

ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑΣ ΦΥΤΩΝ

**Αλληλεπιδράσεις Μεταξύ Παραμέτρων των Ετεροβαρών Φύλλων
Φυτικών Ειδών της Χλωρίδας των Ακαρνανικών Ορέων**

ΧΡΗΣΤΟΣ Γ. ΣΑΚΑΡΙΚΟΣ

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

ΑΘΗΝΑ 2011

Το θέμα της παρούσας μεταπτυχιακής μελέτης και η τριμελής εξεταστική επιτροπή εγκρίθηκαν με απόφαση της Γενικής Συνέλευσης Ειδικής Σύνοψης του Τμήματος Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας (ΓΣΕΣ 7^η / 15-12-2010).

ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

Γεώργιος Καραμπουρνιώτης, Καθηγητής (Επιβλέπων)

Γεώργιος Αϊβαλάκης, Αναπληρωτής Καθηγητής (Μέλος)

Γεώργιος Λιακόπουλος, Λέκτορας (Μέλος)

Περιεχόμενα

Περιεχόμενα	5
Περίληψη	7
Abstract	9
Πρόλογος	11
I. Εισαγωγή	13
I.1. Σχέσεις δομής – λειτουργίας στα φύλλα	13
I.2. Οι οπτικές ιδιότητες των φύλλων	17
I.3. Ετεροβαρή – Ομοβαρή φύλλα	21
I.4. Οικονομικό φάσμα των φύλλων	25
I.5. Φαινολικές ουσίες	26
I.6. Φωτοπροστατευτική δράση φαινολικών ουσιών	28
I.7. Κλίμα, βλάστηση και χαρακτηριστικά Μεσογειακών οικοσυστημάτων	29
I.8. Βιομορφές	33
I.9. Τα Ακαρνανικά Όρη	34
I.10. Η χλωρίδα των Ακαρνανικών Ορέων	35
II. Σκοπός της εργασίας	37
III. Υλικά και Μέθοδοι	39
III.1. Φυτικό υλικό	39
III.2. Δειγματοληψίες	39
III.3. Μορφολογικές και ανατομικές παράμετροι	39
III.3.1. Μέτρηση πάχους φύλλου (LT)	39
III.3.2. Μέτρηση συνολικής επιφάνειας και ξηρού βάρους φύλλου – Υπολογισμός μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA)	39
III.3.3. Υπολογισμός πυκνότητας φύλλου (LD)	39
III.3.4. Μέτρηση ποσοστού διαφανών περιοχών του ελάσματος (TLA)	40
III.3.5. Υπολογισμός μήκους μίσχου (Petiole length)	40
III.3.6. Ανίχνευση ύπαρξης τριχώματος, κρυστάλλων και ανθοκυανών στην επιφάνεια των φύλλων	40
III.3.7. Μέτρηση συγκέντρωσης ολικών φαινολικών των φύλλων (TP)	40
III.4. Στατιστική ανάλυση	41
IV. Αποτελέσματα	43
IV.1. Περιοχή έρευνας	43
IV.1. Παράμετροι που μελετήθηκαν	43
IV.1.1. Μορφολογικές παράμετροι	43
IV.1.2. Βιοχημικές παράμετροι	43
IV.1.3. Προσδιορισμός των μορφολογικών και βιοχημικών παραμέτρων	43
IV.1.4. Συσχετίσεις παραμέτρων	44
V. Συζήτηση	53
VI. Βιβλιογραφία	57

Περίληψη

Σκοπός της παρούσας εργασίας ήταν η καταγραφή μορφολογικών και βιοχημικών παραμέτρων ενός αξιόλογου ποσοστού της χλωρίδας των Ακαρνανικών Ορέων. Αυτή η καταγραφή έδωσε την δυνατότητα να διαπιστωθεί εάν παρατηρούνται στατιστικά σημαντικές συσχετίσεις μεταξύ των υπό εξέταση παραμέτρων.

Για τον σκοπό αυτό επιλέχθηκαν 110 αντιπροσωπευτικά είδη της χλωρίδας των Ακαρνανικών Ορέων στα φύλλα των οποίων προσδιορίστηκαν οι επιθυμητές παράμετροι. Τέλος, ακολούθησε η επεξεργασία των αποτελεσμάτων και η στατιστική ανάλυση για την μελέτη όλων των συσχετίσεων μεταξύ των παραμέτρων και την εξαγωγή των συμπερασμάτων.

Τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας επιβεβαίωσαν την ύπαρξη συσχετίσεων μεταξύ ορισμένων παραμέτρων (σύμφωνα με το οικονομικό φάσμα των φύλλων), όπως επίσης και την διαφοροποίηση των ετεροβαρών έναντι των ομοβαρών φύλλων ως προς τις εξεταζόμενες παραμέτρους.

Στα ετεροβαρή φύλλα βρέθηκε ότι υπάρχει σημαντική συσχέτιση μεταξύ της επιφάνειας των διαφανών περιοχών του ελάσματος (TLA) και της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA), καθώς και της συγκέντρωσης των φαινολικών ουσιών. Η συγκέντρωση επίσης των φαινολικών ουσιών, τόσο στα ετεροβαρή, όσο και στα ομοβαρή φύλλα σχετίστηκε με την μάζα ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) και τη πυκνότητα του φύλλου (LD).

Η σύνδεση μεταξύ κρίσιμων παραμέτρων του οικονομικού φάσματος των φύλλων και της συγκέντρωσης των φαινολικών ουσιών υποδηλώνει ότι σε εξελικτικό επίπεδο θα πρέπει να υπάρχει από κοινού διαμόρφωση των αναπτυξιακών και αμυντικών λειτουργιών των φύλλων, ενώ κομβικό ρόλο παίζει ο αρχιτεκτονικός σχεδιασμός, δηλ. η ύπαρξη ή όχι διαφανών περιοχών στο έλασμα.

Λέξεις κλειδιά: ετεροβαρή φύλλα, ομοβαρή φύλλα, φαινολικές ενώσεις, προεκτάσεις δεσμικού κολεού, οικονομικό φάσμα των φύλλων, άμυνα

Abstract

The purpose of this study was to record the morphological and biochemical parameters of a significant percentage of the flora of Akarnanian Mountains. This recording provided the ability to determine if any statistically significant correlations between parameters exist.

For this purpose, 110 representative species of flora of Akarnanian Mountains were selected, in the leaves of which, the desired parameters were determined. Finally, the results and the statistical analysis for the study of all relationships between the parameters were processed and appropriate conclusions were extracted.

The results of this study confirmed the existence of correlations between some parameters (according to the leaf economic spectrum), as well as the discrimination of heterobaric over homobaric plant species in the examined parameters.

In heterobaric leaves, a significant correlation was found between the surface of the transparent areas of the lamina (TLA) and leaf mass per area (LMA) as well as with the concentration of phenolic compounds. Also, the concentration of phenolic compounds, both in heterobaric and homobaric leaves, was associated with leaf mass per area (LMA) and leaf density (LD).

The connection between the critical parameters of the leaf economic spectrum and the concentration of phenolic compounds suggests that at an evolutionary level, there should be joint development of defense operations and development of leaves, while architectural design, i.e. whether or not transparent areas exist in the leaf, plays a key role.

Keywords: heterobaric leaves, homobaric leaves, phenolic compounds, bundle sheath extensions, leaf economic spectrum, defence

Πρόλογος

Η σύνταξη της συγκεκριμένης εργασίας πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών, στα πλαίσια του προγράμματος μεταπτυχιακών σπουδών του τμήματος Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας.

