ή ο αέρας μέσα σε αυτήν θα διαλυθεί στο χυμό του ξυλώματος ($P_x > P_a$). Αυτή η διαφορά πίεσης εξαρτάται σύμφωνα με την εξίσωση 2 από τη διάμετρο της φυσαλίδας, η οποία με τη σειρά της εξαρτάται από τη διάμετρο του αγωγού. Όσο φαρδύτερος είναι ένας αγωγός τόσο μεγαλύτερες φυσαλίδες μπορούν να σχηματιστούν μέσα σε αυτόν, ενώ περισσότερες θα είναι ο αέρας που θα εξέλθει από το χυμό κατά το πάγωμα του. Για το λόγο αυτό οι αγωγοί μεγάλης διαμέτρου εμφανίζουν μεγαλύτερη ευαισθησία στις χειμερινές εμβολές (Davis et al. 1999, Pittermann & Sperry 2003).

Γ. Παθογενείς εμβολές

Εμβολές είναι δυνατό να προκληθούν και από ασθένειες που προσβάλουν τα αγγεία όταν αυτές συνδέονται με αύξηση της υδατικής καταπόνησης και μείωση της υδραυλικής αγωγιμότητας. Η ασθένεια μπορεί να προκαλέσει μερική απόφραξη του ξυλώματος, περιορισμό της πρόσληψης νερού από τις ρίζες και μεταβολή της συμπεριφοράς των στομάτων. Ένας άλλος τρόπος με τον οποίο οι παθογόνοι οργανισμοί μπορούν να προκαλέσουν εμβολές είναι μεταβάλλοντας την χημική σύσταση του χυμού του ξυλώματος. Για παράδειγμα, το οξαλικό οξύ που παράγεται από πολλούς παθογόνους μύκητες μειώνει την επιφανειακή τάση του χυμού του ξυλώματος στα *Acer saccharum* και *Abies balsamea* και έτσι μειώνεται η πίεση κάτω από την οποία είναι δυνατό να εισέλθει αέρας στο ξύλωμα (Tyree & Sperry 1989).

Εκτός ελέγχου εμβολές (Runaway embolism)

Οι εμβολές προκαλούν μείωση της αγωγιμότητας λόγω της φραγής των αγωγών του ξυλώματος. Προκειμένου στους εναπομείναντες λειτουργικούς αγωγούς να διατηρηθεί σταθερή η ροή του νερού προς τα φύλλα, θα πρέπει να μειωθεί το υδατικό δυναμικό, που συμπίπτει με την αρνητική πίεση του ξυλώματος, με αποτέλεσμα την εμφάνιση περισσότερων εμβολών και αρνητικότερων πιέσεων. Έτσι,

ξεκινά ένας φαύλος κύκλος καταστροφικών εμβολών, που αλλιώς ονομάζονται και «εκτός ελέγχου εμβολές» (runaway embolism). Ο κύκλος αυτός σταματά όταν όλο το ξύλωμα έχει εμβολιστεί, με αποτέλεσμα το θάνατο του φυτού ή όταν ενεργοποιηθεί, όπως συμβαίνει στα περισσότερα είδη, ο μηχανισμός του κλεισίματος των στομάτων, που μειώνει την διαπνοή διατηρώντας έτσι το υδατικό δυναμικό του ξυλώματος πάνω από τα όρια έναρξης των εκτός ελέγχου εμβολών (Cruiziat et al. 2002). Ο μηχανισμός αυτός είναι το κλειδί για την προστασία των φυτών από τις καταστροφικές εμβολές.

Στη λειτουργία ή μη του παραπάνω μηχανισμού έγκειται η διάκριση μεταξύ δυναμικής και στατικής υδατικής καταπόνησης (Tyree & Sperry 1988, Tyree & Ewers 1991). Στη δυναμική υδατική καταπόνηση η μείωση του υδατικού δυναμικού στους εναπομείναντες λειτουργικούς αγωγούς είναι αναγκαία για να διατηρηθεί αναλλοίωτη η συνολική διαπνοή (άρα και η ροή του νερού) στο φυτό. Αντίθετα στη στατική υδατική καταπόνηση το κλείσιμο των στομάτων ελαχιστοποιεί τη ροή του νερού μέσα στο φυτό και σταθεροποιεί το υδατικό δυναμικό του σε τιμές που πλησιάζουν το υδατικό δυναμικό του εδάφους. Σύμφωνα με τους Tyree & Ewers (1991), τα δέντρα συνήθως βιώνουν έναν συνδυασμό στατικής και δυναμικής υδατικής καταπόνησης ενώ ανάλογα με την περίπτωση κάποια από τις δυο μορφές καταπόνησης μπορεί να κυριαρχήσει. Φυτά προσαρμοσμένα σε συνθήκες αφθονίας νερού και φωτός συνήθως οδηγούνται σε μια πιο δυναμική υδατική καταπόνηση, ενώ η ξηρασία έχει ως αποτέλεσμα την εμφάνιση στατικής υδατικής καταπόνησης.

Οι συνθήκες κάτω από τις οποίες η απειλή των εμβολών οδηγεί σε μια εκτός έλεγχου κατάσταση εξαρτάται από διάφορους παράγοντες, όπως η ευπάθεια των βλαστών στις εμβολές, η ειδική φυλλική αγωγιμότητα (k_i), το υδατικό δυναμικό του εδάφους (Ψ_{soil}) και το ρεύμα διαπνοής. Υψηλή ευπάθεια στις εμβολές, χαμηλό k_i και χαμηλό Ψ_{soil} προκαλούν την έναρξη των εκτός ελέγχου εμβολών σε μικρότερες τιμές διαπνοής. Η διαπνοή εξαρτάται από την αγωγιμότητα των στομάτων των φύλλων και από το ξύλωμα που απαιτείται για να προμηθεύσει με νερό τη μονάδα φυλλικής επιφάνειας, δηλαδή τον δείκτη Huber (Tyree & Ewers 1991).

Ανάκαμψη από τις εμβολές

Η δραστική μείωση της αγωγιμότητας, που προκαλούν οι εμβολές, αποτελεί σημαντικό ανασταλτικό παράγοντα για την ανάπτυξη των φυτών και για το λόγο αυτό έχουν αναπτυχθεί μηχανισμοί ανάκαμψης από τις εμβολές. Θεωρητικά για να μπορέσει ο αέρας μιας φυσαλίδας να διαλυθεί μέσα στο υγρό που την περιβάλλει θα πρέπει η

πίεσή του να υπερβεί την ατμοσφαιρική. Στην περίπτωση των εμβολών θα πρέπει η διαφορά πίεσης μεταξύ του αέρα της φυσαλίδας (P_a) και του χυμού του ξυλώματος (P_x) να είναι μικρότερη από τη πίεση που ασκείται από την επιφανειακή τάση του νερού έτσι όπως αυτή ορίζεται από την εξίσωση 2 ($P_x > -(2T\sigma_{\text{να}})/r$). Η συνθήκη αυτή έχει παρατηρηθεί σε φυτά που αναπτύσσουν ριζική πίεση το βράδυ (Fisher et al. 1997) ή νωρίς την άνοιξη (Sperry et al. 1987). Παρά το γεγονός ότι η ριζική πίεση μπορεί να διευκολύνει την ανάκαμψη από τις εμβολές σε πόδες, θάμνους ή μικρά δένδρα, δεν είναι αρκετά ισχυρή για να προκαλέσει κάτι τέτοιο σε ψηλά δένδρα. Επιπρόσθετα, η ριζική πίεση δεν αποτελεί γενικό φαινόμενο στα φυτά αφού απουσιάζει από πολλά είδη (Ewers et al. 1997, Fisher et al. 1997) και δεν έχει παρατηρηθεί ποτέ σε γυμνόσπερμα (Milburn & Kallarackal 1991).

Η παραπάνω θεωρητική προσέγγιση έχει ανατραπεί από παρατηρήσεις ανάκαμψης από εμβολές κάτω από σημαντική αρνητική πίεση του χυμού του ξυλώματος (Hacke & Sperry 2003, Stiller et al. 2005, Nardini et al. 2008). Ο μηχανισμός με τον οποίο επιτυγχάνεται κάτι τέτοιο δεν έχει ακόμα διαλευκανθεί πλήρως. Οι Salleo et al. (1992) και Salleo et al. (1996) ήταν οι πρώτοι που διαπίστωσαν την εμπλοκή του φλοιώματος στο μηχανισμό ανάκαμψης όταν αφαιρώντας το φλοιώμα που βρίσκεται πριν από έναν εμβολισμένο βλαστό παρατηρήσαν απουσία ανάκαμψης από τις εμβολές. Κατέληξαν στην οσμωτική υπόθεση ανάκαμψης σύμφωνα με την οποία το φλοιώμα αυξάνει τη ροή διαλυμένων ουσιών μέσω των ακτίνων παρεγγυματικών κυττάρων του ξυλώματος προς τους εμβολισμένους αγωγούς. Έτσι εμπλουτίζεται ο χυμός που περιβάλλει τη φυσαλίδα και αυξάνεται η οσμωτική πίεση δημιουργώντας την επιθυμητή πίεση στο ξύλωμα. Τις διαλυμένες ουσίες μπορεί να αποτελούν ανόργανα ιόντα ή σάκχαρα που βρίσκονται στα παρεγγυματικά κύτταρα του ξυλώματος. Οι Salleo et al. (2004) υποστηρίζουν ότι οι διαλυμένες ουσίες προέρχονται από την μετατροπή του αμύλου σε σάκχαρα, η μεταφορά των οποίων γίνεται ακτινικά στους εμβολισμένους αγωγούς με την ενίσχυση της πίεσης του φλοιώματος. Η όλη διαδικασία είναι ενεργοβόρα και απαιτεί υδρόλυση του ATP και φωσφοριλίωση πρωτεϊνών.

1.2.5. Ακουαπορίνες

Οι ακουαπορίνες είναι πρωτεΐνες που απαντώνται στις μεμβράνες όλων των ζωντανών κυττάρων. Πρόκειται για πρωτεϊνικούς διαύλους που διευκολύνουν την κίνηση του νερού, αλλά και ορισμένων ιόντων (Yool & Weinstein 2002) και αερίων (Uehlein et al. 2003, Holm et al. 2005) διαμέσου των μεμβρανών. Στα φυτά παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλομορφία, η οποία οφείλεται στην ανάγκη υψηλής

διαμερισματοποίησης των κυττάρων, καθώς και ελέγχου της κίνησης του νερού, ως προσαρμογή στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες (Kaldenhoff et al. 2008).

Το νερό στη διαδρομή του από το έδαφος προς την ατμόσφαιρα, διαμέσου του φυτικού σώματος, περνά από ζωντανές μεμβράνες και για το λόγο αυτό οι ακουαπορίνες παίζουν σημαντικό ρόλο στη διαμόρφωση της συνολικής αγωγιμότητας του φυτού. Ιδιαίτερος είναι ο ρόλος τους στην απορρόφηση του νερού από τις ρίζες και στην ακτινική μεταφορά του προς τους αγωγούς του ξυλώματος, κατά την οποία θα πρέπει να ξεπεραστεί το εμπόδιο της λωρίδας του Caspary (Ridge 2002a).

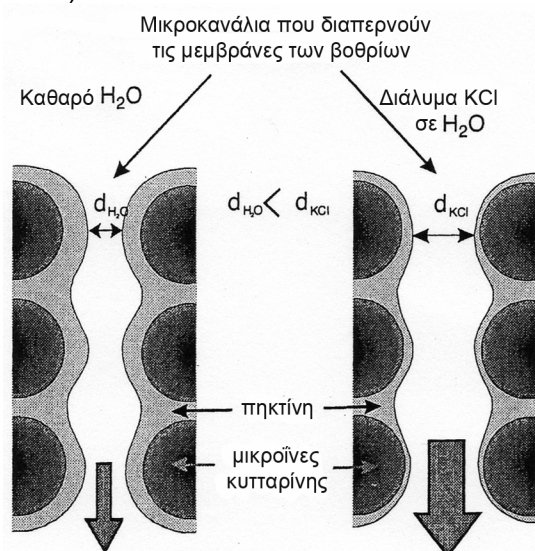
Δεν υπάρχει άμεση εμπλοκή των ακουαπορινών κατά την κίνηση του νερού διαμέσου των νεκρών κυτταρικών τοιχωμάτων του ξυλώματος. Παρόλα αυτά η ακτινική κίνηση του νερού προς τους αγωγούς του ξυλώματος διαμέσου των παρεγχυματικών κυττάρων που τους περιβάλλουν ελέγχεται από τις ακουαπορίνες (Kaldenhoff et al. 2008). Η κίνηση αυτή σχετίζεται με το μηχανισμό ανάκαμψης από τις εμβολές. Η εμπλοκή των ακουαπορινών στον μηχανισμό αυτό, αποδεικνύεται και από την ενεργοποίηση των γονιδίων, που είναι υπεύθυνα για την παραγωγή τους, στα κύτταρα του ξυλώδους παρεγχύματος, σε περιόδους ανάκαμψης από τις εμβολές, όπως την άνοιξη (Sakr et al. 2003).

1.2.6. Συγκέντρωση ιόντων στο χυμό του ξυλώματος

Σχετικά πρόσφατες έρευνες έχουν δείξει ότι είναι δυνατό να υπάρξουν βραχυπρόθεσμες μεταβολές της υδραυλικής αγωγιμότητας του ξυλώματος, οι οποίες σχετίζονται με μεταβολές της συγκέντρωσης των κατιόντων στο χυμό που ρέει στο ξύλωμα. Συγκεκριμένα, η αύξηση των ιόντων προξενεί ταχεία, ουσιαστική και αναστρέψιμη αύξηση της υδραυλικής αγωγιμότητας (Zwieniecki et al. 2001). Αυτές οι βραχυπρόθεσμες μεταβολές της αγωγιμότητας αλλάζουν την εδώ και δεκαετίες επικρατούσα αντίληψη για τη σταθερότητα της και τον παθητικό ρόλο του ξυλώματος ως ένα δίκτυο νεκρών αγωγών στοιχείων.

Η επίδραση των ιόντων στην αγωγιμότητα εντοπίζεται στα βοθρία με τα οποία συνδέονται οι αγωγοί του ξυλώματος. Το νερό για να μετακινηθεί μεταξύ των αγωγών, διαπερνά τη μεμβράνη των βοθρίων και συγκεκριμένα, μικροκανάλια της μεμβράνης, η οποία αποτελείται από μικροϊνες κυτταρίνης, ημικυτταρίνες και πηκτίνες. Η αύξηση στη συγκέντρωση των κατιόντων προκαλεί συρρίκνωση των πηκτινών και αύξηση του πόρου στα μικροκανάλια της μεμβράνης των βοθρίων, με αποτέλεσμα την ευκολότερη μεταφορά του νερού (σχήμα 2, Zwieniecki et al. 2001).

Ο μηχανισμός αυτός είναι πιθανό να χρησιμοποιείται από τα φυτά για τον έλεγχο της κατανομής του νερού στο φυτικό σώμα, ως απόκριση βραχυπρόθεσμων περιβαλλοντικών μεταβολών. Για παράδειγμα, είναι δυνατό να επιτραπεί η απορρόφηση περισσότερου νερού από ρίζες που έχουν πρόσβαση σε πιο πλούσιες σε θρεπτικές ουσίες περιοχές του εδάφους (Choat et al. 2008). Επίσης ένας εξαρτώμενος από τα ιόντα μηχανισμός ρύθμισης της αγωγιμότητας μπορεί να χρησιμοποιείται από τα φυτά ως αντιστάθμισμα στη μείωση της αγωγιμότητας που προκαλείται λόγω εμβολών (Zwieniecki et al. 2001).

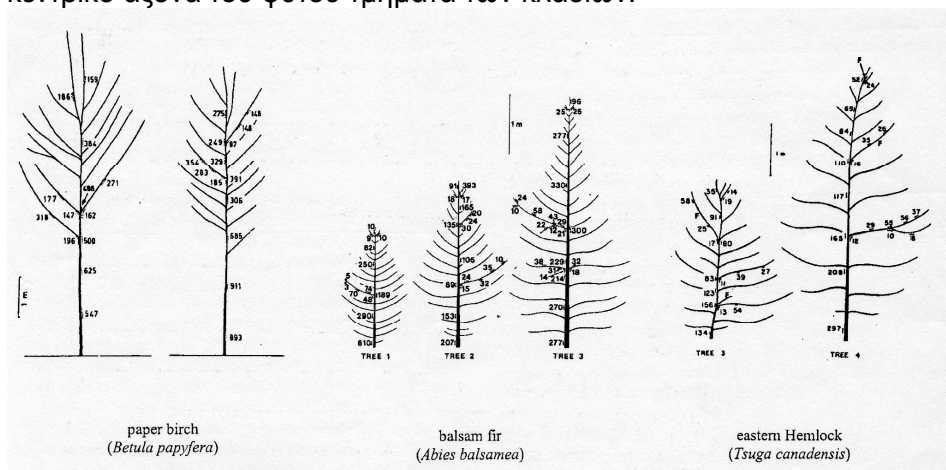


Σχήμα 2: Η συρρίκνωση των πηκτινών, που προκαλείται από το διάλυμα KCl, έχει ως αποτέλεσμα τη δραματική μείωση της υδραυλικής αντίστασης, λόγω της αύξησης της διαμέτρου (d) των μικροκαναλιών που διαπερνούν τις μεμβράνες των βοθρίων (από Zwieniecki et al. 2001).

Οι Zwieniecki et al. (2001) διαπίστωσαν ότι πρόκειται για ένα διαδεδομένο στα φυτικά είδη φαινόμενο, το οποίο μπορεί να μεταβάλει την αγωγιμότητα ως και 2,5 φορές στα αγγειόσπερμα είδη. Παρόλα αυτά πρόσφατη έρευνα (Van Ieperen 2007) έχει δείξει ότι οι μέθοδοι μέτρησης της μεταβαλλόμενης από τα ιόντα αγωγιμότητας έχουν σοβαρά μειονεκτήματα και ότι οι μεταβολές αυτές θα μπορούσαν να μην έχουν σημαντική επίδραση στα φυτά. Από την ίδια έρευνα προκύπτει ότι κάθε κατιόν επιδρά διαφορετικά στην αγωγιμότητα ενώ υπάρχουν κατιόντα, όπως το Ca^{2+} , που είναι πιθανό να αναστέλλουν τον παραπάνω μηχανισμό μεταβολής της αγωγιμότητας.

1.3. Διαφοροποίηση των παραμέτρων της υδραυλικής αρχιτεκτονικής στο φυτό

Οι παράμετροι της υδραυλικής αρχιτεκτονικής εμφανίζουν διαφορετικές τιμές στα διάφορα τμήματα του φυτικού σώματος. Η διαφοροποίηση αυτή γίνεται περισσότερο εμφανής με το σχεδιασμό ενός υδραυλικού χάρτη, ο οποίος απεικονίζει τους άξονες του φυτού σε αντιστοιχία με τις τιμές του υδραυλικού παράγοντα που κάθε φορά μελετάται. Είναι γεγονός ότι λίγοι τέτοιοι χάρτες έχουν σχεδιαστεί και κυρίως αφορούν μεταβολές των τιμών της υδραυλικής αγωγιμότητας (σχήμα 3, Cruiziat et al. 2002). Από το σχήμα 3 καθώς και έρευνες που σχετίζονται με τον τρόπο μεταβολής της αγωγιμότητας στο φυτό, προκύπτει ότι μικρής διαμέτρου κλαδιά εμφανίζουν μικρότερη αγωγιμότητα σε σχέση με μεγαλύτερα κλαδιά ή τον κορμό ενός δέντρου (Tyree & Ewers 1991). Συγκεκριμένα ο Cochard (1992) μελετώντας επτά είδη κωνοφόρων δέντρων βρήκε ότι η ειδική υδραυλική αγωγιμότητα (k_s) σχετίζεται εκθετικά με τη διάμετρο των βλαστών σε μια συνάρτηση της μορφής $k_s=S^a$, όπου S η διάμετρος του βλαστού και $a<2$. Επίσης οι Sellin et al. (2008), βρήκαν ότι τόσο η ειδική αγωγιμότητα όσο και η ειδική φυλλική αγωγιμότητα μειώνεται στα πιο απομακρυσμένα από τον κεντρικό άξονα του φυτού τμήματα των κλαδιών.



Σχήμα 3: Παραδείγματα υδραυλικών χαρτών ειδικής φυλλικής αγωγιμότητας (από Cruiziat et al. 2002).

Με τη θέση των βλαστών φαίνεται να σχετίζονται και ορισμένα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος, όπως η διάμετρος των αγγείων, η πυκνότητά τους και η θεωρητική αγωγιμότητα. Συγκεκριμένα, οι Sellin et al. (2008), βρήκαν μειωμένες τιμές στα D_h και k_{th} και αυξημένη πυκνότητα αγγείων στους επάκριους βλαστούς της σημύδας.

Οι αυξημένες τιμές των D_h και k_{th} στα πρωτεύοντα κλαδιά ενισχύει την κυριαρχία τους σε σχέση με τα δευτερεύοντα και τριτεύοντα και η αρχιτεκτονική της κόμης διαμορφώνεται έτσι ώστε να υπάρχει προνομιακή ροή του νερού στους κύριους άξονες του φυτού προκειμένου οι επάκριοι οφθαλμοί και το φύλλωμα που βρίσκονται εξωτερικά να προμηθεύονται επαρκώς με νερό. Βέβαια η αρχιτεκτονική της κόμης εκτός από τις υδραυλικές απαιτήσεις θα πρέπει να ικανοποιεί και τις μηχανικές απαιτήσεις του φυτού. Για το λόγο αυτό η πυκνότητα των αγγείων εμφανίζεται μειωμένη στα κύρια κλαδιά. Αυτό σημαίνει μεγαλύτερο ποσοστό ινών στο ξύλωμα των κλαδιών αυτών, που τους προσφέρει καλύτερη μηχανική αντοχή προκειμένου να αντέξουν τις αυξημένες απαιτήσεις λόγω του μεγαλύτερου βάρους των υπερκείμενων βλαστών, φύλλων (και ίσως καρπών ή ανθέων) που φέρουν. Η χαμηλή πυκνότητα των αγγείων στο βλαστούς αυτούς αντισταθμίζεται λειτουργικά με την υψηλή αγωγιμότητα τους λόγω της μεγαλύτερης D_h που εμφανίζουν τα αγγεία τους.

Όσο αφορά τον δείκτη Huber, υπάρχουν αντικρουόμενες απόψεις ως προς τον τρόπο με τον οποίο διαμορφώνεται μέσα στην κόμη των δένδρων. Οι Hubbard et al. (2002) βρήκαν χαμηλότερες τιμές του δείκτη στα χαμηλότερα κλαδιά του *Pinus ponderosa* και σε συνδυασμό με την εργασία του Kaufmann (1995) συμπεραίνουν την γραμμική αύξηση του HV με το ύψος του δέντρου. Ανάλογα αποτελέσματα είχαν και οι Oren et al. (1986) για το είδος *Picea abies*. Πρόκειται για έναν ομοιοστατικό μηχανισμό με τον οποίο αποκρίνεται ο δείκτης στη μειωμένη αγωγιμότητα που εμφανίζουν τα υψηλότερα κλαδιά, λόγω και της μεγαλύτερης διαδρομής του νερού προς τα φύλλα, διαμέσου αυτών. Έτσι, με στόχο να διατηρηθούν τα στόματα ανοιχτά, το φυτό προσαρμόζει το HV ώστε να υπάρχει επάρκεια ξυλώματος για να προμηθεύσει με νερό τα φύλλα. Παρόλα αυτά οι Protz et al. (2000), μελετώντας τις τιμές του δείκτη στο κατώτερο και ανώτερο τμήμα της κόμης του *Pinus contorta*, δεν βρήκαν σημαντικές διαφορές, ενώ οι Sellin & Kurrer (2006) διαπίστωσαν μείωση του HV στα επάκρια κλαδιά της κόμης της σημύδας (*Betula pendula*).

Όλα τα παραπάνω είναι φυσικό να επηρεάζουν και την ευπάθεια στις εμβολές στα διάφορα τμήματα του φυτού. Έχει βρεθεί ότι κάτω από συνθήκες έλλειψης νερού, τα μεγαλύτερα κλαδιά τείνουν να εμβολίζονται πρώτα γιατί εμφανίζουν μεγαλύτερη ευπάθεια στις εμβολές (Cochard 1992). Επίσης, η αντίσταση της μεμβράνης των βοθρίων φαίνεται να παίζει σημαντικότερο ρόλο στα μικρότερα κλαδιά καθιστώντας τα ανθεκτικότερα στις εμβολές (Choat et al. 2006).

2. Ποικιλομορφία της υδραυλικής αρχιτεκτονικής

2.1. Κλίμα

Το κλίμα είναι ίσως ο σημαντικότερος παράγοντας ο οποίος, διαμορφώνοντας τις περιβαλλοντικές συνθήκες κάτω από τις οποίες καλούνται να επιβιώσουν τα φυτά, καθορίζει τη βλάστηση μιας περιοχής. Η συσχέτιση της υδραυλικής αρχιτεκτονικής με το κλίμα συνδέεται άμεσα με τη μακροχρόνια προσαρμογή, καθώς και τη βραχυχρόνια απόκριση, των υδραυλικών χαρακτηριστικών στις διάφορες κλιματικές συνθήκες. Όπως είναι αναμενόμενο η ποικιλία του κλίματος έχει οδηγήσει σε ποικιλομορφία των υδραυλικών χαρακτηριστικών τόσο μεταξύ των ειδών, όσο και μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους που αναπτύσσονται κάτω από διαφορετικές κλιματικές συνθήκες, ενώ μεταβολές των υδραυλικών χαρακτηριστικών παρατηρούνται και ως απόκριση στις εποχιακές μεταβολές των κλιματικών συνθηκών (Martinez-Vilalta et al. 2003, Aranda et al. 2005, Jacobsen et al. 2007a). Σύμφωνα με τον Dickison (2000), ο κύριος οικολογικός παράγοντας που καθορίζει ορισμένα χαρακτηριστικά του ξυλώματος όπως το μήκος, η διάμετρος και η πυκνότητα των αγγείων, είναι η διαθεσιμότητα του νερού, η οποία καθορίζεται σε μεγάλο βαθμό από το κλίμα μιας περιοχής.

Πολλές είναι οι έρευνες στις οποίες διερευνάται πως υδραυλικοί παράμετροι όπως η αντίσταση στις εμβολές, η αγωγιμότητα, η ανατομία του ξυλώματος ο δείκτης Huber κ.α. διαμορφώνονται από το κλίμα.

Είδη τα οποία φύονται σε ξηρά περιβάλλοντα εμφανίζουν αυξημένη αντίσταση στις εμβολές. Οι Maheralli et al. (2004) συγκεντρώνοντας δεδομένα από 167 είδη διαπίστωσαν ότι το υδατικό δυναμικό στο οποίο προκαλείται 50% απώλεια της αγωγιμότητας (Ψ_{50}) μειώνεται σημαντικά όσο μειώνεται η μέση ετήσια βροχόπτωση και αυξάνεται η μέση ετήσια θερμοκρασία. Η αυξημένη αντίσταση στις εμβολές στα ξηρά περιβάλλοντα βρέθηκε σε όλες τις λειτουργικές ομάδες που μελετήθηκαν παρά τις σημαντικές μεταξύ τους διαφορές στην ανατομία του ξυλώματος. Αυξημένη αντίσταση στις εμβολές διαπιστώνεται και από μικρότερης κλίμακας έρευνες, όσο αφορά τον αριθμό των μελετούμενων ειδών, σε είδη που φύονται σε ψυχρά περιβάλλοντα και αντιμετωπίζουν τον κίνδυνο εμβολών λόγω παγετού (Sperry & Sullivan 1992, Pockman & Sperry 1997, Cavender-Bares et al. 2005, Willson & Jackson 2006). Η αντίσταση στις εμβολές αποτελεί καθοριστικό παράγοντα για την επιβίωση των φυτών παράλληλα όμως απαιτεί αυξημένη πυκνότητα ξύλου, της οποίας το κατασκευαστικό κόστος αποτελεί ανασταλτικό παράγοντα για την ανάπτυξη των φυτών (Hacke et al. 2001). Έτσι, η ευπάθεια τις εμβολές που διαπιστώνεται σε

περιβάλλοντα με μέτριες τιμές θερμοκρασίας και υγρασίας, αποδίδεται στην εξοικονόμηση ενέργειας από τα φυτά, μιας και τα περιβάλλοντα αυτά δεν ευνοούν τη δημιουργία εμβολών.

Η επίδραση του κλίματος στην αγωγιμότητα μπορεί να διακριθεί σε δυο επίπεδα. Σύμφωνα με τους Cinnirella et al. (2002) και Mencuccini (2003) υπάρχει ο μακροχρόνιος εγκλιματισμός στην ξηρασία που έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της ειδικής φυλλικής αγωγιμότητας (k_i). Αυτό επιτυγχάνεται με έναν ομοιοστατικό μηχανισμό σύμφωνα με τον οποίο το φυτό κάτω από συνθήκες ξηρασίας επιδιώκει να διατηρήσει σταθερό το υδατικό του δυναμικό, προς αποφυγή πρόκλησης εμβολών, απορρίπτοντας μέρος του φυλλώματός του (αύξηση του HV) και αυξάνοντας το k_i στο εναπομένον φύλλωμα (Maherali & DeLucia 2000a, Cinnirella et al. 2002). Αντίθετα, παρατηρείται μείωση του k_i (Shunway et al. 1993, Tognetti et al. 1997, Willigen & Pammenter 1998) όταν πρόκειται για βραχυχρόνια προσαρμογή στη ξηρασία. Αυτό οφείλεται κυρίως στη δημιουργία εμβολών, που διακόπτουν τη ροή του νερού (Mencuccini 2003), αλλά και στο κλείσιμο των στομάτων (μείωση της αγωγιμότητας των στομάτων και της διαπνοής) προς αποφυγή περαιτέρω εμβολών (Tognetti et al. 1997, Willigen & Pammenter 1998). Παρόλα αυτά, μελετώντας το σύνολο της βιβλιογραφίας δημιουργείται σύγχυση ως προς την επίδραση του κλίματος στην αγωγιμότητα. Έτσι, παρά τη βραχυχρόνια επίδραση της αυξημένης θερμοκρασίας σε φυτάρια *Pinus ponderosa*, διαπιστώθηκε αύξηση του k_i (Maherali & DeLucia 2000b). Αντίθετα, σε ανάλογα πειράματα με φυτάρια το k_i μειώθηκε κάτω από συνθήκες έλλειψης νερού. Επίσης, οι Maherali et al. (2004) δε διαπίστωσαν συσχέτιση του k_s με τη μέση ετήσια θερμοκρασία, ενώ η θετική συσχέτιση που βρήκαν στο σύνολο των 167 αυτοφυών ειδών που μελετήθηκαν με τη μέση ετήσια βροχόπτωση δεν υφίστατο όταν μελετήθηκαν ξεχωριστά οι λειτουργικές ομάδες των κωνοφόρων και αειθαλών αγγειόσπερμων. Τέλος οι Preston & Ackerly (2003) δεν διαπίστωσαν διαφορές στην αγωγιμότητα (k_i , k_s) συγγενικών ειδών που φύονταν σε διαφορετικά περιβάλλοντα.

Όσο αφορά την ανατομία του ξυλώματος έχει βρεθεί ότι τα σχετικά επιμήκη και φαρδιά τμήματα αγγείων αποτελούν προσαρμογή σε υγρά περιβάλλοντα, ενώ βραχύτερα, στενότερα και περισσότερα αγγεία ανά μονάδα επιφάνειας αποτελούν προσαρμογή σε συνθήκες ξηρασίας (Dickison 2000, Carlquist 2001). Περιορισμένο μήκος και διάμετρος αγγείων με αυξημένη πυκνότητα έχει επίσης συσχετιστεί με ψυχρά περιβάλλοντα (Baas 1982, Cordero and Nilsson 2002). Επίσης, η διάμετρος των αγγείων τείνει να αυξάνεται όσο αυξάνεται το γεωγραφικό πλάτος, δηλαδή σε θερμές περιοχές (Hacke & Sperry 2001). Αντίθετα οι τραχείδες εμφανίζονται με μεγαλύτερη διάμετρο σε φυτά

προσαρμοσμένα σε ξηρά περιβάλλοντα (Antonova & Stasova 1993, Maherali & DeLucia 2000a,b).

Τέλος, η μεταβολή του δείκτη Huber αποτελεί καθοριστικό μηχανισμό απόκρισης σε συνθήκες ξηρασίας. Προκειμένου το φυτό να ελέγξει τον κίνδυνο εμβολών που υφίσταται κάτω από αυτές τις συνθήκες ρυθμίζει την απώλεια νερού από τα φύλλα του, ώστε να ανταποκρίνεται στην ικανότητα πρόσληψης και μεταφοράς του νερού. Έτσι, σε περιβάλλοντα με οριακή εδαφική υγρασία και υψηλό έλλειμμα πίεσης υδρατμών, η υδραυλική λειτουργικότητα του φυτού επιτυγχάνεται με τη μείωση της συνολικής φυλλικής επιφάνειας σε σχέση με την επιφάνεια του βλαστού, δηλαδή με την αύξηση του δείκτη Huber. Ο μηχανισμός αυτός υποστηρίζεται από πολλές έρευνες (Mencuccini & Grace 1994, Maherali & DeLucia 2000a,b, Cornwell et al. 2007), φαίνεται όμως ότι δεν ενεργοποιείται στον ίδιο βαθμό σε όλα τα είδη (Villar-Salvador et al. 1997) ή σε όλες τις διαβαθμίσεις των κλιματικών συνθηκών [οι Shunway et al. (1993) και Willigen & Pammenter (1998) βρήκαν παρόμοιες τιμές HV σε είδη που μελετήθηκαν κάτω από διαφορετικές κλιματικές συνθήκες].

2.2. Λειτουργικές ομάδες

Από τη μελέτη της βιβλιογραφίας προκύπτει ότι η υδραυλική αρχιτεκτονική των φυτών εμφανίζει σημαντικές διαφορές μεταξύ των ειδών. Οι διαφορές αυτές ως ένα βαθμό μπορεί να ερμηνευτούν από τη κατάταξη των ειδών σε λειτουργικές ομάδες, οι οποίες μπορεί να ορίζονται από τον αυξητικό τύπο (δέντρα-θάμνοι-πόες-βολβόφυτα), από τον τύπο του ξυλώματος (με παρουσία αυξητικών δακτυλίων-χωρίς αυξητικούς δακτύλιους- διατεταγμένο σε ηθμαγγειώδεις δεσμίδες), από την οικολογία του φυλλώματος (φυλλοβόλα-αιθαλή), από τη συστηματική τους κατάταξη (άθροισμα-υποάθροισμα-κλάση-οικογένεια-γένος) κ.α. Παρόλα αυτά οι διαφορές που μπορεί να παρατηρηθούν σε κάποια υδραυλική παράμετρο μεταξύ λειτουργικών ομάδων συνήθως δεν είναι απόλυτες, καθώς οι τιμές της παραμέτρου μπορεί να εμφανίζουν μεγάλη αλληλοκάλυψη μεταξύ των ομάδων και μεγάλη διακύμανση μέσα σε κάθε ομάδα (Maherali et al. 2004, Zimmerman 1983). Για το λόγο αυτό ασφαλή αποτελέσματα μπορεί να εξαχθούν μόνο από τη μελέτη μεγάλου δείγματος ειδών. Κάτι τέτοιο έχει επιτευχθεί από εργασίες ανασκόπησης, όπου συγκρίνονται μεγάλες κατηγορίες φυτών.

Συστηματική κατάταξη (Κωνοφόρα-Αγγειόσπερμα)

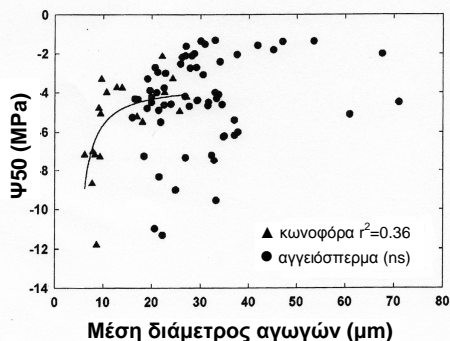
Από την έρευνα των Maherali et al. (2004) σε 167 είδη φυτών διαπιστώθηκε ότι τα κωνοφόρα είναι πιο ανθεκτικά στις εμβολές σε σχέση με τα αγγειόσπερμα, ενώ τα αγγειόσπερμα εμφανίζουν μεγαλύτερη αγωγιμότητα σε σχέση με τα κωνοφόρα. Συγκεκριμένα, πάρα την αλληλοκάλυψη μεταξύ των δυο ομάδων οι μέσοι όροι του Ψ50 βρέθηκαν κατά 80% αρνητικότεροι στα κωνοφόρα φυτά ενώ οι μέσοι όροι του k_s κατά 270% υψηλότεροι στα αγγειόσπερμα, παρόλο που οι ελάχιστες τιμές τους δε διαφέραν στις δυο ομάδες.

Η ανθεκτικότερη φύση των κωνοφόρων στις εμβολές σχετίζεται με το γεγονός ότι ο μηχανισμός εισβολής του αέρα στα κωνοφόρα διαφέρει από αυτόν των αγγειόσπερμων ειδών, λόγω της διαφορετικής ανατομίας των βοθρίων τους. Στα κωνοφόρα η εισβολή του αέρα εμποδίζεται από τον άβακα, μια πάχυνση στην περιοχή της μεμβράνης του βοθρίου, η οποία σφραγίζει το άνοιγμα του βοθρίου. Η εισβολή του αέρα μπορεί να συμβεί όταν ο άβακας μετακινηθεί και αποφράξει το άνοιγμα του βοθρίου (Sperry & Tyree 1990). Έτσι η δημιουργία εμβολών στα κωνοφόρα εξαρτάται όχι μόνο από τη διαφορά πίεσης διαμέσου της μεμβράνης του βοθρίου, αλλά και από την ελαστικότητα και την μηχανική αντοχή της μεμβράνης, καθώς και τη γεωμετρία του βοθρίου (Hacke & Sperry 2001).

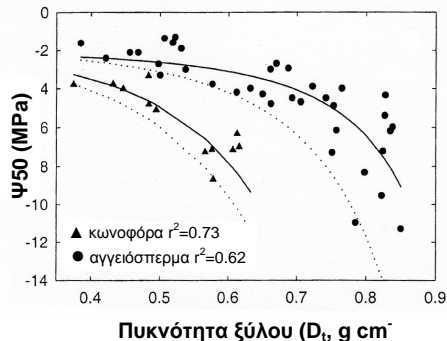
Η ανθεκτικότητα των κωνοφόρων στις εμβολές συνδέεται άρρηκτα με την αειθαλή φύση τους και την επιβίωσή τους σε ψυχρά περιβάλλοντα. Πιστεύεται δε, ότι πιθανόν να καθορίζεται από τις χαμηλές θερμοκρασίες του χειμώνα, αφού σε πολλές περιπτώσεις το ξυλωμα εμφανίζεται περισσότερο ανθεκτικό από όσο απαιτείται για να αντιμετωπίσει τα χαμηλά υδατικά δυναμικά του καλοκαιριού (Hacke & Sperry 2001). Αυτός είναι ίσως ο λόγος που στα κωνοφόρα το Ψ50 σχετίζεται με τη διάμετρο των αγωγών, η οποία σχετίζεται με τις εμβολές του χειμώνα, ενώ στα αγγειόσπερμα δεν υπάρχει τέτοια συσχέτιση (σχήμα 4, Hacke & Sperry 2001). Τα τελευταία μη μπορώντας να επιβιώσουν σε ψυχρά περιβάλλοντα αντιμετωπίζουν εντονότερα τον κίνδυνο καλοκαιρινών εμβολών, οι οποίες σχετίζονται άμεσα με τα χαρακτηριστικά των βοθρίων και όχι με τη διάμετρο των αγγείων τους.

Οι δυο ομάδες διαφέρουν επίσης και στη σχέση μεταξύ αντοχής στις εμβολές και του κατασκευαστικού κόστους που αυτή απαιτεί, εκφρασμένο ως πυκνότητα ξύλου. Όπως φαίνεται στο σχήμα 5 (Hacke et al. 2001) τα κωνοφόρα πλεονεκτούν έναντι των αγγειόσπερμων γιατί μπορούν να πετύχουν την ίδια αντοχή στις εμβολές με λιγότερο κατασκευαστικό κόστος. Αυτό το πλεονέκτημα αντισταθμίζεται ως ένα βαθμό από την χαμηλότερη αποτελεσματικότητα των τραχείδων στην αγωγή του νερού (χαμηλότερο k_s) και τον επακόλουθο περιορισμό της

ανταλλαγής των αερίων και της φωτοσυνθετικής ικανότητας των κωνοφόρων σε σχέση με τα αγγειόσπερμα.



Σχήμα 4: Η πίεση του ξυλώματος που προκαλεί 50% απώλεια της αγωγιμότητας λόγω εμβολών (Ψ_{50}) σε σχέση με τη μέση διάμετρο των αγωγών στα κωνοφόρα ($n=10$) και αγγειόσπερμα είδη ($N=37$) (από Hacke & Sperry 2001).



Σχήμα 5: Η πίεση του ξυλώματος που προκαλεί 50% απώλεια της αγωγιμότητας λόγω εμβολών (Ψ_{50}) σε σχέση με την πυκνότητα του ξύλου (D_i) σε κωνοφόρα και αγγειόσπερμα είδη (τα ίδια με το σχήμα 4). Οι καμπύλες περιγράφουν τη σχέση μεταξύ Ψ_{50} και D_i μέσω της ίδιας εκθετικής εξίσωσης. Με τις διακεκομμένες γραμμές προτείνεται το όριο κάτω από το οποίο τα δεδομένα αποκλείονται λόγω κατάρρευσης των αγωγών του ξυλώματος (από Hacke et al. 2001)

Οικολογία του φυλλώματος (Αειθαλή-Φυλλοβόλα)

Έχει βρεθεί ότι τα αειθαλή (με εξαίρεση τα κωνοφόρα) δεν εμφανίζουν σαφείς διαφορές από τα φυλλοβόλα όσο αφορά την αντίσταση στις εμβολές που οφείλονται στην καλοκαιρινή ξηρασία (Maherali et al. 2004), όσο αφορά όμως τις εμβολές λόγω παγετού τα αειθαλή είδη εμφανίζονται ανθεκτικότερα των φυλλοβόλων (Cavendish-Bares & Holbrook 2001). Η σημασία της προσαρμογής ενός υδραυλικού συστήματος ανθεκτικού στις εμβολές, ως μηχανισμός απόκρισης στη ξηρασία, φαίνεται να έχει μεγαλύτερη σημασία στα αειθαλή είδη (Maherali et al. 2004). Αυτό συμβαίνει γιατί για παράδειγμα τα καλοκαιρινά φυλλοβόλα αποφεύγουν την περίοδο έλλειψης διαθέσιμου νερού το καλοκαίρι ρίχνοντας τα φύλλα τους, με αποτέλεσμα η εξέλιξη τους προς τη κατεύθυνση της αντίστασης στις εμβολές να υπολείπεται

αυτής των αειθαλών, τα οποία είναι αναγκασμένα να διατηρούν την αγωγή του νερού προς τα φύλλα όλο το χρόνο.

Η ομαδοποίηση των ειδών σε αειθαλή και φυλλοβόλα δε φαίνεται να επηρεάζει επίσης τις τιμές της αγωγιμότητας (Cavender-Bares & Holbrook 2001, Nardini 2001, Maherali et al. 2004, Lo Gullo et al. 2005).

Τα αποτελέσματα που προκύπτουν από τις περισσότερες έρευνες όπου συγκρίνονται αειθαλή και φυλλοβόλα, σχετικά με το μέγεθος των αγγείων τους, δείχνουν ότι τα φυλλοβόλα εμφανίζουν μεγαλύτερα αγγεία από τα αειθαλή (Villar-Salvador et al. 1997, Castro-Diez et al. 1998, Gorsuch et al. 2001), ενώ υπάρχουν και έρευνες όπου δεν διαπιστώνεται τέτοια συσχέτιση (Cavender-Bares & Holbrook 2001, Martinez-Vilalta et al. 2002).

Αυξητικός τύπος

Οι διαφορές που έχουν διαπιστωθεί στην υδραυλική αρχιτεκτονική φυτών που ανήκουν σε διαφορετικούς αυξητικούς τύπους αποδίδεται συνήθως στο διαφορετικό μέγεθος των φυτών.

Συγκεκριμένα, έχει βρεθεί (Zhang et al. 1992, Noshiro et al. 1995) ότι τα δένδρα κατά μέσο όρο εμφανίζουν φαρδύτερα αγγεία από μικρότερα φυτά που ανήκουν σε άλλους αυξητικούς τύπους. Σύμφωνα με τους Castro-Diez et al. (1998), αυτό οφείλεται στο μεγαλύτερο ύψος τους, αφού ένα ψηλό φυτό για να διατηρήσει τον ίδιο ρυθμό διαπνοής σε σχέση με ένα μικρότερο χρειάζεται υψηλότερη ικανότητα αγωγής του νερού ανά φυλλική επιφάνεια ούτως ώστε να αντισταθμιστεί η υψηλότερη αντίσταση που θα συναντήσει το νερό για να διανύσει μεγαλύτερη διαδρομή προς τα φύλλα.

Όσο αφορά την πυκνότητα του ξύλου, είναι δύσκολο να προκύψουν σαφή συμπεράσματα για τον τρόπο με τον οποίο αυτή σχετίζεται με τους αυξητικούς τύπους των φυτών. Οι Castro-Diez et al. (1998), βρήκαν υψηλότερη πυκνότητα ξύλου σε φυτάρια δέντρων σε σχέση με φυτάρια θάμνων και αναρριχόμενων φυτών. Παρά το γεγονός ότι οι απαιτήσεις για μηχανική αντοχή δε διαφέραν μεταξύ των φυταρίων, θεωρούν ότι τα δεντρώδη είδη ίσως να είναι γενετικά προγραμματισμένα να παράγουν ανθεκτικότερο ξύλο ως επένδυση που μακροπρόθεσμα θα τα βοηθήσει να ανταπεξέλθουν στις αυξημένες απαιτήσεις για στήριξη σε σχέση με τους υπόλοιπους αυξητικούς τύπους. Παρόλα αυτά η μηχανική αντοχή του ξύλου είναι ένας παράγοντας που σχετίζεται κυρίως με την αντοχή στις εμβολές (Hacke et al. 2001). Σύμφωνα με τους Maherali et al. (2004), τα δέντρα εμφανίζουν μεγαλύτερη ευπάθεια στις εμβολές σε σχέση με τους θάμνους. Επίσης, ο Mencuccini (2003) σε μια εργασία ανασκόπησης, διαπίστωσε ότι στα ψηλότερα φυτά η βιομάζα που απαιτείται για να

επιτευχθούν παρόμοια επίπεδα ικανότητας αγωγής του νερού είναι μεγαλύτερη σε σχέση με τα μικρότερα φυτά, το σχετικό όμως κόστος σε βιομάζα για τη δημιουργία ενός πιο αγωγίμου υδραυλικού συστήματος βρέθηκε ανεξάρτητο από τον αυξητικό τύπο.

Τύπος ξυλώματος (με αυξητικούς δακτυλίους - χωρίς αυξητικούς δακτυλίους)

Τα είδη τα οποία φέρουν αυξητικούς δακτυλίους εμφανίζουν μεγαλύτερη ευπάθεια στις εμβολές σε σχέση με αυτά των οποίων τα αγγεία είναι διάσπαρτα στην επιφάνεια του ξυλώματος (Bush et al. 2008). Το σχήμα των καμπύλων ευπάθειας (έτσι όπως αυτές προκύπτουν από τη μείωση της απόλυτης τιμής της αγωγιμότητας σε σχέση με την αύξηση των αρνητικών πιέσεων του ξυλώματος) διαφέρει μεταξύ αυτών των δυο τύπων ξυλώματος. Στα πρώτα η υδραυλική αγωγιμότητα μειώνεται απότομα με την αύξηση των αρνητικών πιέσεων του ξυλώματος, ενώ στα δεύτερα αυτή η μείωση γίνεται σταδιακά (Hacke et al. 2006).

Στα είδη τα οποία φέρουν αυξητικούς δακτυλίους το μεγαλύτερο ποσοστό της αγωγιμότητας (> από 95% για το *Ulmus americana* σύμφωνα με τους Ellmore & Ewers 1986) οφείλεται σε μεγάλης διαμέτρου αγγεία τα οποία κατασκευάζονται στην αρχή της αυξητικής περιόδου. Με την πτώση της αρνητικής πίεσης του ξυλώματος τα αγγεία αυτά εμβολίζονται, χωρίς να έχουν δυνατότητα ανάκαμψης (Hacke & Sauter 1995) προκαλώντας απότομη πτώση της αγωγιμότητας. Έτσι, παραμένουν λειτουργικά για μία μόνο αυξητική περίοδο, ενώ τα εμβολισμένα αγγεία παλαιότερων αυξητικών δακτυλίων, σφραγίζονται με τυλώσεις. Στην πορεία της αυξητικής περιόδου κατασκευάζονται μικρότερα αγγεία (και συχνά τραχειίδες) τα οποία παρέχουν ελάχιστη ροή όταν το δίκτυο των μεγάλων αγγείων έχει εμβολιστεί (Hacke & Sperry 2001). Η ροή αυτή σύμφωνα με τους Hacke et al. 2006 μπορεί να είναι ίση ή και μεγαλύτερη από αυτή των ειδών με διάχυτα αγγεία, τα οποία πιθανόν να μην έχουν υποστεί καμία σοβαρή μείωση της αγωγιμότητας ύστερα από την ίδια πτώση της αρνητικής πίεσης του ξυλώματος.

Τα παραπάνω έρχονται σε συμφωνία με την τάση που έχουν τα είδη που εμφανίζουν αυξητικούς δακτυλίους στη δημιουργία φαρδύτερων (>100μm) και μακρύτερων αγγείων σε σχέση με τα στενότερα και βραχύτερα (<1m) αγγεία των ειδών που εμφανίζουν διάχυτη κατανομή των αγγείων τους στο ξύλωμα (Hacke & Sperry 2001, Hacke et al. 2006).

3. Η υδραυλική αρχιτεκτονική στα Μεσογειακά οικοσυστήματα

3.1. Μεσογειακό κλίμα

Το μεσογειακό κλίμα συναντάται σε 5 περιοχές του πλανήτη οι οποίες καταλαμβάνουν λιγότερο από το 1% της συνολικής του επιφάνειας. Παρόλα αυτά η ιδιαιτερότητά του σε συνδυασμό με τις ιδιαίτερες γεωμορφολογικές συνθήκες της κάθε περιοχής, έχουν διαμορφώσει ποικιλία μικροπεριβαλλοντικών συνθηκών με αποτέλεσμα οι μεσογειακού κλίματος περιοχές να κατατάσσονται στις σημαντικότερες από πλευράς βιοποικιλότητας και ενδημισμού περιοχές του πλανήτη.

Τα κύρια χαρακτηριστικά του μεσογειακού κλίματος είναι τα ξηρά, θερμά και μακρά καλοκαίρια, οι ήπιοι και βροχεροί χειμώνες, οι μεγάλες περίοδοι ηλιοφάνειας (ως ποσοστό κατά τη διάρκεια του έτους) και οι απότομες και συχνά ραγδαίες μεταβολές του καιρού (Λεβίζου & Κυπαρίσσης 2005). Σύμφωνα με τον di Castri (1981), οι μεσογειακές περιοχές αποτελούν μεταβατικές ζώνες μεταξύ υγρών και ξηρών καθώς και εύκρατων και τροπικών οικοσυστημάτων.

Το μεσογειακό κλίμα χαρακτηρίζεται από δυο δυσμενείς για τα φυτά περιόδους: το καλοκαίρι και το χειμώνα. Τη θερινή περίοδο επικρατούν συνθήκες έντονης υδατικής καταπόνησης, λόγω της έλλειψης βροχοπτώσεων και των υψηλών θερμοκρασιών που προκαλούν αυξημένη τάση προς εξατμισοδιαπνοή και ταχύτατη εξάντληση των αποθεμάτων νερού. Οι συνθήκες αυτές θεωρείται ότι αποτελούν τον καθοριστικότερο περιοριστικό παράγοντα για την αύξηση, επιβίωση και εξάπλωση των φυτών στα μεσογειακά οικοσυστήματα (Larcher 2000).

Το χειμώνα ο κύριος περιοριστικός παράγοντας για την ανάπτυξη των φυτών είναι οι χαμηλές θερμοκρασίες, οι οποίες επηρεάζουν σε βιοχημικό επίπεδο την ενζυμική δραστηριότητα και την ταχύτητα των αντιδράσεων και σε συνδυασμό με υψηλές εντάσεις φωτός έχουν ως αποτέλεσμα τη μείωση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας (Ridge 2002b). Σε περίπτωση ιδιαίτερα χαμηλών θερμοκρασιών (<0°C) προκαλείται πάγωμα του χυμού, καθώς και του εδαφικού νερού, με αποτέλεσμα αυτό να μην είναι πλέον διαθέσιμο για τα φυτά, τα οποία υποφέρουν από φυσιολογική ξηρασία (Ridge 2002a). Καθώς ο χυμός ξεπαγώνει, οι φυσαλίδες αέρα που έχουν ελευθερωθεί σε αυτόν κατά το πάγωμά του, φράζουν τους αγωγούς του ξυλώματος περιορίζοντας την αγωγιμότητα. Η καταπόνηση που προκαλείται στα φυτά από τα παραπάνω αποτελεί ένα πρόσθετο περιοριστικό παράγοντα για την

ανάπτυξη και εξάπλωση των μεσογειακών φυτών και ιδιαίτερα των αιθαλών ειδών (Larcher 2000, Mitrakos 1980).

Αντίθετα η άνοιξη και το φθινόπωρο χαρακτηρίζονται από ευνοϊκές για την ανάπτυξη των φυτών συνθήκες. Κατά τις εποχές αυτές εμφανίζονται υψηλές εντάσεις φωτός, θερμοκρασίες που κυμαίνονται γύρω από τις βέλτιστες για τις φυτικές λειτουργίες και αποθέματα νερού τα οποία την άνοιξη βρίσκονται ήδη σε αφθονία ενώ το φθινόπωρο εμπλουτίζονται από τις φθινοπωρινές βροχές.

3.2. Μεσογειακή βλάστηση και λειτουργικοί τύποι φυτών

Ένα βασικό χαρακτηριστικό του μεσογειακού περιβάλλοντος είναι η διαβάθμιση και εναλλαγή των οικοσυστημάτων (di Castri 1981). Είναι γεγονός ότι οι μεσογειακές περιοχές και ιδιαίτερα η Ελλάδα με το έντονο ανάγλυφο και τη γειννιάσή της με τη θάλασσα εμφανίζει ποικιλία τύπων βλάστησης. Η πιο τυπική μορφή μεσογειακής βλάστησης αποτελείται από θαμνώνες που κυριαρχούνται από σκληρόφυλλα αιθαλή είδη (μακία βλάστηση). Σε περιβάλλοντα όπου επικρατούν ακραίες συνθήκες ξηρασίας η βλάστηση μεταβάλλεται σε πιο αραιούς και χαμηλούς θαμνώνες που κυριαρχούνται από θερινά ημι-φυλλοβόλα είδη (φρύγανα). Τέλος στα ψυχρότερα και υγρότερα όρια του μεσογειακού κλίματος οι μεσογειακοί θαμνώνες αναμιγνύονται με δάση αιθαλών σκληρόφυλλων ή φυλλοβόλων ειδών.

Στα μεσογειακά οικοσυστήματα οι εναλλαγές των περιβαλλοντικών συνθηκών τόσο εποχιακά όσο και χωρικά (λόγω της μεταβολής του υψομέτρου, ή και της γεωμορφολογίας του εδάφους) έχουν ως αποτέλεσμα την εξέλιξη διαφορετικών λειτουργικών ομάδων φυτών. Η χαρακτηριστικότερη από αυτές είναι τα σκληρόφυλλα είδη. Πρόκειται για φυτά τα οποία παραμένουν φωτοσυνθετικά ενεργά όλο το χρόνο, με σημαντικές βέβαια εποχιακές διακυμάνσεις της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, η οποία εμφανίζει μείωση κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού, λόγω έλλειψης νερού και του χειμώνα, λόγω χαμηλών θερμοκρασιών. Τα σκληρόφυλλα είδη έχουν φύλλα σκληρά, δερματώδη, παχιά με ανατομική κατασκευή που τα καθιστά ιδιαίτερα ανθεκτικά στη ξηρασία. Για την κατασκευή των φύλλων αυτών απαιτείται μεγάλη ενεργειακή επένδυση από τα φυτά κάτι που αντισταθμίζεται από το σχετικά μεγάλο χρόνο ζωής τους. Τέλος, τα σκληρόφυλλα είδη διαθέτουν ένα βαθύ και εκτεταμένο ριζικό σύστημα που τα βοηθά να ανταπεξέλθουν στις συνθήκες έντονης εδαφικής ξηρασίας που βιώνουν κατά τους καλοκαιρινούς μήνες.

Τα ημιφυλλοβόλα είδη μπορούν να θεωρηθούν ως μια ενδιάμεση κατηγορία μεταξύ σκληρόφυλλων και φυλλοβόλων, αφού διατηρούν

χαρακτηριστικά και από τις δυο αυτές λειτουργικές ομάδες. Έτσι διατηρούνται φωτοσυνθετικά ενεργά καθ' όλη τη διάρκεια του έτους, όπως τα σκληρόφυλλα, ενώ αντίθετα με αυτά, έχουν ένα σχετικά ρηχό ριζικό σύστημα που προσομοιάζει περισσότερο με αυτό των φυλλοβόλων ειδών. Το κύριο χαρακτηριστικό των ημιφυλλοβόλων είναι ο εποχιακός διμορφισμός των φύλλων και των βλαστών τους, τα οποία σε γενικές γραμμές χωρίζονται σε δυο κατηγορίες: τα χειμερινά φύλλα που εκπτύσσονται πάνω στους δολιχοβλάστες (χειμερινός τύπος βλαστών) και τα καλοκαιρινά φύλλα που εκπτύσσονται πάνω στους βραχυβλάστες (καλοκαιρινός τύπος βλαστών). Τα χειμερινά και καλοκαιρινά φύλλα εμφανίζουν σαφείς μορφολογικές και φυσιολογικές διαφορές οι οποίες αντικατοπτρίζουν την προσαρμογή τους στις συνθήκες της εποχής που αναπτύσσονται. Μέσω του εποχιακού διμορφισμού τα ημιφυλλοβόλα έχουν τη δυνατότητα να ρυθμίζουν τόσο την ποιότητα (εποχιακή εξειδίκευση) όσο και την ποσότητα (μείωση της διαπνέουσας επιφάνειάς κατά τους καλοκαιρινούς μήνες) του φυλλώματός τους ανάλογα με τις συνθήκες της κάθε εποχής.

Μια άλλη λειτουργική ομάδα φυτών που απαντά σε μεσογειακά οικοσυστήματα είναι τα φυλλοβόλα είδη. Πρόκειται για φυτά που αποφεύγουν τις δυσμενείς για αυτά περιόδους αποβάλλοντας το σύνολο του φυλλώματός τους και αναστέλλοντας όλες τις αναπτυξιακές λειτουργίες τους. Υπάρχουν δυο κατηγορίες φυλλοβόλων ειδών: τα καλοκαιρινά φυλλοβόλα, τα οποία καταλαμβάνουν το ξηρότερο άκρο του μεσογειακού κλίματος και ρίχνουν τα φύλλα τους τη θερινή περίοδο και τα χειμερινά φυλλοβόλα που καταλαμβάνουν το υγρότερο/ψυχρότερο άκρο του μεσογειακού κλίματος και ρίχνουν τα φύλλα τους το χειμώνα. Από τις παραπάνω κατηγορίες στη λεκάνη της μεσογείου σημαντική έκταση καταλαμβάνουν τα χειμερινά φυλλοβόλα, τα οποία σχηματίζουν αμιγή ή και μεικτά με σκληρόφυλλα είδη δάση, ενώ μεμονωμένα μπορούν να βρεθούν και σε ξηρότερες περιοχές του μεσογειακού κλίματος όπου καταλαμβάνουν τα υγρότερα μικροπεριβάλλοντα. Πρόκειται για φυτά τα οποία φέρουν σχετικά ρηχό ριζικό σύστημα και φύλλα πλατιά, που λόγω και της μικρής διάρκειας ζωής τους έχουν μικρό πάχος και απλή κατασκευή. Το ξύλωμα των φυλλοβόλων χαρακτηρίζεται από την κατασκευή μεγάλων αγγείων νωρίς την άνοιξη, όταν τα αποθέματα νερού βρίσκονται στο μέγιστο της αναπτυξιακής περιόδου. Τα αγγεία αυτά συμβάλουν στην καλύτερη αγωγή του νερού, εξυπηρετώντας τις αυξημένες ανάγκες για την έκπτυξη των νέων φύλλων.

Τέλος τα ποώδη είδη αποτελούν μια ιδιαίτερα διαδεδομένη λειτουργική ομάδα φυτών στα μεσογειακού τύπου οικοσυστήματα. Τα φυτά αυτά ολοκληρώνουν τον ετήσιο αναπτυξιακό τους κύκλο όταν

επικρατούν ευνοϊκές για την ανάπτυξή τους συνθήκες. Προκειμένου να παρακάμψουν τις δυσμενείς για αυτά καλοκαιρινές ή χειμερινές συνθήκες διατηρούνται ως σπέρματα (ετήσια ποώδη φυτά) ή με τη μορφή υπόγειων αναπαραγωγικών οργάνων όπως βολβοί, ριζώματα και κονδυλώματα (πολυετή ποώδη φυτά). Από τις παραπάνω κατηγορίες ποωδών φυτών τα ετήσια είναι καλύτερα προσαρμοσμένα σε συνθήκες ξηρασίας και παρουσιάζουν εκτεταμένη εξάπλωση στα μεσογειακού τύπου οικοσυστήματα αποτελώντας συχνά το 50% του συνόλου των φυτικών ειδών. Τα πολυετή ποώδη με εξαίρεση κάποια γεώφυτα απαντώνται κυρίως σε μεγαλύτερα υψόμετρα όπου επικρατούν πιο υγρές και ψυχρές κλιματικές συνθήκες. Τα γεώφυτα που αναπτύσσονται σε ξηρά περιβάλλοντα επιβιώνουν χρησιμοποιώντας τα υπόγεια όργανα ως αποθήκες θρεπτικών στοιχείων και νερού.

3.3. Μηχανισμοί επιβίωσης

Όπως προκύπτει από τα παραπάνω, τα φυτά τα οποία φύονται σε μεσογειακού τύπου οικοσυστήματα καλούνται να ανταπεξέλθουν σε δυο είδη καταπονήσεων:

- α) την καταπόνηση λόγω έλλειψης νερού το καλοκαίρι
- β) την καταπόνηση λόγω χαμηλών θερμοκρασιών το χειμώνα.

Οι παραπάνω δυσμενείς για την επιβίωση των μεσογειακών φυτών συνθήκες έχουν κατευθύνει την εξέλιξη και διαφοροποίησή τους θωρακίζοντάς τα με ειδικές προσαρμογές και μηχανισμούς απόκρισης.

3.2.1. Μηχανισμοί απόκρισης στην καλοκαιρινή ξηρασία

Από τη μελέτη της βιβλιογραφίας προκύπτει ότι χρησιμοποιείται διαφορετική ορολογία για να χαρακτηρίσει τους διάφορους μηχανισμούς απόκρισης στη ξηρασία. Παρόλα αυτά, η περιγραφή των μηχανισμών και των επιμέρους στοιχείων που τους χαρακτηρίζουν κάνει σαφή τη διάκρισή τους. Σύμφωνα με τους Taiz & Zeiger (2002) και Larcher (2003) οι μηχανισμοί αυτοί διακρίνονται ως εξής:

1. *Αναβολή ή αποφυγή της αποξήρανσης (Desiccation postponement or desiccation avoidance).*

Πρόκειται για την ικανότητα να παραμένουν οι φυτικοί ιστοί ενυδατωμένοι για όσο το δυνατό μεγαλύτερο χρονικό διάστημα κάτω από συνθήκες ξηρασίας. Είναι ο πιο διαδεδομένος στα μεσογειακά οικοσυστήματα μηχανισμός απόκρισης στη ξηρασία και περιλαμβάνει λειτουργίες όπως η βελτιωμένη πρόσληψη νερού από το έδαφος, ο περιορισμός της απώλειας νερού, η βελτιωμένη ικανότητα αγωγής του νερού και η δυνατότητα αποθήκευσής του (Larcher 2003). Όλες οι παραπάνω λειτουργίες γίνονται φανερές από τα διάφορα μορφολογικά

χαρακτηριστικά καθώς και τους μηχανισμούς που έχουν αναπτύξει τα φυτά κάτω από συνθήκες ξηρασίας.

Έτσι η βελτιωμένη πρόσληψη νερού συνδέεται με την παρουσία ενός εκτεταμένου και βαθιού ριζικού συστήματος, με το λόγο υπέργειας/υπόγειας βιομάζας να μειώνεται όσο πιο εκτεταμένες και έντονες είναι οι συνθήκες ξηρασίας.

Ο περιορισμός της απώλειας νερού βοηθά τη διατήρηση του διαθέσιμου νερού και επιτυγχάνεται με δυο κυρίως τρόπους: με την αποτελεσματική και έγκαιρη αντίσταση της διάχυσης του νερού και με τη μείωση της διαπνέουσας επιφάνειας. Στη πρώτη περίπτωση η απώλεια νερού περιορίζεται από ειδικά μορφολογικά χαρακτηριστικά των φύλλων όπως η παρουσία στομάτων μόνο στη κάτω επιφάνεια, η ανάπτυξη παχιάς εφυμενίδας, ο κυλινδρισμός των φύλλων, η παρουσία στομάτων σε κρύπτες και η ανάπτυξη τριχώματος στην επιφάνεια των φύλλων, ενώ σημαντικό ρόλο παίζει και ο ενεργητικός έλεγχος του ανοίγματος και κλεισίματος των στομάτων ως αποτέλεσμα της υδατικής κατάστασης του φυτού, με χαρακτηριστικό παράδειγμά το μεσημβρινό κλείσιμο των στομάτων που παρατηρείται σε πολλά σκληρόφυλλα είδη. Η μείωση της διαπνέουσας επιφάνειας επιτυγχάνεται με τη μερική ή ολική πτώση των φύλλων κατά τη ξηρή περίοδο, η οποία παρατηρείται στα καλοκαιρινά ημιφυλλοβόλα και φυλλοβόλα είδη αντίστοιχα.

Η βελτίωση της ικανότητας αγωγής του νερού μπορεί να συμβεί με την αύξηση του λόγου της επιφάνειας του ξυλώματος (εγκάρσια τομή βλαστού) προς την υπερκείμενη φυλλική επιφάνεια που τροφοδοτείται από αυτό το ξύλωμα (δείκτης Huber). Έτσι, είδη προσαρμοσμένα σε συνθήκες ξηρασίας είτε επενδύουν περισσότερο στην κατασκευή ξυλώματος, είτε ρίχνουν μέρος του φυλλώματός τους προκειμένου να πετύχουν την καλύτερη τροφοδοσία στη μονάδα φυλλικής επιφάνειας (σε μικρότερη επιφάνεια φυλλώματος αντιστοιχεί η ίδια επιφάνεια ξυλώματος), είτε συνδυάζουν τους δυο παραπάνω μηχανισμούς απόκρισης στη ξηρασία. Ένας άλλος τρόπος βελτίωσης της ικανότητας αγωγής του νερού είναι η κατασκευή ενός υδραυλικού συστήματος το οποίο να χαρακτηρίζεται από αυξημένη αντοχή στις εμβολές, αφού όπως είναι γνωστό οι εμβολές αποτελούν έναν από τους βασικότερους παράγοντες που περιορίζουν την αγωγιμότητα. Ορισμένες από τις ειδικές προσαρμογές που προστατεύουν το ξύλωμα από τις εμβολές είναι η υψηλή πυκνότητα και ομαδοποίηση των αγγείων, το μικρό μέγεθος των αγγείων καθώς και των αγγειακών μελών (Baas et al. 1983) και τα παχύτερα κυτταρικά τοιχώματα των αγωγών του ξυλώματος που τους καθιστούν ανθεκτικότερους στις υψηλές αρνητικές πιέσεις που δέχονται κάτω από συνθήκες υδατικής καταπόνησης (Hacke et al. 2001).

Τέλος, η δυνατότητα αποθήκευσης του νερού παρέχεται σε έναν ειδικά διαμορφωμένο ιστό – το υδατέγχυμα – το οποίο εντοπίζεται συνήθως στο εσωτερικό των φύλλων ή των βλαστών. Τα φυτά που χρησιμοποιούν αυτόν τον μηχανισμό αποφυγής της αποξήρανσης (παχύφυτα) είναι χαρακτηριστικά των ερημικών οικοσυστημάτων, όπου η έλλειψη νερού είναι πολύ εντονότερη σε σχέση με τα μεσογειακά οικοσυστήματα (Larcher 2003).

Διαπιστώνεται ότι υπάρχει μια μεγάλη γκάμα φυσιολογικών λειτουργιών και μορφολογικών χαρακτηριστικών που βοηθούν τα φυτά να αποφεύγουν την αποξήρανση. Όπως είναι φυσικό, κάθε φυτικό είδος ακολουθώντας τη δικιά του στρατηγική επιβίωσης έχει αναπτύξει ορισμένες μόνο από τις παραπάνω προσαρμογές. Έτσι ανάλογα με τη στρατηγική που ακολουθεί το κάθε είδος, τα φυτά που αποφεύγουν την αποξήρανση μπορούν να χωριστούν σε δυο μεγάλες κατηγορίες: αυτά που εξοικονομούν νερό και αυτά που σπαταλούν νερό. Στη βιβλιογραφία αυτές οι δυο κατηγορίες συχνά αναφέρονται και ως φυτά που αποφεύγουν την ξηρασία ή φυτά που αντέχουν την ξηρασία αντίστοιχα (Martinez-Ferri et al. 2000, Bombelli & Gratani 2003, Llorens et al. 2003).

Τα φυτά που εξοικονομούν νερό το χρησιμοποιούν συντηρητικά διατηρώντας κάποια αποθέματα στο έδαφος τα οποία θα μπορούν να χρησιμοποιήσουν αργότερα κατά τη διάρκεια της ξηρής περιόδου. Η εξοικονόμηση νερού επιτυγχάνεται με την υψηλή ευαισθησία των στομάτων στη ξηρασία. Στα είδη που εξοικονομούν νερό τα στόματα κλείνουν πριν επέλθει οποιαδήποτε αλλαγή στο υδατικό δυναμικό των φύλλων ή των βλαστών (Martinez-Ferri et al. 2000, Llorens et al. 2003, Baquedano & Castillo 2006). Με τον τρόπο αυτό μεγάλες ποσότητες νερού που θα διαπνέονταν στην ατμόσφαιρα παραμένουν στο φυτό διατηρώντας το υδατικό δυναμικό σταθερό, παράλληλα όμως παρεμποδίζεται η είσοδος του CO₂ με αποτέλεσμα την αναστολή της αφομοίωσης του άνθρακα και τον περιορισμό της αύξησης του φυτού.

Αντίθετα, στα φυτά που σπαταλούν νερό ο έλεγχος των στομάτων είναι περιορισμένος και σημαντικές ποσότητες νερού διαπνέονται στην ατμόσφαιρα με αποτέλεσμα την πτώση του υδατικού δυναμικού. Στα φυτά αυτά η μείωση της αγωγιμότητας των στομάτων που επέρχεται με το κλείσιμό τους γίνεται σταδιακά και ταυτόχρονα με την πτώση του υδατικού δυναμικού (Martinez-Ferri et al. 2000). Η αφομοίωση του άνθρακα αν και περιορίζεται σταδιακά, δε σταματά ακόμα και σε αρκετά χαμηλά υδατικά δυναμικά (Martinez-Ferri et al. 2000, Baquedano & Castillo 2006). Βασικό χαρακτηριστικό αυτής της κατηγορίας φυτών είναι ότι εμφανίζονται λιγότερο ευπαθή στις εμβολές σε σχέση με τα είδη που εξοικονομούν νερό (Cochard 1992). Επιπλέον

διαθέτουν ευρύτερα όρια «υδραυλικής ασφάλειας» αφού το εύρος του υδατικού δυναμικού μέσα στα πλαίσια του οποίου μπορούν να επιβιώσουν χωρίς να επέλθει ο κύκλος των καταστροφικών εμβολών είναι σημαντικά μεγαλύτερο (Vogt 2001).

2. Αντοχή στην αποξήρανση.

Πρόκειται για την ικανότητα επαναλειτουργίας του φυτού ύστερα από την αφυδάτωσή του, ή αλλιώς την ικανότητα αφυδάτωσης του πρωτοπλάσματος χωρίς τα φυτικά κύτταρα να υποστούν μόνιμη βλάβη. Αυτό επιτυγχάνεται με την αποικοδόμηση της χλωροφύλλης και των χλωροπλαστών όταν η διαθέσιμη υγρασία μειωθεί. Όταν η υγρασία καταστεί ξανά διαθέσιμη τα φυτά αυτά αναβιώνουν από το λήθαργο που βρισκόταν επανασυνθέτοντας τη χλωροφύλλη και τους χλωροπλάστες τους. Στα φυτά που παρουσιάζουν αντοχή στην αποξήρανση περιλαμβάνονται ως επί το πλείστον μύκητες, φύκη, λειχήνες και βρύα. Στα ανώτερα φυτά ελάχιστες είναι οι περιπτώσεις ειδών που παρουσιάζουν αυτή τη προσαρμογή.

3. Διαφυγή της ξηρασίας.

Η στρατηγική αυτή ακολουθείται από φυτά που ολοκληρώνουν τον κύκλο ζωής τους κατά τη διάρκεια της υγρής περιόδου, πριν την έναρξη της ξηρασίας. Στα φυτά αυτά η επιβίωση από τη ξηρασία συνδέεται με την επιλογή της κατάλληλης από πλευράς περιβαλλοντικών συνθηκών χρονικής περιόδου μέσα στα πλαίσια της οποίας θα προλάβουν να παράγουν ανθεκτικούς στην αποξήρανση σπόρους (μονοετή ποώδη φυτά) ή πολυετή προστατευμένα από την αποξήρανση όργανα (γεώφυτα).

3.2.2. Μηχανισμοί απόκρισης στις χαμηλές θερμοκρασίες του χειμώνα

Οι χαμηλές θερμοκρασίες ίσως αποτελούν το σημαντικότερο περιοριστικό παράγοντα στην εξάπλωση των φυτικών ειδών (Parker 1963). Τα φυτά προκειμένου να επιβιώσουν κάτω από συνθήκες σύντομου ή παρατεταμένου παγετού έχουν αναπτύξει ένα μεγάλο εύρος μηχανισμών.

Ένας από αυτούς είναι η αποτροπή του παγώματος (freezing prevention) που επιτυγχάνεται είτε με την μετατόπιση πολυετών φυτικών οργάνων κάτω από την κάλυψη των φύλλων ή στρωμάτων χούμου ή μέσα στο έδαφος (γεώφυτα), είτε με την απόρριψη ευαίσθητων φυτικών οργάνων πριν την έλευση της χειμερινής περιόδου (χειμερινή πτώση των φύλλων στα φυλλοβόλα είδη).

Στα φυτά που δεν έχουν τη δυνατότητα να αποφύγουν την περίοδο του χειμώνα με τους παραπάνω τρόπους έχουν αναπτυχθεί

μηχανισμοί αναβολής του παγώματος (freezing avoidance) ή αντοχής στο πάγωμα (freezing tolerance).

Η αναβολή του παγώματος συνήθως σχετίζεται με την αυξημένη παρουσία διαλυμένων ουσιών μέσα στα φυτικά κύτταρα που έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση του σημείου πήξης του χυμού. Ένας άλλος μηχανισμός προστασίας από το πάγωμα είναι η μετατόπιση του σχηματισμού πάγου σε κενούς μεσοκυττάριους χώρους όπου μετακινείται το νερό εξερχόμενο από τα κύτταρα. Με τον τρόπο αυτό ο χυμός που παραμένει μέσα στα κύτταρα εμφανίζει μεγάλη συγκέντρωση διαλυμένων ουσιών με αποτέλεσμα την αναβολή του παγώματός του.

Η αντοχή στο πάγωμα παρατηρείται κυρίως σε φυτά που έχουν να αντιμετωπίσουν ιδιαίτερα έντονους και δριμείς χειμώνες. Παρόλα αυτά, ως μηχανισμός αντοχής μπορεί να θεωρηθεί και ο εγκλιματισμός στο ψύχος (frost hardening), που παρατηρείται σε κλιματικές περιοχές με έντονη εποχιακότητα, όπως η Μεσόγειος. Ο εγκλιματισμός στο ψύχος αφορά τη σταδιακή βιοχημική μεταβολή των κυττάρων που ξεκινά από το φθινόπωρο. Τα κύτταρα προσαρμόζονται με τη παρουσία σακχάρων και άλλων προστατευτικών ουσιών μέσα στο πρωτόπλασμα, καθώς και τη προετοιμασία των πρωτεϊνών και των βιομεμβρανών ώστε να μπορούν να αντέξουν την απώλεια νερού που θα επιφέρει ο σχηματισμός πάγου.

Όσο αφορά την επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών στην υδραυλική αρχιτεκτονική των φυτών έχει διαπιστωθεί ότι τα φυτά που αντιμετωπίζουν συνθήκες παγετού κατά τη διάρκεια του αναπτυξιακού τους κύκλου εμφανίζουν ξύλωμα με στενούς και βραχείς αγωγούς. Πρόκειται για μια προσαρμογή που προστατεύει το ξύλωμα από τη δημιουργία εμβολών που προκαλούνται από την απελευθέρωση των φυσαλίδων αέρα που σχηματίζονται κατά το πάγωμα του χυμού μέσα στους αγωγούς, αφού έχει διαπιστωθεί ότι η ευαισθησία των αγωγών στις εμβολές του χειμώνα είναι ανάλογη της διαμέτρου τους (Davis et al. 1999, Pittermann & Sperry 2003).

ΣΚΟΠΟΣ

Η υδραυλική αρχιτεκτονική παίζει σημαντικό ρόλο στη λειτουργία και επιβίωση των φυτών στα Μεσογειακά οικοσυστήματα. Οι παράμετροι που περιγράφουν την υδραυλική αρχιτεκτονική εμφανίζουν σημαντική ποικιλομορφία, η οποία μπορεί να οφείλεται στην ποικιλία των κλιματικών συνθηκών που επικρατούν, καθώς και στην ποικιλία των λειτουργικών ομάδων που επιβιώνουν στα οικοσυστήματα αυτά. Η μελέτη των παραπάνω παραμέτρων συμβάλει στην κατανόηση των μηχανισμών με τους οποίους τα φυτά ανταπεξέρχονται στις δυσμενείς για αυτά συνθήκες του Μεσογειακού περιβάλλοντος.

Η παρούσα έρευνα σκοπό έχει να διερευνηθούν:

1. το κατά πόσο η μεταξύ των ειδών ποικιλομορφία στην υδραυλική αρχιτεκτονική των φυτών είναι αποτέλεσμα της κατάταξης των ειδών σε λειτουργικές ομάδες. Με άλλα λόγια αν μέσα σε μια λειτουργική ομάδα παρατηρείται ομοιομορφία των υδραυλικών χαρακτηριστικών.
2. ο τρόπος με τον οποίο η υδραυλική αρχιτεκτονική επηρεάζεται από τους κλιματικούς παράγοντες που κυριαρχούν στα Μεσογειακά οικοσυστήματα. Η διερεύνηση αυτή γίνεται τόσο σε εποχιακό επίπεδο όσο και κατά μήκος μιας υψομετρικής – κλιματικής διαβάθμισης.
3. οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των παραμέτρων της υδραυλικής αρχιτεκτονικής, καθώς και ο τρόπος με τον οποίο συμβάλλουν στην ισορροπία μεταξύ αποτελεσματικότητας και ασφάλειας του υδραυλικού συστήματος των φυτών.

ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

1. Περιοχή έρευνας

Η έρευνα πραγματοποιήθηκε στο γεωγραφικό διαμέρισμα της Ηπείρου, το οποίο αναπτύσσεται στα βορειοδυτικά της Ελλάδας, μεταξύ του Ιονίου πελάγους και της οροσειράς της Πίνδου. Πρόκειται για μια ορεινή περιοχή με έντονο ανάγλυφο. Το μεγαλύτερο υψόμετρο της Ηπείρου φτάνει τα 2.637 μ. στο Σμόλικα, ενώ το μέσο υψόμετρο είναι 714 μ. καθιστώντας τη το ορεινότερο διαμέρισμα της χώρας. Η γεωμορφολογική δομή εμφανίζεται με παράλληλες βραχώδεις και επιμήκεις ασβεστολιθικές οροσειρές, που κατέρχονται από ΒΒΔ προς ΝΝΑ και χωρίζονται μεταξύ τους από επιμήκεις λεκανοειδείς κοιλάδες. Μεταξύ των ορεινών ασβεστολιθικών σχηματισμών παρεμβάλλεται η ζώνη του φλύσχη που εμφανίζεται σε μορφή λοφωδών και ομαλά διαμορφωμένων χαμηλών τοπίων. Οι λεκάνες που χωρίζουν τις ασβεστολιθικές οροσειρές και τα χαμηλά τμήματα στις εκβολές των ποταμών, έχουν επιχωθεί από φερτά υλικά των ρεόντων υδάτων σχηματίζοντας τις παράκτιες πεδιάδες της Αρτας, του Αχέροντα και της Θεσπρωτίας, τα λεκανοπέδια και κοιλαδορεύματα στις διαδρομές των ποταμών, καθώς και τα οροπέδια στα ορεινά (Σούλης 1994).

Η γεωμορφολογία είναι ένας από τους σημαντικότερους παράγοντες που διαμορφώνουν την ποικιλία κλιμάτων που επικρατούν στην Ήπειρο. Οι Tselepidakis & Theoharatos (1989) διαπίστωσαν ότι στην περιοχή το κλίμα κυμαίνεται από έντονο μεσομεσογειακό στα παράλια, σε υπομεσογειακό στα μεγάλα υψόμετρα, ενώ οι κλιματικοί τύποι κατά Thornthwait σύμφωνα με τον Σούλη (1994) είναι 9.

Όλα τα παραπάνω συμβάλουν στην ποικιλότητα της βλάστησης στην περιοχή. Σύμφωνα με τον φυτοκοινωνιολογικό χάρτη της Ελλάδας του Ντάφη η Ήπειρος είναι το γεωγραφικό διαμέρισμα με τις περισσότερες ζώνες βλάστησης, που ξεκινάνε από την *Quercion ilicis* στα χαμηλά υψόμετρα και καταλήγουν στην *Astragalo-Acantholomonetalia* στις κορυφές των βουνών (Αθανασιάδης 1978).

2. Είδη που μελετήθηκαν

Τα είδη που μελετήθηκαν επιλέχτηκαν βάση των παρακάτω κριτηρίων:

α) να ανήκουν σε διαφορετικές λειτουργικές ομάδες έτσι ώστε να διερευνηθεί η σχέση μεταξύ λειτουργικών ομάδων και υδραυλικής αρχιτεκτονικής και


β) να εξαπλώνονται σε περιοχές με κλιματικές διαφορές έτσι ώστε να διερευνηθεί η επίδραση του κλίματος στη διαμόρφωση της υδραυλικής αρχιτεκτονικής ενός είδους.

Συγκεκριμένα επιλέχθηκαν οι λειτουργικές ομάδες και τα είδη του πίνακα 1.






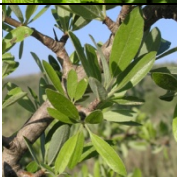
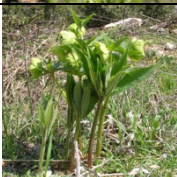

3. Θέσεις έρευνας και δειγματοληψίας

Για κάθε ένα από τα παραπάνω είδη επιλέχθηκαν, από την ευρύτερη περιοχή έρευνας, τουλάχιστον δυο θέσεις, στις οποίες πραγματοποιήθηκαν οικοφυσιολογικές μετρήσεις και δειγματοληψίες. Οι θέσεις αυτές επιλέχθηκαν έτσι ώστε να αντιπροσωπεύουν τις πιο ακραίες κλιματικά θέσεις εξάπλωσης των ειδών μέσα στην περιοχή έρευνας. Με τον τρόπο αυτό διερευνήθηκε η επίδραση του κλίματος σε δεδομένα προερχόμενα από το ίδιο είδος. Βασική προϋπόθεση για την επιλογή των θέσεων ήταν η ύπαρξη ώριμων και πλήρως εκτεθειμένων στον ήλιο ατόμων του είδους. Συνολικά επιλέχθηκαν 12 θέσεις οι οποίες κατατάχθηκαν ανάλογα με το υψόμετρο και τα μετεωρολογικά τους χαρακτηριστικά σε χαμηλή, μεσαία και υψηλή περιοχή (εικόνα 1, πίνακας 2). Τα μετεωρολογικά δεδομένα των θέσεων συλλέχθηκαν από τον πλησιέστερο μετεωρολογικό σταθμό. Συγκεκριμένα χρησιμοποιήθηκαν δεδομένα από σταθμούς της Ε.Μ.Υ., της Δ.Ε.Η., και του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων ενώ στοιχεία χρησιμοποιήθηκαν και από τον Σούλη (1994). Από τα παραπάνω δεδομένα προέκυψαν α) στοιχεία που δείχνουν το μετεωρολογικό προφίλ των θέσεων από μέσους όρους 20-40 ετών (πίνακας 2) και β) οι ημερήσιες τιμές θερμοκρασίας και βροχόπτωσης καθ' όλη της διάρκειας των μετρήσεων προκειμένου να διερευνηθεί η επίδραση των παραμέτρων αυτών στη διαμόρφωση της αγωγιμότητας του φυτού (σχήμα 6).

Πίνακας 1. Οι λειτουργικές ομάδες (Λ.Ο.) και τα είδη που μελετήθηκαν μαζί με την περιγραφή τους και πληροφορίες για τον τύπο του ξυλώματος (Τ.Ξ.) την γεωγραφική τους εξάπλωση (Γ.Ε.) και το που αναπτύσσονται. Συν.: συντομογραφία, ΗΦ: ημιφυλλοβόλα, Σ: σκληρόφυλλα, Φ: φυλλοβόλα, Π: πόες. ΧΔ: χωρίς αυξητικούς δακτυλίους, ΕΔ: με ετήσιους αυξητικούς δακτυλίους, ~ΕΔ: ετήσιοι αυξητικοί δακτύλιοι όχι πάντα ευδιάκριτοι, ΗΔ: ηθμαγγειώδεις δεσμίδες. Stenomed: ζώνη αειφύλλων πλατύφυλλων, αλλά και πιο ξηροθερμικές περιοχές (ζώνη φρυγάνων), Med: ζώνη αειφύλλων πλατύφυλλων, Smed: ζώνη φυλλοβόλων δρυοδασών της Μεσογείου.

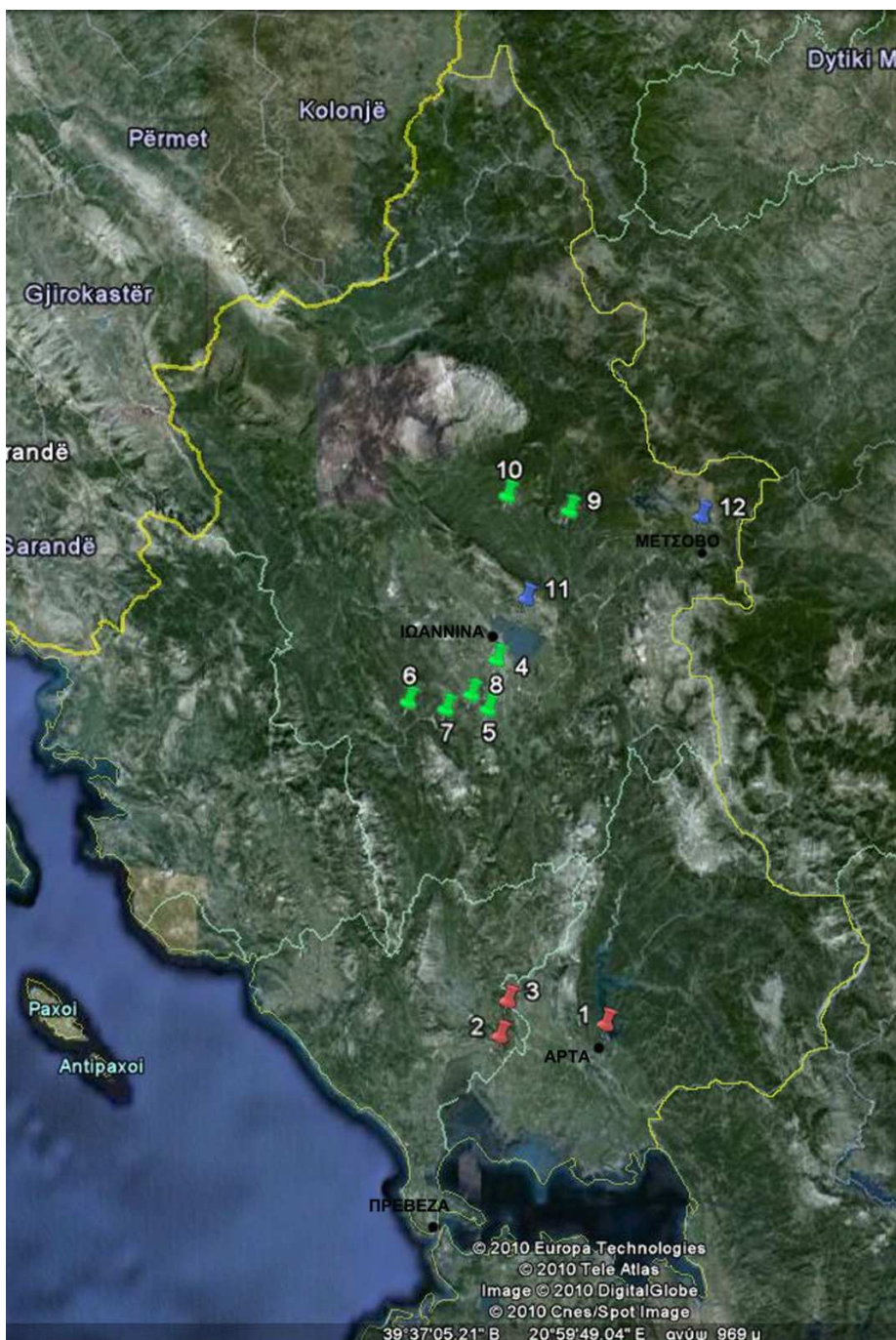
Όνομασία	Συν.	Κοινή ονομασία	Φωτογραφία	Λ.Ο.	Τ.Ξ.	Γ.Ε.*	Περιγραφή**	Αναπτύσσεται σε... **
<i>Phlomis fruticosa</i> L.	Pf	Ασφάκα		ΗΦ	ΧΔ	Stenomed	Πολύκλαδος θάμνος ύψους 1-1,5 μ.	ξηρές, πετρώδεις, ασβεστολιθικές πλαγιές

Συνέχεια Πίνακα 1

Όνομασία	Συν. Κοινή ονομασία	Φωτογραφία	Λ.Ο.	Τ.Ξ.	Γ.Ε.*	Περιγραφή**	Αναπτύσσεται σε... **
<i>Cistus creticus</i> L.	Cc Λαδανιά		ΗΦ	ΕΔ	Stenomediterranean	Πολύκλαδος θάμνος ύψους 0,2-1,5 μ.	ξηρές πετρώδεις θέσεις και διάκενα δασών.
<i>Arbutus unedo</i> L.	Au Κουμαριά		Σ	~ΕΔ	Stenomediterranean	Θάμνος ύψους 1,5-3 μ., μερικές φορές μικρό δέντρο (μέχρι 12 μ.)	πηλώδη-αμμώδη εδάφη (αποφεύγει τα αργιλώδη), παρυφές δασών, πετρώδεις πλαγιές, ασβεστόλιθους
<i>Phillyrea latifolia</i> L.	Pl Φιλλύκι		Σ	ΧΔ	Stenomediterranean	Θάμνος ή μικρό δέντρο ύψους μέχρι 15 μ.	ασβεστολιθικές πλαγιές.
<i>Quercus frainetto</i> Ten.	Qf		Φ	ΕΔ	Smediterranean	Δέντρο ύψους έως 25 μ.	βαθιά, νωπά, γόνιμα εδάφη. Είδος ημισκιάφυτο.
<i>Carpinus orientalis</i> Mill.	Co Γαύρος		Φ	ΧΔ	Smediterranean	Θάμνος ή μικρό δέντρο ύψους 10-15 μ.	ασβεστολιθικά εδάφη και βραχώδεις θέσεις. Δεν έχει μεγάλες απαιτήσεις από το έδαφος.
<i>Pyrus amygdaliformis</i> Vill.	Pa Γκορτσιά		Φ	~ΕΔ	Med-stemediterranean	Θάμνος ή μικρό δέντρο με ύψος μέχρι 6μ., με αγκάθια	θαμνώνες ή διάκενα δασών, σχεδόν από το επίπεδο της θάλασσας μέχρι 1.500 μ.
<i>Helleborus odoratus</i> L. subsp. <i>Cyclophyllus</i> (A. Braun) Strid	Ho		Π	ΗΔ	Smediterranean	Πολυετής εύρωστη πώα με κοντό, σκληρό και μαυριδερό ρίζωμα	ανοιχτά φυλλοβόλα δάση, θαμνώνες και λιβάδια, σε ασβεστόλιθο ή σερπεντίνη, στα (200-) 700-1500 (-2100) μ.
<i>Geranium molle</i> L.	Gm		Π	ΗΔ	Smediterranean	Πυκνά τριχωτή μονοετής πώα	χέρσα εδάφη, στις άκρες των δρόμων, σε φυτοφράχτες και αναχώματα.