Νιώθω βαθύτατα τυχερός και ευγνώμων για αυτήν την συνεργασία διότι εκτός της σπάνιας ευκαιρίας να δώ και να γνωρίσω καλύτερα τον παράξενο και γοητευτικό κόσμο των φυτών, είχα και την χαρά να γνωρίσω τους θετικούς και εξαιρετους ανθρώπους του εργαστηρίου και να δημιουργηθεί ένα φιλικό και οικογενειακό κλίμα, πράγμα σπάνιο στις μέρες μας.

Αρχικά θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά τον κ. Γεώργιο Καραμπουρνιώτη κυρίως για την εμπιστοσύνη που μου έδειξε και την υπομονή του κατά τη διάρκεια υλοποίησης της παρούσας εργασίας. Όπως επίσης και για την πολύτιμη βοήθεια και καθοδήγηση του και τελικώς για την έμπνευση και τις γνώσεις που μου πρόσφερε.

Ευχαριστώ τον κ. Γ. Αϊβαλάκι και τον κ. Γ. Λιακόπουλο για την συμμετοχή τους στην τριμελή επιτροπή και την διόρθωση της μεταπτυχιακής μου εργασίας.

Ευχαριστώ επίσης τον κ. Δημοσθένη Νικολόπουλο και τον κ. Γεώργιο Λιακόπουλο για τις συμβουλές τους, την έμπρακτη βοήθεια τους και την θετική ενέργεια και χαρά που εκπέμπουν.

Ευχαριστώ ιδιαίτερα την φίλη και συναδέλφο Παναγιώτα Μπρέστα για την ανιδιοτελή και εξαιρετικά καίρια βοήθεια της σε διάφορα τεχνικά και πρακτικά ζητήματα που προέκυψαν.

Ευχαριστώ τις φίλες και συναδέλφους Sally Sumbele, Χρυσαιγή Ρέππα, Γεωργία Τοουλάκου, Χριστίνα Κοργιοπούλου καθώς και την κα. Νούλη Σίφα για την σημαντική βοήθεια τους και τη δημιουργία ευχάριστου κλίματος στο εργαστήριο.

Ευχαριστώ ιδιαίτερα τις φίλες και συναδέλφους Sally Sumbele και Χρυσαιγή Ρέππα για την παραχώρηση μέρους των πειραματικών μετρήσεων και στοιχείων τους.

Ευχαριστώ τον Θ. Καραμπλιάνη για την κοπιαστική διαδικασία της συλλογής των δειγμάτων που έφερε εις πέρας, για την παραχώρηση τους αλλά και για τις χρήσιμες υποδείξεις του.

Κλείνοντας θέλω να ευχαριστήσω οικογένεια, φίλους – ες, γνωστούς – ες, άγνωστους – ες για την αγάπη και θετική ενέργεια που μου πρόσφεραν και μου προσφέρουν.

I. Εισαγωγή

I.1. Σχέσεις δομής – λειτουργίας στα φύλλα

Τα διάφορα είδη οργανισμών δεν χωροδιατάσσονται στον πλανήτη μας κατά τυχαίο τρόπο. Η εξάπλωση των διαφόρων ειδών είναι αποτέλεσμα της προσαρμογής τους στα περιβάλλοντα που ζούν και αναπτύσσονται. Η προσαρμογή είναι το αποτέλεσμα μιας εξελικτικής διεργασίας μέσω της οποίας οι πληθυσμοί εναρμονίζονται με τις συνθήκες του περιβάλλοντος στο οποίο διαβιούν. Ως εκ τούτου η αξιοσημείωτη παραλλακτικότητα αβιοτικών και βιοτικών περιβαλλοντικών παραγόντων σε πλανητικό επίπεδο συμβάλλει καθοριστικά στην βιοποικιλότητα των φυτικών ειδών και συγκεκριμένα στη σημαντική διαφοροποίηση των ανατομικών, φυσιολογικών και βιοχημικών χαρακτηριστικών των φύλλων. Τα φύλλα των φυτών επιδεικνύουν ποικιλομορφία στα μορφολογικά χαρακτηριστικά τους μεταξύ ειδών, συμπεριλαμβανομένων γνωρισμάτων όπως το σχήμα, το μέγεθος και η δομή φύλλων (Gifford and Foster, 1989; Thomas and Ickes, 1995; Dominy et al., 2003; Kenzo et al., 2004). Δεδομένου ότι διαφορετικά χαρακτηριστικά εκφράζονται κάτω από διαφορετικά περιβάλλοντα, ομάδες χαρακτηριστικών τείνουν να υπερισχύουν έναντι άλλων ομάδων, σε συγκεκριμένα ευνοϊκά για αυτά περιβάλλοντα (Evans 1996; 1999). Τα μορφολογικά και ανατομικά χαρακτηριστικά των φύλλων είναι σημαντικά για την προσαρμογή των φυτών στα περιβάλλοντα ανάπτυξης διότι βρίσκονται σε στενή συσχέτιση με την ομαλή λειτουργία μηχανισμών όπως η φωτοσύνθεση και η απορρόφηση νερού και συστατικών από τις ρίζες (Esau, 1960; Larcher, 2003). Ενώ ο μεταβολισμός των χλωροπλαστών παραμένει ίδιος (με οριακές μόνο παραλλαγές) μεταξύ των φυτικών ειδών, η εξέλιξη των φυτικών ειδών οδήγησε σε μια εντυπωσιακή παραλλακτικότητα της ανατομίας, μορφολογίας και σχήματος των φύλλων που βελτιώνει σημαντικά την αποδοτικότητα λειτουργίας τους με την ίδια ουσιαστικά μεταβολική διαδικασία (Smith et al. 2004).

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

Ανάλογα με τη μορφή του ελάσματος τα φύλλα διακρίνονται στις εξής κατηγορίες: α) τα απλά φύλλα στα οποία το έλασμα είναι ενιαίο και β) τα σύνθετα φύλλα όπου το έλασμα εμφανίζει βαθιές εγκολπώσεις οι οποίες φθάνουν μέχρι την κύρια νεύρωση και δημιουργούν τα επιμέρους φυλλίδια (Αϊβαλάκης κ.α., 2005). Ένα τυπικό φύλλο αποτελείται από εξειδικευμένους ιστούς με αυστηρά καθορισμένους ρόλους που ανήκουν σε τρεις κυρίως

Εισαγωγή

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

Το φωτοσυνθετικό παρέγχυμα το οποίο παρεμβάλλεται μεταξύ των δύο επιδερμίδων συνιστά το μεσόφυλλο. Συνήθως απαντώνται δύο ανατομικές παραλλαγές του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος, το δρυφρακτοειδές -με επιμήκη πυκνά διατεταγμένα κύτταρα με κατακόρυφο προσανατολισμό- και το σπογγώδες παρέγχυμα -με σφαιρικά ή έλοβα ακανόνιστα, χαλαρά διατεταγμένα κύτταρα. Τα κύτταρα του δρυφρακτοειδούς παρεγχύματος διατάσσονται συνήθως σε μια ή περισσότερες επάλληλες στοιβάδες προς την πλευρά της προσαξονικής επιφάνειας. Τα κύτταρα του μεσοφύλλου διαθέτουν πολυάριθμους χλωροπλάστες και εκτεταμένους μεσοκυττάρους χώρους ώστε να διευκολύνεται η διάχυση των αερίων. Ανατομικά, η διάταξη των δύο παρεγχυμάτων παρουσιάζεται συνήθως είτε ως ετερόπλευρη, κατά την οποία δρυφρακτοειδές εντοπίζεται προς την προσαξονική και το σπογγώδες προς την αποαξονική επιφάνεια, είτε αμφίπλευρη, κατά την οποία δρυφρακτοειδές βρίσκεται και προς τις δύο πλευρές του φύλλου και το σπογγώδες στην μέση του μεσοφύλλου. Σε πολλά μονοκότυλα και γυμνόσπερμα φυτά απαντάται μόνο ένα είδος φωτοσυνθετικού παρεγχύματος που αποτελείται από έλοβα κύτταρα. Τα φύλλα αυτά χαρακτηρίζονται ως ομοιογενή (Αϊβαλάκις κ.α., 2005).