* Pignatti 1982, Oberdorfer 1990

** Αθανασιάδης 1986, Αραμπατζής 1998-2001, Strid & Tan 2002

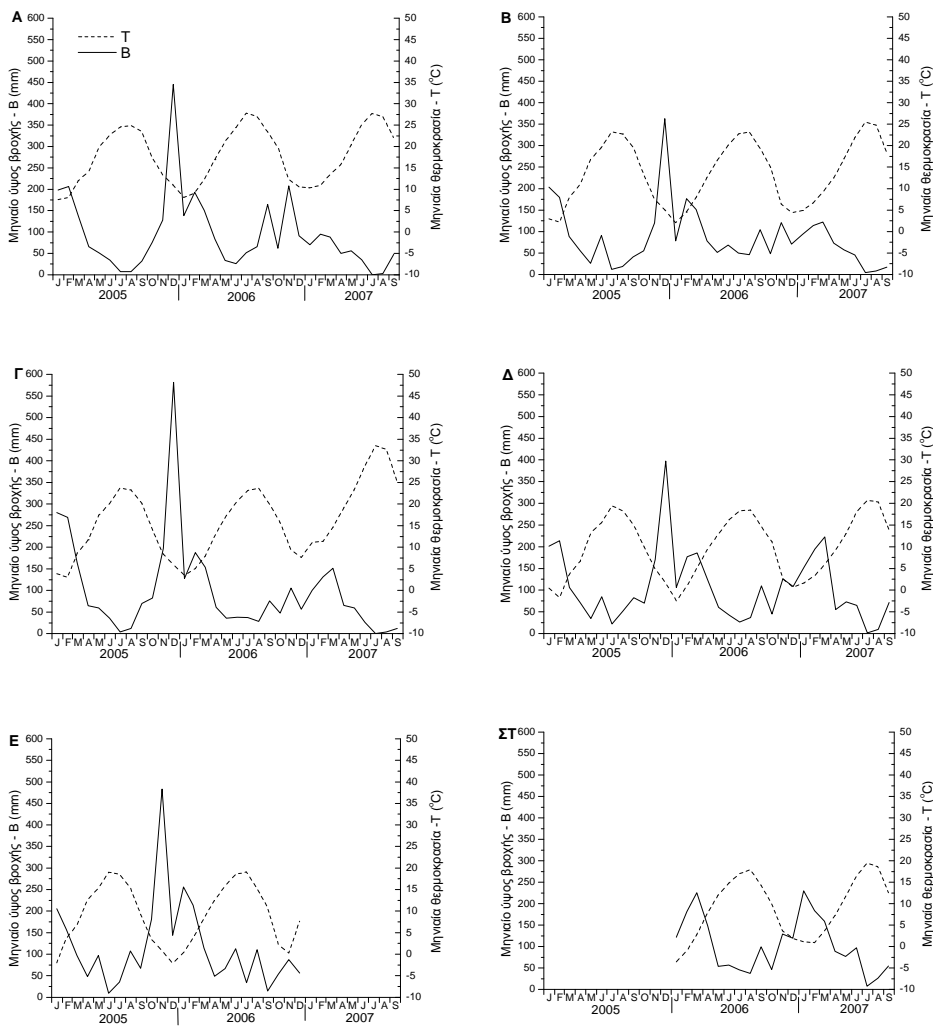


Εικόνα 1: Ο χάρτης της Ηπείρου και η θέση των σημείων μέτρησης και δειγματοληψίας (βλ. πίνακα 2). Με κόκκινο απεικονίζονται οι θέσεις της χαμηλής περιοχής, με πράσινο της μεσαίας και με μπλε της υψηλής.

Πίνακας 2: Οι θέσεις μέτρησης και δειγματοληψίας χωρισμένες σε περιοχές με διαφορετικές κλιματικές συνθήκες. Για κάθε θέση, εκτός από τα είδη που μελετήθηκαν εκεί (συντομογραφίες όπως στον πίνακα 1), αναφέρονται ο Α/Α (βλέπε εικόνα 1), οι συντεταγμένες, το υψόμετρο (Υψ., μ.), μετεωρολογικά δεδομένα και οι μετεωρολογικοί σταθμοί (ΜΣ) από τους οποίους προέρχονται. ΕΒ: ετήσια βροχόπτωση (mm), ΚΒ: άθροισμα βροχόπτωσης του καλοκαιριού (Ιούνιος-Αύγουστος) (mm), T_{av} : μέση ετήσια θερμοκρασία ($^{\circ}\text{C}$), T_{min} : μέση θερμοκρασία του ψυχρότερου μήνα ($^{\circ}\text{C}$), T_{max} : μέση θερμοκρασία του θερμότερου μήνα ($^{\circ}\text{C}$).

	Α/Α	Συντεταγμ.	Υψ.	Μετεωρολογικά δεδομένα				Είδη	
				ΕΒ	ΚΒ	T_{av}	T_{min}		T_{max}
Χαμηλή περιοχή	1	N39° 11.032' E21° 00.845'	64	1064 ⁽¹⁾	44 ⁽¹⁾	17.54 ⁽²⁾	8.31 ⁽²⁾	27.48 ⁽²⁾	Cc/Au/PI
	2	N39° 10.123' E20° 51.022'	69	1064 ⁽¹⁾	44 ⁽¹⁾	17.54 ⁽²⁾	8.31 ⁽²⁾	27.48 ⁽²⁾	Pf/Pa
	3	N39° 12.669' E20° 51.682'	84	1345 ⁽³⁾	64 ⁽³⁾	17.41 ⁽⁴⁾	8.61 ⁽⁴⁾	26.58 ⁽⁴⁾	Qf/Co/Gm
Μεσαία περιοχή	4	N39° 37.332' E20° 50.697'	480	1138 ⁽⁵⁾	106 ⁽⁵⁾	14.46 ⁽⁵⁾	4.5 ⁽⁵⁾	25.5 ⁽⁵⁾	Gm
	5	N39° 33.768' E20° 49.866'	566	1138 ⁽⁵⁾	106 ⁽⁵⁾	14.6 ⁽⁵⁾	4.5 ⁽⁵⁾	25.5 ⁽⁵⁾	Pf/Pa
	6	N39° 34.300' E20° 42.419'	620	1364 ⁽⁶⁾	85 ⁽⁶⁾	13.56 ⁽⁷⁾	4.16 ⁽⁷⁾	23.39 ⁽⁷⁾	Cc/Au
	7	N39° 33.764' E20° 45.934'	662	1364 ⁽⁶⁾	85 ⁽⁶⁾	13.56 ⁽⁷⁾	4.16 ⁽⁷⁾	23.39 ⁽⁷⁾	Co
	8	N39° 34.844' E20° 48.325'	807	1197 ⁽⁸⁾	81 ⁽⁸⁾	10.89 ⁽⁹⁾	1.31 ⁽⁹⁾	20.9 ⁽⁹⁾	Ho
	9	N39° 48.072' E20° 57.541'	793	1621 ⁽¹⁰⁾	135 ⁽¹⁰⁾	12.5 ⁽¹¹⁾	3.7 ⁽¹¹⁾	21.7 ⁽¹¹⁾	PI
	10	N39° 49.131' E20° 51.674'	873	1465 ⁽¹¹⁾	121 ⁽¹¹⁾	12.5 ⁽¹¹⁾	3.7 ⁽¹¹⁾	21.7 ⁽¹¹⁾	Qf
Υψηλή περιοχή	11	N39° 41.725' E20° 53.426'	1176	1531 ⁽¹²⁾	182 ⁽¹²⁾	10.45 ⁽⁹⁾	0.36 ⁽⁹⁾	21.34 ⁽⁹⁾	Pf
	12	N39° 47.611' E21° 09.798'	1388	1471 ⁽¹³⁾	150 ⁽¹³⁾	9.34 ⁽¹³⁾	0.00 ⁽¹³⁾	20.46 ⁽¹³⁾	Ho

- (1) ΜΣ ΥΗΣ Πουρναρίου (ΔΕΗ)
(2) ΜΣ Άρτας (Σούλης 1994)
(3) ΜΣ Λίμνης Ζηρού (Σούλης 1994)
(4) ΜΣ ΥΗΣ Λούρου (Σούλης 1994)
(5) ΜΣ Ιωαννίνων (Σούλης 1994)
(6) ΜΣ Ανθοχωρίου (ΔΕΗ)
(7) ΜΣ Ψήνας (Πανεπιστήμιο Ιωαννίνων)
(8) ΜΣ Πολύλοφου (Σούλης 1994)
(9) μετατροπή από ΜΣ Ιωαννίνων (Σούλης 1994)
(10) ΜΣ Γρεβεντίου (Σούλης 1994)
(11) ΜΣ Κήπων (Σούλης 1994)
(12) ΜΣ Λιγκιάδων (ΔΕΗ)
(13) ΜΣ Μετσόβου (Σούλης 1994 και ΕΘΙΑΓΕ)



Σχήμα 6. Εποχιακή διακύμανση του μηνιαίου ύψους βροχής (B) και της μηνιαίας θερμοκρασίας (T) από δεδομένα μετεωρολογικών σταθμών (ΜΣ) πλησίον των θέσεων μέτρησης και δειγματοληψίας (θέσεις 1-12, βλέπε πίνακα 1 και εικόνα 1) για την περίοδο 2005-2007 (περίοδος μετρήσεων). **A:** χαμηλή περιοχή – θέσεις 1-3, T από ΜΣ της ΕΜΥ στην Άρτα, B από ΜΣ της ΔΕΗ στο ΥΗΣ Πουρναρίου, **B:** Ιωάννινα – θέσεις 4, 5 και 8 ύστερά από μετατροπή της θερμοκρασίας, T και B από ΜΣ του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων (ΠΙ) στα Ιωάννινα, **Γ:** Ψήνα – θέσεις 6 και 7, T από ΜΣ του ΠΙ στη Ψήνα, B από ΜΣ της ΔΕΗ στο Ανθοχώρι και του ΠΙ στη Ψήνα, **Δ:** Ζαγόρι – θέσεις 9 και 10, T και B από ΜΣ του ΠΙ στους Κήπους, **Ε:** Μιτσικέλι – θέση 11, T μετατροπή από ΜΣ του ΠΙ στα Ιωάννινα, B από ΜΣ της ΔΕΗ στους Λιγκιάδες, **ΣΤ:** Λίμνη πηγών Αώου – θέση 12, T και B από ΜΣ του ΠΙ στη λίμνη πηγών Αώου.

4. Οικοφυσιολογικές μετρήσεις πεδίου

Οι οικοφυσιολογικές μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν από τον Απρίλιο του 2005 έως το Σεπτέμβριο του 2007 κατά τη διάρκεια ημερών με ηλιοφάνεια. Οι μετρήσεις επαναλαμβάνονταν σχεδόν κάθε δυο μήνες έτσι ώστε να καταγραφούν τυχόν εποχιακές μεταβολές. Για τα ξυλώδη είδη πέντε ώριμα άτομα ανά είδος και θέση επιλέχτηκαν προκειμένου να πραγματοποιηθούν οι οικοφυσιολογικές μετρήσεις (διαπνοή και υδατικό δυναμικό).

Η μέγιστη ημερήσια διαπνοή (E) μετρήθηκε με πορόμετρο σταθερής κατάστασης (PP Systems, PMR4). Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν τις μεσημεριανές ώρες (12:00-13:00 μμ) όταν η διαπνοή φτάνει τη μέγιστη ημερήσια τιμή της. Κατά τους καλοκαιρινούς μήνες, λόγω του αναμενόμενου μεσημεριανού κλεισίματος των στομάτων, η διαπνοή μετρήθηκε και στις 9:30-10:30 πμ και 10:30-11:30 πμ προκειμένου να επιτευχθεί η μέτρηση της μέγιστης ημερήσιας τιμής της. Για κάθε ξυλώδες είδος οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε πέντε εκτεθειμένα στον ήλιο φύλλα ανά άτομο και θέση, ενώ για κάθε ποώδες σε 30 τυχαία και εκτεθειμένα στον ήλιο φύλλα ανά θέση.

Το υδατικό δυναμικό φύλλου μετρήθηκε στο πεδίο με θάλαμο πίεσης τύπου Scholander (Skye, SKPM 1400/80) με κατώτατο όριο μέτρησης τα -8 MPa. Για κάθε ξυλώδες είδος το υδατικό δυναμικό φύλλου μετρήθηκε σε δυο βλαστούς ανά άτομο και θέση το πρωί (Ψ_{pd}) - λίγο πριν χαράξει- και σε δυο βλαστούς ανά άτομο και θέση αμέσως μετά τη μέτρηση της διαπνοής (Ψ_{leaf}). Για τα ποώδη είδη αντί για βλαστούς χρησιμοποιήθηκαν φύλλα που επιλέχτηκαν τυχαία. Οι βλαστοί/φύλλα τυλίγονταν σε αλουμινοχαρτο και σφραγίζονταν αεροστεγώς σε πλαστικές σακούλες. Μετά από 10 λεπτά κόβονταν και αμέσως πραγματοποιούνταν η μέτρηση. Σε κάθε περίπτωση οι βλαστοί/φύλλα ήταν πλήρως εκτεθειμένα στον ήλιο.

Η μέτρηση του υδατικού δυναμικού υπήρξε προβληματική κάτω από ακραίες κλιματικές συνθήκες. Σε συνθήκες έντονης ξηρασίας υδατικά δυναμικά < -8 MPa ήταν αδύνατο να μετρηθούν διότι ξεπερνούσαν τα όρια μέτρησης του θαλάμου πίεσης που χρησιμοποιήθηκε. Στην περίπτωση αυτή το υδατικό δυναμικό θεωρήθηκε $= -8$ MPa. Επίσης κατά την χειμερινή περίοδο κάτω από συνθήκες παγετού η φυσιολογική ξηρασία είχε ως αποτέλεσμα ιδιαίτερα χαμηλά υδατικά δυναμικά με $\Psi_{pd} < \Psi_{leaf}$. Έτσι εμφανίστηκε το παράδοξο αρνητικών $\Delta\Psi$ και K_{plant} . Στις περιπτώσεις αυτές το K_{plant} θεωρήθηκε αυθαίρετα $=0$ αφού κάτω από αυτές τις συνθήκες αναμενόταν ιδιαίτερα χαμηλές -πολύ κοντά στο μηδέν- τιμές K_{plant} .

5. Αγωγιμότητα του φυτού (K_{plant})

Η αγωγιμότητα του φυτού (K_{plant}) υπολογίστηκε σε αναλογία με τον νόμο του Ohm από την εξίσωση (Koide et al. 1989):

$$K_{\text{plant}} = \frac{E}{\Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{leaf}}} \quad (3)$$

Όπου Ψ_{soil} είναι το υδατικό δυναμικό του εδάφους, το οποίο θεωρήθηκε ότι ταυτίζεται με το πρωινό υδατικό δυναμικό του φυτού (Ψ_{pd}) και Ψ_{leaf} το ελάχιστο ημερήσιο υδατικό δυναμικό του φύλλου το οποίο συμβαίνει κατά τις μεσημεριανές ώρες.

6. Ανατομία του ξυλώματος

Προκειμένου να μελετηθεί η ανατομία του ξυλώματος των ξυλωδών φυτών, κατά το καλοκαίρι του 2006 συλλέχθηκαν πολυετή κλαδιά με διάμετρο βάσης περίπου 1 εκ. από 5-6 άτομα ανά είδος και θέση (ένα κλαδί ανά άτομο). Τα άτομα αυτά βρίσκονταν πλησίον αυτών που χρησιμοποιήθηκαν για τις οικοφυσιολογικές μετρήσεις και είχαν παρόμοια ηλικία. Στη συνέχεια απομακρύνθηκαν τα φύλλα από τα κλαδιά και μετρήθηκε η φυλλική τους επιφάνεια (LA). Επίσης κόπηκε ένα τμήμα μήκους 4-5 εκ. από τη βάση του κάθε κλαδιού και τοποθετήθηκε σε διάλυμα 70% αλκοόλης και 30% γλυκερίνης, αφού πρώτα βράστηκε έως ότου να απομακρυνθεί όλος ο παγιδευμένος σε αυτό αέρας. Σε αυτά τα τμήματα ξύλου πραγματοποιήθηκαν εγκάρσιες τομές πάχους 40 μm με τη χρήση μικροτόμου ολίσθησης (Leica SM2000R). Οι τομές βάφτηκαν με toluidine blue προκειμένου στο τελικό παρασκεύασμα να υπάρχει αυξημένη αντίθεση των χρωμάτων και σταθεροποιήθηκαν με ξυλένιο (Entellan new, Merck).

Οι τομές εξετάστηκαν με τη χρήση μικροσκοπίου (Leica DMLS) εφοδιασμένου με ψηφιακή φωτογραφική μηχανή (Olympus 5050Zoom). Ψηφιακές εικόνες χρησιμοποιήθηκαν για το καθορισμό της επιφάνειας της τομής του ξυλώματος και της διαμέτρου και πυκνότητας των αγγείων σε μεγεθύνσεις 25X και 100X αντίστοιχα. Σε κάθε τομή επιλέχτηκαν 1-3 αντιπροσωπευτικά τμήματα που εκτείνονταν από το κάμβιο έως την εντεριώνη και καταλάμβαναν περισσότερο από το 15% της επιφάνειας του ξυλώματος. Μέσα σε αυτή τη περιοχή υπολογίστηκε η εσωτερική διάμετρος (d) κάθε αγγείου ως μέσος όρος της μέγιστης και της ελάχιστης διαμέτρου. Αγγεία με διάμετρο μικρότερη των 10 μm αποκλείστηκαν από τις μετρήσεις ενώ ο διαχωρισμός των αγγείων από τις ίνες έγινε με το μάτι.

Τελικά για κάθε τομή υπολογίστηκαν οι παρακάτω παράμετροι:

- 1) μέση διάμετρος αγγείων (D_{mean}), ως μέσος όρος του d κάθε αγγείου
- 2) υδραυλικά σταθμισμένη μέση διάμετρος αγγείων (D_h), από την εξίσωση (Sperry et al. 1994):

$$D_h = \sum d_i^5 / \sum d_i^4 \quad (4)$$

όπου d_i είναι η εσωτερική διάμετρος του i αγγείου που μετρήθηκε,

- 3) πυκνότητα αγγείων (VD), ως ο αριθμός των αγγείων στη μονάδα επιφάνειας του ξυλώματος,
- 4) θεωρητική ειδική φυλλική αγωγιμότητα (LSCt), σύμφωνα με την εξίσωση (Zimmerman 1983):

$$\text{LSCt} = \frac{k_{\text{th}}}{\text{LA}} \quad (5)$$

όπου: k_{th} , είναι η αναμενόμενη υδραυλική αγωγιμότητα που υπολογίστηκε σύμφωνα με το νόμο των Hagen-Poiseuille από την εξίσωση $k_{\text{th}} = (T/t) \Sigma (d_i/2)^4$ όπου T είναι το εμβαδόν της συνολικής επιφάνειας του ξυλώματος της τομής και t το εμβαδόν του τμήματος της τομής μέσα στο οποίο πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις και

LA, η φυλλική επιφάνεια του κλαδιού και

- 5) κλάσεις διαμέτρου ανά 5 μm και το ποσοστό του αριθμού των αγγείων της κάθε κλάσης (N%) καθώς και το ποσοστό συμμετοχής των αγγείων της κάθε κλάσης στη συνολική αγωγιμότητα (K%).

Όσον αφορά τα πλώδη οι μετρήσεις των ανατομικών χαρακτηριστικών του ξυλώματος έγιναν σε 5-9 μίσχους φύλλων ανά είδος και θέση. Οι τομές έγιναν με το χέρι και όλα τα αγγεία με διάμετρο μεγαλύτερη των 10 μm μετρήθηκαν από ψηφιακές εικόνες μεγεθύνσεως 400X. Η πυκνότητα των αγγείων δεν ήταν δυνατόν να υπολογιστεί αφού το ξύλωμα ήταν διευθετημένο σε ηθμαγγειώδεις δεσμίδες.

7. Δείκτης Huber (HV)

Ο δείκτης Huber (καθαρός αριθμός) ισούται με το λόγο της επιφάνειας του ξυλώματος της εγκάρσιας τομής ενός βλαστού προς την υπερκείμενη φυλλική επιφάνεια και εκφράζει την κατανομή της βιομάζας μεταξύ του ξυλώματος και των φύλλων. Από το δείκτη βγαίνουν χρήσιμα συμπεράσματα για το πόσο επενδύει ένα φυτό στην κατασκευή αγωγού ιστού για την μεταφορά του νερού στα φύλλα.

Ο δείκτης υπολογίστηκε τόσο στα κλαδιά που χρησιμοποιήθηκαν για τη μελέτη των ανατομικών χαρακτηριστικών του ξυλώματος όσο και

εποχιακά από δειγματοληψίες που πραγματοποιούνταν μαζί με τις οικοφυσιολογικές μετρήσεις. Συγκεκριμένα σε κάθε μέτρηση συλλέγονταν 15 φυλλοφόροι, πλήρως εκτεθειμένοι στον ήλιο βλαστοί, τρέχουσας αύξησης (τρεις βλαστοί ανά άτομο) ανά είδος και θέση.

Και στις δυο περιπτώσεις οι βλαστοί μεταφέρονταν στο εργαστήριο όπου αποκόπτονταν από τα φύλλα τους. Η φυλλική επιφάνεια προσδιορίζονταν ύστερα από σκανάρισμα της και ψηφιακή επεξεργασία της εικόνας, ενώ η επιφάνεια του ξυλώματος, ύστερα από τομή που γινόταν με το χέρι, στην περίπτωση των βλαστών τρέχουσας αύξησης και επεξεργάζονταν ψηφιακά έτσι όπως περιγράφεται στο κεφάλαιο «ανατομία του ξυλώματος».

Ο HV δεν καταγράφηκε εποχιακά για τα φυλλοβόλα λόγω της περιορισμένης βλαστικής περιόδου τους, ενώ για τα ποώδη ο δείκτης δεν υπολογίστηκε αφού η καταγραφή της επιφάνειας του ξυλώματος ήταν προβληματική λόγω της διάταξής του σε ηθμαγγειώδεις δεσμίδες.

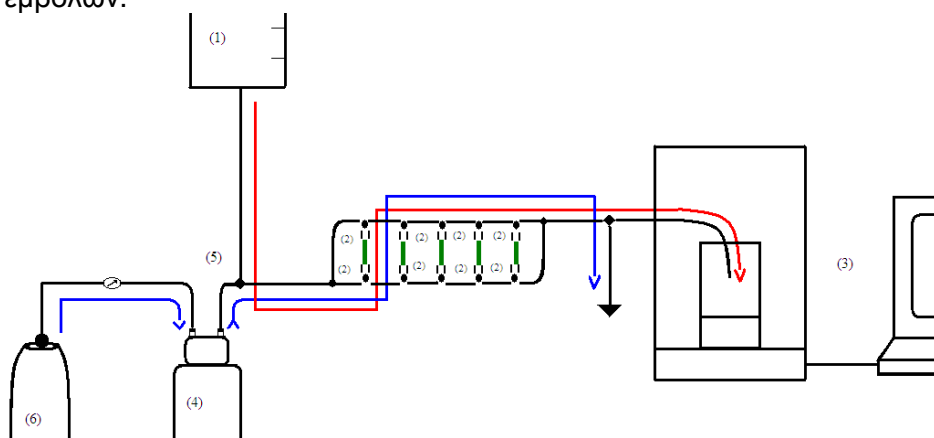
8. Ευπάθεια στις εμβολές

Για τη μελέτη της ευπάθειας του ξυλώματος στις εμβολές χρησιμοποιήθηκαν καμπύλες ευπάθειας οι οποίες πραγματοποιήθηκαν με τη μέθοδο αποξήρανσης (Sperry & Sullivan 1992).

Συγκεκριμένα, 4-7 κλαδιά με διάμετρο βάσης 1-2 εκ. και μήκος 1.5 μ. (ή το μέγιστο δυνατό στην περίπτωση μικρών θάμνων όπως το *P. fruticosa* και *C. creticus*) συλλέχθηκαν από κάθε είδος κατά την καλοκαιρινή περίοδο, από τη μεσαία περιοχή έρευνας, όπου πραγματοποιήθηκαν οι οικοφυσιολογικές μετρήσεις (βλέπε πίνακα 2). Τα κλαδιά επιλέχθηκαν έτσι ώστε να φέρουν βλαστούς, τμήματα των οποίων, είναι κατάλληλα για την εφαρμογή τους στη συσκευή μέτρησης της αγωγιμότητας (εικόνα 2). Τα κλαδιά μεταφέρθηκαν αμέσως στο εργαστήριο και η βάση τους τοποθετήθηκε στο νερό έως την επόμενη μέρα προκειμένου να υπάρξει ισορροπία του υδατικού τους περιεχομένου. Στη συνέχεια το υδατικό δυναμικό του κλαδιού, το οποίο διαμορφώθηκε από τις φυσικές εμβολές ή αυτές που τεχνητώς δημιουργήθηκαν κατά τη συλλογή και μεταφορά του κλαδιού στο εργαστήριο, καθορίστηκε από το μέσο όρο του υδατικού δυναμικού τριών βλαστών του κλαδιού όπως μετρήθηκαν στο θάλαμο πίεσης.

Η κατασκευή της καμπύλης ευπάθειας περιλαμβάνει τη μέτρηση του ποσοστού μείωσης της αγωγιμότητας λόγω εμβολών για διάφορες τιμές υδατικού δυναμικού. Οι τιμές αυτές επιτευχθήκαν στο εργαστήριο με τη διαδοχική ξήρανση ή ενυδάτωση των κλαδιών. Έτσι όταν χαμηλότερο υδατικό δυναμικό, από αυτό που μετρήθηκε αρχικά, ήταν επιθυμητό το κλαδί τοποθετούνταν σε πάγκο για να αποξηρανθεί για μια

περίοδο από μισή έως και 48 ώρες (ανάλογα με το επιθυμητό υδατικό δυναμικό) και μετά τυλίγονταν σε μαύρη πλαστική σακούλα για δυο ώρες, ώστε να ισορροπήσει το υδατικό του περιεχόμενο. Στην περίπτωση που υψηλότερο υδατικό δυναμικό ήταν επιθυμητό, η βάση του κλαδιού συνδέονταν με σωλήνα με απιονισμένο νερό και εφαρμόζονταν πίεση 50-70 kPa για 1-2 ώρες. Η πίεση αυτή προκαλούσε διάλυση των εμβολών του ξυλώματος, που είχε ως αποτέλεσμα την άνοδο του υδατικού δυναμικού (Tognetti et al. 1998, 1999). Στη συνέχεια το υδατικό δυναμικό κάθε κλαδιού ξαναμετρήθηκε όπως περιγράφεται παραπάνω και τρία μη διακλαδισμένα τμήματα ξύλου διαμέτρου 0.5 εκ. και μήκους 2.5-3.5 εκ. κόπηκαν μέσα σε νερό προς αποφυγή περαιτέρω εμβολών.



Εικόνα 2: Σχηματική απεικόνιση της συσκευής μέτρησης της αγωγιμότητας σύμφωνα με την υδραυλική μέθοδο (Sperry et al. 1988a). Από τη φιάλη πεπιεσμένου αέρα (6) ασκείται πίεση στο δοχείο 4 όπου είναι αποθηκευμένο το διάλυμα. Ανάλογα με τη διεύθυνση του κεντρικού διακλαδωτή (5) το διάλυμα οδηγείται: α) στο δοχείο 1, το ύψος του οποίου είναι δυνατό να αυξομειώνεται σε σχέση με τα δείγματα (πράσινες γραμμές) τα οποία είναι συνδεδεμένα στις θέσεις 2 και β) απευθείας στα δείγματα, όπου με πίεση 175 kPa για 10 λεπτά προκαλεί διάλυση των εμβολών (μπλε διαδρομή). Για τη μέτρηση της αγωγιμότητας το διάλυμα διαπερνά τα δείγματα με υδροστατική πίεση που καθορίζεται από την υψομετρική διαφορά μεταξύ των δειγμάτων και της στάθμης του διαλύματος στο δοχείο 1 και καταλήγει σε ζυγαριά ακριβείας συνδεδεμένη με Η/Υ (3) όπου καταγράφεται η ταχύτητα ροής του (αύξηση βάρους στη μονάδα του χρόνου) πριν (k_i X υδροστατική πίεση) και μετά (k_{max} X υδροστατική πίεση) την διάλυση των εμβολών (κόκκινη διαδρομή) (από Κολοβού 2007).

Τα τμήματα αυτά συνδέθηκαν με τη συσκευή μέτρησης της αγωγιμότητας (εικόνα 2) όπου χρησιμοποιώντας την υδραυλική μέθοδο (Sperry et al. 1988a) μετρήθηκε το ποσοστό απώλειας της αγωγιμότητας

τους λόγω εμβολών (PLC). Για τη λειτουργία της συσκευής χρησιμοποιήθηκε απιονισμένο νερό περασμένο από φίλτρο με διάμετρο πόρου 0.2 μm και οξινισμένο σε pH 2 με HCl (Sperry et al. 1994). Με τον τρόπο αυτό η κίνηση του νερού δεν παρεμποδίστηκε από σωματίδια $>0.2 \mu\text{m}$ ή μικροοργανισμούς, όπως μύκητες, που παρασυρμένοι από το νερό θα μπορούσαν να φράξουν τα αγγεία του ξυλώματος. Σύμφωνα με την υδραυλική μέθοδο, το διάλυμα περνούσε από τα μετρούμενα δείγματα κάτω από υδροστατική πίεση 4-5 kPa. Η αρχική υδραυλική αγωγιμότητα (k_i) υπολογίστηκε μετρώντας τη ροή του διαλύματος και διαιρώντας την με την υδροστατική πίεση που την προκαλεί. Στη συνέχεια το διάλυμα περνούσε από τα δείγματα κάτω από πίεση 175 kPa για 10 λεπτά. Με τον τρόπο αυτό όλες οι εμβολές του ξυλώματος απομακρύνθηκαν και η μέγιστη υδραυλική αγωγιμότητα (k_{max}) υπολογίστηκε όπως παραπάνω. Το ποσοστό απώλειας της αγωγιμότητας (PLC) καθορίστηκε από τον τύπο:

$$PLC = 100(k_{\text{max}} - k_i / k_{\text{max}}).$$

Οι καμπύλες ευπάθειας προέκυψαν όταν τα PLC και τα αντίστοιχα υδατικά δυναμικά συσχετιστήκαν στο ίδιο γράφημα. Ως μέτρο σύγκρισής της ευπάθειας των ειδών στις εμβολές του ξυλώματος, χρησιμοποιήθηκε το υδατικό δυναμικό (Ψ_{50}) που έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία εμβολών που προκαλούν την απώλεια του 50% της αγωγιμότητας (PLC=50%), όπως προκύπτει από τις καμπύλες ευπάθειας.

9. Στατιστική επεξεργασία

Για τη σύγκριση μεταξύ των κλιματικών περιοχών στα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος (D_{mean} , D_h , VD και LSCt – πίνακας 3), τις κλάσεις διαμέτρου (N% και K% - πίνακας 4) και τον HV που προκύπτει από τα δείγματα που χρησιμοποιήθηκαν για τη μελέτη των ανατομικών χαρακτηριστικών, χρησιμοποιήθηκε το T-test. Στην περίπτωση που το δείγμα δεν ακολουθούσε την κανονική κατανομή χρησιμοποιήθηκε το μη παραμετρικό test των Mann-Whitney.

Η σύγκρισή των ανατομικών χαρακτηριστικών του ξυλώματος (σχήμα 7) καθώς και του HV (σχήμα 9) μεταξύ των ειδών ύστερα από συγχώνευση των δεδομένων από τις κλιματικές περιοχές έγινε με ANOVA όταν διαπιστώνονταν ομοιογένεια και κανονική κατανομή του πληθυσμού. Όταν δεν ίσχυε κάποια από τις παραπάνω παραδοχές η σύγκρισή γίνονταν με το test των Kruskal-Wallis. Οι διαφορές μεταξύ των ειδών αναλύθηκαν με το test του Bonferoni στην πρώτη περίπτωση και το Dunn's post hoc test στη δεύτερη. Όλες οι συγκρίσεις έγιναν σε επίπεδο σημαντικότητας $P < 0.05$.

Για τη κατασκευή των καμπύλων ευπάθειας (σχήμα 10) χρησιμοποιήθηκε η φυσιολογικής σημασίας εξίσωση που προτείνουν οι Pammenter & Vander Willigen (1998), εκτός από την περίπτωση που κάποια άλλη εξίσωση παρουσίασε μεγαλύτερο r^2 .

Από τις εποχιακές διακυμάνσεις της αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}), της μέγιστης ημερήσιας διαπνοής (E) και του υδατικού δυναμικού φύλλου (Ψ_{leaf}), προέκυψαν για κάθε είδος και εποχή οι ελάχιστες τιμές των παραπάνω παραμέτρων. Οι τιμές αυτές συγκρίθηκαν μεταξύ των κλιματικών περιοχών και των ετών της έρευνας χρησιμοποιώντας paired t-test σε επίπεδο σημαντικότητας $P < 0.01$ ή $P < 0.05$ (πίνακας 5).

Οι ήπιες εποχιακές διακυμάνσεις του HV στα σκληρόφυλλα διερευνήθηκαν συγκρίνοντας τους μέσους όρους κάθε μέτρησης με ANOVA και ακολούθως με το test Bonferoni σε επίπεδο σημαντικότητας $P < 0.05$.

Οι συσχετίσεις μεταξύ των παραμέτρων που μελετήθηκαν καθώς και μεταξύ της αγωγιμότητας και των μετεωρολογικών δεδομένων, περιγράφονται από γραμμικά και μη γραμμικά μοντέλα (σχήμα 39 - 48) τα r^2 και P των οποίων φαίνονται στα γραφήματα ή στις λεζάντες τους.

Για την πρόβλεψη της αγωγιμότητας από μετεωρολογικά δεδομένα, αφού έγινε διαχωρισμός της καλοκαιρινής και χειμερινής περιόδου, η ομαλοποιημένη ως προς το είδος και την περιοχή αγωγιμότητα ($K_{ομ}$) συσχετίστηκε με μετεωρολογικά δεδομένα που προηγήθηκαν της μέτρησης και σχετίζονται με τη θερμοκρασία και τη βροχόπτωση (πίνακας 8). Οι συσχετίσεις με το καλύτερο r χρησιμοποιήθηκαν ως ανεξάρτητες μεταβλητές σε μια πολλαπλή γραμμική συσχέτιση από την οποία προέκυψε μια εξίσωση πρόβλεψης της αγωγιμότητας για την καλοκαιρινή (πίνακας 9) και μια για την χειμερινή περίοδο (πίνακας 10).

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Οι παράμετροι που υπολογίστηκαν για την περιγραφή της υδραυλικής αρχιτεκτονικής χωρίστηκαν σε δυο μεγάλες κατηγορίες προκειμένου να διευκολυνθεί η διερεύνηση των μεταξύ τους σχέσεων. Πρόκειται για τις στατικές παραμέτρους, οι οποίες παραμένουν σχετικά σταθερές κατά την διάρκεια του έτους και για τις δυναμικές παραμέτρους, οι οποίες μεταβάλλονται εποχιακά.

Συγκεκριμένα ως στατικές παράμετροι θεωρήθηκαν τα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος και η ευπάθεια στις εμβολές. Αν και πρόσφατες έρευνες έχουν δείξει ότι ορισμένα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος, όπως η δομή των βοθρίων, είναι άκρως δυναμικά (Zwieniecki et al. 2001, 2004, Choat et al. 2008) τα ανατομικά χαρακτηριστικά που μελετώνται στην παρούσα έρευνα και σχετίζονται κυρίως με την ικανότητα αγωγής του νερού μπορούν να θεωρηθούν σταθερά. Όσον αφορά την ευπάθεια στις εμβολές, πάρα τα γεγονός ότι κάποιες έρευνες θεωρούν ότι οι καμπύλες ευπάθειας μπορούν να αλλάξουν εποχιακά (Kolb & Sperry 1999, Jacobsen et al. 2007b) μπορούμε να υποθέσουμε ότι καμπύλες ευπάθειας που κατασκευάστηκαν κατά την καλοκαιρινή περίοδο, όπως στην παρούσα έρευνα, εκφράζουν τη μέγιστη ικανότητα αντίστασης στις εμβολές αφού ανταποκρίνονται στην περίοδο με τη μεγαλύτερη έλλειψη νερού. Ως εκ τούτου, η ευπάθεια στις εμβολές θεωρείται στατικής φύσης παράμετρος, αφού με τις καμπύλες ευπάθειας απεικονίζεται η ικανότητα αντίστασης στις εμβολές, χωρίς όμως να εμπεριέχονται στοιχεία για παραμέτρους και μηχανισμούς που επηρεάζουν την υδατική κατάσταση του φυτού κάτω από μεταβαλλόμενες συνθήκες.

Οι δυναμικές παράμετροι που μελετήθηκαν είναι η αγωγιμότητα του φυτού, η διαπνοή, το υδατικό δυναμικό και το ποσοστό απώλειας της αγωγιμότητας λόγω εμβολών. Όλες οι παραπάνω παράμετροι μπορούν να θεωρηθούν δυναμικής φύσης αφού ανταποκρίνονται στις εποχιακές διακυμάνσεις της διαθεσιμότητας του νερού.

Τέλος, ο δείκτης Huber μελετήθηκε τόσο στατικά, από τη μελέτη πολυετών βλαστών, όσο και δυναμικά, από τη μελέτη ετησίων βλαστών. Στην πρώτη περίπτωση διερευνήθηκαν οι διαφορές που εμφανίζει ο δείκτης μεταξύ των ειδών και των λειτουργικών ομάδων, ενώ στη δεύτερη, εκτός από τις παραπάνω διαφορές, διερευνήθηκε και ο τρόπος με τον οποίο μεταβάλλεται ο δείκτης εποχιακά ανάλογα με το είδος και τις λειτουργικές ομάδες.

1. Στατικές παράμετροι

1.1. Ανατομία του ξυλώματος

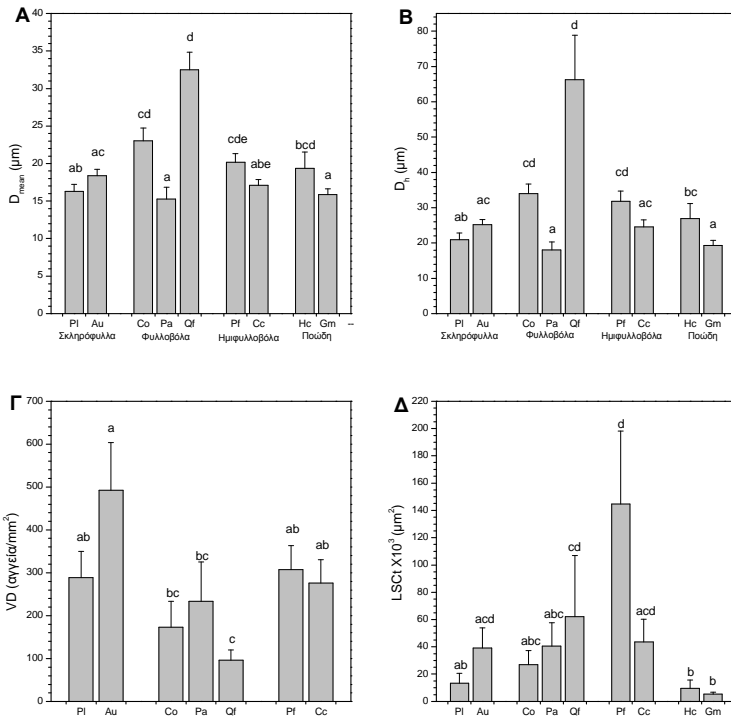
Η μελέτη των ανατομικών χαρακτηριστικών του ξυλώματος δείχνει ότι δεν προκύπτουν σημαντικές διαφορές για το ίδιο είδος όταν μελετάται σε περιοχές με διαφορετικές κλιματικές συνθήκες (πίνακας 3). Εξαίρεση αποτελούν τα D_{mean} και D_h του *H. odorus* (χαμηλότερες τιμές στην υψηλή περιοχή), VD του *P. fruticosa* (χαμηλότερη τιμή στη μεσαία περιοχή) και $LSCt$ του *C. creticus* (χαμηλότερη τιμή στη χαμηλή περιοχή).

Ανάλογο συμπέρασμα προκύπτει και από τη μελέτη της κατάταξης του ποσοστού του αριθμού των αγγείων σε κλάσεις διαμέτρου (N%) καθώς και της ποσοστιαίας συμμετοχής των κλάσεων αυτών στη συνολική αγωγιμότητα (K%). Όπως φαίνεται στον πίνακα 4 μεταξύ διαφορετικών κλιματικών περιοχών και για το ίδιο είδος, η σύγκριση τόσο του N% όσο και του K% που ανήκουν στην ίδια κλάση διαμέτρου σε γενικές γραμμές δεν οδηγεί σε στατιστικώς σημαντικές διαφορές. Εξαίρεση αποτελεί το είδος *H. odorus* όπου οι μικρότερες κλάσεις διαμέτρου κυριαρχούν στην υψηλή κλιματική περιοχή και οι μεγαλύτερες στην μεσαία.

Προκειμένου να μελετηθούν τυχόν διαφορές μεταξύ των ειδών καθώς και πιθανή ομαδοποίηση των ειδών στις λειτουργικές τους ομάδες, συγκεντρώθηκαν για κάθε είδος όλα τα δεδομένα, τόσο των ανατομικών χαρακτηριστικών του ξυλώματος, όσο και των κλάσεων διαμέτρου. Η ομαδοποίηση αυτή θεωρήθηκε εφικτή λόγω της ομοιότητας που εμφανίζουν στις περισσότερες περιπτώσεις οι παραπάνω παράμετροι μεταξύ των κλιματικών περιοχών (πίνακας 3, 4). Έτσι προέκυψαν τα σχήματα 7 και 8 από τα οποία συμπεραίνουμε σημαντική ποικιλομορφία μεταξύ των ειδών αλλά όχι κάποια σαφή ομαδοποίησή τους σε λειτουργικές ομάδες.

Όσον αφορά τα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος, οι ακραίες τιμές D_{mean} και D_h εμφανίζονται σε δυο είδη που ανήκουν στην ίδια λειτουργική ομάδα. Συγκεκριμένα το *Q. frainetto* εμφανίζει τα μεγαλύτερα D_{mean} και D_h με τιμές διπλάσιες και τριπλάσιες αντίστοιχα από τις χαμηλότερες τιμές που εμφανίζονται στο *P. amygdaliformis* (σχήμα 7A, B). Το *Q. frainetto* κατέχει επίσης τη χαμηλότερη VD με αντίποδα το 5 φορές μεγαλύτερο VD του *A. unedo* (σχήμα 7Γ). Τέλος η $LSCt$ εμφανίζει την μεγαλύτερη ετερογένεια μεταξύ των ειδών. Στα δυο άκρα βρίσκονται το *G. molle* με την χαμηλότερη τιμή και το *P. fruticosa* με περίπου 28 φορές υψηλότερη τιμή (σχήμα 7Δ).