Τα φύλλα αποτελούν τα όργανα του φυτού τα οποία παρουσιάζουν υψηλή ειδικευση στην απορρόφηση της ενέργειας ακτινοβολίας (Terashima and Hikosaca, 1995). Πρόκειται για ελασματοειδείς κατασκευές, των οποίων η διάταξη και τοποθέτηση στο χώρο στοχεύει στην

όσο το δυνατό αποτελεσματικότερη αξιοποίηση των πρώτων υλών της φωτοσύνθεσης, της φωτεινής ακτινοβολίας και του διοξειδίου του άνθρακα της ατμόσφαιρας. Ο στόχος αυτός επιτυγχάνεται με την ανάπτυξη μιας τεράστιας επιφάνειας εκτεθειμένης στις ακτίνες του ηλίου. Η αρχιτεκτονική κατασκευή των φύλλων στοχεύει αφενός μεν στην όσο το δυνατόν αποτελεσματικότερη απορρόφηση φωτεινής ακτινοβολίας και αφετέρου στην ευχερέστερη διάχυση του διοξειδίου του άνθρακα προς τα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Για το λόγο αυτό τα περισσότερα φύλλα είναι λεπτά ώστε όλα τα φωτοσυνθετικά κύτταρα να δέχονται ικανή ένταση φωτεινής ακτινοβολίας και να έχουν ευχερή πρόσβαση στο διοξείδιο του άνθρακα της ατμόσφαιρας (Αϊβαλάκις, κ.α., 2003). Τα φύλλα προέρχονται από το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού και αποτελούν τα εξειδικευμένα όργανα στα οποία διεξάγεται η φωτοσύνθεση. Για αυτό το λόγο τα φύλλα παρουσιάζουν υψηλότερο βαθμό παραλλακτικότητας όσον αφορά στην μορφολογία και την ανατομία τους σε σχέση με τα άλλα φυτικά όργανα. Η μορφή του φύλλου κάθε φυτικού είδους καθορίζεται γενετικά και είναι ένας από τους βασικούς συντελεστές της ικανότητας προσαρμογής του φυτικού οργανισμού σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον (Fahn, 1990).

Τα φύλλα των αγγειόσπερμων εμφανίζονται αρχικά ως κυτταρικές ομάδες στην κορυφή του ακραίου μεριστώματος του βλαστού. Η οργανογένεση ξεκινά με συντονισμένες αλλαγές στον ρυθμό και την μορφή των κυτταρικών διαιρέσεων και με σταδιακή διόγκωση των κυττάρων στην περιφερειακή ζώνη του μεριστώματος. Η μορφογένεση των φύλλων ακολουθεί αυστηρά προκαθορισμένα πρότυπα και έχει ως αποτέλεσμα την δημιουργία διαφοροποιημένων κυτταρικών τύπων με διαφορετικό λειτουργικό προορισμό. Μεταβολές στην ανάπτυξη που εκφράζονται σε διαφορετικές περιοχές του αναπτυσσόμενου φύλλου οδηγούν τελικώς στην ενήλικη πλήρως λειτουργική μορφή του.

Το πρότυπο ανάπτυξης ενός φύλλου ελέγχεται κυρίως από γενετικούς παράγοντες, μπορεί ωστόσο να τροποποιηθεί και από εσωτερικές και εξωτερικές περιβαλλοντικές παραμέτρους. Κατά συνέπεια η ποικιλότητα των χαρακτηριστικών των φύλλων προκύπτει από ένα συνδυασμό χαρακτηριστικών προσαρμογής και εγκλιματισμού (Reich et al., 2003; Sack et al., 2003; Niinemets and Sack, 2005).

Η ανάπτυξη ενός φύλλου είναι προϊόν ενός εσωτερικού ανταγωνισμού μεταξύ διαφορετικών κυτταρικών πληθυσμών, ο οποίος ωστόσο φαίνεται απαραίτητος για την μορφογένεση. Καίριο ρόλο στην μορφογένεση των φύλλων φαίνεται να παίζουν τα γονίδια KNOX, η δράση των οποίων αποτελεί ικανή και αναγκαία συνθήκη για το σχηματισμό σύνθετων φύλλων. Το πότε και πού θα εκφραστούν τα γονίδια αυτά, ελέγχεται από τη δράση ενός άλλου γονιδίου, του ARP. Κατά συνέπεια, γονίδια τύπου KNOX τα οποία στα απλά φύλλα εκφράζονται μόνο στο μερίστωμα, στα φύλλα της *Cardamine hirsuta* (φυτικό είδος με σύνθετα φύλλα) εκφράζονται και στο αναπτυσσόμενο μεσόφυλλο με αποτέλεσμα να παράγεται σύνθετη μορφολογία. Αξίζει να σημειωθεί ότι τα γονίδια KNOX δρουν και στις δύο περιπτώσεις μέσω της ορμόνης αυξίνης, η οποία προωθεί την κατευθυνόμενη αύξηση

Εισαγωγή

συγκεκριμένων κυττάρων. Αυτό σημαίνει ότι ένας μηχανισμός που επινοήθηκε εξελικτικά για τη δημιουργία απλών φύλλων επαναχρησιμοποιήθηκε ώστε να προκύψουν σύνθετα φύλλα (Bharathan et al., 2002; Wang et al., 2005; Hay and Tsiantis, 2006).

Η ανάπτυξη ενός λοβοειδούς φύλλου είναι αποτέλεσμα διαφοροποιημένης μεριστωματικής δραστηριότητας στις άκρες του φύλλου, η οποία ξεκινά νωρίς στο στάδιο της οντογένεσης. Στις περιοχές των μελλοντικών λοβών η μεριστωματική δραστηριότητα είναι αξιοσημείωτη, ενώ σε περιοχές μελλοντικών κοιλοτήτων παρατηρείται μειωμένη ή μηδενική μεριστωματική δραστηριότητα (Fuchs, 1975). Σε φύλλα με ανοίγματα, όπως στο είδος *Monstera deliciosa*, τα κενά σχηματίζονται σε πρώιμο οντογενετικό στάδιο με την νέκρωση μικρών επιλεγμένων επιφανειών ιστού.

Το πρότυπο ανάπτυξης των νευρώσεων του φύλλου φαίνεται να επηρεάζει πολλές πτυχές της κυτταρικής διαφοροποίησης και λειτουργίας του φύλλου. Η διαφοροποίηση των φωτοσυνθετικών, υποστηρικτικών, καταφρακτικών και άλλων εξειδικευμένων κυτταρικών τύπων συνδέεται άρρηκτα με το πρότυπο ανάπτυξης του αγγειακού συστήματος (Roth-Nebelsick et al., 2001). Επίσης η διάταξη των νευρώσεων του φύλλου συνήθως υποδηλώνει συγκεκριμένη ομάδα και μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως ταξινομικό εργαλείο.

Μηχανικές απαιτήσεις, περιορισμοί στην ικανότητα μεταφοράς νερού και των θρεπτικών συστατικών, καθώς και οντογενετικοί παράγοντες αποτελούν ένα πολυσύνθετο δίκτυο αλληλεπιδράσεων που διαμορφώνει το λειτουργικό υπόβαθρο της εξέλιξης των τύπων νεύρωσης του φύλλου. Στα αγγειόσπερμα διακρίνονται συνήθως δύο είδη νευρώσεων - η δικτυωτή και η παράλληλη νεύρωση. Στα φύλλα με δικτυωτή νεύρωση, που είναι ο επικρατέστερος τύπος νεύρωσης στα δικοτυλήδονα, το μέγεθος των νευρώσεων εξαρτάται από τον βαθμό διακλάδωσης της κεντρικής νεύρωσης προς δευτερεύουσες νευρώσεις και παράπλευρες νευρώσεις μικρότερου μεγέθους. Το αποτέλεσμα αυτών των αλληπάληλων διακλαδώσεων είναι ο σχηματισμός ενός πολύπλοκου δικτύου νευρώσεων. Στα φύλλα με παράλληλη νεύρωση, που είναι ο συνηθέστερος τρόπος νεύρωσης στα μονοκοτυλήδονα, οι κύριες νευρώσεις διατρέχουν ολόκληρο το έλασμα και είναι σχεδόν παράλληλες στο μεγαλύτερο τμήμα τους αλλά προσεγγίζουν η μια την άλλη και συνενώνονται στην κορυφή του φύλλου ή στην κορυφή και την βάση του. Αυτές οι 'παράλληλες' νευρώσεις αλληλοσυνδέονται με πολύ λεπτούς διαρθρωτικούς συνδέσμους που είναι διάσπαρτοι σε ολόκληρο το έλασμα. Σε ορισμένα μονοκοτυλήδονα είδη π.χ *Zantedeschia*, αναφέρθηκε μια ιδιάζουσα περίπτωση τύπου νεύρωσης. Εκεί οι νευρώσεις παραμένουν παράλληλες για μια συγκεκριμένη απόσταση και στη συνέχεια διακλαδίζονται.

Ο Bond (1989) υποστηρίζει ότι η εξελικτική επιτυχία των αγγειοσπέρμων που οδήγησε στην επικράτηση τους στις περισσότερες εύκρατες και τροπικές χλωρίδες, οφείλεται εν μέρει και στην δικτυωτή αρχιτεκτονική του συστήματος νεύρωσης των φύλλων. Η συγκεκριμένη αρχιτεκτονική νεύρωσης πιθανότατα προωθεί ένα μοντέλο αποτελεσματικότερης μεταφοράς συστατικών μέσα στο φύλλο και συνεισφέρει στην ταχεία ανάπτυξη των αρτίβλαστων.

Υψηλή μεταβλητότητα επίσης παρατηρείται στην πυκνότητα των νευρώσεων του φύλλου, η οποία επιδεικνύει αξιοσημείωτες διαφορές τόσο μεταξύ φαινότυπων του ίδιου είδους, όσο και μεταξύ διαφορετικών ειδών (Uhl and Mosbrugger, 1999).

Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες εντοπίζονται στο μεσόφυλλο, διασχίζουν το έλασμα από το μίσχο έως τις άκρες των φύλλων και γίνονται αντιληπτές με τη μορφή νευρώσεων. Αποτελούν τις τελικές απολήξεις του συστήματος μεταφοράς ουσιών το οποίο ξεκινά από τη ρίζα και διασχίζει το υπέργειο μέρος του φυτού. Το αγωγό σύστημα των ηθμαγγειωδών δεσμιδών αποτελείται από δύο τύπους στοιχείων μεταφοράς, τα αγγεία του ξύλου και τα στοιχεία του ηθμού καθώς και από συνοδευτικά, συνήθως στηρικτικά κύτταρα. Η μεταφορά νερού και ανόργανων θρεπτικών συστατικών επιτελείται μέσω των αγγείων του ξύλου τα οποία εντοπίζονται στην πλευρά της δεσμίδας που βρίσκεται προς την προσαξονική επιφάνεια του φύλλου, ενώ μέσω των στοιχείων του ηθμού, τα οποία εντοπίζονται στη πλευρά της δεσμίδας που βρίσκεται προς την αποαξονική επιφάνεια, πραγματοποιείται η διακίνηση των φωτοσυνθετικών προϊόντων από τα σημεία παραγωγής προς τα σημεία μεταβολικής κατανάλωσης ή αποθήκευσης. Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες συνήθως προστατεύονται από σκληροεγχυματικές ίνες και περιβάλλονται από παρεγχυματικά κύτταρα του λεγόμενου δεσμικού κολεού. Η μηχανική θωράκιση φαίνεται ότι είναι επιβεβλημένη αν ληφθεί υπόψη ότι οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες είναι εξαιρετικά πλούσιες σε θρεπτικά συστατικά και επομένως αποτελούν στόχο για τους βιοτικούς εχθρούς. Τα κύτταρα του δεσμικού κολεού συμμετέχουν στην κίνηση των φωτοσυνθετικών προϊόντων προς τα στοιχεία του ηθμού καθώς και, σε ορισμένα φυτικά είδη, στην φωτοσυνθετική αφομοίωση του CO₂ (Αϊβαλάκις κ.α., 2005).

Στα δικοτυλήδονα, τα κύτταρα του δεσμικού κολεού συνήθως επιμηκύνονται σε παράλληλη κατεύθυνση με τις νευρώσεις. Τα κύτταρα του δεσμικού κολεού διαθέτουν λεπτά κυτταρικά τοιχώματα και ενδέχεται να περιέχουν αρκετούς χλωροπλάστες, όπως τα κύτταρα του μεσόφυλλου, ή λιγότερους ή και να στερούνται χλωροπλάστων. Τα κύτταρα δεσμικού κολεού αποτελούν το 15% των κυττάρων που περιέχουν χλωροπλάστες στα φύλλα του *Arabidopsis thaliana* (Kinsman and Pyke, 1998). Σε ορισμένες περιπτώσεις περιέχουν και κρυστάλλους. Στα είδη *Syringa vulgaris* και *Atriplex halimus* οι δεσμικοί κολεοί περιστοιχίζουν τις απολήξεις των νευρώσεων του φύλλου. Ενώ στην πλειονότητα των δικοτυλήδονων οι δεσμικοί κολεοί συνίστανται από παρεγχυματικά κύτταρα, σε οικογένειες όπως π.χ *Winteraceae*, οι κολεοί είναι σκληροεγχυματικοί.

1.2. Οι οπτικές ιδιότητες των φύλλων

Η αρχιτεκτονική της κόμης των φυτών διαδραματίζει καίριο ρόλο στην ανάπτυξη και την επιβίωση τους διότι επηρεάζει την πρόσπτωση της ηλιακής ακτινοβολίας προς τα φύλλα και καθορίζει την κατανομή και ανάπτυξη των φύλλων στον χώρο (Valladares, 1999). Η φυλλοταξία (τρόπος διεύθεσης των φύλλων στον βλαστό) ποικίλλει μεταξύ των διαφορετικών φυτικών ειδών και αντιπροσωπεύει τα συνολικά πρότυπα ανάπτυξης και

Εισαγωγή

οργάνωσης του υπέργειου τμήματος κάθε φυτικού είδους. Η φυλλοταξία έχει σημαντικές επιδράσεις στην προέλευση και την διαφοροποίηση των κύριων αγγειακών ιστών.