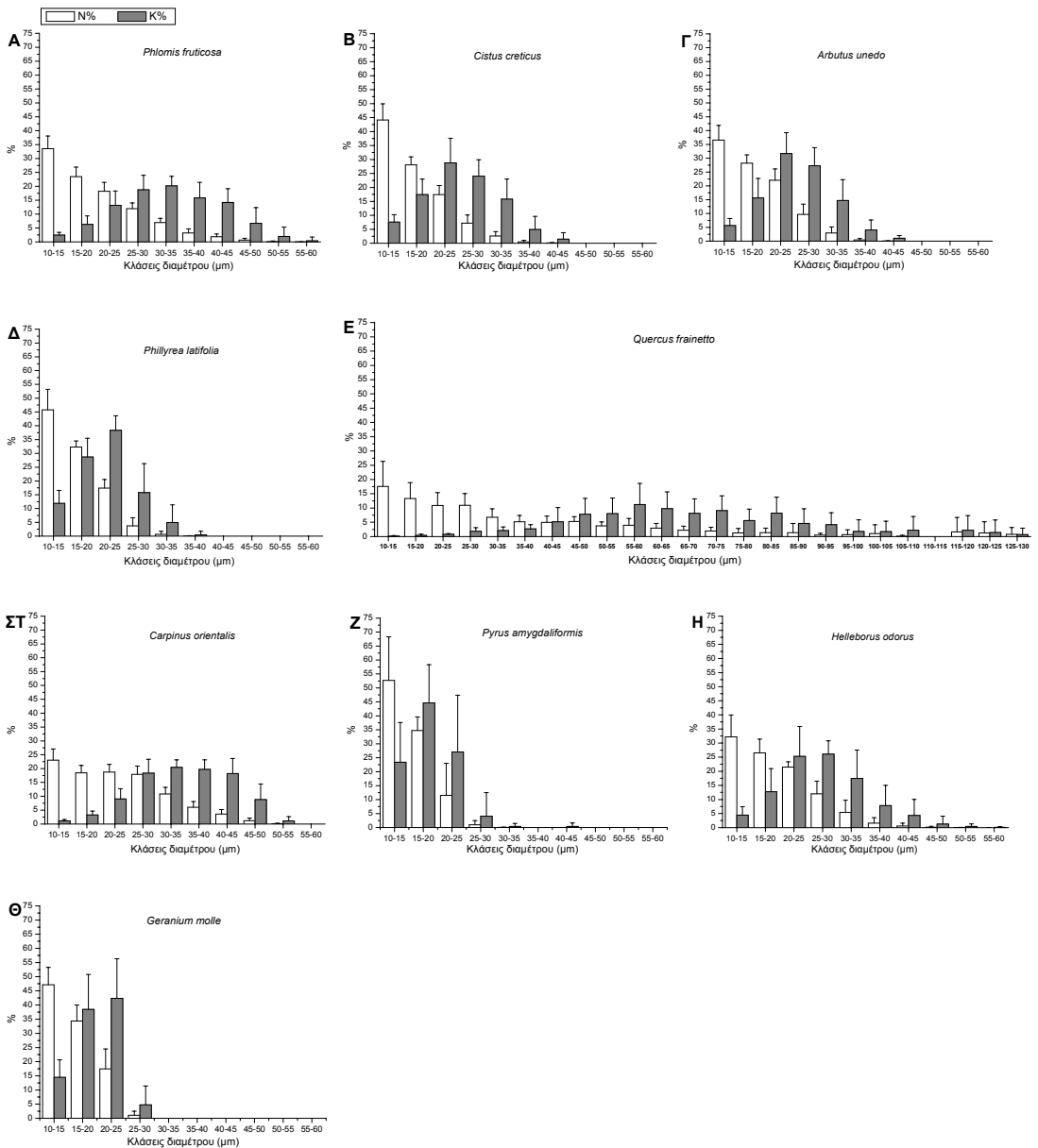
Από τη μελέτη των διαγραμμάτων κλάσεων διαμέτρου (σχήμα 8) προκύπτει ότι για όλα τα είδη το N% εμφανίζεται αυξημένο στις μικρές κλάσεις διαμέτρου και μειώνεται σταδιακά, ενώ το K% παρουσιάζει κανονική κατανομή, με τις μεσαίες για το κάθε είδος κλάσεις να κατέχουν τα μεγαλύτερα ποσοστά. Το εύρος των κλάσεων διαμέτρου που συμμετέχουν στο ξύλωμα του κάθε είδους είναι διαφορετικό, με αποτέλεσμα η μορφή των διαγραμμάτων να διαφέρει από είδος σε είδος. Όπως είναι αναμενόμενο είδη με μικρά D_{mean} και D_h όπως το *P. amygdaliformis* και το *G. molle* παρουσιάζουν λιγότερες κλάσεις σε σχέση με είδη που φέρουν μεγαλύτερα αγγεία όπως το *Q. frainetto* (σχήματα 7Α, Β και 8).



Σχήμα 7: Ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος των ειδών ομαδοποιημένα σύμφωνα με τις λειτουργικές τους ομάδες (σκληρόφυλλα, φυλλοβόλα, ημιφυλλοβόλα και πτώδη). D_{mean} , μέση διάμετρος αγγείων (Α). D_h , υδραυλικά σταθμισμένη μέση διάμετρος αγγείων (Β). VD, πυκνότητα αγγείων (Γ). LSCt, ειδική φυλλική θεωρητική αγωγιμότητα (Δ). Σε κάθε ιστόγραμμα παρουσιάζονται οι μέσοι όροι και η διακύμανση των δεδομένων που συγκεντρώθηκαν από δυο κλιματικές περιοχές που μελετήθηκαν για το κάθε είδος (n=10-14). Τα διαφορετικά γράμματα υποδηλώνουν στατιστικώς σημαντικές διαφορές σε επίπεδο σημαντικότητας $P < 0,05$. Συντομογραφίες όπως στον πίνακα 1.

Πίνακας 3. Ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος για τα είδη που μελετήθηκαν από τη χαμηλή και μεσαία κλιματική περιοχή (για το *H. odorus* από τη μεσαία και υψηλή κλιματική περιοχή) και οι μεταξύ τους διαφορές. Κάθε τιμή αντιπροσωπεύει το μέσο όρο ± την διακύμανση 5-9 μετρήσεων (n=5-9). Sig: διαφορές σε επίπεδο σημαντικότητας *P<0.05, **P<0.01, ns:μη σημαντική διαφορά. D_{mean}, μέση διάμετρος αγγείων. D_h, υδραυλικώς σταθμισμένη μέση διάμετρος αγγείων. VD, πυκνότητα αγγείων. LSCT, ειδική φυλλική θεωρητική αγωγιμότητα.

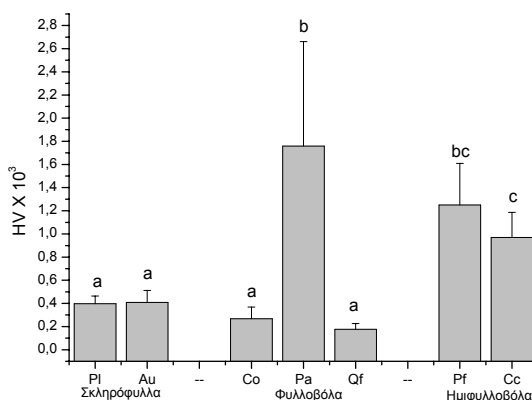
Είδη και λεπτομερείς ομάδες	D _{mean} , μm			D _h , μm			VD, αγγεία/mm ²			LSCT X10 ³ , μm ²		
	Χαμηλή	Μεσαία	Sig	Χαμηλή	Μεσαία	Sig	Χαμηλή	Μεσαία	Sig	Χαμηλή	Μεσαία	Sig
Ημιφυλλοβόλα												
<i>Phlomis fruticosa</i> L.	20.53±0.81	19.80±1.45	ns	32.08±1.43	31.58±4.09	ns	349.63±13.21	265.33±49.86	*	170.39±44.72	119.03±52.89	ns
<i>Cistus creticus</i> L.	16.97±0.94	17.26±0.63	ns	23.51±2.35	25.57±0.92	ns	252.97±26.10	299.22±67.67	ns	33.03±12.53	54.24±13.61	*
Σκληρόφυλλα												
<i>Arbutus unedo</i> L.	18.65±1.03	18.17±0.56	ns	25.58±1.55	24.84±1.31	ns	462.22±152.66	523.54±41.93	ns	39.30±18.16	38.91±12.88	ns
<i>Phillyrea latifolia</i> L.	15.86±0.97	16.72±0.79	ns	20.05±1.58	21.80±2.04	ns	272.60±70.85	305.20±52.84	ns	9.97±4.37	16.70±8.39	ns
Φυλλοβόλα												
<i>Quercus frainetto</i> Ten.	33.13±1.60	31.86±3.02	ns	73.03±12.48	59.57±9.11	ns	84.58±18.92	106.81±25.40	ns	101.55±54.84	54.97±13.18	ns
<i>Carpinus orientalis</i> Mill.	23.48±1.59	22.59±1.90	ns	35.00±1.61	33.04±3.30	ns	169.53±51.11	176.85±74.12	ns	27.84±13.04	22.67±7.36	ns
<i>Pyrus amygdaliformis</i> Vill.	15.41±2.05	15.11±0.95	ns	18.02±2.83	18.03±1.82	ns	219.96±109.29	249.04±74.94	ns	28.62±21.31	26.02±12.21	ns
Πωδών												
<i>Helleborus odorus</i> L. subsp. <i>cyclophyllus</i> (A. Braun) Strid	20.39±1.97	17.48±1.05	**	28.88±3.78	23.46±2.50	*	-	-	-	11.53±6.41	6.43±3.44	ns
<i>Geranium molle</i> L.	15.63±0.79	16.14±0.68	ns	18.88±1.54	19.74±1.34	ns	-	-	-	5.45±1.54	5.44±1.28	ns



Σχήμα 8: Ποσοστά κατανομής του αριθμού των αγγείων (N%) και της συμμετοχής τους στην συνολική θεωρητική αγωγιμότητα (K%) σε κλάσεις διαμέτρου για τα είδη που μελετήθηκαν. Σε κάθε ιστόγραμμα παρουσιάζονται, σε κάθε κλάση διαμέτρου, οι μέσοι όροι και η διακύμανση των ποσοστών που συγκεντρώθηκαν από δυο κλιματικές περιοχές που μελετήθηκαν για το κάθε είδος (n=10-14).

1.2. Δείκτης Huber

Ο δείκτης Huber, όπως προκύπτει από τα δείγματα που χρησιμοποιήθηκαν για τη μελέτη των ανατομικών χαρακτηριστικών του ξυλώματος, δεν εμφανίζει στατιστικώς σημαντικές διαφορές για το ίδιο είδος όταν αυτό μελετάται σε διαφορετικές κλιματικές περιοχές (t-test, $P>0.05$). Εξαιρέση αποτελεί το *P. amygdaliformis* το οποίο παρουσιάζει μεγαλύτερο HV στη χαμηλή κλιματική περιοχή (t-test, $P<0.05$). Από την ομαδοποίηση των δεδομένων ανά είδος προκύπτει το σχήμα 9 στο οποίο φαίνονται σημαντικές διαφορές μεταξύ των ειδών. Παρόλο που δεν προκύπτει σαφής ομαδοποίηση των ειδών σύμφωνα με τις λειτουργικές τους ομάδες, είναι φανερός ο διαχωρισμός των σκληρόφυλλων και των ημιφυλλοβόλων.



Σχήμα 9: Οι μέσοι όροι και η διακύμανση του δείκτη Huber (HV) από δεδομένα που συγκεντρώθηκαν για το κάθε είδος από δυο κλιματικές περιοχές που μελετήθηκαν (n=10-11), ομαδοποιημένα σύμφωνα με τις λειτουργικές τους ομάδες (σκληρόφυλλα, φυλλοβόλα και ημιφυλλοβόλα). Τα διαφορετικά γράμματα υποδηλώνουν στατιστικώς σημαντικές διαφορές σε επίπεδο σημαντικότητας $P<0,05$. Συνομογραφίες όπως στον πίνακα 1.

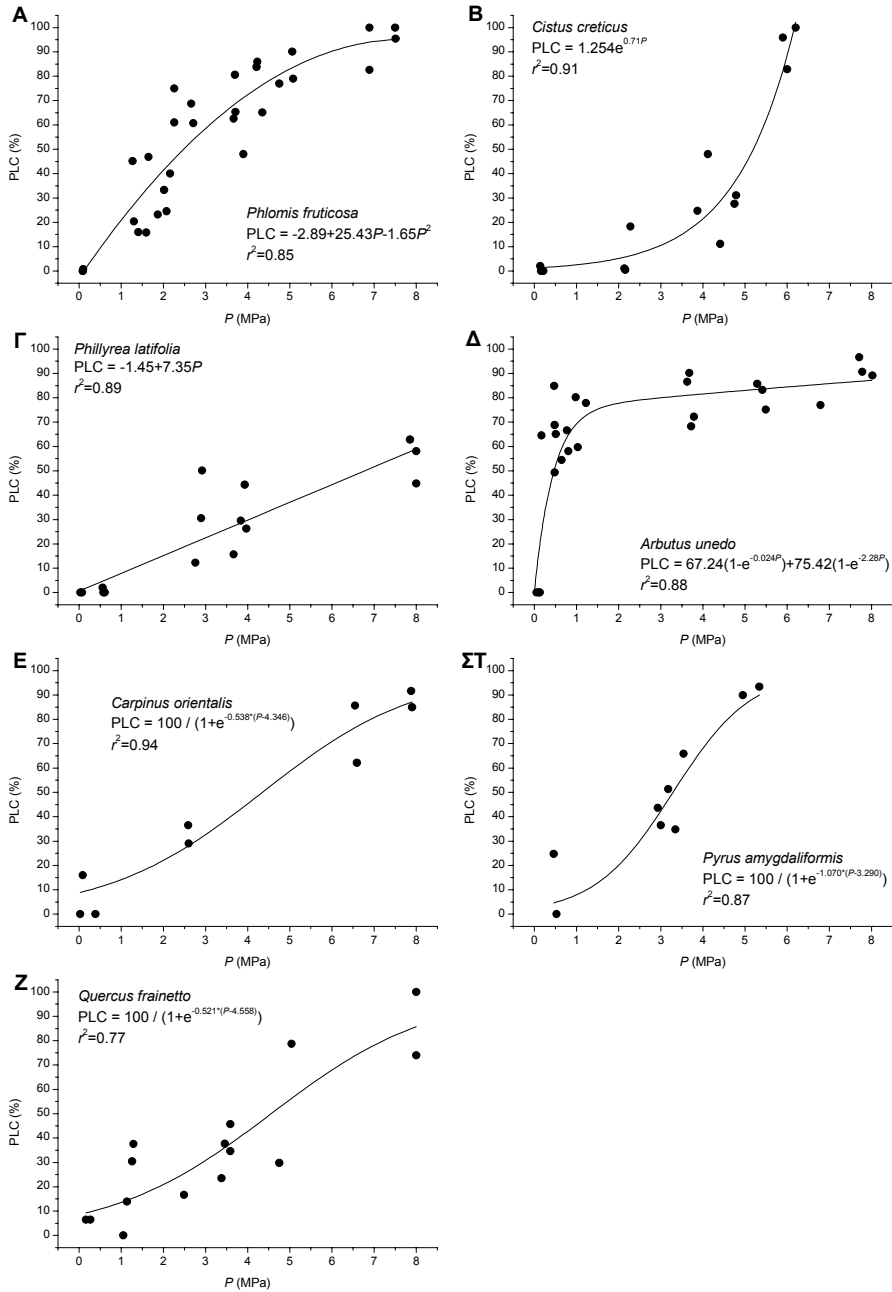
Αξίζει να σημειωθεί ότι τα παραπάνω αποτελέσματα προέκυψαν από δειγματοληψία που πραγματοποιήθηκε στο τέλος του καλοκαιριού. Ως εκ τούτου, είναι πιθανό οι τιμές του HV στα ημιφυλλοβόλα να είναι αυξημένες λόγω της καλοκαιρινής πτώσης των φύλλων (βλέπε εποχιακή διακύμανση του HV, «κεφάλαιο 2.5.»).

1.3. Ευπάθεια στις εμβολές

Από τις καμπύλες ευπάθειας (σχήμα 10) προκύπτει ότι η ευπάθεια του ξυλώματος στις εμβολές διαφέρει σημαντικά μεταξύ των ειδών. Όπως και στη περίπτωση των υπόλοιπων στατικών παραμέτρων, είδη που ανήκουν στην ίδια λειτουργική ομάδα δεν εμφανίζουν κοινά χαρακτηριστικά όσον αφορά την ευπάθειά τους στις εμβολές. Αντίθετα, βρέθηκε ότι τα είδη με τις μεγαλύτερες διαφορές ανήκουν στην ίδια λειτουργική ομάδα. Πρόκειται για τα σκληρόφυλλα, με το *P. latifolia* να εμφανίζει το πιο ανθεκτικό στις εμβολές ξύλωμα ($\Psi_{50} = -7,00$ MPa) και το *A. unedo* το πιο ευπαθές ($\Psi_{50} = -0,46$ MPa).

Διαφορετικές καμπύλες ευπάθειας, κυρίως ως προς τη μορφή τους, βρέθηκαν και στα ημιφυλλοβόλα. Έτσι το *C. creticus* ($\Psi_{50} = -5,2$ MPa) είναι ικανό να διατηρεί υψηλές τιμές αγωγιμότητας σε ένα εύρος δυναμικού από 0 έως -4 MPa όταν στο ίδιο εύρος το *P. fruticoso* ($\Psi_{50} = -2,48$ MPa) χάνει σταδιακά το 70% της αγωγιμότητάς του. Παρόλα αυτά σε δυναμικά μικρότερα του -4 MPa το *C. creticus* εμφανίζει απότομη απώλεια της αγωγιμότητάς του που φτάνει το 100% στα -6,17 MPa όταν στο *P. fruticoso* παραμένει ένα μικρό ποσοστό αγωγιμότητας ακόμα και στα -8 MPa (το όριο μέτρησης του θαλάμου πίεσης).

Όσον αφορά τα φυλλοβόλα, εμφανίζουν τις πιο ομοιογενείς καμπύλες ευπάθειας. Το *P. amygdaliformis* έχει το πιο ευπαθές στις εμβολές ξύλωμα με $\Psi_{50} = -3,29$ MPa, ακολουθεί το *C. orientalis* με $\Psi_{50} = -4,35$ MPa και το *Q. frainetto* με $\Psi_{50} = -4,56$ MPa.



Σχήμα 10: Καμπύλες ευπάθειας των ειδών που μελετήθηκαν. PLC: ποσοστό απώλειας της αγωγιμότητας λόγω των εμβολών και P: πίεση του ξυλώματος που προκαλεί αυτή την απώλεια. Κάθε τελεία αντιπροσωπεύει την μέτρηση ενός βλαστού. Οι εξισώσεις που περιγράφουν καλύτερα τα δεδομένα και τα r^2 φαίνονται στα γραφήματα.

2. Παράμετροι εποχιακά κυμαινόμενοι

2.1. Αγωγιμότητα του φυτού, K_{plant}

Οι γενικές τάσεις μεταβολής του K_{plant} σε σχέση με τις εποχές του έτους εμφανίζονται κοινές σε όλα τα είδη που μελετήθηκαν με εξαίρεση τα ποώδη, στα οποία οι μεταβολές του K_{plant} δεν φαίνεται να εμφανίζουν κάποιο πρότυπο (σχήμα 16). Για τα υπόλοιπα είδη και για κάθε περιοχή και έτος μελέτης το K_{plant} εμφανίζει πτώση των τιμών του κατά την καλοκαιρινή και χειμερινή περίοδο και άνοδο των τιμών του μέσα στο φθινόπωρο και την άνοιξη (σχήματα 11-15). Στην περίπτωση των φυλλοβόλων όπου δεν πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις καθ' όλη τη διάρκεια του έτους αλλά μόνο μετά την πλήρη έκπτυξη των φύλλων και πριν την έναρξη των φθινοπωρινών βροχών, διαπιστώθηκε τάση πτώσης του K_{plant} στη διάρκεια του καλοκαιριού, η οποία συμφωνεί με το γενικό πρότυπο που αναφέρεται παραπάνω (σχήμα 15).

Σε αυτό το γενικό κανόνα παρατηρούνται αποκλίσεις, οι οποίες οφείλονται στην ιδιαιτερότητα με την οποία το κάθε είδος ανταποκρίνεται στις κλιματικές διακυμάνσεις, καθώς και στην ένταση και χρονική διάρκειά τους, που είναι λογικό να εξαρτώνται από τις ιδιαίτερες κλιματικές συνθήκες που επικράτησαν στα διάφορα έτη και περιοχές έρευνας.

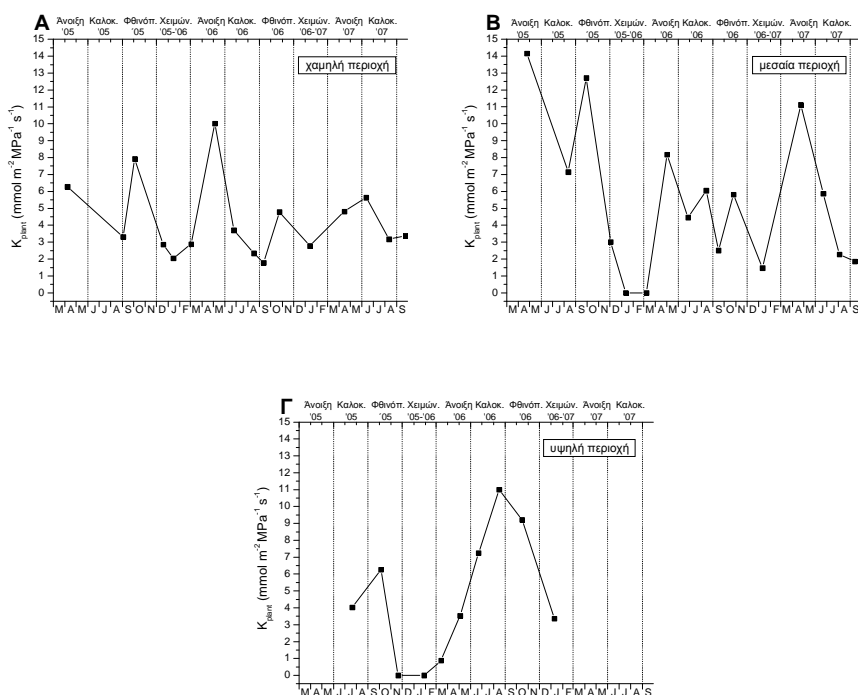
Έτσι στο *A. unedo* (σχήμα 13) το K_{plant} φαίνεται να επηρεάζεται λιγότερο στη διάρκεια του χειμώνα σε σχέση με τα υπόλοιπα είδη. Κατά την χειμερινή περίοδο το K_{plant} του *A. unedo* παραμένει σταθερό σε σχέση με τις φθινοπωρινές τιμές του. Η αύξησή του, που ξεκινά το φθινόπωρο και συνεχίζεται την άνοιξη αναστέλλεται κατά την περίοδο αυτή. Εξαίρεση αποτελεί η θεαματική πτώση του K_{plant} το χειμώνα του 2006 στη μεσαία κλιματική περιοχή όπου παρατηρήθηκαν ιδιαίτερα χαμηλές θερμοκρασίες (σχήμα 6Γ).

Μια ακόμη απόκλιση από το γενικό πρότυπο μεταβολής του K_{plant} παρατηρήθηκε στο *P. fruticosa* στην υψηλή κλιματική περιοχή. Από το σχήμα 11Γ διαπιστώνουμε πτώση του K_{plant} μόνο κατά την χειμερινή περίοδο και συνεχή άνοδο των τιμών του από τον Φεβρουάριο ως και τον Αύγουστο. Η περιορισμένη χρονική διάρκεια των μετρήσεων καθώς και το γεγονός ότι το μοναδικό καλοκαίρι που μελετήθηκε (του 2006) ήταν ασυνήθιστα υγρό (βλέπε σχήμα 6Ε) δεν μας επιτρέπει την εξαγωγή ασφαλούς συμπεράσματος όσον αφορά το πρότυπο μεταβολής του K_{plant} για το *P. fruticosa* στην περιοχή αυτή.

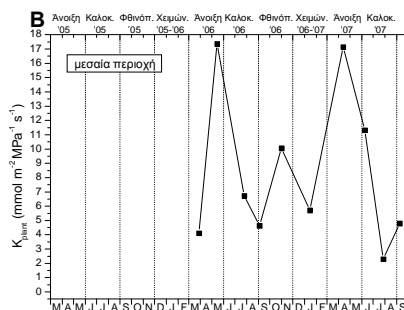
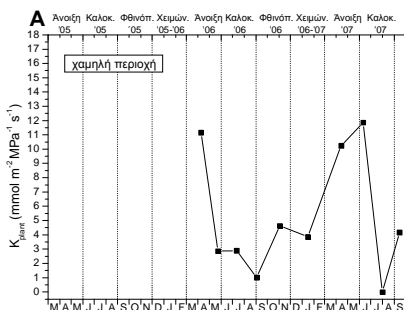
Συγκρίνοντας τις εποχιακές καμπύλες του K_{plant} για το ίδιο είδος σε διαφορετικές κλιματικές περιοχές διαπιστώνουμε διαφορές ως προς τις ελάχιστες τιμές τους. Συγκεκριμένα το χειμώνα το K_{plant} εμφανίζει

χαμηλότερες τιμές στις ψυχρές-υψηλές περιοχές έρευνας σε σύγκριση με τις θερμές-χαμηλές περιοχές (πίνακας 5). Αξιοσημείωτο είναι το παράδειγμα του *P. fruticosa*, που κατά το χειμώνα του 2005-2006, η πτώση του K_{plant} είναι εντονότερη και με μεγαλύτερη διάρκεια όσο ψηλότερα βρίσκεται η περιοχή έρευνας (σχήμα 11). Το αντίστροφο ισχύει για τις ελάχιστες τιμές που εμφανίζει το K_{plant} κατά την καλοκαιρινή περίοδο που είναι χαμηλότερες στις θερμές-χαμηλές περιοχές έρευνας σε σχέση με τις ψυχρές-υψηλές περιοχές (πίνακας 5).

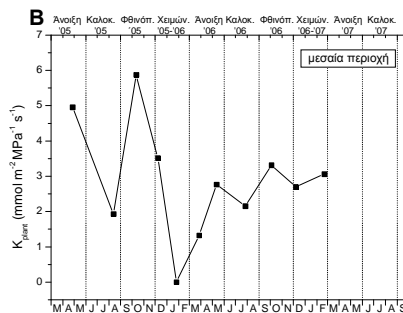
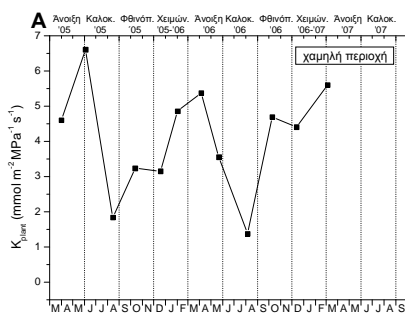
Διαφορές ως προς την ένταση των εποχιακών αυξομειώσεων του K_{plant} διαπιστώνουμε και μεταξύ των ετών της έρευνας. Έτσι ο δριμύς χειμώνας του 2005-2006 είχε ως αποτέλεσμα χαμηλότερες τιμές K_{plant} σε σχέση με τον ηπιότερο χειμώνα του 2006-2007 (σχήμα 6, πίνακας 5). Διαφορές διαπιστώνουμε επίσης και μεταξύ των ακραίων καλοκαιρινών τιμών του K_{plant} για τα έτη 2006 και 2007 με ελάχιστο K_{plant} του 2006 μεγαλύτερο από το ελάχιστο K_{plant} του 2007 (πίνακας 5).



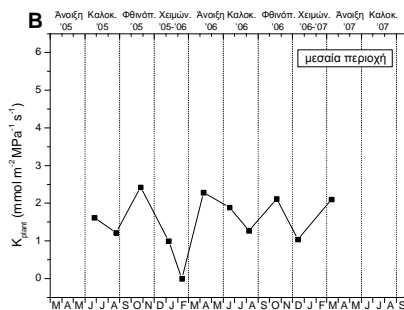
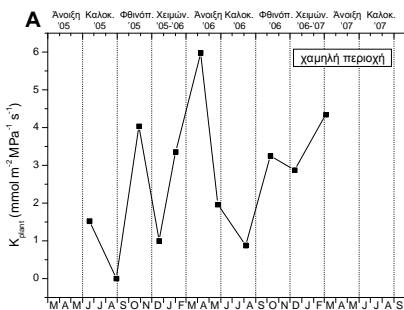
Σχήμα 11: Εποχιακή διακύμανση της αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}), στη χαμηλή (Α), μεσαία (Β) και υψηλή (Γ) κλιματική περιοχή για το είδος *Phlomis fruticosa*.



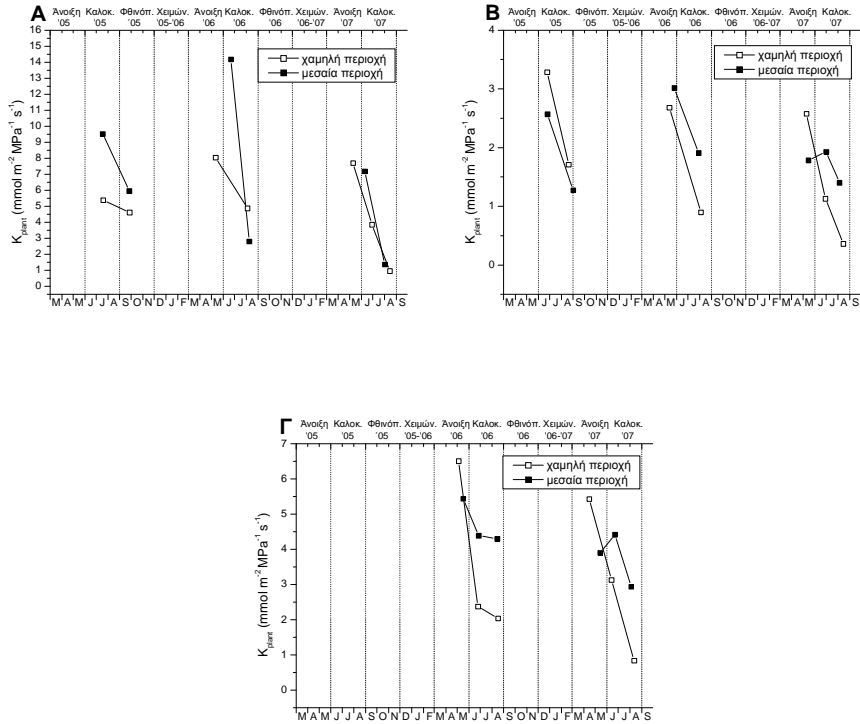
Σχήμα 12: Εποχιακή διακύμανση της αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}), στη χαμηλή (A) και μεσαία (B) κλιματική περιοχή για το είδος *Cistus creticus*.



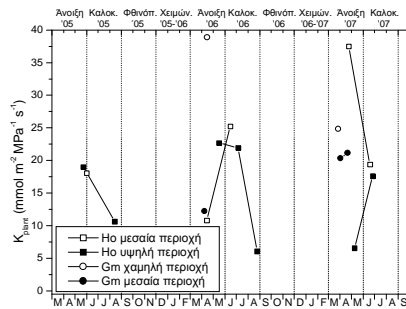
Σχήμα 13: Εποχιακή διακύμανση της αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}), στη χαμηλή (A) και μεσαία (B) κλιματική περιοχή για το είδος *Arbutus unedo*.



Σχήμα 14: Εποχιακή διακύμανση της αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}), στη χαμηλή (A) και μεσαία (B) κλιματική περιοχή για το είδος *Phillyrea latifolia*.



Σχήμα 15: Εποχιακή διακύμανση της αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}), για τα φυλλοβόλα είδη *Quercus frainetto* (Α), *orientalis* (Β) και *Pyrus amygdaliformis* (Γ), στη χαμηλή και μεσαία

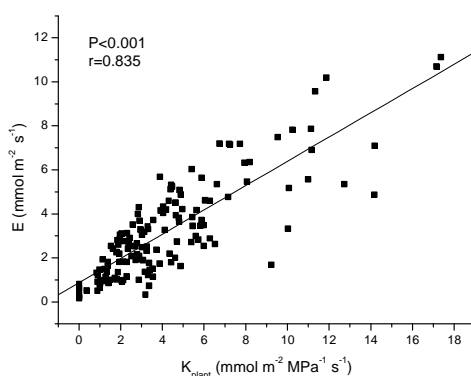


Σχήμα 16: Εποχιακή διακύμανση της αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}), για τα ποώδη είδη *Helleborus odorus* (Ho) και *Geranium molle* (Gm) στις κλιματικές περιοχές που μελετήθηκαν.

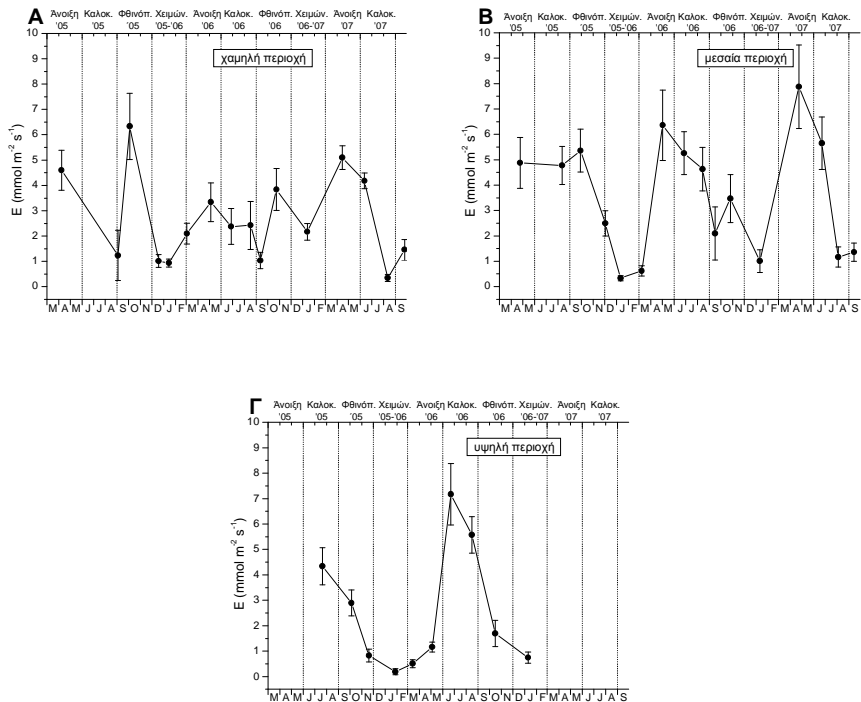
2.2. Διαπνοή, E

Οι εποχιακές διακυμάνσεις του E ακολουθούν το πρότυπο του K_{plant} (σχήμα 18-23), με εξαίρεση τα πούδη (σχήμα 23), δηλαδή υψηλές τιμές κατά το φθινόπωρο και την άνοιξη και χαμηλές τιμές κατά το καλοκαίρι και το χειμώνα. Το αποτέλεσμα αυτό συμφωνεί με την εξίσωση 3 (νόμος του Ohm για τις υδραυλικές αντιστάσεις), καθώς και με την ισχυρή γραμμική συσχέτιση που βρέθηκε μεταξύ του K_{plant} και του E (σχήμα 17). Η παραπάνω συσχέτιση ισχύει και όταν απομονώσουμε τα δεδομένα για το κάθε είδος χωριστά ($P < 0.001$ σε κάθε περίπτωση). Εξαιρέση αποτελούν τα πούδη ($P > 0,05$) τα δεδομένα των οποίων αφαιρέθηκαν από το συνολικό δείγμα στο σχήμα 17.

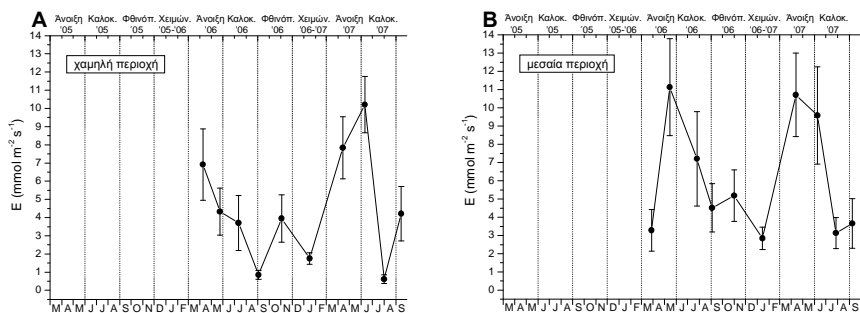
Η συσχέτιση μεταξύ E και K_{plant} έχει ως αποτέλεσμα το E να εμφανίζει ανάλογες διαφορές στις ακραίες τιμές του χειμώνα και του καλοκαιριού με αυτές του K_{plant} , τόσο μεταξύ των κλιματικών περιοχών όσο και μεταξύ των ετών της έρευνας. Εξαιρέση αποτελούν οι τιμές του χειμώνα μεταξύ των κλιματικών περιοχών (πίνακας 5).



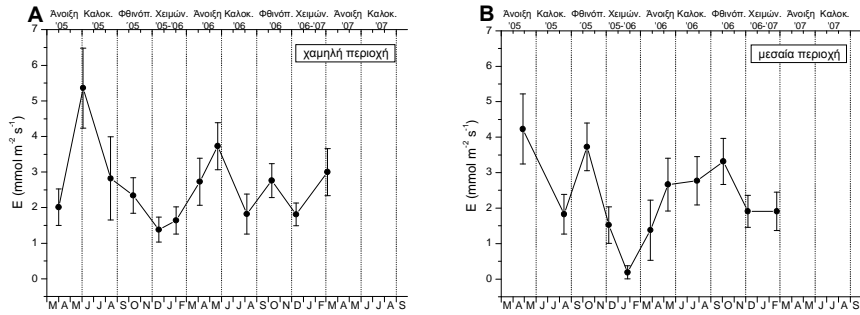
Σχήμα 17: Γραμμική συσχέτιση μεταξύ αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}) και διαπνοής (E) για όλα τα είδη και τις περιοχές έρευνας, με εξαίρεση τα πούδη.



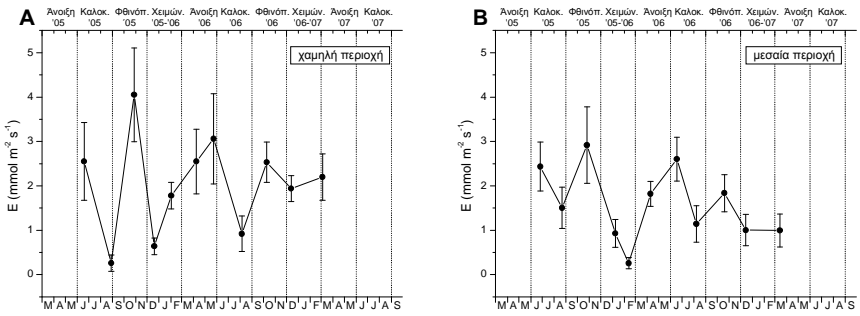
Σχήμα 18: Εποχιακή διακύμανση της διαπνοής (E), στη χαμηλή (A), μεσαία (B) και υψηλή (Γ) κλιματική περιοχή για το είδος *Phlomis fruticosa*.



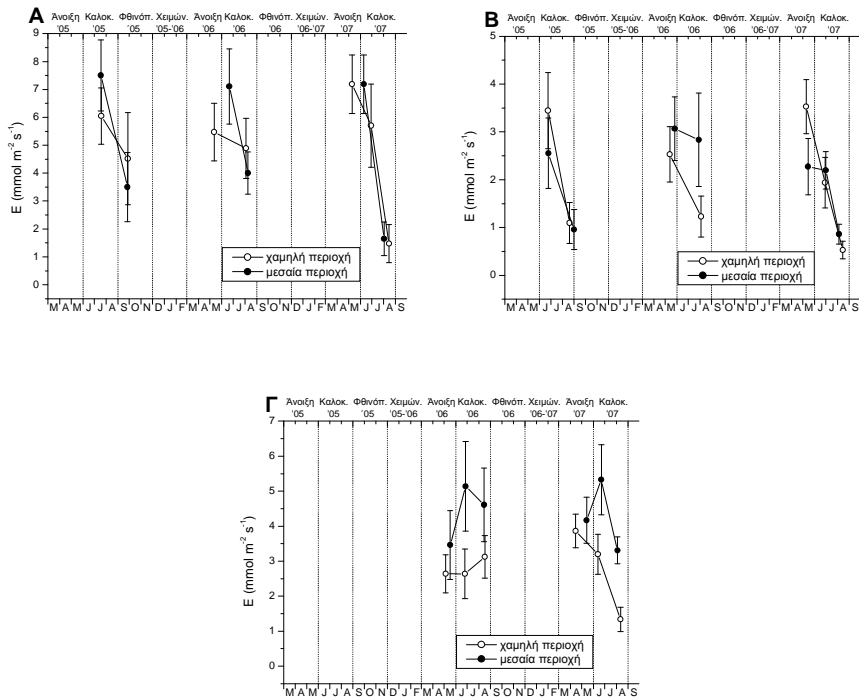
Σχήμα 19: Εποχιακή διακύμανση της διαπνοής (E), στη χαμηλή (A), και μεσαία (B) κλιματική περιοχή για το είδος *Cistus creticus*.



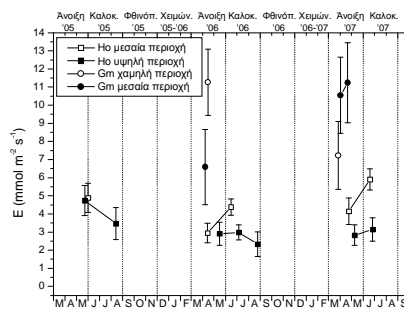
Σχήμα 20: Εποχιακή διακύμανση της διαπνοής (E), στη χαμηλή (A), και μεσαία (B) κλιματική περιοχή για το είδος *Arbutus unedo*.



Σχήμα 21: Εποχιακή διακύμανση της διαπνοής (E), στη χαμηλή (A), και μεσαία (B) κλιματική περιοχή για το είδος *Phillyrea latifolia*.



Σχήμα 22: Εποχιακή διακύμανση της διαπνοής (E), για τα φυλλοβόλα είδη *Quercus frainetto* (Α), *Carpinus orientalis* (Β) και *Pyrus amygdaliformis* (Γ), στη χαμηλή και μεσαία κλιματική περιοχή.

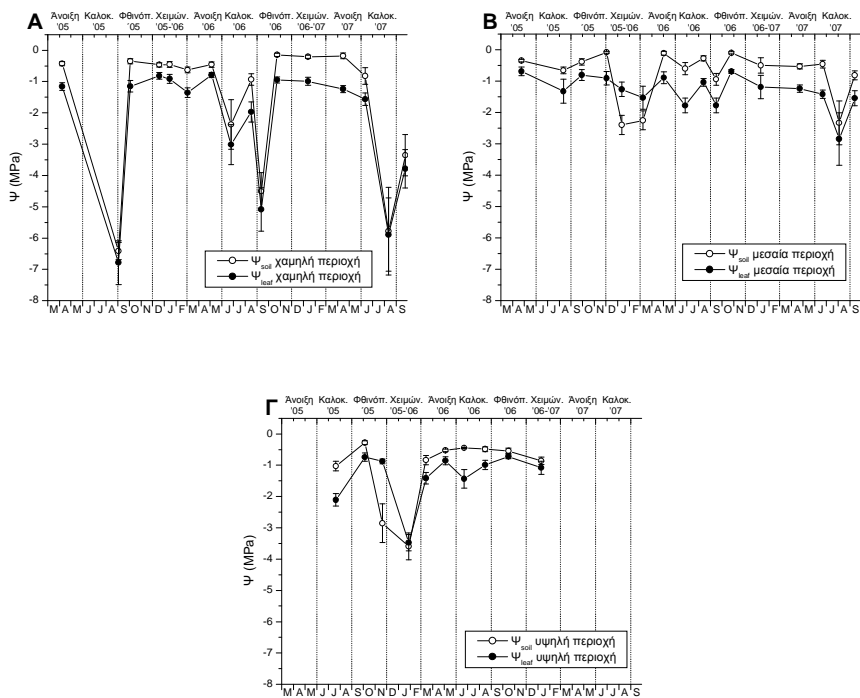


Σχήμα 23: Εποχιακή διακύμανση της διαπνοής (E), για τα ποώδη είδη *Helleborus odorus* (Ho) και *Geranium molle* (Gm) στις κλιματικές περιοχές που μελετήθηκαν.

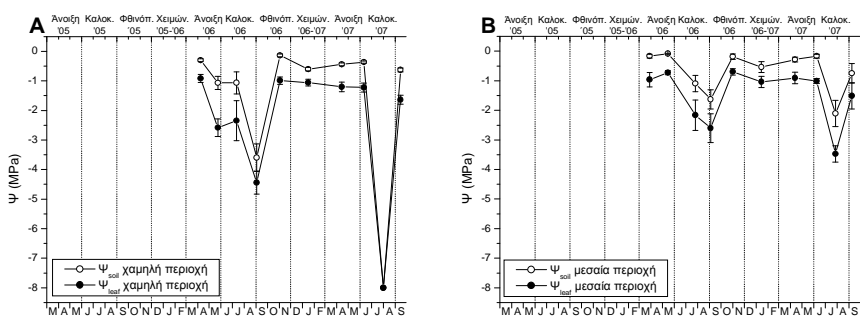
2.3. Υδατικό δυναμικό, Ψ

Η εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού, όπως είναι αναμενόμενο, εξαρτάται από τις μεταβολές στην υδατική κατάσταση του φυτού. Σε περιόδους υδατικής καταπόνησης είτε λόγω της καλοκαιρινής ξηρασίας, είτε λόγω της φυσιολογικής ξηρασίας που παρατηρείται σε περιόδους παγετού τον χειμώνα, το υδατικό δυναμικό εμφανίζεται χαμηλό. Σε περιόδους επάρκειας σε νερό όπως το φθινόπωρο και την άνοιξη αλλά και στην περίπτωση ήπιου χειμώνα (με απουσία παγετών) το υδατικό δυναμικό εμφανίζεται υψηλό (σχήματα 24-29). Η επίδραση του κλίματος στη διαμόρφωση του υδατικού δυναμικού φαίνεται και από τις διαφορές που παρατηρούνται στις ακραίες εποχιακές τιμές του Ψ_{leaf} ($S\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$) μεταξύ των κλιματικών περιοχών για το ίδιο είδος. Έτσι το ελάχιστο Ψ_{leaf} που εμφανίζεται κατά την καλοκαιρινή περίοδο είναι χαμηλότερο στη θερμή-χαμηλή κλιματική περιοχή υποδηλώνοντας εντονότερες συνθήκες ξηρασίας (πίνακας 5). Επίσης, χαμηλότερο Ψ_{leaf} μετρήθηκε κατά το καλοκαίρι του 2007 σε σχέση με το καλοκαίρι του 2006 υποδηλώνοντας εντονότερες συνθήκες ξηρασίας την χρονιά αυτή (πίνακας 5, σχήμα 6). Οι συγκρίσεις των χειμερινών τιμών του Ψ_{leaf} δεν ήταν δυνατές λόγω των μετρήσεων σε ημέρες με παγετό (βλέπε κεφάλαιο 4 από «υλικά και μέθοδοι»). Παρόλα αυτά είναι φανερό ότι αρνητικά $\Delta\Psi$, ως αποτέλεσμα των πολύ χαμηλών τιμών Ψ_{soil} , παρατηρήθηκαν κυρίως στη ψυχρότερη κλιματική περιοχή που κατά την περίοδο αυτή εμφανίζει εντονότερα φαινόμενα παγετού. Στην περίπτωση των ποωδών φυτών δεν ήταν δυνατό να εξαχθούν συμπεράσματα για την εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού λόγω της μικρής βλαστικής τους περιόδου (σχήμα 29).