Ο μίσχος ενός τυπικού φύλλου αποτελεί την αγγειακή σύνδεση ανάμεσα στο φύλλο και τον βλαστό. Υπάρχει αξιοσημείωτη ανατομική ποικιλία στα αγγεία του μίσχου ανάμεσα σε διαφορετικά αγγειόσπερμα.

Οι μίσχοι και οι νευρώσεις των φύλλων έχουν διπλό ρόλο. Εκτός του ότι παρέχουν δομική υποστήριξη στα φύλλα, χρησιμεύουν ως αγωγοί μεταφοράς νερού, θρεπτικών συστατικών και των προϊόντων της φωτοσύνθεσης. Στις περισσότερες περιπτώσεις η διάταξη των αγγειακών ιστών της κεντρικής νεύρωσης του φύλλου έχει πολλά κοινά με την διάταξη των αγγειακών ιστών του μίσχου.

Ανάλογα με την θέση του ένα φυτό μπορεί να δέχεται άμεσο και σταθερής έντασης φως ή να σκιαζεται σε μικρό ή μεγάλο ποσοστό από υπερκείμενα φυτά. Αντίστοιχα, φύλλα που βρίσκονται σε επάκρια τμήματα της κόμης συνήθως δέχονται άμεσο πλήρους έντασης φως ενώ αυτά που βρίσκονται στο εσωτερικό της κόμης μπορεί να δέχονται διάχυτο φως χαμηλής έντασης. Ανάμεσα στις δύο αυτές καταστάσεις, τα φύλλα ενός φυτού στην πλειοψηφία τους υποβάλλονται σε ταχείες αλλαγές του φωτεινού καθεστώτος οι οποίες έχουν συνήθως την μορφή κηλίδων φωτός (Pearcy, 1990; Nedbal et al., 2007). Οι κηλίδες φωτός (sunflecks) δημιουργούνται λόγω ασυνεχειών σε σημεία της φυτείας ή της κόμης και μπορούν να είναι διαφόρων μεγεθών και διάρκειας. Συνήθως, κατά την εμφάνιση μιας κηλίδας φωτός η ροή φωτονίων μεταβάλλεται εξαιρετικά γρήγορα λόγω κίνησης των φύλλων (π.χ. από τον αέρα – windflecks) ή εξαιρετικά αργά ως αποτέλεσμα της κίνησης του ήλιου (timeflecks) (Hurt, 1988).

Από το σύνολο της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, ένα μέρος απορροφάται κατά μήκος της διαδρομής. Σημαντικό ποσοστό της απορρόφησης αφορά στην απορρόφηση φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές. Επίσης, σημαντικό μέρος της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ανακλάται ή σκεδάζεται. Στην ανάκλαση συμβάλλει τόσο η επιδερμίδα και το ενδιάμεσο στρώμα αέρα που παρεμβάλλεται στη κατώτερη πλευρά της (κατοπτρική ανάκλαση) όσο και τα κύτταρα του μεσόφυλλου τα οποία βρίσκονται στα εσωτερικά στρώματα (διάχυτη ανάκλαση). Η δέσμη της κατοπτρικής ανάκλασης έχει συνήθως την ίδια φασματική κατανομή με το προσπίπτον φως και συχνά πολώνεται ενώ αντίθετα το φως της διάχυτης ανάκλασης δεν πολώνεται και η φασματική του κατανομή επηρεάζεται από τα χαρακτηριστικά απορρόφησης των χρωστικών του φύλλου. Το φως που προσπίπτει τελικά στους χλωροπλάστες τροποποιείται τόσο ποιοτικά όσο και ποσοτικά από τις οπτικές ιδιότητες των υπερκείμενων ιστών. Η συμβολή των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων εξαρτάται και από τα γεωμετρικά χαρακτηριστικά του φωτός καθώς το προσπίπτον φως μπορεί να είναι είτε ευθυγραμμισμένο, όπως το φως από την άμεση ηλιακή ακτινοβολία, είτε διάχυτο, όπως το φως που σκεδάζεται από τα σύννεφα ή από άλλα φυτά. Το φωτεινό καθεστώς στο εσωτερικό των φύλλων καθορίζεται εν μέρει και από τις οπτικές ιδιότητες της επιφάνειας όπως αυτές

διαμορφώνονται από την ύπαρξη κηρών, τριχώματος και χρωστικών των επιδερμικών κυττάρων (Vogelmann, 1993).

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

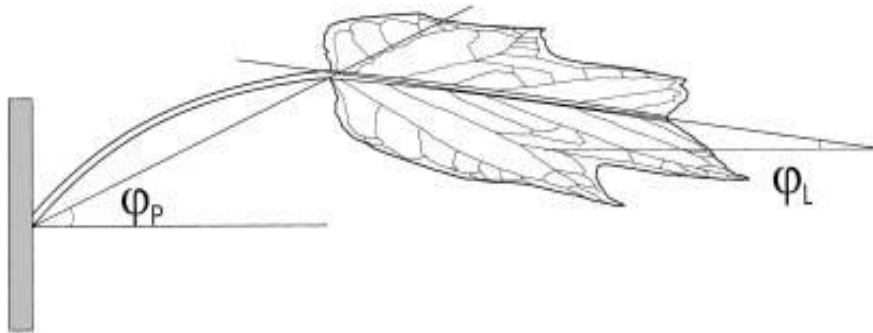
Η θέση των φύλλων στον βλαστό αλλά και η κλίση του μίσχου ή και του ίδιου του ελάσματος προκαλεί αλλαγή στη γωνία πρόσπτωσης των ακτίνων του φωτός. Επιπλέον, τα περισσότερα φύλλα υπόκεινται σε ταχείες αλλαγές της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός εξαιτίας κινήσεων του μίσχου λόγω του ανέμου. Το τελευταίο είναι ιδιαίτερα συνηθισμένο σε φύλλα με εύκαμπτο μίσχο και φύλλα ψηλών δένδρων όπου η επίδραση του ανέμου είναι εντονότερη.

Τέλος, τα περισσότερα φύλλα υπόκεινται σε αλλαγές της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός κατά τη διάρκεια της φωτοπεριόδου λόγω κίνησης της γης. Σύμφωνα με τα παραπάνω, αναμένεται να είναι λίγες οι περιπτώσεις όπου ένα φύλλο είναι κάθετα προσανατολισμένο στην άμεση ηλιακή ακτινοβολία και συνεπώς η φωτοσύνθεση υπό πλάγιο φωτισμό είναι μάλλον ο κανόνας παρά η εξαίρεση για τα περισσότερα φύλλα. Η αλλαγή της γωνίας κλίσης των φύλλων παρέχει στα φυτά την ικανότητα ρύθμισης της φωτοσυνλογής.

Εισαγωγή

Εκτός της εσωτερικής αρχιτεκτονικής, του πάχους και της ποσότητας χλωροφύλλης, η ικανότητα απορρόφησης φωτεινής ακτινοβολίας του φύλλου εξαρτάται και από την γωνία κλίσης αυτού. Πολυάριθμες μελέτες έχουν εξετάσει την ικανότητα αξιοποίησης φωτός των φύλλων υπό διαφορετικές γωνίες κλίσης (Valladares 2003), καταλήγοντας στο γενικό συμπέρασμα ότι τα φύλλα σε πιο οριζόντια κλίση, απορροφούν πιο αποτελεσματικά την ηλιακή ακτινοβολία, ιδιαίτερα σε περιοχές με φυτά χαμηλής βλάστησης και μικρές γωνίες πρόσπτωσης του ηλιακού φωτός (Valladares 2003; Cescatti and Niinemets 2004).

Η προσαρμοστική σημασία συγκεκριμένων γωνιών κλίσης των φύλλων πρέπει να αποτιμηθεί συνυπολογίζοντας και την πιθανή επιρροή άλλων δομικών χαρακτηριστικών του ελάσματος και του βλαστού. Σε συνθήκες αλληλοεπικάλυψης των φύλλων, έχοντας σταθερή γωνία κλίσης φύλλων, η ικανότητα δέσμευσης φωτός βελτιώνεται με την αύξηση του μήκους των μίσχων, διότι παρατηρείται μείωση της αλληλοεπικάλυψης και μεταξύ γειτονικών φύλλων (Takenaka 1994; Pearcy and Yang 1998).



Εικόνα 1. Υπολογισμός της γωνίας κλίσης του μίσχου (ϕ_p) και του ελάσματος (ϕ_L) σε φύλλα του *Liriodendron tulipifera* στην φυσική τους θέση. Ως ϕ_p ορίστηκε η γωνία μεταξύ του σημείου σύνδεσης βλαστού-μίσχου και του σημείου σύνδεσης μίσχου-φύλλου. Ως ϕ_L ορίστηκε η γωνία κλίσης του ελάσματος.

Η ικανότητα μεταβολής της γωνίας κλίσης των φύλλων μέσω του μίσχου προσδίδει οφέλη σε επίπεδο εγκλιματισμού, διότι παρατηρείται ορθολογικότερη κατανομή της ηλιακής ακτινοβολίας στην κόμη των φυτών, συνεπώς αυξάνεται η φωτοσυνθετικά ενεργή φυλλική επιφάνεια που εκτίθεται στο φώς (Duncan 1971; Valladares 1999; Valladares and Pearcy 2000). Έρευνες έχουν δείξει ότι σε περιβάλλοντα με χαμηλά επίπεδα φωτισμού, τα φύλλα τείνουν να λάβουν οριζόντια θέση, ενώ σε περιβάλλοντα με υψηλή ένταση προσπίπτουσας ακτινοβολίας τα φύλλα σχηματίζουν γωνία κλίσης (Knapp and Smith 1997; Muraoka et al. 1998; Valladares and Pearcy 2000; Valladares et al. 2000). Επίσης η αλλαγή της γωνίας κλίσης των φύλλων μπορεί να ερμηνευθεί σαν ένας μηχανισμός αποφυγής του κορεσμού των φύλλων από ηλιακή ακτινοβολία, της υδατικής και θερμικής καταπόνησης (Ehleringer and Forseth 1989; Gamon and Pearcy 1989).

Γεωμετρικά μοντέλα στα οποία ο ήλιος θεωρείται ως σημειακή πηγή φωτός προβλέπουν ότι το μέγεθος του φύλλου και η κίνηση των φύλλων (από τον αέρα) δεν μεταβάλλουν

ευθέως την ικανότητα απορρόφησης ηλιακής ακτινοβολίας (Niklas 1989). Ωστόσο τα μοντέλα αυτά προτείνουν ότι μια ενδεχόμενη μείωση του μεγέθους και συγχρόνως μια αύξηση της κίνησης των φύλλων ενδέχεται να προκαλεί μια αύξηση της εμφάνισης κηλίδων φωτός στις βαθύτερες στοιβάδες της κόμης (Niklas 1989). Δεδομένου ότι στις βαθύτερες σκιαζόμενες στοιβάδες της κόμης, το 50% ή και περισσότερο της ολικής ακτινοβολίας μπορεί να εισχωρήσει με αντανάκλασεις φωτός μικρής διάρκειας (Chazdon and Pearcy 1991), η διαφοροποίηση του φυλλικού μεγέθους ενδέχεται να βελτιώνει την πρόσληψη φωτός σε σημαντικό βαθμό.

Το μέγεθος του φύλλου ενδέχεται να μεταβάλλει σημαντικά την απορρόφηση ηλιακής ακτινοβολίας, τροποποιώντας την αρχιτεκτονική του βλαστού. Συγκεκριμένα, τα μικρότερα φύλλα μπορούν να φύονται πυκνότερα στον βλαστό, μεγιστοποιώντας την ικανότητα απορρόφησης ηλιακής ακτινοβολίας του βλαστού σε συνθήκες υψηλής έντασης ακτινοβολίας (King and Maindonald, 1999; Bragg and Westoby, 2002). Εν τούτοις, οι πυκνόφυλλοι βλαστοί αναπόφευκτα παρουσιάζουν μεγαλύτερη αλληλοκάλυψη μεταξύ των φύλλων (Valladares and Pearcy, 1999) και παρατηρείται μείωση στη μέση ακτινοβολία που προσπίπτει στην φυλλική επιφάνεια (Niinemets et al., 2004b). Έτσι, λιγότερο πυκνόφυλλοι βλαστοί αποβαίνουν πιο αποδοτικοί σε συνθήκες μειωμένης ηλιοφάνειας (Valladares and Pearcy, 1999; Niinemets et al., 2004b).

1.3. Ετεροβαρή – Ομοβαρή φύλλα

Ο δεσμικός κολεός είναι το κρίσιμο σημείο ελέγχου για την παροχή νερού και συστατικών στα κύτταρα του φύλλου και την εξαγωγή αυτών (Fricke, 2002). Εάν τα κύτταρα δεσμικού κολεού ήταν ικανά να ανιχνεύσουν εισροές ή εκροές, θα ήταν λογικό να χρησιμεύσουν ως αισθητήρες ροής. Οι προεκτάσεις δεσμικών κολεών των C_3 φυτών συμβάλλουν σε ένα είδος υδραυλικής ισορροπίας προς αποφυγή σχηματισμού φυσαλίδων (εμβολών) στα αγγεία του ξύλου και ενδέχεται να συμβάλλουν στην αποθήκευση νερού σε κατάλληλες αποθηκευτικές κοιλοότητες των φυτών, φαινόμενο σύνθητες σε άνυδρα τροπικά κλίματα (Sage, 2001). Στα C_4 φυτά τα κύτταρα του δεσμικού κολεού έχουν αναλάβει συγκεκριμένο ρόλο στο μονοπάτι της C_4 φωτοσύνθεσης, δημιουργώντας ένα ξεχωριστό διαμέρισμα στο οποίο συσσωρεύεται το CO_2 έτσι ώστε να λειτουργεί αποτελεσματικότερα η Rubisco, περιορίζοντας σημαντικά την φωτοαναπνοή (von Caemmerer and Furbank, 2003; Καραμπουρνιώτης, 2003).