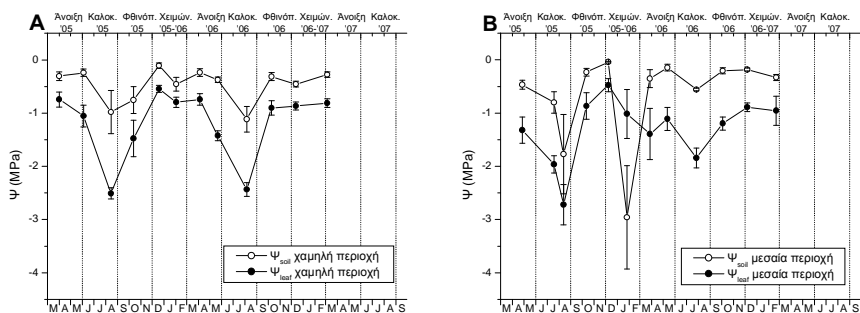
Βέβαια την υδατική κατάσταση ενός φυτού εκτός από την επάρκεια σε νερό, που ως ένα μεγάλο βαθμό εξαρτάται από το κλίμα, την διαμορφώνουν πολλοί ακόμα παράγοντες που έχουν να κάνουν με την στρατηγική διαχείρισης του νερού από το συγκεκριμένο είδος. Για το λόγο αυτό διαπιστώνονται σημαντικές διαφορές μεταξύ των ειδών όσον αφορά την μεταβολή των τιμών του υδατικού δυναμικού κατά την διάρκεια του έτους. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η δυσανάλογη πτώση του υδατικού δυναμικού μεταξύ των *A. unedo* και *P. latifolia*, κατά τους καλοκαιρινούς μήνες στη χαμηλή κλιματική περιοχή (σχήμα 26A, 27A).



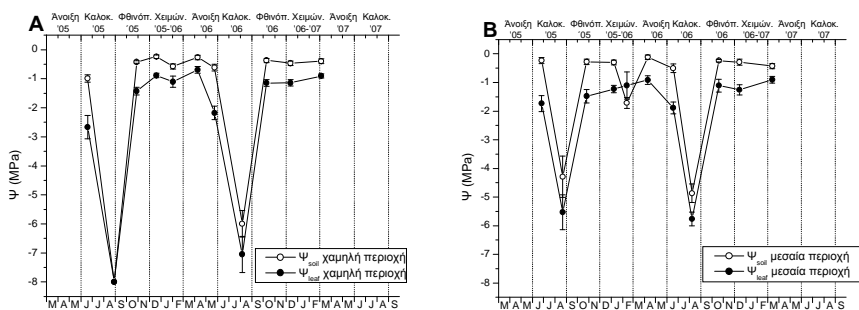
Σχήμα 24: Εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού του εδάφους (Ψ_{soil}) και φύλλου (Ψ_{leaf}), στη χαμηλή (A), μεσαία (B) και υψηλή (Γ) κλιματική περιοχή για το είδος *Phlomis fruticosa*.



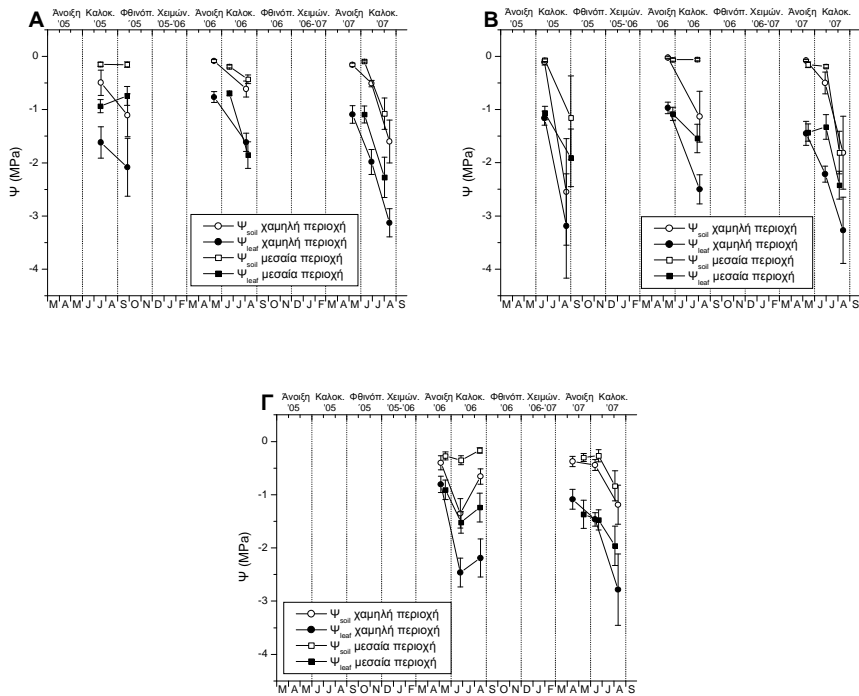
Σχήμα 25: Εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού του εδάφους (Ψ_{soil}) και φύλλου (Ψ_{leaf}), στη χαμηλή (A) και μεσαία (B) κλιματική περιοχή για το είδος *Cistus creticus*.



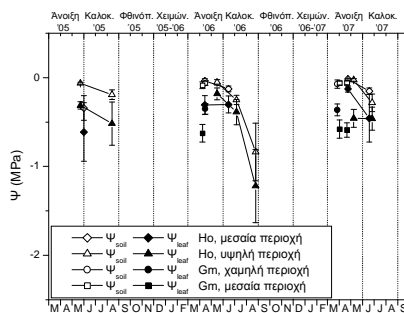
Σχήμα 26: Εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού του εδάφους (Ψ_{soil}) και φύλλου (Ψ_{leaf}), στη χαμηλή (Α), και μεσαία (Β) κλιματική περιοχή για το είδος *Arbutus unedo*.



Σχήμα 27: Εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού του εδάφους (Ψ_{soil}) και φύλλου (Ψ_{leaf}), στη χαμηλή (Α), και μεσαία (Β) κλιματική περιοχή για το είδος *Phillyrea latifolia*.



Σχήμα 28: Εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού του εδάφους (Ψ_{soil}) και φύλλου (Ψ_{leaf}), για τα φυλλοβόλα είδη *Quercus frainetto* (Α), *Carpinus orientalis* (Β) και *Pyrus amygdaliformis* (Γ), στη χαμηλή και μεσαία κλιματική περιοχή.



Σχήμα 29: Εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού του εδάφους (Ψ_{soil}) και φύλλου (Ψ_{leaf}), για τα ποώδη είδη *Helleborus odorus* (Ho) και *Geranium molle* (Gm) στις κλιματικές περιοχές που μελετήθηκαν.

Πίνακας 5. Σύγκριση τιμών της ελάχιστης εποχιακής αγωγιμότητας φυτού ($SK_{\text{plant}(\text{min})}$, $\text{mmol m}^{-2} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), της ελάχιστης εποχιακής διαπνοής (SE_{min} , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) και του ελάχιστου εποχιακού υδατικού δυναμικού φύλλου ($S\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$, MPa) μεταξύ των κλιματικών περιοχών και των ετών της έρευνας, για όλα τα είδη με εξαίρεση τα ποώδη. Κάθε τιμή αντιπροσωπεύει το μέσο όρο των τιμών όλων των ειδών που μελετήθηκαν ανά εποχή και κλιματική περιοχή ή ανά εποχή και χρονιά. Για τα καλοκαίρια του 2005 και 2006 η σύγκριση έγινε για τα είδη *P. fruticosa*, *A. unedo*, *P. latifolia*, *Q. frainetto* και *C. orientalis*, ενώ για τα καλοκαίρια του 2006 και 2007 για τα είδη *P. fruticosa*, *C. creticus*, *Q. frainetto*, *C. orientalis* και *P. amygdaliformis*.

	n	$SK_{\text{plant}(\text{min})}$	Sig. ^α	SE_{min}	Sig. ^α	$S\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$	Sig. ^α
Καλοκαίρι χαμηλή περιοχή	17	0.246	*	1.624	*	-4.190	**
Καλοκαίρι μεσαία περιοχή		0.382		2.559		-2.462	
Χειμώνας χαμηλή περιοχή	7	0,371	*	1,479	ns		
Χειμώνας μεσαία περιοχή		0,189		1,077			
Καλοκαίρι 2005	10	2,902	ns	2,250	ns	-3.606	ns
Καλοκαίρι 2006		2,049		2,273		-2.994	
Καλοκαίρι 2006	10	2,678	*	2,755	**	-2.540	**
Καλοκαίρι 2007		1,539		1,46		-3.605	
Χειμώνας 2005-2006	7	0,121	**	0,560	**		
Χειμώνας 2006-2007		0,389		1,512			

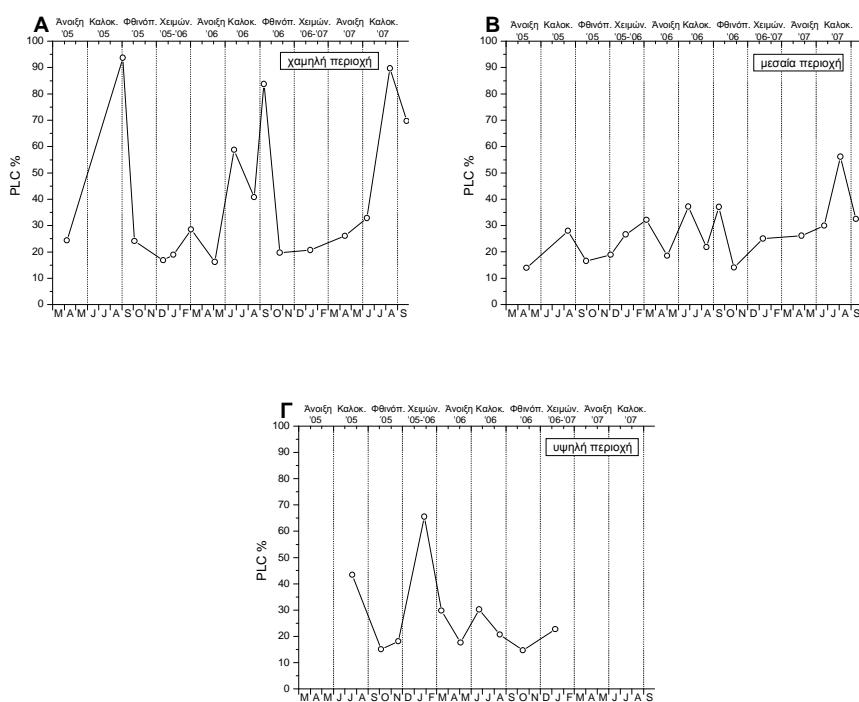
α: ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, ns $P > 0.05$

2.4. Ποσοστό απώλειας της αγωγιμότητας λόγω εμβολών, PLC

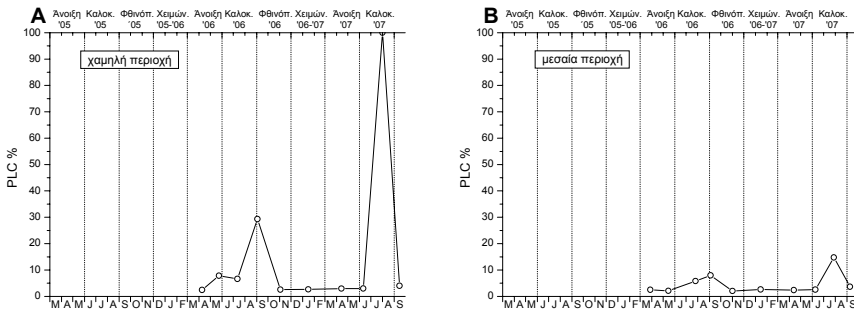
Οι εποχιακές μεταβολές του PLC (σχήματα 30-34) προκύπτουν από τις αντίστοιχες μεταβολές του Ψ_{leaf} (σχήματα 24-29) και την καμπύλη ευπάθειας του κάθε είδους (σχήμα 10). Όπως είναι λογικό το PLC μεταβάλλεται αντιστρόφως ανάλογα με το Ψ_{leaf} , δηλαδή παρουσιάζεται αύξησή του σε περιόδους ξηρασίας (χαμηλό Ψ_{leaf}) που προκαλείται, είτε από έλλειψη νερού το καλοκαίρι είτε από τους παγετούς (φυσιολογική ξηρασία) το χειμώνα και χαμηλές τιμές σε περιόδους επάρκειας σε νερό (υψηλό Ψ_{leaf}).

Οι μεταξύ των ειδών διαφορές στην εποχικότητα του PLC οφείλονται κυρίως στις διαφορές που εμφανίζουν οι καμπύλες ευπάθειας των ειδών. Έτσι στα πιο ετερογενή, ως προς την ευπάθεια τους στις εμβολές είδη, τα σκληρόφυλλα, το PLC κατά τη διάρκεια του έτους

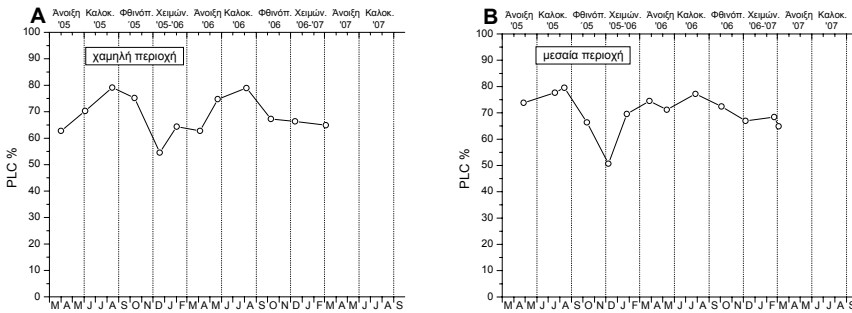
κυμαίνεται από 3,65% έως 57,35% για τη *P. latifolia* (σχήμα 33), ενώ το *A. unedo* ακόμα και κάτω από ευνοϊκές υδατικές συνθήκες εμφανίζει PLC μεγαλύτερο του 50,64% (σχήμα 32). Τα ημιφυλλοβόλα χαρακτηρίζονται από μεγάλες εποχιακές διακυμάνσεις του PLC.(σχήματα 30-31) Αυτό είναι ξεκάθαρο στη περίπτωση του *P. fruticosa*, ενώ το *C. creticus* εμφανίζει γενικά χαμηλό PLC που αυξάνεται απότομα μόνο κάτω από συνθήκες έντονης ξηρασίας (καλοκαίρι στη χαμηλή περιοχή). Τέλος τα φυλλοβόλα εμφανίζουν συγκριτικά χαμηλές τιμές PLC που δε ξεπερνούν το 36,74% (σχήμα 34).



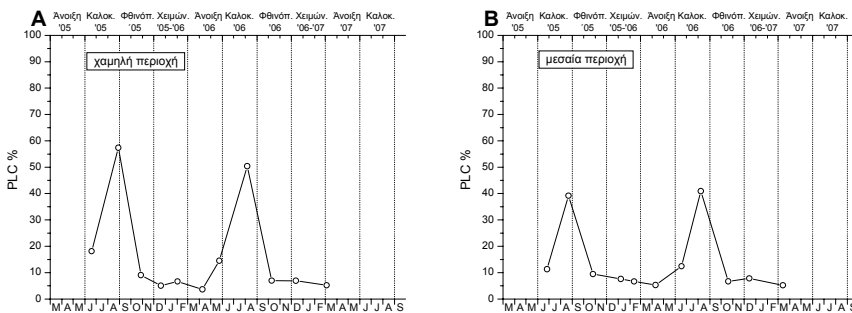
Σχήμα 30: Εποχιακή διακύμανση του ποσοστού απώλειας της αγωγιμότητας από τις εμβολές (PLC), για το είδος *Phlomis fruticosa* όπως προκύπτει από την εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού Ψ_{leaf} (βλέπε σχήμα 24) και την καμπύλη ευπάθειας του είδους (βλέπε σχήμα 10Α), στη χαμηλή (Α), μεσαία (Β) και υψηλή (Γ) κλιματική περιοχή.



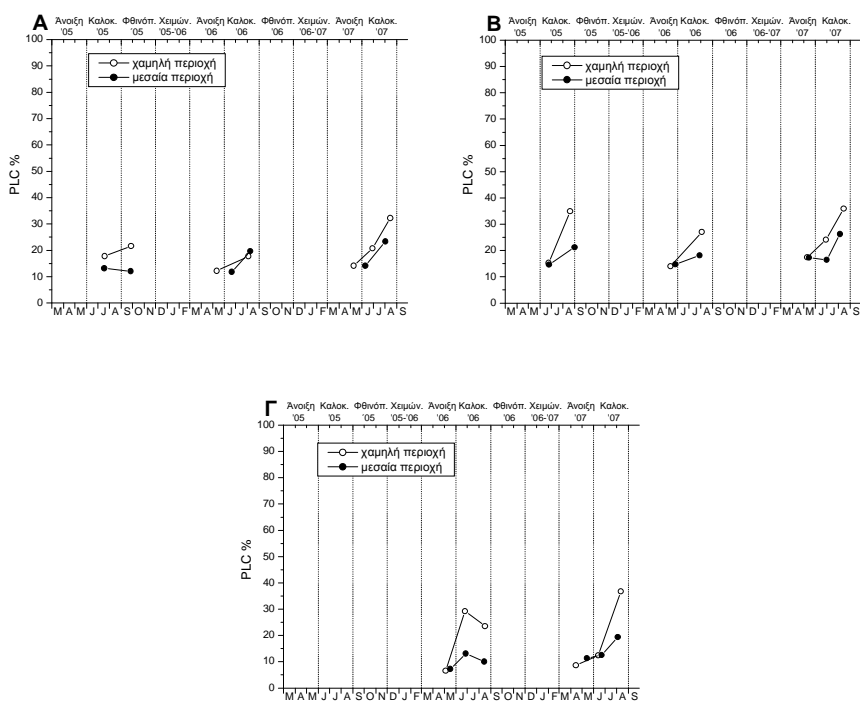
Σχήμα 31: Εποχιακή διακύμανση του ποσοστού απώλειας της αγωγιμότητας από τις εμβολές (PLC), για το είδος *Cistus creticus* όπως προκύπτει από την εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού Ψ_{leaf} (βλέπε σχήμα 25) και την καμπύλη ευπάθειας του είδους (βλέπε σχήμα 10B), στη χαμηλή (A) και μεσαία (B) κλιματική περιοχή.



Σχήμα 32: Εποχιακή διακύμανση του ποσοστού απώλειας της αγωγιμότητας από τις εμβολές (PLC), για το είδος *Arbutus unedo* όπως προκύπτει από την εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού Ψ_{leaf} (βλέπε σχήμα 26) και την καμπύλη ευπάθειας του είδους (βλέπε σχήμα 10Δ), στη χαμηλή (A) και μεσαία (B) κλιματική περιοχή.



Σχήμα 33: Εποχιακή διακύμανση του ποσοστού απώλειας της αγωγιμότητας από τις εμβολές (PLC), για το είδος *Phillyrea latifolia* όπως προκύπτει από την εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού Ψ_{leaf} (βλέπε σχήμα 27) και την καμπύλη ευπάθειας του είδους (βλέπε σχήμα 10Γ), στη χαμηλή (A) και μεσαία (B) κλιματική περιοχή.



Σχήμα 34: Εποχιακή διακύμανση του ποσοστού απώλειας της αγωγιμότητας από τις εμβολές (PLC), για τα φυλλοβόλα είδη *Quercus frainetto* (A), *Carpinus orientalis* (B) και *Pyrus amygdaliformis* (Γ) όπως προκύπτει από την εποχιακή διακύμανση του υδατικού δυναμικού Ψ_{leaf} (βλέπε σχήμα 28) και τις καμπύλες ευπάθειας (βλέπε σχήμα 10E, ΣΤ και Ζ), στη χαμηλή και μεσαία κλιματική περιοχή.

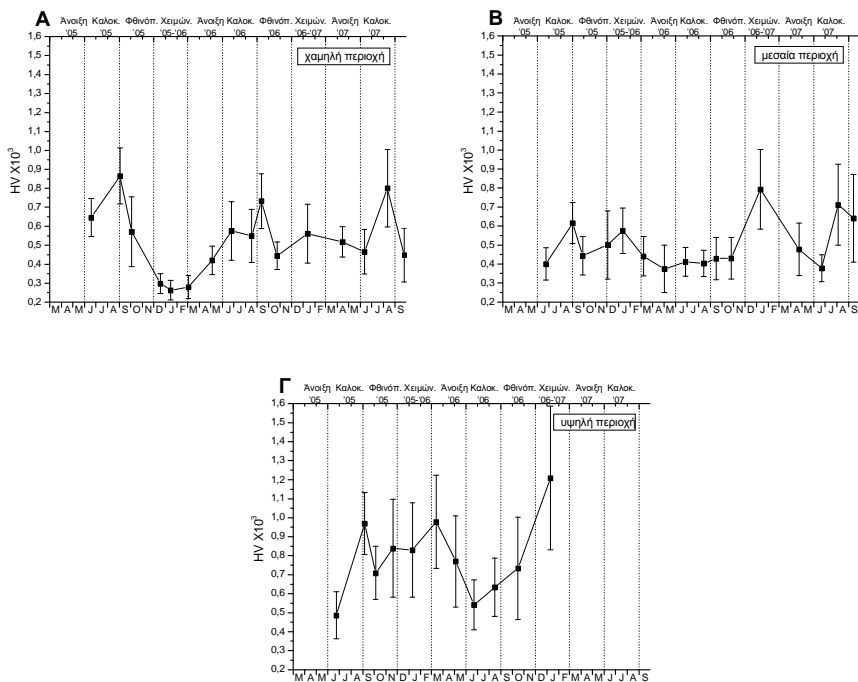
2.5. Δείκτης Huber, HV

Η μελέτη της εποχιακής διακύμανσης του HV στις δυο λειτουργικές ομάδες που εξετάστηκε οδηγεί σε διαφορετικά αποτελέσματα.

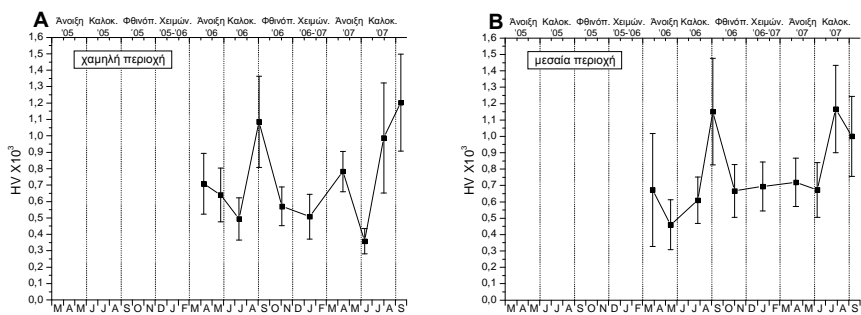
Στα ημιφυλλοβόλα διαπιστώθηκαν έντονες εποχικές διακυμάνσεις, όπως ήταν αναμενόμενο λόγω της εποχιακής πτώσης και έκπτυξης φύλλων που χαρακτηρίζει αυτήν τη λειτουργική ομάδα. Όπως φαίνεται στα σχήματα 35 και 36 ο HV παρουσιάζει τάσεις αύξησης κατά τις δυσμενείς για το φυτό περιόδους. Το αντίστροφο συμπέρασμα προκύπτει από τη μελέτη της εποχιακής διακύμανσης του K_{plant} και E. Παρόλα αυτά συγκρίνοντας την εποχιακή διακύμανση του K_{plant} και E με

αυτή του HV δεν διαπιστώνεται αντίστροφη συσχέτιση μεταξύ τους (πίνακας 7). Τα μέγιστα του HV δεν παρατηρούνται κάθε καλοκαίρι και χειμώνα αλλά φαίνεται να επηρεάζονται από τις τρέχουσες κλιματικές συνθήκες που επικρατούν σε κάθε περιοχή. Συγκεκριμένα για το *P. fruticosa* στη χαμηλή περιοχή ο δείκτης εμφανίζει μέγιστο μόνο κατά την καλοκαιρινή περίοδο (σχήμα 35Α). Στη μεσαία περιοχή μέγιστο εμφανίζεται τόσο το καλοκαίρι όσο και το χειμώνα με εξαίρεση το ήπιο από πλευράς ξηρασίας καλοκαίρι του 2006 κατά το οποίο ο δείκτης παραμένει σταθερά χαμηλός (σχήμα 35Β). Απουσία μέγιστου διαπιστώνεται κατά το καλοκαίρι του 2006 και στην υψηλή κλιματική περιοχή όπου ο δείκτης εμφανίζει ιδιαίτερα υψηλές τιμές κατά τη χειμερινή περίοδο (σχήμα 35Γ). Όσον αφορά το *C. creticus* ο HV εμφανίζει ευαισθησία μόνο κατά το καλοκαίρι όποτε και παρατηρείται αύξηση των τιμών του και στις δυο κλιματικές περιοχές που μελετήθηκαν (σχήμα 36).

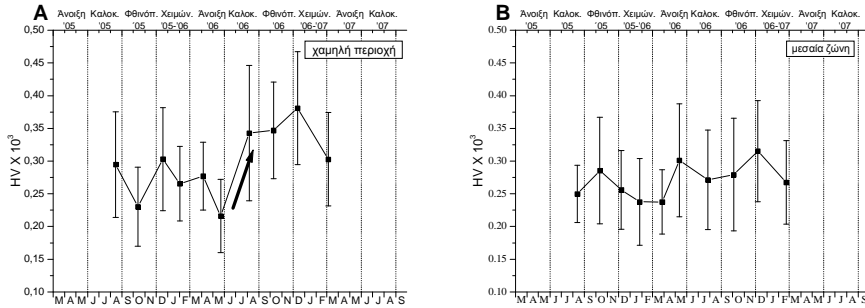
Στα σκληρόφυλλα οι εποχιακές διακυμάνσεις του HV είναι ηπιότερες, σε σχέση με τα ημιφυλλοβόλα, αφού αυτή η λειτουργική ομάδα δε χαρακτηρίζεται από έντονες εποχιακές μεταβολές της φυλλικής επιφάνειας. Μεταβολές στη φυλλική επιφάνεια των σκληρόφυλλων συμβαίνουν την άνοιξη με την έκπτυξη των νέων φύλλων και την παράλληλη πτώση των παλιών, που συνεχίζεται και κατά τους καλοκαιρινούς μήνες. Έτσι σε γενικές γραμμές, παρατηρείται πτώση του HV την άνοιξη (σχήμα 38Α και 38Β) και άνοδος του το καλοκαίρι (σχήμα 37Α και 38Β). Παρόλα αυτά, στο *A. unedo* στη μεσαία κλιματική περιοχή ο HV δεν εμφανίζει στατιστικώς σημαντικές διαφορές εποχιακά (σχήμα 37Β), ενώ στο *P. latifolia* παρουσιάζεται σημαντική πτώση και επάνοδος του δείκτη από το φθινόπωρο του 2005 έως και την άνοιξη του 2006 στη χαμηλή περιοχή (σχήμα 38Β).



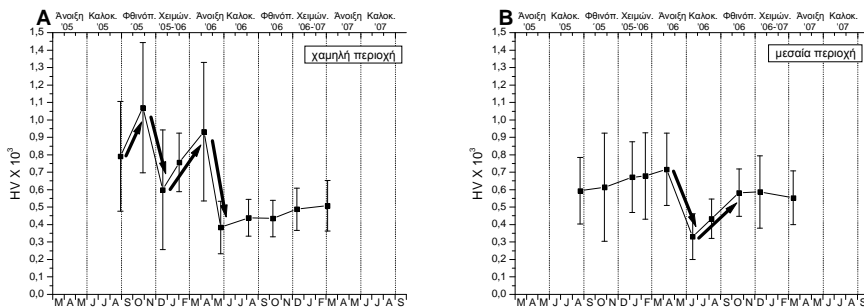
Σχήμα 35: Εποχιακή διακύμανση του δείκτη Huber (HV), στη χαμηλή (Α), μεσαία (Β) και υψηλή (Γ) κλιματική περιοχή για το είδος *Phlomis fruticosa*.



Σχήμα 36: Εποχιακή διακύμανση του δείκτη Huber (HV), στη χαμηλή (Α) και μεσαία (Β) κλιματική περιοχή για το είδος *Cistus creticus*.



Σχήμα 37: Εποχιακή διακύμανση του δείκτη Huber (HV), στη χαμηλή (A) και μεσαία (B) κλιματική ζώνη για το είδος *Arbutus unedo*. Το βέλος φανερώνει στατιστικώς σημαντική μεταβολή του δείκτη μεταξύ των δυο σημείων (αρχή και τέλος του βέλους) σύμφωνα με το test πολλαπλών συγκρίσεων του Bonferroni ($P < 0.05$).



Σχήμα 38: Εποχιακή διακύμανση του δείκτη Huber (HV), στη χαμηλή (A) και μεσαία (B) κλιματική περιοχή για το είδος *Phillyrea latifolia*. Τα βέλη φανερώνουν στατιστικώς σημαντικές μεταβολές του δείκτη μεταξύ δύο σημείων (αρχή και τέλος του βέλους) σύμφωνα με το test πολλαπλών συγκρίσεων του Bonferroni ($P < 0.05$).

3. Συσχετίσεις όλων των παραμέτρων

Όλες οι παραπάνω παράμετροι της υδραυλικής αρχιτεκτονικής συσχετίστηκαν μεταξύ τους σε μια προσπάθεια αναζήτησης της ύπαρξης προτύπων απόκρισης των ειδών ή των λειτουργικών τους ομάδων στις διάφορες περιβαλλοντικές συνθήκες. Η συσχέτιση κάποιων από τις παραπάνω παραμέτρους είναι πιθανό να οδηγήσει σε χρήσιμα συμπεράσματα για τις στρατηγικές που ακολουθούνται για την αντιμετώπιση καταπονήσεων, όπως η ξηρασία. Στον πίνακα 6 και 7 φαίνονται όλες οι πιθανές συσχετίσεις που προέκυψαν μεταξύ των στατικών και των δυναμικών παραμέτρων. Η συσχέτιση μεταξύ στατικών και δυναμικών παραμέτρων (πίνακας 6) επιτεύχθηκε επιλέγοντας από τις δεύτερες χαρακτηριστικές από οικοφυσιολογικής απόψεως τιμές. Συγκεκριμένα, για τη συσχέτιση του K_{plant} και Ψ_{leaf} με τις στατικές παραμέτρους επιλέχθηκε η απόλυτα ελάχιστη τιμή τους που παρουσιάστηκε κατά τη διάρκεια των μετρήσεων και ανταποκρίνεται σε ακραίες συνθήκες έλλειψης νερού λόγω καλοκαιρινής ξηρασίας ($AK_{\text{plant}(\text{min})}$ και $A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$, αντίστοιχα). Στις συσχετίσεις μεταξύ των δυναμικών παραμέτρων (πίνακας 7) έχουν αποκλειστεί οι τιμές που ανταποκρίνονται σε μετρήσεις που πραγματοποιήθηκαν το χειμώνα, κάτω από χαμηλές θερμοκρασίες, λόγω του σφάλματος που εμπεριέχουν στη μέτρηση του υδατικού δυναμικού (βλέπε κεφάλαιο 4 από «υλικά και μέθοδοι»).

Πίνακας 6: Όλες οι δυνατές συσχετίσεις μεταξύ των στατικών παραμέτρων (D_{mean} : μέση διάμετρος αγγείων, D_h : υδραυλικώς σταθμισμένη μέση διάμετρος αγγείων, VD : πυκνότητα αγγείων και $LSCt$: ειδική φυλλική θεωρητική αγωγιμότητα, HV : δείκτης Huber, $\Psi 50$: υδατικό δυναμικό που προκαλεί μείωση της αγωγιμότητας λόγω εμβολών κατά 50%), καθώς και των ελάχιστων τιμών των δυναμικών παραμέτρων K_{plant} ($AK_{\text{plant}(\text{min})}$: απόλυτη ελάχιστη αγωγιμότητα του φυτού) και Ψ_{leaf} ($A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$: απόλυτο ελάχιστο υδατικό δυναμικό φύλλου). Με X εκφράζεται η απουσία συσχέτισης.

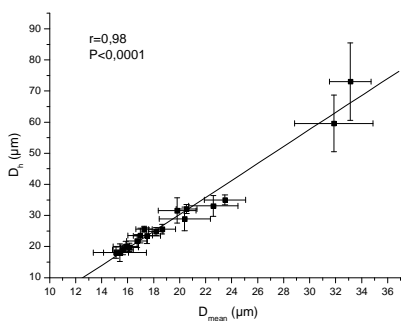
	D_{mean}	D_h	VD	$LSCt$	HV	$\Psi 50$	$AK_{\text{plant}(\text{min})}$	$A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$
D_{mean}		Γραμμική (σχ. 39)	Εκθετική (σχ. 40A)	X	Εκθετική (σχ. 41A)	X	X	X
D_h			Εκθετική (σχ. 40B)	X	Εκθετική (σχ. 41B)	X	X	X
VD				X	X	X	X	X
$LSCt$					X	X	X	X
HV						X	X	X
$\Psi 50$							Γραμμική (σχ. 42)	X
$AK_{\text{plant}(\text{min})}$								Εκθετική (σχ. 43)
$A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$								

Πίνακας 7: Όλες οι δυνατές συσχετίσεις μεταξύ των δυναμικών παραμέτρων. K_{plant} : αγωγιμότητα του φυτού, E : διαπνοή, Ψ_{leaf} : υδατικό δυναμικό φύλλου, PLC: ποσοστό απώλειας της αγωγιμότητας λόγω εμβολών, HV: δείκτης Huber. Με X εκφράζεται η απουσία συσχέτισης.

	K_{plant}	E	Ψ_{leaf}	PLC	HV
K_{plant}		Γραμμική (σχ. 17)	Εκθετική (σχ. 44A)	Εκθετική (σχ. 46A)	X
E			Εκθετική (σχ. 44B)	Εκθετική (σχ. 46B)	X
Ψ_{leaf}				VC*	X
PLC					X
HV					

Όπως προκύπτει από τους πίνακες 6 και 7 συσχετίσεις παρουσιάζονται στις ακόλουθες περιπτώσεις:

➤ $D_h - D_{mean}$
Γραμμική συσχέτιση (σχήμα 39) που απορρέει από την εξίσωση που ορίζει το D_h (εξίσωση 4).

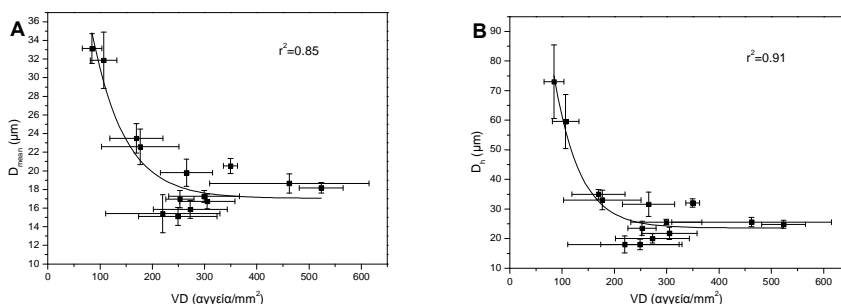


Σχήμα 39: Γραμμική συσχέτιση μεταξύ της υδραυλικά σταθμισμένης μέσης διαμέτρου αγγείων (D_h) και της μέσης διαμέτρου αγγείων (D_{mean}). Κάθε σημείο αντιπροσωπεύει το μέσο όρο \pm την τυπική απόκλιση, ανά είδος και κλιματική περιοχή ($n=18$).

* Από τη συσχέτιση μεταξύ PLC και Ψ_{leaf} προκύπτει, για το κάθε είδος, το τμήμα εκείνο της καμπύλης ευπάθειας που ανταποκρίνεται στο εύρος του Ψ_{leaf} .

➤ D_{mean} και $D_h - VD$

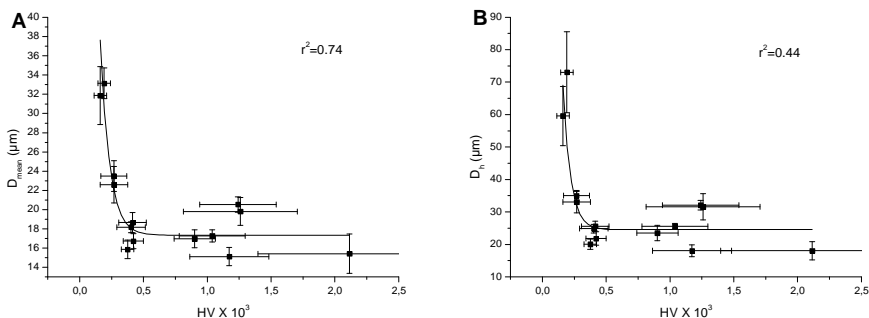
Ισχυρή εκθετική συσχέτιση μεταξύ των D_{mean} και D_h και του VD (σχήμα 40). Όπως ήταν αναμενόμενο (Dickson 2000) είδη με μεγάλα αγγεία εμφανίζουν χαμηλότερη πυκνότητα αγγείων και το αντίστροφο. Σύμφωνα με τους Sellin et al. (2008), η παραπάνω συσχέτιση φανερώνει τη διεκυστίνδα μεταξύ της υδραυλικής αποτελεσματικότητας (όπως εκφράζεται από τη διάμετρο των αγγείων) και της μηχανικής σταθερότητας (όπως εκφράζεται από την πυκνότητα των αγγείων).



Σχήμα 40: Συσχέτιση μεταξύ της μέσης διαμέτρου των αγγείων (D_{mean})(**A**) και της υδραυλικώς σταθμισμένης μέσης διαμέτρου των αγγείων (D_h)(**B**) με την πυκνότητα των αγγείων (VD) για όλα τα είδη έκτος από τα πούδια. Κάθε σημείο αντιπροσωπεύει τους μέσους όρους \pm την τυπική απόκλιση, ανά είδος και κλιματική περιοχή ($n=14$). Και στις δυο περιπτώσεις εφαρμόστηκε εκθετική συνάρτηση.

➤ D_{mean} και $D_h - HV$

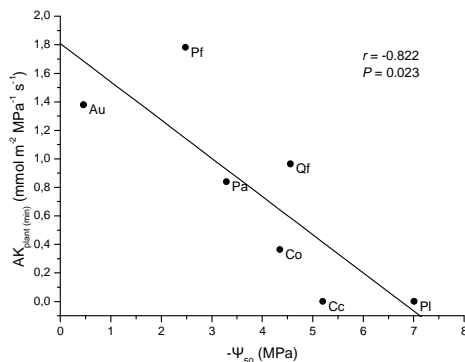
Εκθετική συσχέτιση μεταξύ του HV και των D_{mean} ($r^2=0.737$) και D_h ($r^2=0.435$) (σχήμα 41). Όπως είναι λογικό, όταν ο HV είναι χαμηλός για να μπορέσει ξυλώμα με σχετικά μικρή επιφάνεια να προμηθεύσει με νερό μεγάλη φυλλική επιφάνεια απαιτούνται μεγάλα αγγεία. Αντίστροφα, η μικρή επιφάνεια φυλλώματος σε σχέση με το ξυλώμα (υψηλό HV) έχει μικρές απαιτήσεις σε νερό και γι' αυτό το ξύλωμα μπορεί να είναι αποτελεσματικό και με μικρότερα αγγεία, εξασφαλίζοντας ταυτόχρονα μεγαλύτερη αντοχή στις εμβολές.



Σχήμα 41: Συσχέτιση μεταξύ της μέσης διαμέτρου των αγγείων, D_{mean} (**A**) και της υδραυλικώς σταθμισμένης μέσης διαμέτρου των αγγείων, D_h (**B**) με τον δείκτη Huber (HV) για όλα τα είδη έκτος από τα ποώδη. Κάθε σημείο αντιπροσωπεύει τους μέσους όρους \pm την τυπική απόκλιση ανά είδος και κλιματική περιοχή ($n=14$). Και στις δυο περιπτώσεις εφαρμόστηκε εκθετική συνάρτηση.

➤ $AK_{\text{plant}(\text{min})} - \Psi_{50}$

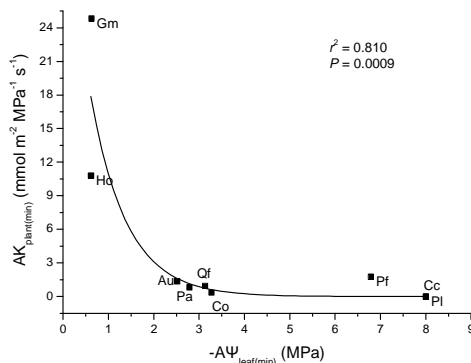
Γραμμική συσχέτιση (σχήμα 42) που δείχνει ότι είδη ανθεκτικά στις εμβολές (υψηλό $-\Psi_{50}$) εμφανίζουν χαμηλότερες τιμές αγωγιμότητας σε συνθήκες έλλειψης νερού σε σχέση με πιο ευπαθή στις εμβολές είδη.



Σχήμα 42: Γραμμική συσχέτιση μεταξύ της απόλυτης ελάχιστης αγωγιμότητας του φυτού ($AK_{\text{plant}(\text{min})}$) και του υδατικού δυναμικού που προκαλεί απώλεια του 50% της αγωγιμότητας λόγω εμβολών (Ψ_{50}) για όλα τα είδη που μελετήθηκαν στις χαμηλές περιοχές έρευνας κατά τη διάρκεια των τριών χρόνων ($n=7$). Οι συντομογραφίες όπως στο πίνακα 1.

$$\triangleright AK_{\text{plant}(\text{min})} - A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$$

Η εκθετική συσχέτιση μεταξύ του $AK_{\text{plant}(\text{min})}$ και του $A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$ (σχήμα 43) υποδηλώνει ότι τα φυτά που βιώνουν συνθήκες έντονης ξηρασίας (χαμηλό $-A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$) έχουν μειωμένη αγωγιμότητα (χαμηλό $AK_{\text{plant}(\text{min})}$) ούτως ώστε να περιορίζουν την απώλεια νερού μέσω διαπνοής.



Σχήμα 43: Συσχέτιση μεταξύ του αντίθετου απόλυτα ελάχιστου υδατικού δυναμικού φύλλου ($-A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$) και της απόλυτα ελάχιστης αγωγιμότητας του φυτού ($AK_{\text{plant}(\text{min})}$) για όλα τα είδη που μελετήθηκαν στις χαμηλές περιοχές έρευνας κατά τη διάρκεια των τριών χρόνων ($n=7$). Οι συντομογραφίες όπως στο πίνακα 1.

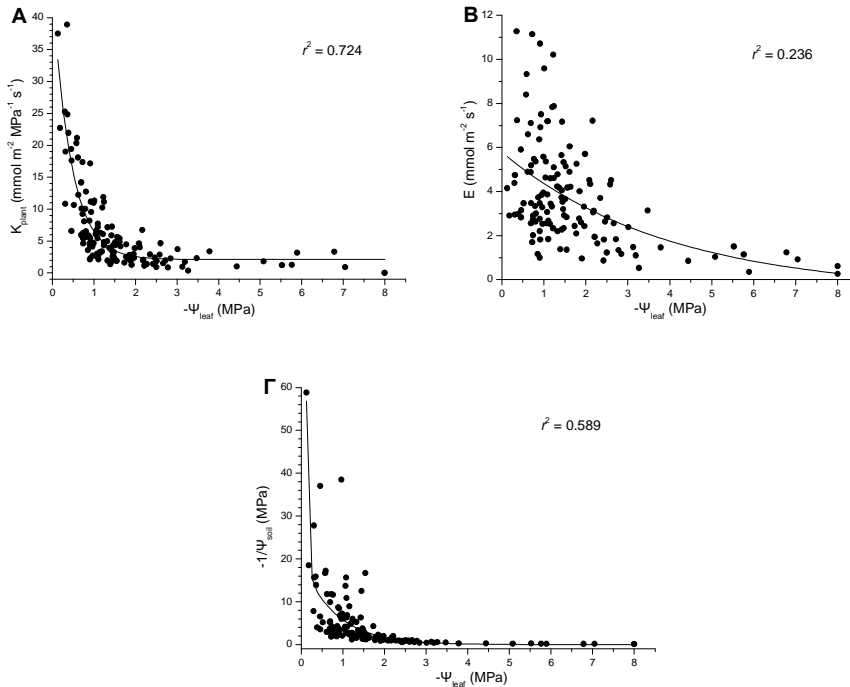
$$\triangleright K_{\text{plant}} - E$$

Η συσχέτιση είναι γραμμική (σχήμα 17) και σύμφωνη με την αναλογία που απορρέει από την εξίσωση ορισμού του K_{plant} (εξίσωση 3).

$$\triangleright K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$$

Από τη συσχέτιση αυτή προκύπτει η εκθετική συνάρτηση του σχήματος 44A ως αποτέλεσμα παρόμοιων συσχετίσεων μεταξύ $E - \Psi_{\text{leaf}}$ (σχήμα 44B) και $\Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{leaf}}$ (σχήμα 44Γ) (βλέπε εξίσωση 3). Από τη συσχέτιση αποκλείστηκαν οι χειμερινές μετρήσεις, καθώς η μέτρηση του υδατικού δυναμικού υπήρξε προβληματική λόγω φαινομένων παγετού (βλέπε καφάλαιο 4, «υλικά και μέθοδοι»).

Ενδιαφέρον παρουσιάζει η ανάλυση της καμπύλης $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$ στα επιμέρους είδη που μελετήθηκαν. Όπως φαίνεται στο σχήμα 45 διαφορετικά τμήματα της καμπύλης σχετίζονται με διαφορετικά είδη και σε ορισμένες περιπτώσεις, λειτουργικές ομάδες.



Σχήμα 44: Συσχετίσεις μεταξύ (Α) της αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}), (Β) της διαπνοής (E) και (Γ) του πρωινού υδατικού δυναμικού (Ψ_{soil}) με το ελάχιστο ημερήσιο υδατικό δυναμικό (Ψ_{leaf}) για όλα τα είδη που μελετήθηκαν. Όλες οι συσχετίσεις είναι εκθετικές.

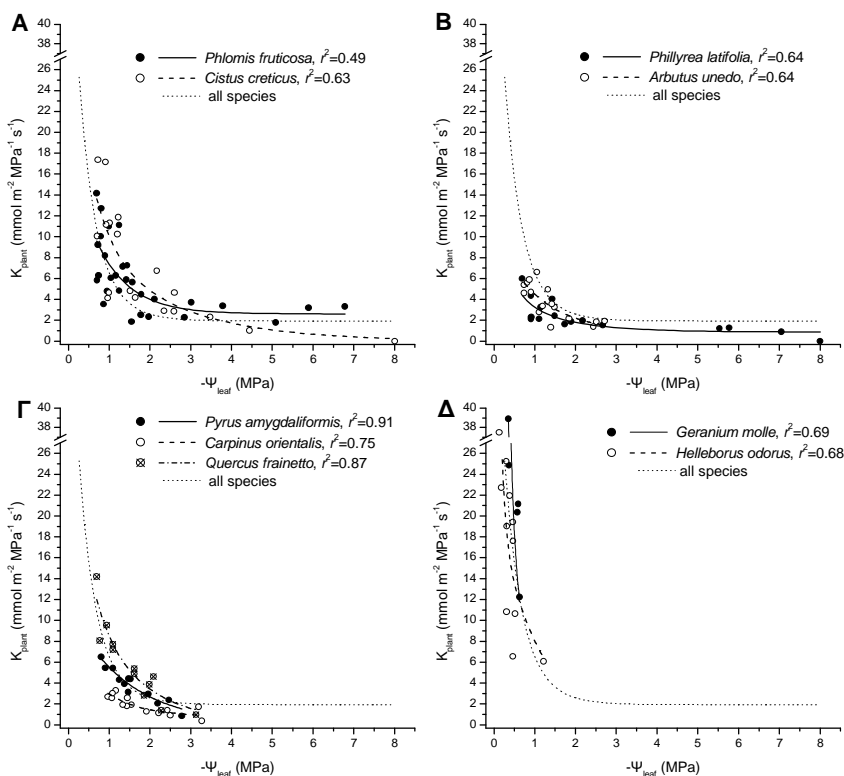
Συγκεκριμένα, τα ποώδη καταλαμβάνουν το κάθετο τμήμα της καμπύλης $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$ εμφανίζοντας υψηλά Ψ_{leaf} (>-1,2MPa) και ταυτόχρονα υψηλά K_{plant} (σχήμα 45Δ).

Τα φυλλοβόλα εμφανίζουν μεταξύ τους παρόμοιο εύρος τιμών Ψ_{leaf} αλλά διαφέρουν ως προς τα μέγιστα K_{plant} με το *Q. frainetto* να εμφανίζει τη μεγαλύτερη τιμή K_{plant} ($14.18 \text{ mmol m}^{-2} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) να ακολουθείται από το *P. amygdaliformis* ($6.51 \text{ mmol m}^{-2} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) και τέλος το *C. orientalis* ($3.29 \text{ mmol m}^{-2} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$). Παρά τις διαφορές τους, σε γενικές γραμμές τα φυλλοβόλα καταλαμβάνουν το κεντρικό τμήμα της καμπύλης $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$, αφού δεν φτάνουν σε ακραίες τιμές K_{plant} ή Ψ_{leaf} (σχήμα 45Γ).

Τα ημιφυλλοβόλα έχουν το μεγαλύτερο εύρος τιμών K_{plant} και Ψ_{leaf} αφού εμφανίζονται σε ολόκληρο το εύρος της καμπύλης $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$ με εξαίρεση το ανώτερο κάθετο τμήμα της που καταλαμβάνεται από τα ποώδη (σχήμα 45Α). Παρόλα αυτά οι διαφορές μεταξύ των δυο ημιφυλλοβόλων είναι εμφανείς. Σε χαμηλά Ψ_{leaf} το *P. fruticoso* τείνει να

εμφανίζει υψηλότερα K_{plant} σε σχέση με το *C. creticus* ενώ σε υψηλά Ψ_{leaf} συμβαίνει το αντίθετο. Αυτό έρχεται σε συμφωνία με τις καμπύλες ευπάθειας των δυο ειδών, που δείχνουν ότι το *P. fruticososa* εμφανίζει υψηλότερο PLC σε σχέση με το *C. creticus* σε υψηλά Ψ_{leaf} (σχήμα 10A, B).

Τέλος τα σκληρόφυλλα εμφανίζουν παρόμοιο εύρος τιμών K_{plant} αλλά τελείως διαφορετικό εύρος τιμών Ψ_{leaf} με το *P. latifolia* να εμφανίζει πολύ χαμηλότερα υδατικά δυναμικά από το *A. unedo* (σχήμα 45Γ). Αυτό έρχεται σε συμφωνία τόσο με τις καμπύλες ευπάθειας των δύο ειδών

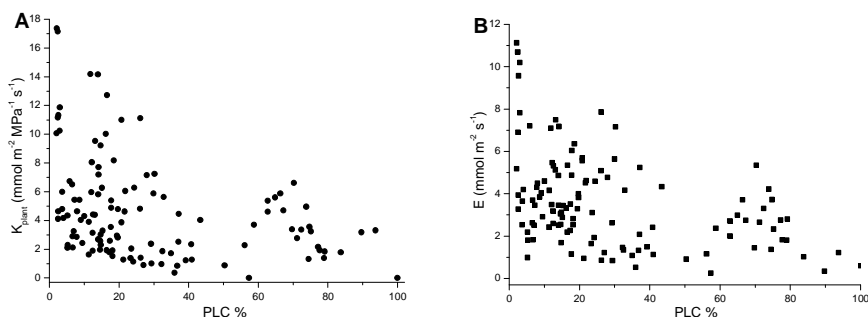


Σχήμα 45: Σχέση μεταξύ της αγωγιμότητας του φυτού K_{plant} και του ελάχιστου υδατικού δυναμικού (Ψ_{leaf}) για τα ημιφυλλοβόλα (A), τα σκληρόφυλλα (B), τα φυλλοβόλα (Γ) και τα ποώδη (Δ). Η διακεκομμένη γραμμή σε όλα τα γραφήματα εκφράζει τη καμπύλη που περιγράφει τη σχέση $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$ για όλα τα είδη, όπως αυτή απεικονίζεται στο σχήμα 44A. Τα δεδομένα σε κάθε περίπτωση ακολουθούν μια φθίνουσα εκθετική συνάρτηση.

(σχήμα 10Γ, Δ), όσο και με τη διαφορετική ικανότητα αγωγής τους κάτω από συνθήκες ξηρασίας (σχήμα 42).

➤ K_{plant} και $E - \text{PLC}$

Από τη σχέση μεταξύ του K_{plant} και του E με το PLC (σχήμα 46Α και 46Β αντίστοιχα) προκύπτει ότι όσο αυξάνεται το PLC μειώνονται τα K_{plant} και E . Αυτό είναι λογικό αφού αυξημένο PLC σημαίνει αυξημένες εμβολές στο ξυλώμα οι οποίες εμποδίζουν τη ροή του νερού σε αυτό με



Σχήμα 46: Συσχετίσεις μεταξύ (Α) της αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}) και (Β) της διαπνοής (E) με το ποσοστό απώλειας της αγωγιμότητας λόγω εμβολών (PLC).

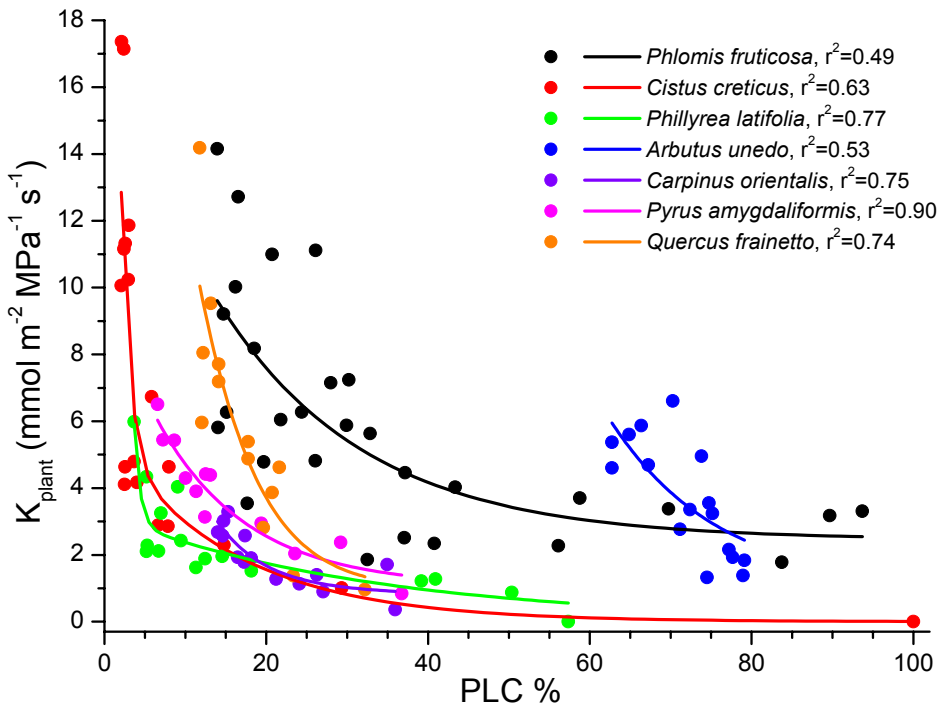
συνέπεια τη μείωση της αγωγιμότητας (K_{plant}) και της διαπνοής (E). Η ομοιότητα μεταξύ των δυο παραπάνω σχέσεων οφείλεται στην αντιστοιχία μεταξύ των K_{plant} και E όπως αυτή φαίνεται στο σχήμα 17.

Παρά το γεγονός ότι τα δεδομένα εμφανίζουν μεγάλη διασπορά και δεν φαίνεται να περιγράφονται ικανοποιητικά από κάποια συνάρτηση, η μείωση του K_{plant} ως προς το PLC τείνει περισσότερο προς την εκθετική παρά προς τη γραμμική. Η εκθετική φύση της παραπάνω σχέσης φαίνεται όταν διαχωριστούν τα δεδομένα βάση των ειδών που μελετήθηκαν. Από το σχήμα 42 προκύπτει ότι για το κάθε είδος οι σχέση $K_{\text{plant}} - \text{PLC}$ περιγράφεται από την ίδια εκθετική φθίνουσα συνάρτηση.

Η διαφορετική για το κάθε είδος μορφή της καμπύλης που περιγράφει τη σχέση $K_{\text{plant}} - \text{PLC}$ (σχήμα 47) οδηγεί στην ομαδοποίηση των ειδών σε δυο κατηγορίες:

α) είδη με ισχυρή εκθετική μείωση του K_{plant} (απτόμη πτώση του στις μικρές τιμές PLC που ακολουθείται από μικρούς ρυθμούς μείωσής του σε σχέση με το PLC): *P. fruticosa*, *C. creticus* και *P. latifolia*

β) είδη με ασθενή εκθετική μείωση του K_{plant} (το K_{plant} μειώνεται σχεδόν σταθερά σε όλο το εύρος τιμών PLC): *A. unedo*, *Q. frainetto*, *C. orientalis* και *P. amygdaliformis*.



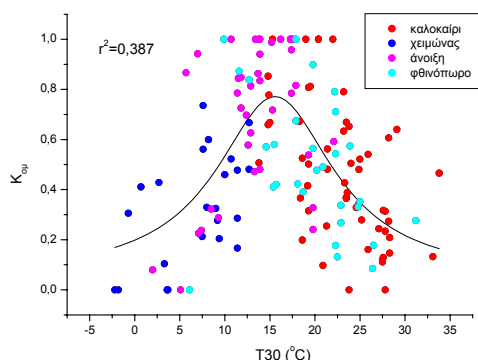
Σχήμα 47: Συσχέτιση μεταξύ της αγωγιμότητας του φυτού (K_{plant}) και του ποσοστού απώλειας της αγωγιμότητας λόγω εμβολών (PLC) όπως αναλύεται στα είδη που μελετήθηκαν. Τα δεδομένα σε κάθε περίπτωση ακολουθούν μια φθίνουσα εκθετική συνάρτηση.

4. Συσχέτιση της αγωγιμότητας με μετεωρολογικά δεδομένα

Οι τάσεις που διαπιστώθηκαν από την εποχιακή διακύμανση του K_{plant} φαίνεται να σχετίζονται με την έντονη εποχιακότητα των μετεωρολογικών παραμέτρων που παρατηρείται στα Μεσογειακά οικοσυστήματα. Οι θερμοκρασία και η βροχόπτωση είναι οι βασικότεροι μετεωρολογικοί παράμετροι που σχετίζονται με την ζωή των φυτών και τις υδατικές σχέσεις, στα οικοσυστήματα αυτά. Προκειμένου να διαπιστωθεί η σχέση μεταξύ της αγωγιμότητας και των παραπάνω μετεωρολογικών παραμέτρων, συγκεντρώθηκαν όλες οι τιμές K_{plant} που προέκυψαν από τις μετρήσεις πεδίου, και ομαλοποιήθηκαν ως προς το είδος και την περιοχή μελέτης. Έτσι, για κάθε μέτρηση προέκυψε ένα ομαλοποιημένο K_{plant} ($K_{ομ}$), το οποίο συσχετίστηκε με τον μέσο όρο της ημερήσιας θερμοκρασίας των 5, 15, 30 και 45 ημερών που προηγήθηκαν της μέτρησής (T5, T15, T30 και T45 αντίστοιχα), καθώς και με το άθροισμα των βροχοπτώσεων των 5, 15, 30, 45 και 60 ημερών που προηγήθηκαν της μέτρησής (B5, B15, B30, B45 και B60 αντίστοιχα). Από την παραπάνω συσχέτιση εξαιρέθηκαν τα ποώδη, καθώς σε αυτά δε διαπιστώθηκαν τάσεις εποχιακής διακύμανσης του K_{plant} (βλέπε σχήμα 16).

Η σχέση του $K_{ομ}$ με τη θερμοκρασία σε κάθε περίπτωση περιγράφεται από κωδωνοειδείς καμπύλες (τα δεδομένα δεν παρουσιάζονται). Η καλύτερη συσχέτιση προέκυψε μεταξύ $K_{ομ}$ -T30 (σχήμα 48). Από την μελέτη του σχήματος 48 προκύπτουν δυο σαφείς τάσεις μεταβολής του $K_{ομ}$ ως προς το T30. Το $K_{ομ}$ αυξάνεται σε σχέση με το T30 έως την τιμή $T30c=15.57$ °C (κορυφή της καμπύλης), ενώ πάνω από την τιμή αυτή το $K_{ομ}$ παρουσιάζει αρνητική συσχέτιση με το T30. Από τον διαχωρισμό των μετρήσεων στις τέσσερις εποχές του έτους διαπιστώνουμε ότι το κομμάτι της καμπύλης που εκφράζει την θετική συσχέτιση $K_{ομ}$ -T30 διαμορφώνεται κυρίως κατά το χειμώνα, όταν οι χαμηλές θερμοκρασίες αποτελούν περιοριστικό παράγοντα για την ανάπτυξη των φυτών. Στο κομμάτι της καμπύλης που εκφράζει την αρνητική συσχέτιση $K_{ομ}$ -T30 κυριαρχούν οι καλοκαιρινές μετρήσεις κατά τις οποίες οι υψηλές θερμοκρασίες αυξάνουν την απώλεια νερού λόγω διαπνοής επιτείνοντας την υδατική καταπόνηση που έχει ως αποτέλεσμα την μείωση του $K_{ομ}$.

* $K_{ομ}=K_{plant}/K_{plant(max)}$ όπου $K_{plant(max)}$ είναι το μέγιστο K_{plant} που μετρήθηκε για το είδος και την κλιματική περιοχή.



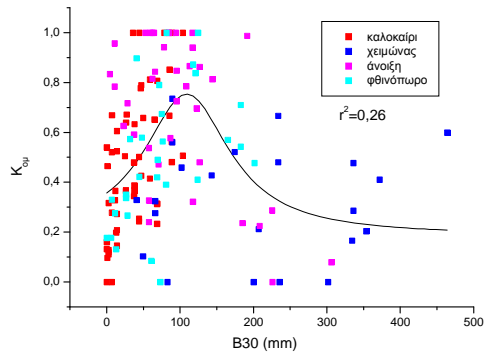
Σχήμα 48: Σχέση της ομαλοποιημένης ως προς την περιοχή και το είδος αγωγιμότητας (K_{om}) με το μέσο όρο της μέσης ημερήσιας θερμοκρασίας των 30 ημερών που προηγήθηκαν της μέτρησής της (T_{30}), για όλα τα είδη –με εξαίρεση τα πωώδη- και τις περιοχές που μελετήθηκαν. Η σχέση περιγράφεται από την εξίσωση:

$$K_{om} = 0.05 + \frac{11.51w}{4(T_{30} - T_{30c})^2 + w^2}$$

όπου: $T_{30c}=15.57$ και $w=15.91$. Ο διαχωρισμός των μετρήσεων στις 4 εποχές του έτους έγινε ημερολογιακά.

Συσχέτιση του K_{om} με τη βροχοπτώση βρέθηκε μόνο όταν το K_{om} συσχετίστηκε με τα B30, B45 και B60. Κωδωνοειδείς καμπύλες περιγράφουν καλύτερα τις παραπάνω συσχετίσεις, ενώ η ισχυρότερη συσχέτιση βρέθηκε μεταξύ K_{om} -B30 (σχήμα 49). Διαπιστώνουμε και εδώ δυο σαφείς τάσεις μεταβολής του K_{om} ως προς το B30. Το ανοδικό κομμάτι της καμπύλης όπου το K_{om} σχετίζεται θετικά με το B30 έως την τιμή $B_{30c}=109.13$ mm (κορυφή της καμπύλης) διαμορφώνεται κατά την καλοκαιρινή περίοδο, κατά την οποία η υδατική καταπόνηση που προκαλείται από τις περιορισμένες βροχοπτώσεις φαίνεται να παίζει καθοριστικό ρόλο στην μείωση της αγωγιμότητας. Το καθοδικό κομμάτι της καμπύλης, που αντιστοιχεί σε $B_{30}>109,13$ mm, διαμορφώνεται κυρίως από χειμερινές μετρήσεις, καθώς και από διάσπαρτες μετρήσεις της άνοιξης και του φθινοπώρου. Οι μετρήσεις αυτές πραγματοποιήθηκαν σε περιόδους με αυξημένες βροχοπτώσεις αλλά και χαμηλές θερμοκρασίες, που όπως φαίνεται στο σχήμα 48 συνδέονται με μειωμένη αγωγιμότητα.

Από τα παραπάνω προκύπτει ότι οι διαφορετικές τάσεις μεταβολής του K_{om} ως προς την θερμοκρασία και τη βροχοπτώση συνδέονται με διαφορετικές εποχιακές περιόδους. Ο ημερολογιακός όμως διαχωρισμός των περιόδων αυτών, όπως έγινε παραπάνω, είναι



Σχήμα 49: Σχέση της ομαλοποιημένης ως προς την περιοχή και το είδος αγωγιμότητας (K_{om}) με το άθροισμα της βροχόπτωσης των 30 ημερών που προηγήθηκαν της μέτρησής της ($B30$), για όλα τα είδη –με εξαίρεση τα πλώδη- και τις περιοχές που μελετήθηκαν. Η σχέση περιγράφεται από την εξίσωση:

$$K_{om} = 0.19 + \frac{81.31w}{4(B30 - B30c)^2 + w^2}$$

όπου: $B30c=109.13$ και $w=143.11$. Ο διαχωρισμός των μετρήσεων στις 4 εποχές του έτους έγινε ημερολογιακά.

αυθαίρετος αφού δε λαμβάνεται υπόψη ότι η μετάβαση από τη μια εποχή στην άλλη μπορεί να διαφέρει από περιοχή σε περιοχή και από χρονιά σε χρονιά. Για το λόγο αυτό στη συνέχεια ο διαχωρισμός των εποχών γίνεται με βάση τις τιμές $T30c=15.57$ °C και $B30c=109.13$ mm που αντιστοιχούν στις κορυφές των καμπύλων των σχημάτων 48 και 49 αντίστοιχα.

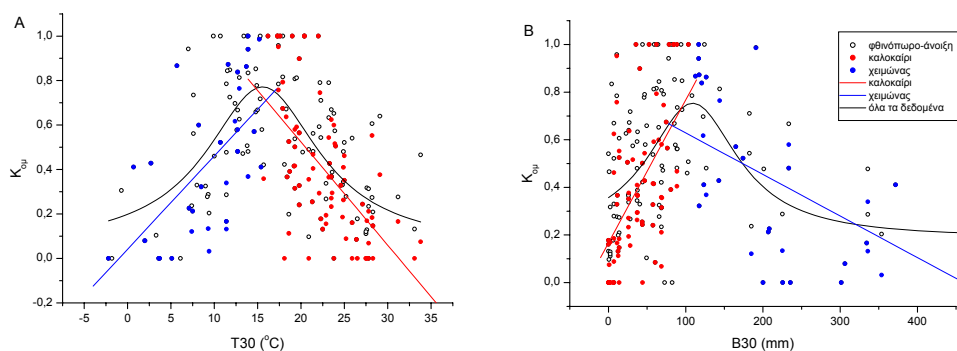
Συγκεκριμένα τα δεδομένα χωρίστηκαν ως εξής:

- Δεδομένα που προκύπτουν από μετρήσεις με $T30 > 15.57$ °C και $B30 < 109.13$ mm. Οι μετρήσεις αυτές συμπίπτουν με την καλοκαιρινή περίοδο και συνδέονται με το καθοδικό κομμάτι της καμπύλης του σχήματος 48 και το ανοδικό κομμάτι της καμπύλης του σχήματος 49. Απομονώνοντας τα παραπάνω δεδομένα προκύπτει γραμμική συσχέτιση μεταξύ K_{om} - $T30$ (σχήμα 50A, $r=-0.62$, $P<0.01$) και K_{om} - $B30$ (σχήμα 505B, $r=0.56$, $P<0.01$).
- Δεδομένα που προέκυψαν από μετρήσεις με $T30 < 15.57$ °C και $B30 > 109.13$ mm. Οι μετρήσεις αυτές πραγματοποιήθηκαν κατά την χειμερινή περίοδο και συνδέονται με το ανοδικό κομμάτι της καμπύλης του σχήματος 48 και με το καθοδικό κομμάτι της καμπύλης του σχήματος 49. Απομονώνοντας τα παραπάνω δεδομένα προκύπτει γραμμική συσχέτιση μεταξύ

$K_{ομ}$ -T30 (σχήμα 50A, $r=0.60$, $P<0.01$) και $K_{ομ}$ -B30 (σχήμα 50B, $r=-0.50$, $P<0.01$).

- Όλα τα υπόλοιπα δεδομένα που προέκυψαν από μετρήσεις με $T30>15.57$ °C και $B30>109.13$ mm, καθώς και $T30<15.57$ °C και $B30<109.13$ mm. Οι μετρήσεις αυτές πραγματοποιήθηκαν κατά τις ευνοϊκές για τα φυτά περιόδους της άνοιξης και του φθινοπώρου. Από τα παραπάνω δεδομένα δεν προκύπτει κάποια συσχέτιση μεταξύ $K_{ομ}$ -T30 και $K_{ομ}$ -B30.

Διαπιστώνουμε λοιπόν ότι η σχέσεις του $K_{ομ}$ με την θερμοκρασία και την βροχόπτωση είναι γραμμικές κατά τις δυο περιόδους καταπόνησης (χειμώνα και καλοκαίρι). Κατά την μετάβαση από τον χειμώνα στο καλοκαίρι και το αντίστροφο η σχέσεις του $K_{ομ}$ με την θερμοκρασία και την βροχόπτωση αντιστρέφονται και το $K_{ομ}$ εμφανίζει τις μέγιστες τιμές του οι οποίες συμπίπτουν με τις ευνοϊκές περιόδους της άνοιξης και του φθινοπώρου. Η εποχιακή διακύμανση του K_{plant} φαίνεται να ακολουθεί το παραπάνω πρότυπο σε όλα τα είδη και τις περιοχές που μελετήθηκαν με εξαίρεση τα ποώδη (βλέπε κεφάλαιο 2.1).



Σχήμα 50: Σχέση της ομαλοποιημένης ως προς την περιοχή και το είδος αγωγιμότητας ($K_{ομ}$), για όλα τα είδη –με εξαίρεση τα ποώδη- και τις περιοχές που μελετήθηκαν, με: **(A)** το μέσο όρο της μέσης ημερήσιας θερμοκρασίας των 30 ημερών που προηγήθηκαν της μέτρησής της ($T30$) και **(B)** του αθροίσματος της βροχόπτωσης των 30 ημερών που προηγήθηκαν της μέτρησής της ($B30$), καθ' όλη τη διάρκεια του έτους (όπως σχ. 48 και 49), κατά την καλοκαιρινή ($T30>15.57$ °C και $B30<109.13$ mm) και χειμερινή περίοδο ($T30<15.57$ °C και $B30>109.13$ mm).

5. Πρόβλεψη της αγωγιμότητας από μετεωρολογικά δεδομένα

Ο διαφορετικός τρόπος απόκρισης του $K_{ομ}$ στη μεταβολή των μετεωρολογικών δεδομένων κατά την περίοδο του καλοκαιριού και του χειμώνα μας οδηγεί σε αναζήτηση διαφορετικών εξισώσεων για την πρόβλεψή του, που να αντιστοιχούν σε κάθε μια από τις παραπάνω περιόδους. Εξάλλου τα κλιματικά χαρακτηριστικά που περιορίζουν την ανάπτυξη των φυτών και επηρεάζουν την αγωγιμότητα διαφέρουν κατά την περίοδο του καλοκαιριού και του χειμώνα. Ως εκ τούτου, είναι λογικό να χρησιμοποιηθούν διαφορετικοί μετεωρολογικοί παράμετροι για την πρόβλεψη του $K_{ομ}$ κατά τις δυο παραπάνω περιόδους.

Ο ορισμός της καλοκαιρινής και της χειμερινής περιόδου έγινε βάση της απόκρισης του $K_{ομ}$ στην θερμοκρασία και στην βροχόπτωση (βλέπε κεφάλαιο 4). Έτσι, καλοκαιρινή θεωρήθηκε η περίοδος με $T_{30} > 15.57$ °C και $B_{30} < 109.13$ mm και χειμερινή η περίοδος με $T_{30} < 15.57$ °C και $B_{30} > 109.13$ mm. Με τον τρόπο αυτό λαμβάνεται υπόψη η διαφορετικότητα του κλίματος στις περιοχές μελέτης καθώς και η διακύμανση που παρουσιάζει από χρονιά σε χρονιά.

5.1 Πρόβλεψη της αγωγιμότητας για την καλοκαιρινή περίοδο

Ένας από τους σημαντικότερους παράγοντες που περιορίζει την αγωγιμότητα και την ανάπτυξη των φυτών γενικότερα κατά την καλοκαιρινή περίοδο είναι η έλλειψη νερού. Αυτή δημιουργείται λόγω των μειωμένων βροχοπτώσεων που παρατηρούνται κατά την περίοδο αυτή αλλά και λόγω της αυξημένης θερμοκρασίας που επιτείνει το φαινόμενο της διαπνοής και την απώλεια νερού από τα φυτά.

Συσχετίζοντας το $K_{ομ}$ της καλοκαιρινής περιόδου με μετεωρολογικά δεδομένα που σχετίζονται με την θερμοκρασία και την βροχόπτωση διαπιστώνεται αρνητική συσχέτιση του με την θερμοκρασία και θετική με τη βροχόπτωση (πίνακας 8). Από τον πίνακα 8 προκύπτει επίσης ότι η σχέση του $K_{ομ}$ με τις παραπάνω μετεωρολογικές παραμέτρους όταν υπάρχει είναι γραμμική ($P < 0,05$). Αυτό μας επιτρέπει να προβλέψουμε το $K_{ομ}$ της καλοκαιρινής περιόδου από μια πολλαπλή γραμμική συσχέτιση με ανεξάρτητες μεταβλητές παραμέτρους του πίνακα 8 με $P < 0,05$. Μεταξύ παρόμοιων παραμέτρων ως ανεξάρτητη μεταβλητή επιλέχθηκε αυτή που παρουσιάζει την ισχυρότερη συσχέτισή με το $K_{ομ}$ (μεγαλύτερο r , σκιασμένες περιοχές). Τελικά από τον πίνακα 8 ως ανεξάρτητες μεταβλητές επιλέχθηκαν οι T_{60} , $\text{sum}T_{60}$, B_{60} και A_{10} . Επιπλέον, στην εξίσωση πολλαπλής γραμμικής συσχέτισης εισήχθη η ποιοτική παράμετρος των λειτουργικών ομάδων. Επειδή οι λειτουργικές ομάδες που συμμετέχουν στην πρόβλεψη της αγωγιμότητας κατά την

καλοκαιρινή περίοδο είναι 3 ($n=3$), στην εξίσωση εισαχθήκαν 2 ($=n-1$) συντελεστές, S1 και S2, στους οποίους δοθήκαν αυθαίρετα οι εξής τιμές ανάλογα με τη λειτουργική ομάδα: φυλλοβόλα S1=0 και S2=0, ημιφυλλοβόλα S1=1 και S2=0, σκληρόφυλλα S1=0 και S2=1. Όπως φαίνεται και από το πίνακα 9, κάποιες από τις παραπάνω παραμέτρους δε βρέθηκαν να συμμετέχουν στατιστικώς σημαντικά στην εξίσωση (μονή υπογράμμιση, $P>0.05$). Για το λόγο αυτό η πολλαπλή γραμμική συσχέτιση επαναπροσδιορίζονταν και κάθε φορά αποκλείονταν η παράμετρος με το μεγαλύτερο P (διπλή υπογράμμιση). Από τη διαδικασία αυτή τελικά προέκυψε η παρακάτω εξίσωση πρόβλεψης του $K_{ομ}$ για την καλοκαιρινή περίοδο (πίνακας 9, περίπτωση 3):

$$K_{ομ} = \alpha - 5.5 \times 10^{-4} \text{sum}T60 - 3.23 \times 10^{-3} A10 \quad (6)$$

Όπου α η σταθερά που υπολογίστηκε από τα y_0 , S1 και S2 και ανάλογα με τη λειτουργική ομάδα παίρνει τις τιμές $\alpha = 1.421$ για τα φυλλοβόλα, $\alpha = 1.258$ για τα σκληρόφυλλα και $\alpha = 1.266$ για τα ημιφυλλοβόλα.

Πίνακας 8. Τα P και r που προέκυψαν από τη γραμμική συσχέτιση της ομαλοποιημένης ως προς την περιοχή και το είδος αγωγιμότητας ($K_{ομ}$) με μετεωρολογικές παραμέτρους κατά την καλοκαιρινή και χειμερινή περίοδο. Οι σκιασμένες περιοχές δείχνουν το μεγαλύτερο r μεταξύ παραμέτρων της ίδιας ομάδας.

Μετεωρολογικές παράμετροι που σχετίζονται με το $K_{ομ}$	Σύμβολο	καλοκαίρι		χειμώνας	
		P ^α	r	P ^α	r
	T5	**	-0.357	**	0,649
Μέσος όρος θερμοκρασίας 5, 15, 30, 45 και 60 ημέρες πριν τη μέτρηση	T15	**	-0.467	**	0,670
	T30	**	-0.542	**	0,653
	T45	**	-0.579	**	0,601
	T60	**	-0.589	**	0,558
	sumT5	**	-0.353	**	0.625
Άθροισμα της μέσης ημερήσιας θερμοκρασίας των 5, 15, 30, 45 και 60 ημερών πριν τη μέτρηση	sumT15	**	-0.466	**	0.670
	sumT30	**	-0.543	**	0.659
	sumT45	**	-0.582	**	0.614
	sumT60	**	-0.593	**	0.563
	Θερμοκρασία μεσημεριού κατά την ημέρα της μέτρησης (από ένδειξη πορομέτρου)	T _{meas}	ns	-0.093	**
Άθροισμα βροχής 30, 45 και 60 ημέρες πριν τη μέτρηση	B30	**	0.529	**	-0.472
	B45	**	0.479	**	-0.439
	B60	**	0.560	**	-0.509
Αριθμός ημερών πριν τη μέτρηση με βροχόπτωση <5 mm και <10mm:	A5	**	-0,428	ns	0.202
	A10	**	-0,452	ns	0.137

α: ** P<0,01, ns P>0.05

Πίνακας 9. Στατιστικά στοιχεία (P των παραμέτρων και r^2 της εξίσωσης) των διαδοχικών πολλαπλών γραμμικών συσχετίσεων που έγιναν για την καλοκαιρινή περίοδο. y^0 : σταθερά, T60, sumT60, A10 και B60: όπως στον πίνακα 8, S1 και S2: συντελεστές που καθορίζονται από τη λειτουργική ομάδα. **P<0.01, *P<0.05. Με X οι παράμετροι που αποκλείστηκαν από τις συσχετίσεις λόγω υψηλού P. Για την ερμηνεία των υπογραμμίσεων βλέπε κείμενο.

A/A	y^0	T60	sumT60	A10	B60	S1	S2	r^2
1	**	<u>0.71</u>	<u>0.54</u>	*	<u>0.67</u>	**	*	0.519
2	**	X	**	**	<u>0.68</u>	**	*	0.518
3	**	X	**	**	X	**	*	0.517

5.2. Πρόβλεψη της αγωγιμότητας για την χειμερινή περίοδο

Κατά την χειμερινή περίοδο οι χαμηλές θερμοκρασίες αποτελούν περιοριστικό παράγοντα για την ανάπτυξη των φυτών και έχουν ως αποτέλεσμα τη μείωση της αγωγιμότητάς τους. Έτσι κατά την περίοδο αυτή διαπιστώνουμε θετική γραμμική συσχέτιση μεταξύ θερμοκρασίας και K_{om} (πίνακας 8). Πτώση της αγωγιμότητας τον χειμώνα διαπιστώνουμε και από την μελέτη της εποχιακής διακύμανσης του K_{plant} (βλέπε κεφάλαιο 2.1).

Η αρνητική γραμμική συσχέτιση του K_{om} με τη βροχόπτωση (πίνακας 8) δε συνδέεται με την διαθεσιμότητα του νερού, η οποία κατά την χειμερινή περίοδο καθορίζεται από την φυσιολογική ξηρασία που προκαλείται από τους παγετούς, αλλά με τη μειωμένη θερμοκρασία της περιόδου αυτής.

Λαμβάνοντας υπόψη τα παραπάνω, καθώς και τις συσχετίσεις του πίνακα 8, ως ανεξάρτητες μεταβλητές της πολλαπλής γραμμικής συσχέτισης επιλέχθηκαν οι T15, sumT15, T_{meas} και B60 (πίνακας 8). Ακολουθώντας την ίδια διαδικασία με αυτήν της πρόβλεψης του K_{om} για την καλοκαιρινή περίοδο, προέκυψε η παρακάτω εξίσωση πρόβλεψης του K_{om} για τη χειμερινή περίοδο (πίνακας 10, περίπτωση 3). Η παράμετρος των λειτουργικών ομάδων συμμετείχε στην παρακάτω εξίσωση με την εισαγωγή του συντελεστή S, ο οποίος πήρε αυθαίρετα την τιμή S=0 για τα ημιφυλλοβόλα και S=1 για τα σκληρόφυλλα.

$$K_{om} = \alpha + 0.025T15 + 0.017T_{meas} \quad (7)$$

Όπου α η σταθερά που υπολογίστηκε από τα y_0 και S και ανάλογα με τη λειτουργική ομάδα παίρνει τις τιμές $\alpha = 0,03$ για τα σκληρόφυλλα και $\alpha = -0,173$ για τα ημιφυλλοβόλα.

Πίνακας 10. Στατιστικά στοιχεία (P των παραμέτρων και r^2 της εξίσωσης) των πολλαπλών γραμμικών συσχετίσεων που έγιναν για τη χειμερινή περίοδο. y_0 : σταθερά, T15, sumT15, T_{meas} και B60: όπως πίνακα 10, S: συντελεστής που καθορίζεται από τις λειτουργικές ομάδες. **P<0.01, *P<0.05. Με X οι παράμετροι που αποκλείστηκαν από τις συσχετίσεις λόγω υψηλού P. Για την ερμηνεία των υπογραμμίσεων βλέπε κείμενο.

A/A	y^0	T15	sumT15	T_{meas}	B60	S	r^2
1	<u>0.96</u>	<u>0.67</u>	<u>0.72</u>	<u>0.09</u>	<u>0.35</u>	*	0.606
2	<u>0.98</u>	<u>0.05</u>	X	<u>0.09</u>	<u>0.36</u>	*	0.603
3	<u>0.14</u>	*	X	*	X	*	0.591

ΣΥΖΗΤΗΣΗ

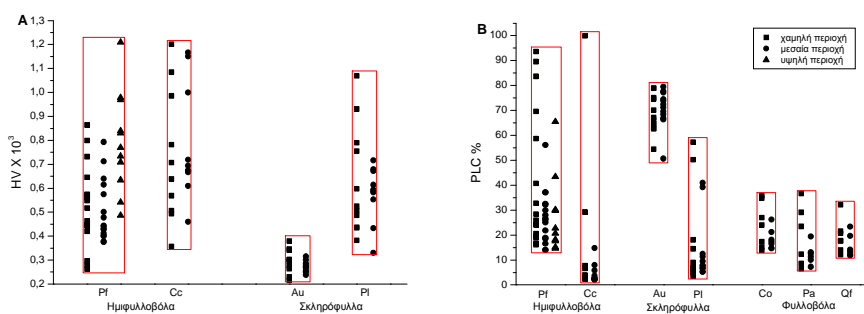
1. Κατάταξη των ειδών στις λειτουργικές ομάδες βάση των υδραυλικών χαρακτηριστικών τους

Όπως προκύπτει από τα αποτελέσματα η υδραυλική αρχιτεκτονική των ειδών που μελετήθηκαν εμφανίζει ιδιαίτερη ποικιλομορφία. Αυτό είναι αναμενόμενο αν ληφθεί υπόψη η ποικιλομορφία των ειδών αυτών ως προς το αναπτυξιακό τους πρότυπο, τον τύπο του ξυλώματος και τη γεωγραφική τους εξάπλωση (πίνακας 1). Ένας από τους στόχους που τέθηκαν σε αυτή την έρευνα ήταν η διερεύνηση του τρόπου με τον οποίο κατανέμεται αυτή η ποικιλομορφία στις λειτουργικές ομάδες των ειδών. Ως γενικό συμπέρασμα μπορεί να γίνει η διαπίστωση ότι όσον αφορά τα στατικά χαρακτηριστικά δεν προκύπτει ομαδοποίηση των ειδών ως προς τις λειτουργικές τους ομάδες. Αντίθετα, από τη μελέτη των δυναμικών παραμέτρων της υδραυλικής αρχιτεκτονικής βρέθηκαν κάποια στοιχεία τα οποία εμφανίζονται κοινά μέσα σε μια λειτουργική ομάδα, ενώ ταυτόχρονα τη διαφοροποιούν από τις υπόλοιπες.

Συγκεκριμένα, διαπιστώθηκε απουσία κοινών χαρακτηριστικών μεταξύ ειδών που ανήκουν στην ίδια λειτουργική ομάδα όσον αφορά την ανατομία του ξυλώματος και τις καμπύλες ευπάθειας. Τα αποτελέσματα αυτά έρχονται σε συμφωνία με τα αντιφατικά αποτελέσματα σχετικών ερευνών. Για παράδειγμα, σε κάποιες έρευνες υποστηρίζεται ότι τα φυλλοβόλα είδη έχουν μεγαλύτερα αγγεία σε σχέση με τα αειθαλή (Villar-Salvador et al. 1997, Castro-Diez et al. 1998, Gorsuch et al. 2001), ενώ σε άλλες δεν έχει βρεθεί τέτοια συσχέτιση (Cavender-Bares & Holbrook 2001, Martinez-Vilalta et al. 2002). Επιπρόσθετα, έχει αναφερθεί ότι τα γυμνόσπερμα έχουν πιο ανθεκτικό στις εμβολές ξύλωμα σε σχέση με τα αγγειόσπερμα (Martinez-Vilalta et al. 2002, Maherali et al. 2004, McElrone et al. 2004). Από τη διαίρεση όμως των αγγειόσπερμων σε αειθαλή και φυλλοβόλα διαπιστώθηκε ότι η αντίσταση στις εμβολές είναι παρόμοια μεταξύ τους (Maherali et al. 2004).

Αντίθετα, από τη μελέτη των δυναμικών παραμέτρων K_{plant} και Ψ_{leaf} βρέθηκε διαφοροποίηση ορισμένων λειτουργικών ομάδων. Συγκεκριμένα από τη σχέση $K_{plant} - \Psi_{leaf}$ προκύπτει ότι το εύρος τιμών των παραμέτρων αυτών παρουσιάζει ιδιαίτερα χαρακτηριστικά στα ποώδη και ημιφυλλοβόλα ενώ, ανομοιογένεια εμφανίζουν οι τιμές του K_{plant} στα φυλλοβόλα και του Ψ_{leaf} στα σκληρόφυλλα (σχήμα 45).

Ο ΗV και η ευπάθεια στις εμβολές μελετήθηκαν τόσο στατικά όσο και δυναμικά. Ο δείκτης Huber στατικά μελετήθηκε από κλαδιά που συλλέχτηκαν το καλοκαίρι (σχήμα 9) και δυναμικά από ετήσιους



Σχήμα 51: Οι τιμές που προκύπτουν από τη μελέτη της εποχιακής διακύμανσής (**A**) του δείκτη Huber (HV) και (**B**) του ποσοστού απώλειας της αγωγιμότητας λόγω εμβολών (PLC) για τα είδη, τις λειτουργικές ομάδες και τις κλιματικές περιοχές που μελετήθηκαν. Συντομογραφίες όπως στον πίνακα 1.

βλαστούς που συλλέγονταν κάθε δυο μήνες κατά τη διάρκεια του έτους (σχήμα 35-38). Η ευπάθεια στις εμβολές στατικά μελετήθηκε από τις καμπύλες ευπάθειας (σχήμα 10) και δυναμικά από την εποχιακή διακύμανση του PLC (σχήμα 30-34). Από τη δυναμική μελέτη προκύπτει μια επιπρόσθετη πληροφορία που αφορά το εύρος τιμών των παραμέτρων (σχήμα 44). Αξίζει να σημειωθεί ότι κατά τη διάρκεια των τριών χρόνων της έρευνας έγινε προσπάθεια να καταγραφούν τα δεδομένα και κάτω από ακραίες περιβαλλοντικές συνθήκες έτσι ώστε στο εύρος τιμών κάθε παραμέτρου να εμπεριέχονται όλες οι πιθανές τιμές που μπορεί να λάβει η παράμετρος αυτή για το κάθε είδος.

Όσον αφορά το δείκτη Huber τα αποτελέσματα που προκύπτουν από τη στατική και δυναμική έκφρασή του είναι αντικρουόμενα. Από τη στατική μελέτη προκύπτει ότι τα ημιφυλλοβόλα έχουν μεγαλύτερο HV από τα σκληρόφυλλα, ενώ τα φυλλοβόλα δε διαχωρίζονται σαφώς λόγω της ανομοιογένειας που εμφανίζεται μέσα στη λειτουργική ομάδα (σχήμα 9). Από τη δυναμική μελέτη διαπιστώνουμε ότι το εύρος τιμών του *P. latifolia* ταιριάζει περισσότερο με αυτά των *P. fruticosa* και *C. creticus* παρά με του *A. unedo* (σχήμα 51A). Η μεγάλη διακύμανση που εμφανίζει ο δείκτης εποχιακά φανερώνει ότι πρόκειται για μια δυναμική παράμετρο της υδραυλικής αρχιτεκτονικής. Για το λόγο αυτό τα συμπεράσματα που προκύπτουν από τη στατική μελέτη του είναι επισφαλής. Αν λάβουμε υπόψη ότι ο HV αποτελεί δείκτη ξηρανθεκτικότητας, οι σταθερά χαμηλές τιμές που εμφανίζει στο *A. unedo* (σχήμα 51A) έρχονται σε συμφωνία με τα σχετικά υψηλά υδατικά δυναμικά που διατηρεί το είδος αυτό κατά τη διάρκεια της καλοκαιρινής ξηρασίας (σχήμα 26). Η διαφοροποίηση που διαπιστώνεται μεταξύ των

P. latifolia και *A. unedo* προκύπτει και από άλλες έρευνες (Martinez-Vilalta et al. 2002, 2003) αλλά και από στοιχεία της παρούσας έρευνας που αναλύονται παρακάτω και αφορούν τη στρατηγική επιβίωσης των δυο ειδών.

Τέλος, από την απεικόνιση του εύρους τιμών του PLC (σχήμα 51B) συμπεραίνουμε τη διαφοροποίηση ορισμένων λειτουργικών ομάδων και συγκεκριμένα των φυλλοβόλων, που εμφανίζουν χαμηλές τιμές PLC με περιορισμένο εύρος και των ημιφυλλοβόλων, που παρουσιάζουν μεγάλο εύρος τιμών PLC καλύπτοντας σχεδόν όλη τη κλίμακα από το 0 έως το 100%. Τα δυο σκληρόφυλλα που μελετήθηκαν διαφέρουν και ως προς αυτό το χαρακτηριστικό. Η διαφορετικότητά τους όσον αφορά την ευπάθεια στις εμβολές φαίνεται από τις καμπύλες ευπάθειας των δυο ειδών (σχήμα 10) και τονίζεται ακόμα περισσότερο από το γεγονός ότι οι τιμές PLC που εμφανίζουν τα δυο είδη κυμαίνονται σε τελείως διαφορετικά επίπεδα (σχήμα 51B).