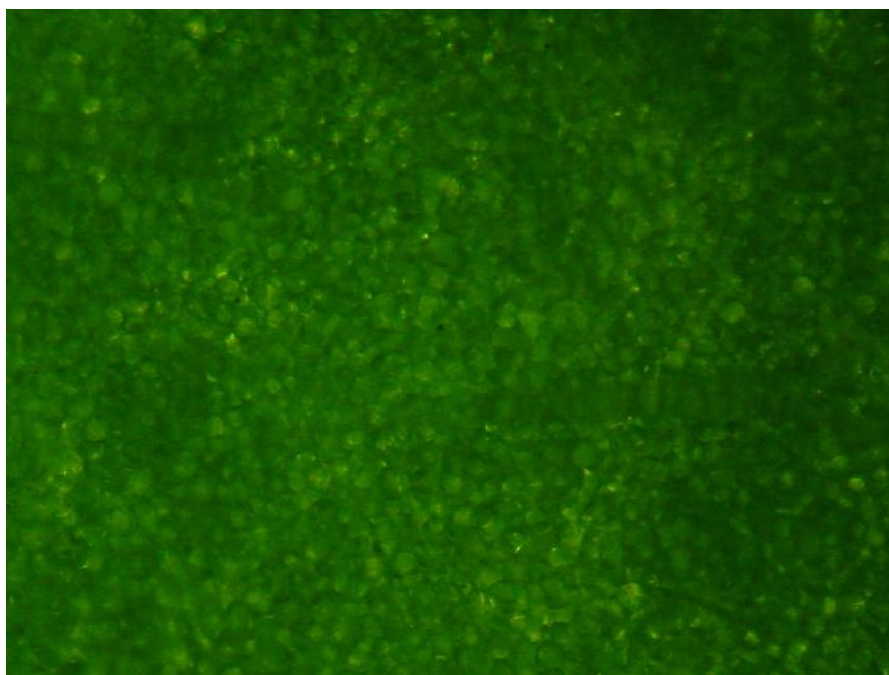
Στα φύλλα πολυάριθμων φυτικών ειδών, κυρίως ξηροφύτων, ο δεσμικός κολεός σχηματίζει προεκτάσεις (BSEs, bundle sheath extensions) που συγκροτούνται από κύτταρα παρεγχύματος, κολεγχύματος ή σκληρεγχύματος οι οποίες εφάπτονται των δύο επιδερμίδων φύλλου. Οι προεκτάσεις αυτές προσφέρουν μηχανική στήριξη, προμηθεύουν με νερό τα επιδερμικά κύτταρα αλλά και μεταφέρουν φωτεινή ακτινοβολία στα κατώτερα στρώματα του μεσοφύλλου (Karabourniotis et al., 2000; Roth-Nebelsick et al., 2001).

Εισαγωγή



Εικόνα 2. Μικροφωτογραφία επιφάνειας ετεροβαρούς φύλλου *Quercus rubescens*.

Σε ορισμένα φυτικά είδη, οι προεκτάσεις δεσμικού κολεού συνοδεύουν τις νευρώσεις σχεδόν σε όλο τους το μήκος, ενώ σε άλλα φυτά αυτές απουσιάζουν. Στο είδος *Quercus calliprinos*, 94% από το ολικό μήκος των νευρώσεων καλύπτεται από BSEs; στο *Quercus boissieri*, 71%; στο *Styrax officinalis*, 62%; και στο *Pistachia palaestina*, 50%. Σύμφωνα με τον Wylie, η πυκνότητα των νευρώσεων στα μεσομορφικά φύλλα, είναι αντιστρόφως ανάλογη με το ολικό μήκος των BSEs.



Εικόνα 3. Μικροφωτογραφία επιφάνειας ομοβαρούς φύλλου *Capsella bursa-pastoris*.

Στις περισσότερες περιπτώσεις οι σκληρεγχυματικές προεκτάσεις δεν διαθέτουν μεσοκυττάρους χώρους και δημιουργούν κατά κάποιο τρόπο "στεγανά" διαμερίσματα στο φύλλο. Τέτοια φύλλα χαρακτηρίζονται ως "ετεροβαρή", σε αντίθεση με αυτά που δε φέρουν σκληρεγχυματικές προεκτάσεις και χαρακτηρίζονται ως "ομοβαρή". Η ύπαρξη των εγκάρσιων αυτών φραγμάτων επηρεάζει τη διάχυση του CO₂, την ομοιογενή λειτουργία της φωτοσύνθεσης και το άνοιγμα των στοματιών (Terashima, 1992). Επίσης οι ανατομικοί αυτοί σχηματισμοί φαίνεται ότι συμβάλλουν στην αποτελεσματικότερη διακίνηση του νερού προς το μεσόφυλλο (Fahn, 1990; Mauseth, 1988; Pizzolato et al., 1976; Wylie, 1943) , και στη μηχανική προστασία του οργάνου έναντι βιοτικών ή αβιοτικών καταπονήσεων (Mauseth, 1988; Turner, 1994; Lucas et al., 1991; Wylie, 1943).

Σε ορισμένα φυτά, ακόμη και τα μικρά δευτερεύοντα νεύρα διαθέτουν BSEs και κατά συνέπεια το μεσόφυλλο διαχωρίζεται σε πολλά μικρά διαμερίσματα, γνωστά ως "areoles" ή "BSE compartments" (Terashima, 1992). Τα BSEs, τα οποία συνήθως δεν περιέχουν χρωστικές, ευθύνονται για τη δημιουργία διάφανων περιοχών στο έλασμα των φύλλων, οι οποίες είναι εύκολα ορατές με μικρή μεγέθυνση και διερχόμενο φως ως ένα ανοιχτόχρωμο δίκτυο σε σκούρο πράσινο υπόβαθρο (McClendon, 1992; Karabourniotis et al., 2000, βλ. Εικόνα 2).

Τα ετεροβαρή φύλλα παρουσιάζονται λεπτότερα και με μικρότερη μάζα ανά μονάδα επιφάνειας του φύλλου, με υψηλότερη συγκέντρωση αζώτου ανά μονάδα μάζας, εμπλουτισμένα με ¹³C και εμφανίζουν συγκρίσιμη φωτοσυνθετική ικανότητα ανά μονάδα επιφάνειας και υψηλότερη ανά μονάδα μάζας, σε σύγκριση με ομοβαρή φύλλα (Liakoura et al., 2008).

Ετεροβαρή φύλλα που εκπτύσσονται σε σκιαζόμενες συνθήκες, γενικά έχουν μεγαλύτερα areoles σε σχέση με φύλλα ίδιων φυτικών ειδών που εκπτύσσονται σε συνθήκες πλήρους ηλιοφάνειας (Wylie, 1952; Roth, 1984; Koike et al., 1997; Nikolopoulos et al., 2002).

Οι ανατομικές και λειτουργικές διαφορές μεταξύ ετεροβαρών και ομοβαρών φύλλων ενδέχεται να σχετίζονται με παράγοντες όπως τα περιβάλλοντα ανάπτυξης ή οι βιομορφές. Πρόσφατες έρευνες τεκμηριώνουν την ισχυρή οικολογική σύνδεση μεταξύ περιβαλλόντων ανάπτυξης ή βιομορφών και μορφολογικών χαρακτηριστικών των φύλλων (Thomas and Bazzaz, 1999; Reich, 2000; Thomas, 2003; Sack et al., 2005; King et al., 2006; Sack and Frole, 2006).

Κατόπιν ερευνών διαπιστώθηκε ότι φυλλοβόλα είδη εύκρατων περιοχών με παχύτερα φύλλα τείνουν να διαθέτουν πυκνότερα δίκτυα BSEs (Wylie, 1952; Nikolopoulos et al., 2002). Πολυάριθμα φυτικά είδη εμπίπτουν στην κατηγορία των ετεροβαρών, ωστόσο η συγκεκριμένη αυτή ανατομία του ελάσματος απαντάται συχνότερα μεταξύ των δέντρων και ειδικότερα σε φυτά που ενδημούν σε περιοχές με άνυδρα καλοκαίρια, υψηλές θερμοκρασίες και περιορισμένη διαθεσιμότητα νερού.