2. Η επίδραση του κλίματος στις παραμέτρους της υδραυλικής αρχιτεκτονικής.

2.1. Στατικοί παράμετροι

Το γενικό συμπέρασμα που προκύπτει από τη σύγκριση των παραμέτρων της υδραυλικής αρχιτεκτονικής μεταξύ των κλιματικών περιοχών είναι ότι δε διαπιστώνονται διαφορές στις στατικές παραμέτρους* που μελετήθηκαν και συγκεκριμένα στα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος και στο δείκτη Huber.

Τα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος που σχετίζονται άμεσα με την αγωγή του νερού (όπως αυτά που μελετήθηκαν στην παρούσα έρευνα), επηρεάζονται από κλιματικούς παράγοντες που σχετίζονται, είτε με την καλοκαιρινή ξηρασία, είτε με τη φυσιολογική ξηρασία που προκαλείται από τους παγετούς. Όσον αφορά την καλοκαιρινή ξηρασία, αρκετοί ερευνητές υποστηρίζουν ότι τα μεγαλύτερα αγωγά στοιχεία αποτελούν προσαρμογή σε μη ξερικά περιβάλλοντα (Dickison 2000, Carlquist 2001), ενώ άλλοι ερευνητές έχουν βρει αντίθετα αποτελέσματα (Maherali & DeLucia 2000a, b). Τα είδη που μελετήθηκαν φύονται σε περιβάλλοντα που η καλοκαιρινή ξηρασία αποτελεί βασικό περιοριστικό παράγοντα για την ανάπτυξη τους, άρα και την διαμόρφωση του ξυλώματός τους. Εξαίρεση αποτελεί το *H. odorus* που φύεται σε περιβάλλοντα με ηπιότερα καλοκαίρια και δριμύτερους χειμώνες. Για το είδος αυτό οι χαμηλές θερμοκρασίες νωρίς την άνοιξη είναι λογικό να παίζουν σημαντικότερο ρόλο στην ανάπτυξη των αγγείων. Το *H. odorus* είναι το μοναδικό από τα είδη που μελετήθηκαν που παρουσιάζει σαφείς διαφορές των ανατομικών χαρακτηριστικών του ξυλώματος μεταξύ κλιματικών περιοχών. Συγκεκριμένα εμφανίζει αγγεία μικρότερης διαμέτρου στην υψηλή κλιματική περιοχή (πίνακας 3 και 4). Τα αγγεία αυτά παρουσιάζουν μεγαλύτερη αντοχή στις εμβολές που δημιουργούνται από τις χαμηλές θερμοκρασίες (Sperry & Sullivan 1992, Davis et al. 1999, Gorsuch & Oberbauer 2002) και πιθανόν να αποτελούν προσαρμογή του είδους στις συνθήκες αυτές (Sperry et al. 1994, Pockman & Sperry 1997).

Είναι γνωστό ότι αυξημένη τιμή του HV αποτελεί προσαρμογή των ειδών σε ξηρά περιβάλλοντα (Mencuccini & Grace 1994, Maherali & DeLucia 2000a,b, Cornwell et al. 2007). Παρόλα αυτά, από τα είδη που μελετήθηκαν μόνο στο *P. amygdaliformis* βρέθηκε υψηλότερη τιμή του

* Από τις στατικές παραμέτρους η σύγκριση των VCs δεν ήταν εφικτή, αφού κατασκευάστηκαν από δείγματα προερχόμενα μόνο από τη μεσαία περιοχή.

δείκτη στην χαμηλή κλιματική περιοχή. Όπως παρατηρήθηκε και από άλλες έρευνες, σε κάποια είδη ο HV δεν παρουσιάζει διαφορές όταν μελετάται σε διαφορετικά περιβάλλοντα (Villar-Salvador et al. 1997, Willigen & Pammenter 1998). Το γεγονός αυτό δείχνει ότι τα είδη δεν εμφανίζουν την ίδια ευαισθησία στην προσαρμογή του δείκτη σε διαφορετικές κλιματικές συνθήκες.

2.2. Παράμετροι εποχιακά κυμαινόμενοι

2.2.1. Εποχιακές μεταβολές

Ξεκινώντας τον ετήσιο κύκλο των εποχιακών μεταβολών από την άνοιξη και τις αρχές του καλοκαιριού παρατηρούνται αυξημένες τιμές K_{plant} που με την πρόοδο της καλοκαιρινής ξηρασίας μειώνονται σημαντικά. Αυτό το πρότυπο μεταβολής της αγωγιμότητας έχει βρεθεί και σε άλλες έρευνες και είναι τυπικό των μεσογειακών οικοσυστημάτων (Martinez-Vilalta et al. 2003). Οι υψηλές τιμές του K_{plant} την άνοιξη είναι αναγκαίες προκειμένου να εκμεταλλευτούν τα φυτά την υψηλή διαθεσιμότητα σε νερό και μέσω της καλής ενυδάτωσης να δημιουργήσουν νέα φύλλα, βλαστούς και άνθη (Wang 2005). Η άνοδος της θερμοκρασίας, που αποτελεί περιοριστικό παράγοντα κατά την περίοδο του χειμώνα, βοηθάει επίσης προς αυτή την κατεύθυνση.

Η μείωση του K_{plant} κατά την καλοκαιρινή ξηρασία οφείλεται: α) στη δημιουργία εμβολών στο ξυλώμα (άνοδος PLC, σχήματα 30-34) λόγω της πτώσης του Ψ_{leaf} (σχήματα 24-29) που προκαλείται από την έλλειψη νερού (Tognetti et al. 1998, Prior & Eamus 2000, Macinnis-Ng et al. 2004) β) στη μείωση της φυλλικής επιφάνειας (άνοδος του HV σχήματα 35-38) που αποτέλεσμά έχει το σφράγισμα των αγγείων που κατέληγαν στους μίσχους των φύλλων που έπεσαν (Prior & Eamus 2000) και γ) στη μείωση της αγωγιμότητας των στομάτων προκειμένου να περιορισθούν οι απώλειες σε νερό μέσω της διαπνοής (σχήματα 18-23) (Tognetti et al. 1998, Martinez-Vilalta et al. 2003).

Η άνοδος της αγωγιμότητας κατά τη φθινοπωρινή περίοδο, συνδέεται με τη μείωση του επιπέδου των εμβολών (πτώση του PLC, σχήματα 30-34). Ανάλογα αποτελέσματα έχουν βρεθεί και από τους Tognetti et al. (1998) και αποδίδονται στην αρνητική συσχέτιση μεταξύ εμβολών και βροχόπτωσης (Sperry 1993, Magnani & Borghetti 1995). Σύμφωνα με τους Sperry et al. (1988a), η βροχή ευνοεί την ανάπτυξη ριζικής πίεσης, βοηθώντας έτσι στην ανάκαμψη από τις καλοκαιρινές εμβολές. Ένας άλλος μηχανισμός ανάκαμψης της λειτουργικότητας του ξυλώματος είναι πιθανόν η κατασκευή νέου ξυλώματος ιστού μετά τις πρώτες φθινοπωρινές βροχές (Kolb & Davis 1994). Η ακτινική αύξηση

πριν τη φθινοπωρινή πτώση των φύλλων και τους παγετούς του χειμώνα είναι φαινόμενο που παρατηρείται συχνά στα Μεσογειακά οικοσυστήματα (Tognetti et al. 1998).

Τέλος, το χειμώνα, η πτώση του K_{plant} οφείλεται στα υψηλά επίπεδα εμβολών που δημιουργούνται αυτήν την περίοδο λόγω της ψύξης του νερού μέσα στα αγγεία (Cochard & Tyree 1990, Magnani & Borghetti 1995, Tognetti et al. 1998). Η ανοιξιάτικη ανάκαμψη του K_{plant} πιθανόν να σχετίζεται με την κατασκευή νέου ξυλώδους ιστού (Tognetti & Borghetti 1994), ενώ σημαντικό ρόλο παίζει και η δημιουργία θετικής πίεσης στο ξύλωμα που οδηγεί στη διάλυση των εμβολών του χειμώνα (Sperry et al. 1988b, Sperry et al. 1994).

2.2.2. Διαφορές μεταξύ κλιματικών περιοχών

Όπως φαίνεται από τα αποτελέσματα, το εποχιακό πρότυπο μεταβολής των K_{plant} , E και Ψ_{leaf} , είναι παρόμοιο στις κλιματικές περιοχές που μελετήθηκαν. Παρόλα αυτά η διαφορετική ένταση των κλιματικών φαινομένων στις εν λόγω περιοχές κατά τις δυσμενείς για τα φυτά περιόδους (καλοκαίρι και χειμώνα), έχει ως αποτέλεσμα οι ελάχιστες τιμές των παραπάνω παραμέτρων (ως απόκριση στην υδατική καταπόνηση, είτε αυτή προέρχεται από καλοκαιρινή ξηρασία είτε από φυσιολογική ξηρασία) να επηρεάζονται τόσο από την κλιματική περιοχή όσο και από την εποχή της καταπόνησης. Έτσι τα $SK_{plant(min)}$, SE_{min} και $S\Psi_{leaf(min)}$ εμφανίζονται μικρότερα το καλοκαίρι στην χαμηλή κλιματική περιοχή και το χειμώνα στη μεσαία (πίνακας 5).

Χαμηλότερο K_{plant} έχει βρεθεί σε φυτά που έχουν υποστεί υδατική καταπόνηση λόγω έλλειψης νερού και από τους Tognetti et al. (1997), ενώ σε ανάλογες έρευνες οι Willigen & Pammenter (1998) και Shunway et al. (1993) έχουν βρει χαμηλότερο k_i (ειδική φυλλική υδραυλική αγωγιμότητα). Τα αποτελέσματα αυτά αποδίδονται στο ότι στα φυτά της μεσαίας κλιματικής περιοχής η πτώση του Ψ_{leaf} (ως επακόλουθο της ξηρασίας) είναι μικρότερη κατά τη καλοκαιρινή περίοδο και για το λόγο αυτό εμφανίζονται λιγότερες εμβολές, οι οποίες πιθανόν να μην επηρεάζουν σημαντικά την κίνηση του νερού προς τα φύλλα και έτσι το K_{plant} να παραμένει σχετικά υψηλό. Αντίθετα στη χαμηλή κλιματική περιοχή οι περιορισμένες τιμές του K_{plant} είναι αναγκαίες για την επιβίωση των φυτών τα οποία βρίσκονται πολύ κοντά στα υδραυλικά όρια τους. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι το $SK_{plant(min)}$ συμπίπτει με το ελάχιστο υδατικό δυναμικό που βιώνουν τα φυτά κατά την καλοκαιρινή περίοδο ($S\Psi_{leaf(min)}$) σε μια περιοχή. Επειδή το $S\Psi_{leaf(min)}$ της χαμηλής κλιματικής περιοχής είναι μικρότερο από αυτό της μεσαίας (πίνακας 5), τα φυτά στη περιοχή αυτή προσεγγίζουν τα υδραυλικά τους όρια, αφού το ελάχιστο υδατικό δυναμικό που εμφανίζει ένα είδος είναι ανάλογο με

το υδατικό δυναμικό πέρα από το οποίο ξεκινά ο κύκλος των καταστροφικών εμβολών. Για να μη ξεπεραστούν τα όρια αυτά, είναι απαραίτητη η μείωση της απώλειας του νερού μέσω της διαπνοής (Hacke & Sperry 2001, σχήματα 18-23, πίνακας 5) που έχει ως επακόλουθο τη μείωση του K_{plant} (εξίσωση 3, σχήματα 11-16).

Παρόλα αυτά, υπάρχουν έρευνες που δεν εμφανίζουν διαφορές στο K_{plant} μεταξύ φυτών που φύονται σε ξηρές και υγρές περιοχές (Cinnirella et al. 2002) ή παρουσιάζουν αυξημένο k_i στις ξηρές περιοχές (Maherali & DeLucia 2000b, Cinnirella et al. 2002, Cornwell et al. 2007). Σύμφωνα με τους Cinnirella et al. (2002) τίθεται σε λειτουργία ένας ομοιοστατικός μηχανισμός που στόχο έχει τη διατήρηση του Ψ_{leaf} προς αποφυγή της προσέγγισης των ορίων που θα οδηγήσουν σε καταστροφικές εμβολές. Σύμφωνα με το μηχανισμό αυτό κάτω από συνθήκες ξηρασίας τα φυτά απορρίπτει μέρος του φυλλώματός του (αύξηση HV) έτσι ώστε στο εναπόμειναν φύλλωμα να αυξηθεί η διαπνοή (Maherali & DeLucia 2000a, Cinnirella et al. 2002), η αγωγιμότητα των στομάτων (Cornwell et al. 2007) και τελικά το k_i . Αυτή η ισοϋδρική συμπεριφορά αποδίδεται (Cinnirella et al. 2002, Mencuccini 2003, Cornwell et al. 2007) στον μακροχρόνιο εγκλιματισμό στη ξηρασία, ενώ η μείωση του k_i που παρατηρείται σε άλλες έρευνες (Breda et al. 1993, Shunway et al. 1993, Irvine et al. 1998, Willigen & Pammenter 1998) αποδίδεται σε βραχυχρόνια επίδραση της ξηρασίας.

Στην παρούσα έρευνα η μειωμένη διαπνοή και Ψ_{leaf} που βρέθηκαν το καλοκαίρι στα φυτά της χαμηλής κλιματικής περιοχής (πίνακας 5), δεν μπορούν να αποδοθούν στη βραχυχρόνια επίδραση της ξηρασίας, αφού πρόκειται για αυτοφυή είδη των οποίων ο εγκλιματισμός είναι αυτονόητος. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι οι περισσότερες έρευνες που βρίσκουν αυξημένο k_i κάτω από συνθήκες ξηρασίας αναφέρονται σε ώριμα δέντρα, κυρίως κωνοφόρα (Maherali & DeLucia 2000a, b, Cinnirella et al. 2002), τα οποία σε αντίθεση με τα είδη που μελετήθηκαν (πόες, θάμνοι και μικρά δέντρα) έχουν βαθύ ριζικό σύστημα και η πρόσβασή τους στο εδαφικό νερό πιθανόν να μην επηρεάζεται από τη ξηρασία (Maherali & DeLucia 2000a). Επίσης το γεγονός ότι στα κωνοφόρα απουσιάζει ο μηχανισμός επαναφοράς των εμβολισμένων αγωγών στοιχείων (Sperry & Tyree 1990, Cruziat et al. 2002), κάνει τη διατήρηση του Ψ_{leaf} σε υψηλά επίπεδα, κάτω από συνθήκες ξηρασίας, επιβεβλημένη προκειμένου να αποφευχθούν οι μη αναστρέψιμες εμβολές του ξυλώματος.

Το χειμώνα η εντονότερη πτώση του K_{plant} στη μεσαία περιοχή έρχεται σε συμφωνία και με άλλες έρευνες που μελετάνε την επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών στα φυτά. Οι Nardini et al. (2000) βρήκαν ότι φυτά *Quercus ilex* που φύονται σε περιοχή με δριμύτερο χειμώνα

εμφανίζουν μεγαλύτερη πτώση της ριζικής αγωγιμότητας και περισσότερες εμβολές. Τα αποτελέσματα αυτά αποδίδονται στη συσχέτιση μεταξύ των εμβολών του χειμώνα και της ελάχιστης θερμοκρασίας, αφού σύμφωνα με τους Rockman & Sperry (1997) και Cavander-Bares et al. (2005), το ποσοστό εμβολών αυξάνεται όσο μειώνεται η ελάχιστη θερμοκρασία που επιδρά στα φυτά. Η συσχέτιση αυτή οφείλεται στο γεγονός ότι το υδατικό δυναμικό του πάγου μειώνεται όσο η θερμοκρασία του μειώνεται με αποτέλεσμα την αύξηση της πίεσης του ξυλώματος και τη δημιουργία περισσότερων εμβολών. Επίσης, το χαμηλότερο $SK_{\text{plant}(\text{min})}$ της μεσαίας περιοχής συμφωνεί και με τη θετική συσχέτιση μεταξύ της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας και της ελάχιστης θερμοκρασίας (Cavander-Bares et al. 2005).

2.3. Πρόγνωση του K_{plant} από μετεωρολογικές παραμέτρους

Από τα αποτελέσματα προκύπτει ότι η αγωγιμότητα (K_{plant}) συνδιαμορφώνεται τόσο από τις εποχιακές μεταβολές των μετεωρολογικών παραμέτρων όσο και από τη μέγιστη τιμή της ($K_{\text{plant}(\text{max})}$), που εξαρτάται από το είδος ($K_{\text{plant}} = K_{\text{opt}}/K_{\text{plant}(\text{max})}$). Οι μετεωρολογικές παράμετροι εκτός από τις εποχές του έτους διαφοροποιούνται και από χρονιά σε χρονιά. Έτσι έχει βρεθεί τόσο από τη παρούσα (πίνακας 5) όσο και από άλλες έρευνες (Martinez-Vilalta et al. 2003, Corcuera et al. 2004) ότι παράμετροι που σχετίζονται με την αγωγιμότητα διαφέρουν από χρονιά σε χρονιά λόγω των διαφορετικών τιμών που εμφανίζουν οι μετεωρολογικές παράμετροι που σχετίζονται με τη ξηρασία. Προκειμένου να διερευνηθεί ο τρόπος με τον οποίο οι παραπάνω παράμετροι επηρεάζουν το K_{plant} δημιουργήθηκε ο πίνακας 8, ενώ από τους πίνακες 9 και 10 προκύπτουν πληροφορίες για τον τρόπο με τον οποίο αλληλεπιδρούν οι παράμετροι αυτοί στη διαμόρφωση του K_{plant} το καλοκαίρι και το χειμώνα αντίστοιχα.

Από τη μελέτη των παραπάνω προκύπτει ότι κατά την καλοκαιρινή περίοδο το διάστημα ανομβρίας πριν την μέτρηση επηρεάζει περισσότερο τα φυτά σε σχέση με το σύνολο των βροχοπτώσεων που δέχτηκαν τους δυο μήνες που προηγήθηκαν της μέτρησης. Αυτό δείχνει ότι παίζει σημαντικό ρόλο ο τρόπος με τον οποίο κατανέμονται χρονικά τα κατακρημνίσματα. Αν αυτά συγκεντρώνονται σε ελάχιστες βροχοπτώσεις, οι οποίες πραγματοποιήθηκαν πολύ πριν τη μέτρηση, τα οφέλη για τα φυτά είναι λιγότερα σε σχέση με την ομοιόμορφη κατανομή τους που θα έδινε τη δυνατότητα καλύτερης αξιοποίησής τους, αφού θα αποφεύγονταν η απώλεια σημαντικής ποσότητας νερού λόγω επιφανειακής απορροής. Παρά το γεγονός ότι δεν είναι διαθέσιμα στοιχεία για τη ραγδαιότητα της βροχής τα

παραπάνω αποτελούν μια ένδειξη της σημαντικότητας αυτής της παραμέτρου.

Αντίθετα κατά τη χειμερινή περίοδο καμία από τις παραμέτρους που σχετίζονται με τη βροχή δεν συμμετέχει στην πρόβλεψη της αγωγιμότητας. Το χειμώνα οι αυξημένες βροχοπτώσεις και η περιορισμένη λόγω των χαμηλών θερμοκρασιών εξατμισοδιαπνοή έχει ως αποτέλεσμα την αφθονία νερού, το οποίο όμως δεν είναι διαθέσιμο για τα φυτά όταν παγώνει (φυσιολογική ξηρασία). Έτσι, κατά την περίοδο αυτή η θερμοκρασία παίζει καθοριστικό ρόλο για τη διατήρηση της ρευστής μορφής του εδαφικού νερού αλλά και του χυμού που ρέει στο υδραυλικό σύστημα των φυτών. Το πάγωμα του τελευταίου έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία εμβολών που περιορίζουν την αγωγιμότητα.

Από την εξίσωση 7 προκύπτει ότι η θερμοκρασία αποτελεί το μοναδικό μετεωρολογικό παράγοντα που επηρεάζει την αγωγιμότητα κατά τη χειμερινή περίοδο. Πέρα από τη σημαντικότητά της όσον αφορά τη διαθεσιμότητα και την κυκλοφορία του νερού, οι χαμηλές θερμοκρασίες του χειμώνα επηρεάζουν σε βιοχημικό επίπεδο την ενζυμική δραστηριότητα και την ταχύτητα των χημικών αντιδράσεων με αποτέλεσμα την μείωση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας. Επίσης σε συνδυασμό με υψηλές εντάσεις φωτός προκαλούν φωτοαναστολή ή ακόμη και μη αντιστρεπτή φωτο-οξειδωση (Ridge 2002b).

Εκτός από το μέσο όρο της θερμοκρασίας (T_{15}) και η θερμοκρασία κατά τη διάρκεια της μέτρησης (T_{meas}) συμμετέχει στατιστικώς σημαντικά στον προσδιορισμό του $K_{\sigma\mu}$ το χειμώνα. Παρά το γεγονός ότι δεδομένα για τη μέγιστη και την ελάχιστη ημερήσια θερμοκρασία δεν είναι διαθέσιμα, μπορούμε να υποθέσουμε ότι η σημαντικότητα του T_{meas} (που προσεγγίζει τη μέγιστη ημερήσια θερμοκρασία) κατά τη χειμερινή περίοδο έγκειται στο ότι σχετίζεται με το λιώσιμο του πάγου που πιθανόν να δημιουργήθηκε κατά τις πρωινές ώρες (κατά τις οποίες η θερμοκρασία προσεγγίζει την ελάχιστη ημερήσια τιμή της). Με το λιώσιμο του πρωινού παγετού, πέρα από τις εμβολές που δημιουργούνται στο ξύλωμα, ουσιαστικά επαναφέρεται η κυκλοφορία των χυμών στο φυτό λόγω της ύπαρξης διαθέσιμου νερού.

3. Συσχετίσεις

Στόχος της διερεύνησης των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των παραμέτρων της υδραυλικής αρχιτεκτονικής, είναι η πληρέστερη κατανόηση των μηχανισμών με τους οποίους επιτυγχάνεται η ισορροπία μεταξύ της αποτελεσματικότητας και της ασφάλειας του υδραυλικού συστήματος.

Από τις παραμέτρους που μελετήθηκαν, τα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος και η αγωγιμότητα σχετίζονται με την ικανότητα αγωγής του νερού, άρα και με την αποτελεσματικότητα του υδραυλικού συστήματος. Ο δείκτης Huber επίσης εκφράζει την αποτελεσματικότητα έμμεσα, αφού δείχνει τη σχετική επιφάνεια του ξυλώματος που απαιτείται για την τροφοδοσία του φυλλώματος με νερό, άρα την ικανότητα αγωγής στη μονάδα επιφάνειας του ξυλώματος. Από την άλλη μεριά οι παράμετροι που εκφράζουν την ασφάλεια του συστήματος είναι οι Ψ_{50} και PLC, που σχετίζονται με τις καμπύλες ευπάθειας, καθώς και το Ψ_{leaf} , ως δείκτης της υδατικής κατάστασης του φυτού. Η διαπνοή λειτουργεί ως ρυθμιστής μεταξύ K_{plant} και Ψ_{leaf} και για αυτό δε μπορεί να καταταγεί σε κάποια από τις παραπάνω κατηγορίες.

Μια άλλη κατηγοριοποίηση των παραμέτρων που μελετήθηκαν είναι βάση του στατικού ή δυναμικού χαρακτήρα τους. Οι συσχετίσεις που βρέθηκαν μεταξύ των στατικών παραμέτρων δε φαίνεται να οδηγούν σε κάποιο συμπέρασμα ως προς τους μηχανισμούς επιβίωσης των φυτών σε Μεσογειακά οικοσυστήματα. Η μελέτη των ανατομικών χαρακτηριστικών, των καμπύλων ευπάθειας και της στατικής έκφρασης του δείκτη Huber, μόνο αδρές πληροφορίες μπορεί να δώσει ως προς αυτήν την κατεύθυνση. Για παράδειγμα από τη μελέτη των ανατομικών χαρακτηριστικών του ξυλώματος προκύπτει ότι τα μεγαλύτερα αγγεία υποδεικνύουν ένα δυνητικά περισσότερο αγωγίμο ξύλωμα. Πόσο αγωγίμο όμως θα είναι το ξύλωμα αυτό κάτω από συνθήκες έλλειψης νερού; Αναλόγως από την καμπύλη ευπάθειας ενός είδους μπορεί να καθορίζεται ότι σε $\Psi_{leaf} = -3$ MPa η ικανότητα αγωγής του ξυλώματος μειώνεται κατά 60%. Φτάνει όμως ποτέ αυτό το είδος σε τέτοιες τιμές Ψ_{leaf} κάτω από συνθήκες έλλειψης νερού; Τέλος μελετώντας τον HV στατικά μπορούμε να έχουμε μια εικόνα της προσαρμοστικότητας ενός είδους σε ξηροθερμικά περιβάλλοντα. Με ποιους μηχανισμούς όμως το είδος αυτό προσαρμόζεται στις εποχιακές μεταβολές των κλιματικών – περιβαλλοντικών συνθηκών; Την απάντηση σε αυτό το ερώτημα μπορεί να δώσει η δυναμική μελέτη του δείκτη Huber.

Μελετώντας τα δυναμικά χαρακτηριστικά της υδραυλικής αρχιτεκτονικής μπορούμε να παρακολουθήσουμε τον τρόπο με τον οποίο τα φυτά αποκρίνονται στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές

συνθήκες. Για το λόγο αυτό διαπιστώνουμε ότι από τις συσχετίσεις μεταξύ των δυναμικών παραμέτρων προκύπτουν σημαντικές πληροφορίες για τους μηχανισμούς επιβίωσης των φυτών κάτω από συνθήκες έλλειψης νερού.

3.1. $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$

Στη συσχέτιση μεταξύ του K_{plant} και Ψ_{leaf} μπορεί να θεωρηθεί ότι εμπλέκονται όλοι οι πιθανοί στατικοί και δυναμικοί παράγοντες που επηρεάζουν την απόκριση των φυτών στη διαθεσιμότητα του νερού. Από την παραπάνω σχέση απορρέει η ισορροπία μεταξύ της ασφάλειας και της αποτελεσματικότητας του υδραυλικού συστήματος των φυτών, παρόλο που δε καθορίζεται ποια είναι τα χαρακτηριστικά ή οι μηχανισμοί που παίζουν τον καθοριστικό ρόλο για το κάθε είδος. Από τη μια το K_{plant} υπολογισμένο από οικοφυσιολογικές μετρήσεις πεδίου ως $E / \Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{leaf}}$, αντιπροσωπεύει το νερό που μεταφέρεται διαμέσου του φυτικού σώματος κάτω από τις επικρατούσες σε κάθε εποχή συνθήκες και μπορεί να θεωρηθεί ότι εκφράζει την αποτελεσματικότητα του υδραυλικού συστήματος. Από την άλλη το Ψ_{leaf} αντιπροσωπεύει την πραγματική υδατική κατάσταση του φυτού στις συνθήκες που επικρατούν στο πεδίο και μπορεί να θεωρηθεί ότι εκφράζει την ασφάλεια του υδραυλικού συστήματος.

Δυο είναι τα σημεία που μπορούν να θεωρηθούν μείζονος σημασίας στη σχέση $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$ για το κάθε είδος:

- Το μέγιστο K_{plant} που αντιπροσωπεύει την αγωγιμότητα κάτω από ευνοϊκές συνθήκες.

Όπως ήταν αναμενόμενο και επιβεβαιώθηκε τελικά από τα αποτελέσματα τα ποώδη που ολοκληρώνουν το κύκλο ζωής τους πριν την έναρξη της καλοκαιρινής ξηρασίας, εμφανίζουν τις υψηλότερες τιμές K_{plant} μεταξύ των ειδών που μελετήθηκαν. Το υψηλό K_{plant} έρχεται επίσης σε συμφωνία και με τους υψηλούς ρυθμούς ανάπτυξης που απαιτούνται από τα είδη αυτά.

- Το ελάχιστο Ψ_{leaf} που αντιπροσωπεύει την υδατική κατάσταση του φυτού κάτω από συνθήκες έλλειψης νερού.

Παρόλο που θεωρείται ότι οι χαμηλές τιμές στο ελάχιστο Ψ_{leaf} αποτελούν ένδειξη υψηλότερης αντοχής σε συνθήκες έλλειψης νερού αυτό δεν είναι απόλυτο. Όπως δείχνουν τα αποτελέσματά μας, είδη τα οποία φύονται στο ίδιο περιβάλλον είναι πιθανό να εμφανίζουν τελείως διαφορετικές τιμές ελάχιστου Ψ_{leaf} . Σε αυτή τη περίπτωση το Ψ_{leaf} μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως ένδειξη διαφορετικών μηχανισμών ρύθμισης του υδατικού περιεχομένου μεταξύ των ειδών.

Σε αντιστοιχία με τη σχέση $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$, οι Martinez-Vilalta et al. (2002), σε μια έρευνα 9 ξυλωδών Μεσογειακών φυτών (συμπεριλαμβανομένων και των *P. latifolia* and *A. unedo*) βρήκαν μια άλλη συσχέτιση μεταξύ αποτελεσματικότητας και ασφάλειας. Ως παράγοντα αποτελεσματικότητας χρησιμοποίησαν την ειδική υδραυλική αγωγιμότητα βλαστού και ρίζας και ως παράγοντα ασφάλειας το Ψ_{50} . Η συσχέτιση μεταξύ των δυο είχε ως αποτέλεσμα μια παραβολή με εκθέτη περίπου ίσο με -2. Στην παρούσα έρευνα ως έκφραση της αποτελεσματικότητας χρησιμοποιήθηκε το K_{plant} και ως έκφραση της ασφάλειας το Ψ_{leaf} , η προσέγγιση δε των ορίων στους έγινε από μετρήσεις στο πεδίο που επαναλαμβάνονταν εποχιακά. Με αυτό το τρόπο καταγράφηκαν η ελάχιστη τιμή του Ψ_{leaf} ($A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$) κάτω από συνθήκες υδατικής καταπόνησης που είναι ισχυρά συνδεδεμένη με την αντίσταση στις εμβολές (Hacke et al. 2000, Jacobsen et al. 2005, Jacobsen et al. 2007b), άρα και την ασφάλεια και το μέγιστο K_{plant} που σχετίζεται με ιδανικές συνθήκες για φωτοσυνθετική δραστηριότητα και αύξηση, δηλαδή με την αποτελεσματικότητα.

Παρά το γεγονός ότι η συνάρτηση μεταξύ των K_{plant} και Ψ_{leaf} προκύπτει από το σύνολο των ειδών, κάθε είδος εμφανίζει το δικό του εύρος όσον αφορά τις τιμές του K_{plant} και Ψ_{leaf} . Αυτό το εύρος τιμών καθορίζει τα όρια που εισάγονται στη σχέση μεταξύ ασφάλειας και αποτελεσματικότητας και δίνει πληροφορίες για τη στρατηγική που ακολουθείται από ένα είδος ή μια λειτουργική ομάδα για να αντιμετωπίσει την υδατική καταπόνηση.

Τα ημιφυλλοβόλα θεωρούνται ως τα περισσότερο ανθεκτικά στην υδατική καταπόνηση από τα είδη που μελετήθηκαν. Το χαρακτηριστικό αυτό απεικονίζεται πολύ καλά από το μεγάλο εύρος τιμών τόσο του K_{plant} όσο και του Ψ_{leaf} (σχήμα 45A). Δυο είναι οι βασικοί μηχανισμοί που εξηγούν αυτό το μεγάλο εύρος τιμών: ο πρώτος αφορά τη μείωση της διαπνέουσας επιφάνειας μέσω της σταδιακής πτώσης των φύλλων κατά τη διάρκεια της ξηρής περιόδου και ο δεύτερος τον εποχιακό διμορφισμό των φύλλων δηλαδή τη διαφορετικότητα των χειμερινών και καλοκαιρινών φύλλων ως προς τα μορφολογικά και/ή τα φυσιολογικά χαρακτηριστικά τους (Orshan 1963). Αυτές οι ποσοτικές και ποιοτικές αλλαγές του φυλλώματος έχουν ως συνέπεια την υψηλή διακύμανση του K_{plant} . Στις πιο ευνοϊκές, για την ανάπτυξη των φυτών, περιόδους του Μεσογειακού κλίματος (άνοιξη και φθινόπωρο) οι υψηλές τιμές του K_{plant} είναι αναγκαίες για να παραμείνουν οι υψηλοί ρυθμοί ανάπτυξης και μεταβολικής δραστηριότητας των φύλλων (Kyparissis & Manetas 1993a). Όταν η ξηρή περίοδος ξεκινήσει, οι τιμές του K_{plant} μειώνονται και η αύξηση αναστέλλεται (Kyparissis & Manetas 1993a). Κατά την περίοδο αυτή τα ημιφυλλοβόλα αντέχουν την υδατική καταπόνηση

χρησιμοποιώντας ένα ρεπερτόριο μηχανισμών που περιλαμβάνουν την τμηματική πτώση των φύλλων και τον αυστηρό έλεγχο των στομάτων (Harley et al. 1987, Kyriarissis & Manetas 1993b, Grammatikopoulos et al. 1995). Αυτοί οι μηχανισμοί φαίνεται να σχετίζονται με τις υψηλές τιμές PLC, άρα και τις αυξημένες εμβολές, που εμφανίζονται σε αυτήν την λειτουργική ομάδα ως αποτέλεσμα των χαμηλών καλοκαιρινών υδατικών δυναμικών (σχήματα 30 και 31). Οι Gill & Mahall (1986) και οι Kolb & Davis (1994) μελετώντας ένα καλοκαιρινό φυλλοβόλο φυτό συμπέραναν ότι η πτώση των φύλλων δεν αποτελεί έναν μηχανισμό αποφυγής της ξηρασίας, καθώς βρήκαν υπερβολικά χαμηλά υδατικά δυναμικά (όπως βρέθηκαν και στην παρούσα έρευνα, βλέπε σχήματα 24 και 25), αλλά την απόκριση σε έναν προοδευτικά αυξανόμενο αριθμό εμβολών που συμβαίνει κατά τη διάρκεια της καλοκαιρινής ξηρασίας. Επιπρόσθετα, έχει αποδειχθεί ότι η ρύθμιση των στομάτων είναι αποτέλεσμα των εμβολών οι οποίες δίνουν το σήμα για το κλείσιμο των στομάτων (Sperry et al. 1993, Nardini & Salleo 2000, Salleo et al. 2000, Hubbard et al. 2001).

Στο άλλο άκρο όσον αφορά την αντοχή στην υδατική καταπόνηση βρίσκονται τα ποώδη. Τα είδη αυτά διαφεύγουν την ξηρή περίοδο περιορίζοντας την αύξησή τους σε χρονικές περιόδους με ευνοϊκές συνθήκες. Αυτός ο μηχανισμός διαφυγής φαίνεται καθαρά στο κομμάτι της καμπύλης που περιγράφει τη σχέση $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$ και ανταποκρίνεται στα ποώδη, καθώς παρατηρούνται υψηλές τιμές και μικρό εύρος τιμών στα K_{plant} και Ψ_{leaf} (σχήμα 45Δ). Το *H. odoratus* είναι μια πολυετής πόα που φύτεται σε υγρά μέρη των μεσαίων και ανώτερων υπομετρικά δασικών περιοχών (Strid 1986) και το *G. molle* είναι ένα ευρέως διαδεδομένο μονοετές φυτό που στις περιοχές έρευνας ολοκληρώνει τον κύκλο ζωής του περίπου στις αρχές Μαΐου. Πάρα το γεγονός ότι καμπύλες ευπάθειας δε στάθηκε δυνατό να κατασκευαστούν για τα είδη αυτά, μπορούμε να υποθέσουμε την απουσία εμβολών από το ξύλωμά τους, καθώς πάρα τις χαμηλές LSCt τιμές τους (σχήμα 7) διατηρούν τις υψηλότερες τιμές K_{plant} (σχήμα 45Δ) μεταξύ των ειδών που μελετήθηκαν. Οι υψηλές τιμές του K_{plant} είναι αναγκαίες σε αυτά τα είδη καθώς χρειάζονται υψηλούς ρυθμούς ανάπτυξης για να προλάβουν να τερματίσουν τον αναπτυξιακό τους κύκλο πριν την έναρξη της καλοκαιρινής ξηρασίας και με τον τρόπο αυτό να διαφύγουν την υδατική καταπόνηση.

Τα σκληρόφυλλα και τα φυλλοβόλα εμφανίζουν σαφείς διαφορές με τις παραπάνω λειτουργικές ομάδες, όχι όμως και μεταξύ τους. Οι διαφορές μεταξύ σκληρόφυλλων και φυλλοβόλων εξαρτώνται από τα είδη και σχετίζονται με την προσαρμοστικότητα των ειδών σε σχέση με τη διαθεσιμότητα του νερού. Τα φυλλοβόλα εμφανίζονται πιο ομοιογενή,

με σχετικά μικρό εύρος τιμών $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$ και υψηλό ελάχιστο Ψ_{leaf} (σχήμα 45Γ), ενώ τα σκληρόφυλλα διαφέρουν μεταξύ τους κυρίως ως προς το ελάχιστο Ψ_{leaf} (σχήμα 45B). Έτσι τα φυλλοβόλα φαίνεται να καταλαμβάνουν το κεντρικό τμήμα της καμπύλης που περιγράφει τη σχέση $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$, ενώ τα σκληρόφυλλα διαχωρίζονται μεταξύ τους, με το *A. unedo* να θυμίζει τα φυλλοβόλα και το *P. latifolia* τα ημιφυλλοβόλα είδη. Σε άλλες έρευνες έχει επίσης βρεθεί απουσία συσχέτισης μεταξύ του δείκτη σκληροφυλλίας και της υδραυλικής αγωγιμότητας (Nardini & Salleo 2000, Cavender-Bares & Holbrook 2001, Nardini 2001, Maherali et al. 2004) και του δείκτη σκληροφυλλίας και της αντίστασης στις εμβολές (Kikuta et al. 1997, Maherali et al. 2004). Ωστόσο, έχει βρεθεί ότι η προσαρμοστική σημασία της αυξημένης αντίστασης στις εμβολές, ως μηχανισμός αντοχής στη ξηρασία, εμφανίζεται λιγότερο σημαντικός στα φυλλοβόλα σε σχέση με τα αειθαλή αγγειόσπερμα (Maherali et al. 2004). Εφόσον τα χαμηλά υδατικά δυναμικά σχετίζονται με αυξημένη αντοχή στις εμβολές (Hacke et al. 2000, Jacobsen et al. 2005, Jacobsen et al. 2007b), άρα και αυξημένη αντοχή στη ξηρασία (Maherali et al. 2004), το υψηλό $A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$ που βρέθηκε στα φυλλοβόλα (σχήμα 45B) πιθανόν να αποτελεί ένδειξη ενός μηχανισμού αποφυγής της ξηρασίας από αυτή τη λειτουργική ομάδα. Παρά το γεγονός ότι ο ακριβής μηχανισμός δεν είναι γνωστός, μπορούμε να υποθέσουμε ένα βαθύτερο ή πιο αποτελεσματικό ριζικό σύστημα για τα φυλλοβόλα σε σχέση με τα σκληρόφυλλα είδη.

Όσον αφορά τις διαφορές μεταξύ των σκληρόφυλλων είναι ενδιαφέρον να σημειωθεί ότι μεταξύ όλων των ειδών που μελετήθηκαν, οι δυο ακραίες τιμές, που αφορούν την αντίσταση στις εμβολές, εμφανίζονται σε αυτή τη λειτουργική ομάδα. Το *P. latifolia* αποτελεί το πιο ανθεκτικό και το *A. unedo* το πιο ευάλωτο είδος στις εμβολές (σχήματα 10Γ και 10Δ). Αυτά τα δυο σκληρόφυλλα, παρόλο που συνυπάρχουν στα υπο-Μεσογειακά περιβάλλοντα (πίνακας 1), έχουν υιοθετήσει διαφορετικές στρατηγικές για να αντιμετωπίσουν την υδατική καταπόνηση. Το *A. unedo* αποφεύγει τη ξηρασία καταλαμβάνοντας τα πιο υγρά μικροπεριβάλλοντα (όπως επίσης παρατήρησαν και οι Martinez-Vilalta et al. 2003) και κρατώντας το Ψ_{leaf} σχετικά υψηλό ακόμη και κατά τη διάρκεια της ξηρής περιόδου. Πράγματι, τον Αύγουστο του 2005 στη χαμηλή περιοχή έρευνας το Ψ_{leaf} για το *A. unedo* ήταν ίσο με $-2,51$ MPa (σχήμα 26A) όταν για το *P. latifolia* ήταν μικρότερο του -8 MPa (όριο μέτρησης του θαλάμου πίεσης) (σχήμα 27A). Η απώλεια της αγωγιμότητας λόγω εμβολών ήταν σύμφωνα με τις καμπύλες ευπάθειας των δυο ειδών 79,12% (σχήμα 10Δ) και >57,33% (σχήμα 10Γ) αντίστοιχα. Ωστόσο, το *A. unedo*, αν και με περισσότερες εμβολές, εμφάνισε αγωγιμότητα πολύ μεγαλύτερη από αυτή του *P. latifolia*

($K_{\text{plant}}=1.84$ – σχήμα 13A – και ≈ 0 – σχήμα 14A – $\text{mmol m}^{-2} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ αντίστοιχα) κάτι που συμφωνεί με το υψηλότερο LSCt του είδους αυτού (σχήμα 7). Ο συνδυασμός της καλύτερης ενυδάτωσης των φύλλων λόγω της υψηλότερης αγωγιμότητας και του καλύτερου στοματικού ελέγχου (Martinez-Vilalta et al. 2003) πιθανόν να προστατεύει το *A. unedo* από υπερβολικά χαμηλές τιμές Ψ_{leaf} συγκριτικά με το *P. latifolia*. Από την άλλη μεριά, το *P. latifolia* θεωρείται είδος ανθεκτικό στη ξηρασία αφού εμφανίζει χαμηλά υδατικά δυναμικά και υψηλή αντίσταση στις εμβολές. Τα αποτελέσματα αυτά συμφωνούν και με άλλους ερευνητές που έχουν μελετήσει τις υδατικές σχέσεις του *P. latifolia* (Penuelas et al. 1998, Gratani & Bombelli 2000, Martinez-Vilalta et al. 2002, Bombelli & Gratani 2003, Martinez-Vilalta et al. 2003, Ogaya & Penuelas 2003).

Συμπερασματικά από τη συσχέτιση μεταξύ K_{plant} – Ψ_{leaf} αξίζει να σημειωθούν τα παρακάτω σημεία:

1. όλα τα ζευγάρια τιμών K_{plant} – Ψ_{leaf} που παρουσιάζονται στη παρούσα έρευνα (9 είδη, 3 εποχές, 3 αυξητικές περιόδους, 2-3 περιοχές ανά είδος) περιγράφονται από μια κοινή εκθετική συνάρτηση (σχήμα 44A).
2. Το κάθε είδος εμφανίζεται σε ένα συγκεκριμένο τμήμα της παραπάνω καμπύλης (σχήμα 45).
3. Η θέση που καταλαμβάνει κάθε είδος πάνω στη καμπύλη αποτελεί ένδειξη της ικανότητας επιβίωσης κάτω από συνθήκες έλλειψης νερού. Για παράδειγμα, το κάθετο κομμάτι της καμπύλης ανταποκρίνεται σε είδη με χαμηλή ικανότητα επιβίωσης στη ξηρασία (όπως τα ποώδη) ενώ το οριζόντιο σε είδη καλά προσαρμοσμένα σε τέτοιες συνθήκες (όπως τα ημιφυλλοβόλα και το *P. latifolia*).
4. Το εύρος των τιμών του K_{plant} και Ψ_{leaf} αποτελεί για τα είδη ένδειξη της ποικιλομορφίας των προσαρμοστικών τους μηχανισμών (όπως στα ημιφυλλοβόλα) καθώς και της διαφορετικότητας των μηχανισμών αυτών (όπως στα σκληρόφυλλα).

3.2. $AK_{\text{plant}(\text{min})}$ – Ψ_{50} και $A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$

Σε αντιστοιχία με τη σχέση μεταξύ $AK_{\text{plant}(\text{min})}$ – Ψ_{50} (σχήμα 42), οι Maherali et al. (2004) βρήκαν μια επίσης γραμμική συσχέτιση μεταξύ του k_s – Ψ_{50} συγκεντρώνοντας δεδομένα από 128 αγγειόσπερμα και 39 κωνοφόρα ξυλώδη είδη. Παρόλα αυτά από τη μελέτη της σχέσης μεταξύ αγωγιμότητας και αντοχής στις εμβολές προκύπτουν αμφιλεγόμενα αποτελέσματα καθώς υπάρχουν έρευνες στις οποίες βρέθηκε εκθετική (Martinez-Vilalta et al. 2002, McElrone et al. 2004) ή και καμία συσχέτιση

(Sperry & Sullivan 1992, Sperry et al. 1994, Jacobsen et al. 2005) μεταξύ του $k_s - \Psi_{50}$. Είναι γεγονός πως η μελέτη περισσότερων ειδών και κυρίως λειτουργικών ομάδων θα οδηγούσε σε πιο ξεκάθαρα αποτελέσματα. Σύμφωνα με τους Martinez-Vilalta et al. (2002) η εκθετική σχέση μεταξύ $k_s - \Psi_{50}$ γίνεται φανερή μόνο όταν εξετάζεται μεγάλο εύρος τιμών και συνδυάζονται είδη με διαφορετικούς τύπους ξυλώματος.

Η αδυναμία κατασκευής VC άρα και υπολογισμού του Ψ_{50} στα ποώδη είδη έχει ως αποτέλεσμα την απουσία αυτής της λειτουργικής ομάδας από συσχετίσεις που έχουν να κάνουν με την ευπάθεια στις εμβολές τόσο στην παρούσα έρευνα όσο και στο μεγαλύτερο μέρος της βιβλιογραφίας. Παρόλα αυτά από τη σχέση μεταξύ $AK_{plant(min)} - A\Psi_{leaf(min)}$ (σχήμα 43) φαίνεται ότι τα ποώδη παίζουν σημαντικό ρόλο στη διερεύνηση ενός γενικού μηχανισμού μεταξύ ασφάλειας και αποτελεσματικότητας. Η αφαίρεση των ποωδών από τη σχέση έχει ως αποτέλεσμα την απουσία συσχέτισης.

Το $A\Psi_{leaf(min)}$ αποτελεί μια χρήσιμη παράμετρο της υδραυλικής αρχιτεκτονικής καθώς καθορίζει το εύρος του υδατικού δυναμικού που βιώνει ένα είδος κάτω από φυσικές συνθήκες. Έχει βρεθεί ότι σχετιζόμενο με την ευπάθεια στις εμβολές (εκφρασμένη ως Ψ_{50} ή Ψ_{75}) δίνει μια γραμμική συσχέτιση (Hacke et al. 2000, Hacke & Sperry 2001, Jacobsen et al. 2005, Jacobsen et al. 2007b). Στη παρούσα έρευνα η σχέση μεταξύ του $A\Psi_{leaf(min)}$ και του Ψ_{50} δεν είναι στατιστικώς σημαντική, πιθανόν λόγω του μικρού αριθμού των ειδών που συμμετέχουν στη συσχέτιση.

3.3. $K_{plant} - PLC$

Το PLC εκφράζει την απώλεια της αγωγιμότητας λόγω εμβολών και αναφέρεται στην αγωγιμότητα που προκύπτει από τη ροή του νερού διαμέσου του ξυλώματος, έτσι όπως αυτή μετρήθηκε εργαστηριακά, προκειμένου να κατασκευασθούν οι καμπύλες ευπάθειας. Ως εκ τούτου, το PLC εξαρτάται κυρίως από τα χαρακτηριστικά του ξυλώματος που διαμορφώνουν τη ροή του νερού.

Το K_{plant} αντιπροσωπεύει την αγωγιμότητα που προκύπτει από το ρεύμα διαπνοής και διαμορφώνεται, τόσο από τα χαρακτηριστικά του ξυλώματος, όσο και από τους μηχανισμούς απόκρισης του φυτού στη διαθεσιμότητα του νερού. Κάποιοι από αυτούς τους μηχανισμούς είναι η ρύθμιση του κλεισίματος των στομάτων, η πτώση των φύλλων και ποιοτικές παράμετροι της φυλλικής επιφάνειας (π.χ. παρουσία τριχώματος, κυλινδρισμός των φύλλων κ.α.).

Η εκθετική συνάρτηση μεταξύ $K_{\text{plant}} - \text{PLC}$ (σχήμα 47) εκφράζει την απόκλιση μεταξύ της αγωγιμότητας που προκύπτει από τις εμβολές του ξυλώματος ($100 - \text{PLC}$) και της αγωγιμότητας που τελικά διαμορφώνεται από το σύνολο των παραγόντων που επηρεάζουν την κίνηση του νερού (έλλειψη νερού, εμβολές, μηχανισμοί αντιμετώπισης ή αποφυγής της ξηρασίας). Έτσι αν το K_{plant} ποσοστοποιηθεί, η γραμμή $\%K_{\text{plant}}=100-\text{PLC}$ ουσιαστικά εκφράζει τη θεωρητική περίπτωση που το K_{plant} διαμορφώνεται μόνο από τις εμβολές του ξυλώματος.

Την άνοιξη όταν το ξύλωμα δεν υποφέρει από εμβολές (χαμηλό PLC) και υπάρχει επάρκεια νερού (Ψ_{soil} σταθερά υψηλό), η αγωγιμότητα είναι υψηλή και τα στόματα μένουν ανοιχτά διαπνέοντας σημαντικές ποσότητες νερού (E σταθερά υψηλό) με αποτέλεσμα την προοδευτική πτώση του Ψ_{leaf} . Τα παραπάνω οδηγούν στη μείωση του K_{plant} (λόγω της αύξησης του $\Delta\Psi$, βλέπε εξίσωση 3), η οποία φαίνεται στο κάθετο τμήμα της εκθετικής καμπύλης που περιγράφει τη σχέση $K_{\text{plant}} - \text{PLC}$ (σχήμα 47).

Με την πρόοδο της ξηρασίας το εδαφικό νερό μειώνεται και αυτό γίνεται αντιληπτό από τις ρίζες οι οποίες στέλνουν σήμα προς τα φύλλα για κλείσιμο των στομάτων έτσι ώστε να περιοριστεί η περεταίρω απώλεια νερού. Σε αυτή τη φάση η απότομη μείωση του K_{plant} σταματά (σημείο καμπής στις εκθετικές συναρτήσεις $K_{\text{plant}} - \text{PLC}$, σχήμα 47). Στη συνέχεια το φυτό επιστρατεύει, αν χρειαστεί και άλλους μηχανισμούς περιορισμού της απώλειας νερού με αποτέλεσμα τη σχετική σταθεροποίηση του K_{plant} όπως φαίνεται και στο οριζόντιο τμήμα των εκθετικών καμπύλων που περιγράφουν τη σχέση $K_{\text{plant}} - \text{PLC}$ και το οποίο πιθανόν να εκφράζει τη λειτουργία των παραπάνω μηχανισμών.

Αν ισχύει αυτό, στα είδη που δεν εμφανίζουν σταθερό K_{plant} (απουσιάζει το οριζόντιο τμήμα της καμπύλης $K_{\text{plant}} - \text{PLC}$) αλλά αυτό μειώνεται σχεδόν γραμμικά ως προς το PLC δεν θα πρέπει να ενεργοποιούνται μηχανισμοί αντιμετώπισης της ξηρασίας, όσο δε πιο απότομη είναι η πτώση του K_{plant} τόσο λιγότερο ανθεκτικά στη ξηρασία θα πρέπει να είναι. Πράγματι, τα *A. unedo* και *Q. frainetto* που εμφανίζουν απότομη μείωση του K_{plant} σε σχέση με το PLC (σχήμα 47) είναι είδη που αποφεύγουν την ξηρασία όπως φαίνεται από τα υψηλά $A\Psi_{\text{leaf}(\text{min})}$ που εμφανίζουν.

Αντίθετα είδη ανθεκτικά στη ξηρασία όπως τα ημιφυλλοβόλα και το *P. latifolia* εμφανίζουν το εκθετικό πρότυπο μεταβολής του K_{plant} σε σχέση με το PLC όπως περιγράφεται παραπάνω.

Στα είδη που απουσιάζει το κάθετο τμήμα της καμπύλης, όπως το *C. orientalis*, φαίνεται ότι ανεξαρτήτως επάρκειας νερού δεν υπάρχει δυνατότητα υψηλού K_{plant} . Στο είδος αυτό η αγωγιμότητα πιθανόν να περιορίζεται από τα ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος τα οποία

όπως βρέθηκε (σχήμα 7) δεν ευνοούν υψηλές ταχύτητες μεταφοράς του νερού.

ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Τα αποτελέσματα της παρούσας έρευνας οδηγούν στα εξής συμπεράσματα:

1. Οι στατικές παράμετροι της υδραυλικής αρχιτεκτονικής (ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος, δείκτης Huber και καμπύλες ευπάθειας), δεν παρουσίασαν κοινά χαρακτηριστικά μεταξύ ειδών που ανήκουν στην ίδια λειτουργική ομάδα.
2. Οι δυναμικές παράμετροι της υδραυλικής αρχιτεκτονικής, εμφάνισαν διαφορές μεταξύ των λειτουργικών ομάδων, καθώς και κοινά χαρακτηριστικά μέσα σε μια λειτουργική ομάδα. Συγκεκριμένα,
 - τα ποώδη χαρακτηρίζονται από υψηλές τιμές K_{plant} και Ψ_{leaf} ,
 - τα ημιφυλλοβόλα από μεγάλο εύρος τιμών σε όλες τις δυναμικές παραμέτρους που μελετήθηκαν (K_{plant} , Ψ_{leaf} , PLC και HV),
 - τα σκληρόφυλλα από σημαντικές μεταξύ τους διαφορές όσο αφορά τις τιμές των PLC και HV, καθώς και το εύρος τιμών του Ψ_{leaf} και τέλος,
 - τα φυλλοβόλα από σχετικά χαμηλές τιμές PLC και ενδιάμεσες, ως προς το συνολικό εύρος τους, τιμές K_{plant} και Ψ_{leaf} .
3. Όλα τα είδη και οι λειτουργικές ομάδες που μελετήθηκαν έχουν την τάση να ανταποκρίνονται στις δυσμενείς κλιματικές συνθήκες του μεσογειακού περιβάλλοντος μειώνοντας τις τιμές των K_{plant} και Ψ_{leaf} και αυξάνοντας τις τιμές του PLC.
4. Οι στατικές παράμετροι της υδραυλικής αρχιτεκτονικής δεν παρουσίασαν μεταβολές κατά μήκος της κλιματικής διαβάθμισης που μελετήθηκε.
5. Η αγωγιμότητα μιας λειτουργικής ομάδας, που μετρήθηκε μια δεδομένη χρονική στιγμή κατά την καλοκαιρινή περίοδο, σχετίζεται αρνητικά με το άθροισμα της θερμοκρασίας και την περίοδο ανομβρίας που προηγήθηκε της μέτρησης, ενώ κατά τη χειμερινή περίοδο τις τιμές της αγωγιμότητας διαμορφώνουν κυρίως παράμετροι που σχετίζονται με την θερμοκρασία (θετική συσχέτιση με τον μέσο όρο της θερμοκρασίας που προηγήθηκε της μέτρησης καθώς και της θερμοκρασίας κατά την ημέρα της μέτρησης).
6. Όλα τα ζευγάρια τιμών K_{plant} - Ψ_{leaf} περιγράφονται από μια κοινή εκθετική συνάρτηση, ανεξάρτητα από το είδος, τη λειτουργική ομάδα και τις μετεωρολογικές συνθήκες που επικρατούν.

7. Κάθε είδος εμφανίζεται σε ένα συγκεκριμένο τμήμα της παραπάνω συνάρτησης. Η θέση του τμήματος αυτού αποτελεί ένδειξη της ικανότητας και των στρατηγικών επιβίωσης του είδους κάτω από συνθήκες υδατικής καταπόνησης.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η παρούσα έρευνα, με τίτλο: «Υδραυλική αρχιτεκτονική στα Μεσογειακά οικοσυστήματα: μελέτη μεταξύ διαφορετικών λειτουργικών ομάδων και κατά μήκος μιας κλιματικής διαβάθμισης», πραγματοποιήθηκε στο εργαστήριο Βοτανικής του Τμήματος Βιολογικών Εφαρμογών και Τεχνολογιών του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων, κάτω από την επίβλεψη του επίκουρου καθηγητή Άρη Κυπαρίσση.

Στόχος της ήταν η διερεύνηση της σχέσης των λειτουργικών ομάδων και των κλιματικών συνθηκών που επικρατούν στο Μεσογειακό περιβάλλον με την υδραυλική αρχιτεκτονική των φυτών, καθώς επίσης και του τρόπου με τον οποίο οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των παραμέτρων της υδραυλικής αρχιτεκτονικής μπορούν να συμβάλουν στην ισορροπία μεταξύ ασφάλειας και αποτελεσματικότητας του υδραυλικού συστήματος των φυτών. Για το λόγο αυτό μελετήθηκαν στην περιοχή της Ηπείρου, τόσο εποχιακά, όσο και σε διαφορετικές ως προς το κλίμα περιοχές, στατικές (ανατομικά χαρακτηριστικά του ξυλώματος και καμπύλες ευπάθειας) και δυναμικές (K_{plant} , E , Ψ_{leaf} , PLC και HV) παράμετροι της υδραυλικής αρχιτεκτονικής, σε 9 είδη, που ανήκουν σε 4 διαφορετικές λειτουργικές ομάδες φυτών, ενώ παράλληλα διερευνήθηκαν όλες οι πιθανές συσχετίσεις μεταξύ των παραμέτρων αυτών.

Οι στατικές παράμετροι εμφάνισαν ποικιλομορφία μεταξύ των ειδών, αλλά καμία σαφή ομαδοποίηση ως προς τις λειτουργικές ομάδες και τις κλιματικές περιοχές που μελετήθηκαν. Οι δυναμικές παράμετροι ακολούθησαν ένα συγκεκριμένο εποχιακό πρότυπο μεταβολής σε όλα τα είδη, σύμφωνα με το οποίο, κατά τις δυσμενείς εποχές του καλοκαιριού και του χειμώνα, τα K_{plant} , E και Ψ_{leaf} παρουσίασαν πτώση των τιμών τους, ενώ κατά τις ευνοϊκές εποχές του φθινοπώρου και της άνοιξης, άνοδο των τιμών τους. Αντίστροφα μεταβλήθηκαν οι τιμές των PLC και HV. Διαπιστώθηκε επίσης, ότι όσο πιο ακραίες τιμές έπαιρναν οι μετεωρολογικές παράμετροι τόσο πιο ακραίες ήταν οι τιμές των K_{plant} , E και Ψ_{leaf} .

Κατά τη διερεύνηση του τρόπου και του βαθμού με τον οποίο οι μετεωρολογικές παράμετροι διαμορφώνουν των αγωγιμότητα του φυτού, προέκυψαν δυο εξισώσεις πρόγνωσης του K_{plant} από μετεωρολογικές παραμέτρους. Σύμφωνα με αυτές, το K_{plant} κατά την καλοκαιρινή περίοδο επηρεάζεται αρνητικά από το άθροισμα των μέσων ημερήσιων θερμοκρασιών και την περίοδο ανομβρίας που προηγείται μιας μέτρησης, ενώ κατά την χειμερινή περίοδο επηρεάζεται θετικά από παραμέτρους που σχετίζονται με την θερμοκρασία πριν και κατά την ημέρα της μέτρησης.

Όσον αφορά την διερεύνηση κάποιου κοινού μηχανισμού για την επίτευξη της ισορροπίας μεταξύ ασφάλειας και αποτελεσματικότητας του υδραυλικού συστήματος των φυτών, οι συσχετίσεις μεταξύ των στατικών παραμέτρων δεν οδήγησαν σε κάποιο συμπέρασμα, σε αντίθεση με τις δυναμικές παραμέτρους από όπου προέκυψε μια ισχυρή εκθετική σχέση μεταξύ των K_{plant} και Ψ_{leaf} . Παρά το γεγονός ότι η σχέση αυτή προέκυψε από το σύνολο των ειδών, των εποχών (πλην του χειμώνα) και των κλιματικών περιοχών που μελετήθηκαν, κάθε είδος εμφάνισε την δικιά του θέση πάνω στην καμπύλη $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$. Από την θέση αυτή προέκυψαν χρήσιμα συμπεράσματα για τα όρια που εισάγονται στη σχέση μεταξύ ασφάλειας και αποτελεσματικότητας και για τη στρατηγική που ακολουθείται από ένα είδος ή μια λειτουργική ομάδα για να αντιμετωπίσει την υδατική καταπόνηση.

SUMMARY

The present study, entitled “Hydraulic architecture of Mediterranean ecosystems: a study of different functional groups and along a climatic gradient”, was carried out in the Laboratory of Botany, Department of Biological Applications and Technology, University of Ioannina, Greece, under the supervision of the assistant professor Aris Kyparissis.

The aim of this study was to investigate a) the relationships between functional groups and climatic conditions of the Mediterranean ecosystems with the hydraulic architecture of plants and b) the possible existence of a common pattern between efficiency and safety of plants hydraulic system, among different species and functional groups. To that purpose, static (xylem anatomical characteristics and VCs) and dynamic (K_{plant} , E , Ψ_{leaf} , PLC and HV) parameters of hydraulic architecture were studied seasonally, across a climatic gradient for nine species, belonging to four functional groups, in the region of Epirus, Greece.

Static parameters showed a considerable diversity between species and no distinct pattern between functional groups and climatic regions. On the other hand, dynamic parameters followed a common seasonal pattern for all species, with, K_{plant} , E and Ψ_{leaf} showing low values during the unfavorable seasons of the Mediterranean environment (summer and winter) and high values during the favorable seasons of autumn and spring. The inverse pattern was found for PLC and HV. Furthermore, K_{plant} , E and Ψ_{leaf} tend to show extreme values when extreme meteorological conditions prevail.

In an attempt to find out how meteorological conditions may affect plants conductivity, two equations for K_{plant} simulation became available. According to them, during summer K_{plant} is negatively affected by mean daily temperature and duration of drought period before measurement and during winter is positively affected by temperature before and during the day of measurement.

Finally, correlations between static parameters did not show any pattern between safety and efficiency. However, correlations between dynamic parameters showed that a strong exponential relationship between K_{plant} and Ψ_{leaf} was evident for all studied species. Furthermore, each species is represented by a different part and/or range of the $K_{\text{plant}} - \Psi_{\text{leaf}}$ relationship, indicative of its adaptive mechanisms and capacity for survival under water stress conditions.

ΣΥΝΤΟΜΟΓΡΑΦΙΕΣ

Σύμβολο	Ερμηνεία	Μονάδες
A5 και A10	αριθμός ημερών που προηγήθηκαν μιας μέτρησης K_{plant} και παρουσίασαν βροχόπτωση <5mm και <10mm, αντίστοιχα	-
$AK_{plant(min)}$	απόλυτα ελάχιστο K_{plant} ενός είδους λόγω καλοκαιρινής ξηρασίας	$mmol\ m^{-2}\ MPa^{-1}\ s^{-1}$
Au	<i>Arbutus unedo</i> L.	
$A\Psi_{leaf(min)}$	απόλυτα ελάχιστο Ψ_{leaf} ενός είδους λόγω καλοκαιρινής ξηρασίας	MPa
B5, B15, B30, B45 και B60	άθροισμα των βροχοπτώσεων των 5, 15, 30, 45 και 60 ημερών αντίστοιχα, που προηγήθηκαν μιας μέτρησης K_{plant}	mm
Cc	<i>Cistus creticus</i> L.	
Co	<i>Carpinus orientalis</i> Mill.	
D_h	υδραυλικός σταθμισμένη μέση διάμετρος αγγείων	μm
D_{mean}	μέση διάμετρος αγγείων	μm
$\Delta\Psi$	διαφορά υδατικού δυναμικού	MPa
E	μέγιστη ημερήσια διαπνοή	$mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$
Gm	<i>Geranium molle</i> L.	
Ho	<i>Helleborus odoratus</i> L. subsp. <i>cyclophyllus</i> (A. Braun) Strid	
HV	δείκτης Huber	-
K%	ποσοστό συμμετοχής των αγγείων μια κλάσης διαμέτρου στη συνολική αγωγιμότητα	%
k_i	ειδική φυλλική υδραυλική αγωγιμότητα του ξυλώματος	$Kg\ s^{-1}\ Mpa^{-1}\ m^{-1}$
K_{plant}	αγωγιμότητα του φυτού	$mmol\ m^{-2}\ MPa^{-1}\ s^{-1}$
$K_{plant(max)}$	το μέγιστο K_{plant} για κάθε είδος και κλιματική περιοχή	$mmol\ m^{-2}\ MPa^{-1}\ s^{-2}$
k_s	ειδική υδραυλική αγωγιμότητα του ξυλώματος	$Kg\ s^{-1}\ Mpa^{-1}\ m^{-1}$
$K_{ομ}$	ομαλοποιημένο ως προς το είδος και την κλιματική περιοχή K_{plant}	$mmol\ m^{-2}\ MPa^{-1}\ s^{-2}$
LA	φυλλική επιφάνεια	m^2
LSCt	θεωρητική ειδική φυλλική αγωγιμότητα	μm^2

Σύμβολο	Ερμηνεία	Μονάδες
N%	ποσοστό του αριθμού των αγγείων μια κλάσης διαμέτρου	%
Pa	<i>Pyrus amygdaliformis</i> Vill.	
Pf	<i>Phlomis fruticosa</i> L.	
Pl	<i>Phillyrea latifolia</i> L.	
PLC	ποσοστό μείωσης της αγωγιμότητας λόγω εμβολών	%
Qf	<i>Quercus frainetto</i> Ten.	
SE _{min}	ελάχιστο εποχιακό E	mmol m ⁻² s ⁻¹
SK _{plant(min)}	ελάχιστο εποχιακό K _{plant}	mmol m ⁻² MPa ⁻¹ s ⁻²
sumT5, sumT15, sum30, sum 45 και sum 60	άθροισμα της μέσης ημερήσιας θερμοκρασίας των 5, 15, 30, 45 και 60 ημερών αντίστοιχα, που προηγήθηκαν μιας μέτρησης	°C
SΨ _{leaf(min)}	ελάχιστο εποχιακό Ψ _{leaf}	MPa
T5, T15, T30 και T45	μέσος όρος της ημερήσιας θερμοκρασίας των 5, 15, 30 και 45 ημερών αντίστοιχα, που προηγήθηκαν μιας μέτρησης K _{plant}	°C
T _{meas}	θερμοκρασία μεσημεριού κατά την ημέρα της μέτρησης του K _{plant} (από ένδειξη πορομέτρου)	°C
VD	πυκνότητα αγγείων	αγγεία/mm ²
Ψ50	υδατικό δυναμικό που έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία εμβολών που προκαλούν απώλεια του 50% της αγωγιμότητας	MPa
Ψ _{leaf}	ελάχιστο ημερήσιο υδατικό δυναμικό φύλλου	MPa
Ψ _{pd}	πρωινό υδατικό δυναμικό φύλλου	MPa
Ψ _{soil}	υδατικό δυναμικό του εδάφους	MPa

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Αθανασιάδης, Ν.Η. 1978. Δασική Φυτοκοινωνιολογία. Γιαχούδη-Γιαπούλη, Θεσσαλονίκη, σελ. 119.
- Αθανασιάδης, Ν.Η. 1986. Δασική Βοτανική. Δέντρα και Θάμνοι των Δασών της Ελλάδας. Μέρος II. Γιαχούδη-Γιαπούλη. Θεσσαλονίκη, σελ.309.
- Αραμπατζής, Θ.Ι. 1998-2001. Θάμνοι και Δέντρα στην Ελλάδα. Οικολογική Κίνηση Δράμας, Τεχνολογικό Εκπαιδευτικό Ίδρυμα Καβάλας. Τομ. 1-2. Δράμα.
- Antonova, G.F. and V.V. Stasova. 1993. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. *Trees*. 7:214-219.
- Aranda, I., L. Dil, and J.A. Pardos. 2005. Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implication for water use of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl] in South Europe. *Plant Ecology*.179:155-167.
- Baas, P. 1982. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy history and perspectives. *In* *New Perspectives in Wood Anatomy* (ed. P. Baas). Martinus Nijhoff/Dr W. Junk, The Hague, pp. 23-58.
- Bass, P., E. Werker and A. Fahn. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bulletin*. 4:141-159.
- Baquedano, F.J. and F.J. Castillo. 2006. Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spenders *Quercus coccifera* and *Quercus ilex*. *Trees*. 20:689-700.
- Breda, N., H. Cochard, E. Dreyer and A. Granier. 1993. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*). Seasonal evolution and effects of severe drought. *Canadian Journal of Forest Research* 23:1136-1143.
- Bombelli, A. and L. Gratani. 2003. Interspecific differences of leaf gas exchange and water relation of three evergreen Mediterranean shrub species. *Photosynthetica*. 41:619-625.
- Bush, S.E., D.E. Pataki, K.R. Hultine, A.G. West, J.S. Sperry and J.R. Ehleringer. 2008. Wood anatomy constrains stomatal responses to atmospheric vapor pressure deficit in irrigated, urban trees. *Oecologia*. 156:13-20.
- Carlquist, S. 2001. *Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. 2ed Edn. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany, 488 p.

- Castro-Diez, P., J.P. Puyravaud, J.H.C. Cornelissen, and P. Villar-Salvador. 1998. Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*. 116:57-66.
- Cavender-Bares, J. and N.M. Holbrook. 2001. Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. *Plant Cell and Environment*. 24:1243-1256.
- Cavender-Bares, J., P. Cortes, S. Rambal, B. Miles and A. Rocheteau. 2005. Summer and winter sensitivity of leaves and xylem to minimum freezing temperatures: a comparison of co-occurring Mediterranean oaks that differ in leaf lifespan. *New Phytologist*. 168:597-620.
- Choat, B., J.A.M. Holtum, J.G. Luly and M.C. Ball. 2000. Hydraulic architecture of seasonal dry rainforest species of differing leaf phenology from North Queensland, Australia. *Ecological Society of America – Abstract of 85th Annual Meeting*. 73 p.
- Choat, B., T.W. Brodie, A.R. Cobb M.A. Zwieniecki and N.M. Holbrook. 2006. Direct measurements of intervessel pit membrane hydraulic resistance in two angiosperm tree species. *American Journal of Botany*. 93:993-1000.
- Choat, B., A.R. Cobb and S. Jansen. 2008. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytologist*. 177:608-626.
- Cinnirella, S., F. Magnani, A. Saracino and M. Borghetti. 2002. Response of mature *Pinus laricio* plantation to a three-year restriction of water supply: structural and functional acclimation to drought. *Tree Physiology*. 22:21-30.
- Cochard, H. and M.T. Tyree. 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiology*. 6:393-407.
- Cochard, H. 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiology*. 11:73-83.
- Corcuera, L., J.J. Camarero and E. Gil-Pelegrin. 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees*. 18:83-93.
- Cordero, R.A. and E.T. Nilson. 2002. Effects of summer drought and winter freezing on stem hydraulic conductivity of *Rhododendron* species from contrasting climates. *Tree Physiology*. 22: 919-928.
- Cornwell, W.K., R. Bhaskar, L. Sack, S. Cordell and C.K. Lurch. 2007. Adjustment of structure and function of Hawaiian *Metrosideros*

- polymorpha* at high vs. low precipitation. *Functional Ecology*. 21:1063-1071.
- Cruziat, P., H. Cochard and T. Ameglio. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*. 59:723-752.
- Davis, S.D., J.S. Sperry, and G. Hacke. 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany*. 86: 1367-1372.
- Di Castri, F. 1981. Mediterranean-type shrublands of the world. *In* Mediterranean-type shrublands. *Ecosystems of the world* N.11. (ed. F. Di Castri, D.W. Goodball and R.L. Specht). Elsevier, Amsterdam, pp. 1-52.
- Dickison, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press, USA, 533 p.
- Domec, J.C. and B.L. Gartner. 2002. Age- and position-related changes in hydraulic versus mechanical dysfunction of xylem: inferring the design criteria for Douglas-fir wood structure. *Tree Physiology*. 22:91-104.
- Ellmore, G.S. and F.W. Ewers. 1986. Fluid flow in the outermost xylem increment of ring-porous tree, *Ulmus americana*. *American Journal of Botany*. 73:1771-1774.
- Ewers, F.W., H. Cochard and M.T. Tyree. 1997. A survey of root pressures in vines of a tropical lowland forest. *Oecologia*. 110:191-196.
- Fisher, J.B., G.A. Angeles, F.W. Ewers and J. Lopez-Portillo. 1997. Survey of root pressure in tropical vines and woody species. *International Journal of Plant Sciences*. 158:44-50.
- Gill, D.S. and B.E. Mahall. 1986. Quantitative phenology and water relations of an evergreen and deciduous chaparral shrub. *Ecological Monographs*. 56: 127-143.
- Gorsuch, D.M. and S F. Oberbauer. 2002. Effects of mid-season frost and elevated growing season temperature on stomatal conductance and specific xylem conductivity of arctic shrub, *Salix pulchra*. *Tree Physiology*. 22:1027-1034.
- Gorsuch, D.M., S F. Oberbauer and J.B. Fisher. 2001. Comparative vessel anatomy of arctic deciduous and evergreen dicots. *American Journal of Botany*. 88:1643-1649.
- Gratani, L. and A. Bombelli. 2000. Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus*. *Environmental and Experimental Botany*. 43:141-153.

- Grammatikopoulos, G., A. Kypris and Y. Manetas. 1995. Seasonal and diurnal gas characteristics and water relations of the drought semi-deciduous shrub *Phlomis fruticosa* L. under Mediterranean field conditions. *Flora*. 190:71-78.
- Hacke, U. and J.J. Sauter. 1995. Xylem dysfunction during winter and recovery of hydraulic conductivity in diffuse-porous and ring-porous trees. *Oecologia*. 105:435-439.
- Hacke, U.G., J.S. Sperry, and J. Pittermann. 2000. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*. 1:31-41.
- Hacke, U.G. and J.S. Sperry. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 4:97-115.
- Hacke, U.G., J.S. Sperry, W.T. Pockman, S.D. Davis and K.A. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*. 126:457-461.
- Hacke, U.G. and J.S. Sperry. 2003. Limits to xylem refilling under negative pressure in *Laurus nobilis* and *Acer negundo*. *Plant Cell and Environment*. 26:303-311.
- Hacke, U.G., J.S. Sperry, J.K. Wheeler and L. Castro. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*. 26:689-701.
- Harley, P.C., J.D. Tenhunen, W. Beyschlag and O.L. Lange. 1987. Seasonal changes in net photosynthetic rates and photosynthetic capacity in leaves of *Cistus salvifolius*, a European Mediterranean semi-deciduous shrub. *Oecologia*. 74:380-388.
- Holm, L.M., T.P. Jahn, A.L. Moller, J.K. Schjoerring, D. Ferri, D.A. Klaerke and T. Zeuthen. 2005. NH₃ and NH₄⁺ permeability in aquaporin-expressing *Xenopus* oocytes. *Pflügers Archiv*. 450:415-428.
- Hubbard, R.M., M.G. Ryan, V. Stiller and J.S. Sperry. 2001. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant Cell and Environment*. 24:113-121.
- Hubbard, R.M., B.J. Bond, R.S. Senock and M.G. Ryan. 2002. Effects of branch height on leaf gas exchange, branch hydraulic conductance and branch sap flux in open-grown ponderosa pine. *Tree Physiology*. 22:575-581.
- Irvine, J., M.P. Perks, F. Magnani and J. Grace. 1998. The response of *Pinus silvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiology*. 18:393-402.

- Jacobsen, A.L., F.W. Ewers, R.B. Pratt, W. A. Paddock III and S.D. Davis. 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology*. 139:546-556.
- Jacobsen, A.L., R.B. Pratt, S.D. Davis and F.W. Ewers. 2007a. Cavitation resistance and seasonal hydraulics differ among three arid Californian plant communities. *Plant Cell and Environment*. 30:1599-1609.
- Jacobsen, A.L., R.B. Pratt, F.W. Ewers and S.D. Davis. 2007b. Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California. *Ecological Monographs*. 77:99-115.
- Kaldenhoff, R., M. Ribas-Carbo, J.F. Sans, C. Lovisolo, M. Heckwolf and N. Uehlein. 2008. Aquaporins and plant water balance. *Plant Cell and Environment*. 31:658-666.
- Kaufmann, M. 1995. To live fast or not: growth vigor and longevity of old-growth ponderosa pine. *Tree Physiology*. 16:139-144.
- Kikuta, S.B., M.A. Lo Gullo, A. Nardini, H. Richter and S. Salleo. 1997. Ultrasound acoustic emissions from dehydrating leaves of deciduous and evergreen trees. *Plant Cell and Environment*. 20:1381-1390.
- Koide, R.T., R.H. Robichaux, S.R. Morse and C.M. Smith. 1989. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. *In* *Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation* (ed. R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney and W. Rundel). Chapman and Hall, New York, pp 161-183.
- Kolb, K.J. and S.D. Davis. 1994. Drought tolerance and xylem embolism in co-occurring species of coastal sage and chaparral. *Ecology*. 75:648-659.
- Kolb, K.J. and J.S. Sperry. 1999. Transport constrains on water use by the Great Basin shrub, *Artemisia tridentata*. *Plant Cell and Environment*. 22:925-935.
- Κολοβού, Χ. 2007. Εποχιακές διακυμάνσεις εμβολών σε σχέση με λειτουργικά χαρακτηριστικά μεσογειακών φυτών (πτυχιακή εργασία). Πανεπιστήμιο Ιωαννίνων, Τμήμα Βιολογικών Εφαρμογών και Τεχνολογιών, Ιωάννινα, σελ. 61.
- Kyparissis, A. and Y. Manetas. 1993a. Autumn revival of summer leaves in the seasonal dimorphic drought semi-deciduous Mediterranean shrub *Phlomis fruticosa* L. *Acta Oecologia*. 14:725-737.
- Kyparissis, A. and Y. Manetas. 1993b. Seasonal leaf dimorphism in a semi-deciduous Mediterranean shrub: ecophysiological comparisons between winter and summer leaves. *Acta Oecologia*. 14:23-32.

- Larcher, W. 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems*. 134:279-295.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 4ed Edn. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany, 513 p.
- Λεβίζου, Ε. και Α. Κυπαρίσσης. 2005. Οικοφυσιολογία Μεσογειακών Φυτών. Πανεπιστήμιο Ιωαννίνων. Τμήμα Βιολογικών Εφαρμογών και Τεχνολογιών, Ιωάννινα, σελ.83.
- Lewis, A.M., V.D. Harnden and M.T. Tyree. 1994. Collapse of water-stress emboli in the tracheids of *Thuja occidentalis* L. *Plant Physiology*. 106:1639-1646.
- Llorens, L., J., Penuelas and I. Filella. 2003. Diurnal and seasonal variations in the photosynthetic performance and water relations of two co-occurring Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*. *Physiologia Plantarum*. 118:84-95.
- Lo Gullo, M., A. Nardini, P. Trifilo and S. Salleo. 2005. Diurnal and seasonal variations in leaf hydraulic conductance in evergreen and deciduous trees. *Tree Physiology*. 25:505-512.
- Macinnis-Ng, C., K. McClenahan and D. Eamus. 2004. Convergence in hydraulic architecture, water relation and primary productivity amongst habitats and across seasons in Sydney. *Functional Plant Biology*. 31:429-439.
- Maherali, H. and E. DeLucia. 2000a. Xylem conductivity and vulnerability to cavitation of ponderosa pine growing in contrasting climates. *Tree Physiology*. 20:859-867.
- Maherali, H. and E. DeLucia. 2000b. Interactive effects of elevated CO₂ and temperature on water transport in ponderosa pine. *American Journal of Botany*. 87(2):243-249.
- Maherali, H., W.T. Pockman and R.B. Jackson. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of wood plants to xylem cavitation. *Ecology*. 85:2184-2199.
- Magnani F. and M. Borghetti M. 1995. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. *Plant Cell and Environment*. 18:689-696.
- Martinez-Ferri, E., L. Balaguer, F. Valladares, J.M. Chico and E. Manrique. 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology*. 20:131-138.
- Martinez-Vilalta, J., E. Prat, I. Oliveras and J. Pinol. 2002. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia*. 133:19-29.

- Martinez-Vilalta, J., M. Mangiron, R. Ogaya, M. Sauret, L. Serrano, J. Penuelas and J. Pinol. 2003. Sap flow of three co-occurring Mediterranean woody species under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiology*. 23:747-758.
- McElrone, A.J., W.T. Pockman, J. Martinez-Vilalta and R.B. Jackson. 2004. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytologist*. 163:507-517.
- Mencuccini, M. and J. Grace. 1994. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology*. 15:1-10.
- Mencuccini, M. 2003. The ecological significance of long-distance water transport; short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic cost of stature across plant life forms. *Plant Cell and Environment*. 26:163-182.
- Milburn, J.A. and J. Kallarackal. 1991. Sap exudation. *In Physiology of Trees* (ed. A.S. Raghavendra). Wiley, New York, pp 385-402.
- Mitrakos, K. 1980. A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologia*. 1:245-252.
- Nardini, A. and S. Salleo. 2000. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? *Trees*. 15:14-24.
- Nardini, A., S. Salleo, M.A. LoGullo and F. Pitt. 2000. Different responses to drought and freeze stress of *Quercus ilex* L. growing along a latitudinal gradient. *Plant Ecology*. 148:139-147.
- Nardini, A. 2001. Are sclerophylls and malacophylls hydraulically different? *Biologia Plantarum*. 44:239-245.
- Nardini A., M. Ramani, E. Gortan and S. Salleo. 2008. Vein recovery from embolism occurs under negative pressure of sunflower (*Helianthus annuus*). *Physiologia Plantarum*. 133:755-764.
- Noshiro, S., M. Suzuki and H. Ohba. 1995. Ecological wood anatomy of Nepalese *Rhododendron* (Ericaceae). 1. Interspecific variation. *Journal of Plant Research*. 108:1-9.
- Oberdorfer, E. 1990. *Pflanzensoziologische Exkursions Flora*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1050 p.
- Ogaya, R. and J. Penuelas. 2003. Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environmental and Experimental Botany*. 50:137-148.
- Oren, R., K.S. Werk and E.D. Schulze. 1986. Relationships between foliage and conducting xylem in *Picea abies* (L.) Karst. *Trees*. 1:61-69.
- Orshan, G. 1963. Seasonal dimorphism of desert and Mediterranean chamaephytes and its significance as a factor in their water

- economy. *In* The Water Relations of Plants (ed. A.J. Rutter and F.H. Whitehead). Blackwell, Oxford, pp. 206-222.
- Pallardy, S.G. 1987. Hydraulic architecture and conductivity: an overview. *In* Structural and functional responses to environmental stresses: water storage, 14 international botanical Congress (ed. K.H. Creed, H. Richter and T.M. Hinckley). SPB Academic Publishing, Hague, pp. 3-19.
- Pammenter, N.W. and C. Vander Willigen. 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*. 18:589-593.
- Parker, J. 1963. Cold resistance in woody plants. *Botanical Review*. 29:124-201.
- Penuelas, J., I. Filella, J. Llusia, D. Siscart, and J. Pinol. 1998. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Journal of Experimental Botany*. 319:229-238.
- Pignatelli, S. 1982. Flora d' Italia. Vols 1-3. Bologna.
- Pittermann, J. and J. Sperry. 2003. Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing-induced embolism in conifers. *Tree Physiology*. 23:907-914.
- Pockman, W. and J.S. Sperry. 1997. Freezing-induced xylem cavitation and the northern limit of *Larrea tridentata*. *Oecologia*. 109:19-27.
- Preston, K.A. and D.D. Ackerly. 2003. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany*. 90:1502-1512.
- Prior, L.D. and D. Eamus. 2000. Seasonal changes in hydraulic conductance, xylem embolism and leaf area in *Eucalyptus tetrodonta* and *Eucalyptus miniata* saplings in a north Australian savanna. *Plant Cell and Environment*. 23:955-965.
- Protz, C.G., U. Silins and V.J. Lieffers. 2000. Reduction in branch sapwood hydraulic permeability as a factor limiting survival of lower branches of lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research*. 30:1088-1095.
- Robet, E.M., N. Koedam, H. Beeckman and N. Schmitz. 2009. A safe hydraulic architecture as wood anatomical explanation for the difference in distribution of the mangroves *Avicennia* and *Rhizophora*. *Functional Ecology*. 23:649-657.
- Ridge, I. 2002a. Water and transport in plants. *In* Plants (ed. I. Ridge). Oxford University Press, Oxford, pp. 105-165.
- Ridge, I. 2002b. Photosynthesis. *In* Plants (ed. I. Ridge). Oxford University Press, Oxford, pp. 53-103.

- Sakr, S., G. Alves, R. Morillon, K. Maurel, M. Decourteix, A. Guilliot, P. Fleurat-Lessard, J.L. Julien and M.J. Chrispeels. 2003. Plasma membrane aquaporins are involved in winter embolism recovery in walnut tree. *Plant Physiology*. 133:630-641.
- Salleo, S., T.M. Hinckley, S.B. Kikuta, M.A. Lo Gullo, P. Weilgony, T.M. Yoon and H. Richter. 1992. A method for inducing xylem emboli in situ: experiments with a field-grown tree. *Plant Cell and Environment*. 15:491-497.
- Salleo, S., M.A. Lo Gullo, D. De Paoli and M. Zippo. 1996. Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: a possible mechanism. *New Phytologist*. 132:47-56.
- Salleo, S., A. Nardini, F. Pitt and M.A. Lo Gullo. 2000. Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in Laurel (*Laurus nobilis* L.). *Plant Cell and Environment*. 23:71-79.
- Salleo, S., M.A. Lo Gullo, P. Trifilo and A. Nardini. 2004. New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L. *Plant Cell and Environment*. 27:1065-1076.
- Searson, M.J., D.S. Thomas, K.D. Montagu and J.P. Conroy. 2004. Wood density and anatomy of water-limited eucalypts. *Tree Physiology*. 24:1295-1302.
- Sellin, A. and P. Kupper. 2006. Spatial variation in sapwood area to leaf area ratio and specific leaf area within a crown of silver birch. *Trees*. 20:311-319.
- Sellin, A., R. Andrus and R. Mart. 2008. Distribution of vessel size, vessel density and xylem conducting efficiency within a crown of silver birch (*Betula pendula*). *Trees* 22:205-216.
- Shunway, D.L., K.C. Steiner, and T.E. Kolb. 1993. Variation in seedling hydraulic architecture as a function of species and environment. *Tree Physiology*. 12:41-54.
- Σούλης, Β. Ν. 1994. Το Κλίμα της Ηπείρου. σελ. 99.
- Sperry, J.S., N.M. Holbrook, M.H. Zimmermann and M.T. Tyree. 1987. Spring filling of xylem vessels in wild grapevine. *Plant Physiology*. 83:414-417.
- Sperry, J.S., J.R. Donnelly and Tyree M.T. 1988a. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell and Environment*. 11:35-40.
- Sperry, J.S., J.R. Donnelly and M.T. Tyree. 1988b. Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum*). *American Journal of Botany*. 75:1212-1218.
- Sperry, J.S. and M.T. Tyree. 1988. Mechanism of water stress-induced

- xylem embolism. *Plant Physiology*. 88:581-587.
- Sperry, J.S. and M.T. Tyree. 1990. Water-stress-induced xylem embolism in tree species of conifers. *Plant Cell and Environment*. 13:427-436.
- Sperry, J.S. and J.E.M. Sullivan. 1992. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifers species. *Plant Physiology*. 100:605-613.
- Sperry, J.S., N.N. Alder and S.E. Eastlack. 1993. The effect of reduced hydraulic conductance on stomatal conductance and xylem cavitation. *Journal of Experimental Botany*. 263:1075-1082.
- Sperry, J.S. and W.T. Pockman. 1993. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell and Environment*. 16:279-287.
- Sperry, J.S., K.L. Nichols, E.M. Sullivan and S.E. Eastlack. 1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of Northern Utah and Interior Alaska. *Ecology*. 75:1736-1752.
- Stiller, V., J.S. Sperry and R. Lafitte. 2005. Embolized conduits of rice (*Oryza sativa*, Poaceae) refill despite negative xylem pressure. *American Journal of Botany*. 92:1970-1974.
- Strid, A. 1986. *Mountain Flora of Greece*, Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain, 822 p.
- Strid, A. and K. Tan. 2002. *Flora Hellenica*, Vol. 2. A. R. G. Gantner Verlag K.G., Germany, 380 p.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology*. 3ed Edn. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 690 p.
- Tognetti, R. and M. Borghetti. 1994. Formation and seasonal occurrence of xylem embolism in *Alnus cordata*. *Tree Physiology*. 14:241-250.
- Tognetti, R., M. Michelozzi and A. Giovannelli. 1997. Geographical variation in water relations, hydraulic architecture and terpene composition of Aleppo pine seedlings from Italian provenances. *Tree Physiology*. 17:241-250.
- Tognetti, R., A. Longobucco and A. Raschi. 1998. Vulnerability of xylem to embolism in relation to plant hydraulic resistance in *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* co-occurring in a Mediterranean coppice stand in central Italy. *New Phytologist*. 139:437-447.
- Tognetti, R., A. Longobucco and A. Raschi. 1999. Seasonal embolism and xylem vulnerability in deciduous and evergreen Mediterranean trees influenced by proximity to a carbon dioxide spring. *Tree Physiology*. 19:271-277.
- Tselepidakis, I.G. and G.A. Theoharatos. 1989. A bioclimatic classification of the Greek area. *Theoretical and Applied*

- Climatology. 40:147-153.
- Tyree, M.T. and J.S. Sperry. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology*. 88:574-580.
- Tyree, M.T. and J.S. Sperry. 1989. The vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 40:19-38.
- Tyree, M.T. and F.W. Ewers. 1991. Tansley review No. 34. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*. 119:345-360.
- Uehlein, N., C. Lovisolo, F. Siefritz and R. Kaldenhoff. 2003. The tobacco aquaporin NtAQP1 is a membrane CO₂ pore with physiological functions. *Nature*. 425:734-737.
- Van Ieperen, W. 2007. Ion-mediated changes of xylem hydraulic resistance *in planta*: fact or fiction? *Trends in Plant Science*. 12:137-142.
- Villar-Salvador, P., P. Castro-Diez, C. Perez-Rontome and G. Montserrat-Marti. 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (*Fagaceae*) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees* 12:90-96.
- Vogt, U.K. 2001. Hydraulic vulnerability, vessel refilling, and seasonal courses of stem water potential of *Sorbus aucuparia* L. and *Sambucus nigra* L. *Journal of Experimental Botany*. 52:1527-1536.
- Wheeler, J.K., J.S. Sperry, U.G. Hacke and N. Hoang. 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant Cell and Environment*. 28:1-13.
- Wnag, J.R. 2005. Spring and summer hydraulic conductivity of 14 woody species of sub-boreal forest in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 35:2727-2733.
- Willigen, C.V. and Pammenter N.W. 1998. Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of *Eucalyptus* ssp. at contrasting sites. *Tree Physiology*. 18:595-600.
- Willson, C.J. and R.B. Jackson. 2006. Xylem cavitation caused by drought and freezing stress in four co-occurring Juniperus species. *Physiologia Plantarum*. 127:374-382.
- Yool, A.J. and A.M. Weinstein. 2002. New roles for old holes: ion channel function in aquaporin-1. *News in Physiological Sciences*. 17:68-72.
- Zhang, S.Y., P. Baas and M. Zandee. 1992. Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habit and phenology. *IAWA*

Journal. 13:307-349.

Zimmerman, M.H. 1983. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany, 143 p.

Zwieniecki, M.A., P.J. Melcher and N.M. Holbrook. 2001. Hydrogel control of xylem hydraulic resistance in plants. *Science*. 291:1059-1062.

Zwieniecki, M.A., P.J. Melcher, T.S. Field and N.M. Holbrook. 2004. A potential role for xylem-phloem interactions in the hydraulic architecture of trees: effects of phloem gridling on xylem hydraulic conductance. *Tree Physiology*. 24:911-917.