Εισαγωγή

Μερικοί ερευνητές ανέμεναν ότι είδη με ετεροβαρή φύλλα θα εμφανίζονταν κυρίως σε δάση φυλλοβόλων, όπου υπάρχει εναλλαγή εποχών (Wylie, 1952; Terashima, 1992). Αντιθέτως, τα φυτικά είδη με ομοβαρή φύλλα θα πρέπει να είναι περισσότερα σε θερμές και υγρές περιοχές, στις οποίες συνήθως επικρατούν αειθαλή φυτά. Πράγματι, φύλλα που διαθέτουν BSEs επικρατούν στα φυλλοβόλα, ενώ φύλλα χωρίς BSEs ανήκουν κυρίως σε αειθαλή πλατύφυλλα φυτά θερμών κλιμάτων (McLendon, 1992; Pieruschka et al., 2006). Οι Pieruschka et al. (2006) υποστηρίζουν ότι τα είδη με ομοβαρή φύλλα που απαντώνται σε θερμότερα κλίματα ενδέχεται να έχουν εξελιχθεί με στόχο την αύξηση της αποδοτικότητας χρήσης νερού, επιτρέποντας την παράπλευρη κίνηση CO₂. Συνεπώς, στα τροπικά βροχοδάση, τα περισσότερα είδη διαθέτουν ομοβαρή φύλλα εξαιτίας της συνεχούς υψηλής υγρασίας που παρατηρείται και αποτελούνται κυρίως από αειθαλή φυτά σε σύγκριση με άλλους τύπους δασών.

Το ποσοστό της επιφάνειας του ελάσματος που καταλαμβάνουν οι διαφανείς περιοχές (δηλ. οι προεκτάσεις των κολεών της δέσμης) στα ετεροβαρή φύλλα της αμυγδαλιάς είναι ελαφρώς αυξημένο στα πολύ νεαρά φύλλα έναντι αυτού των πλήρως εκπτυγμένων. Το φαινόμενο του αυξημένου ποσοστού των διαφανών περιοχών του ελάσματος στα πολύ νεαρά αναπτυξιακά στάδια έχει παρατηρηθεί ιδιαίτερα έντονα στο αμπέλι (Κλουβάτου, 2003).

Ο Vogelmann (1989) υπέθεσε ότι τα BSEs έχουν την δυνατότητα να μεταβάλλουν το μικροπεριβάλλον φωτός στις στοιβάδες του μεσόφυλλου, καθώς οι διαφανείς περιοχές μπορούν να δημιουργήσουν ετερογενείς συνθήκες φωτισμού μέσα στο φύλλο. Αν και έχει βρεθεί ότι σε αρκετά είδη η επιφάνεια που καταλαμβάνεται από τα BSEs αποτελεί σημαντικό ποσοστό της συνολικής φυλλικής επιφάνειας (Karabourniotis et al., 2000), για αρκετά χρόνια δεν ήταν γνωστός ο ρόλος τους. Στην συνέχεια δείχτηκε ότι στα ετεροβαρή φύλλα παρατηρείται σημαντικός εμπλουτισμός σε φωτεινή ακτινοβολία σε περιοχές του μεσόφυλλου που βρίσκονται σε μεγάλη απόσταση από τις δύο επιφάνειες. Αυτός ο εμπλουτισμός είναι τόσο ποσοτικός όσο και ποιοτικός, καθώς η ακτινοβολία η οποία διαφεύγει από τις προεκτάσεις των σκληρεγχοματικών κολεών είναι εμπλουτισμένη σε φασματικές περιοχές αποδοτικότερες για τη φωτοσυνθετική διαδικασία. Η κατανομή και η πυκνότητα των διάφανων περιοχών είναι σημαντική καθώς καθορίζει τη φωτοσυνθετική απόδοση των φύλλων (Nikolopoulos et al., 2002). Η ύπαρξη BSEs φαίνεται να επιτρέπει σημαντική αύξηση του φυλλικού πάχους και της φωτοσυνθετικής ικανότητας. Οπτικό ρόλο ωστόσο παίζουν και ορισμένα εξειδικευμένα κύτταρα με τον ίδιο στόχο: τον εμπλουτισμό των κυττάρων του μεσόφυλλου με φωτεινή ακτινοβολία. Παραδείγματος χάριν, τα φύλλα ορισμένων φυτών, ιδιαίτερα της οικογένειας *Oleaceae*, χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη ιδιοβλαστικών λιγνινοποιημένων κυλινδρικών κυττάρων μεγάλου μήκους που ονομάζονται σκληρεΐδες. Οι σκληρεΐδες, εκτός από την μηχανική υποστήριξη του φύλλου, λειτουργούν ως οπτικές ίνες μεταφέροντας φως στα εσωτερικά στρώματα του χλωροφυλλούχου παρεγχύματος. Η λειτουργία των σκληρεΐδων ως αγωγών φωτός στηρίζεται αφενός στην ανατομία τους και αφετέρου στην ιδιαίτερη θέση τους

μέσα στο φύλλο (Karabourniotis et al., 1994; Karabourniotis, 1998). Η επιβεβαίωση της συγκεκριμένης λειτουργίας των σκληρεϊδων επιτεύχθηκε με τη χρήση προγραμμάτων ανάλυσης εικόνας.

I.4. Οικονομικό φάσμα των φύλλων

Έχει διαπιστωθεί ότι ορισμένα κρίσιμα βιοχημικά και ανατομικά χαρακτηριστικά καθορίζουν την λειτουργική απόδοση των φύλλων, ωστόσο η σχέση δομής - λειτουργίας μόλις τα τελευταία χρόνια έχει αποτελέσει αντικείμενο εντατικής έρευνας. Βρέθηκε π.χ. ότι σε πλανητικό επίπεδο παρατηρούνται συγκεκριμένες συσχετίσεις μεταξύ κρίσιμων χαρακτηριστικών των φύλλων διαφορετικών ειδών (Wright et al., 2004). Οι συσχετίσεις αυτές, που αναφέρονται ως 'οικονομικό φάσμα' των φύλλων έχουν τεράστια οικολογική σημασία διότι αφενός μεν επιτρέπουν την κατανόηση της σχέσης δομής - λειτουργίας των οργάνων αυτών, αφετέρου εμπεριέχουν και την έννοια της πρόβλεψης. Το οικονομικό αυτό φάσμα περιλαμβάνει διαβάθμιση των χαρακτηριστικών των φύλλων από είδη με φύλλα 'φθηνής' κατασκευής, υψηλής συγκέντρωσης θρεπτικών συστατικών και υψηλής φωτοσυνθετικής ταχύτητας, προς είδη με φύλλα 'πολυδάπανης' κατασκευής, χαμηλής συγκέντρωσης θρεπτικών συστατικών και χαμηλής φωτοσυνθετικής ταχύτητας.

Σύμφωνα με τον Wright (2004), πλέον υπάρχουν ευρείες και πειστικές αποδείξεις ότι οι στρατηγικές επένδυσης στα φύλλα σε μεγάλο βαθμό παρατάσσονται κατά μήκος ενός ενιαίου φάσματος με το ίδιο πρότυπο συσχετισμού χαρακτηριστικών σε παγκόσμιο επίπεδο ανεξαρτήτως της βιομορφής και των κλιματικών απαιτήσεων των φυτικών ειδών. Εκτός από το οικονομικό πρότυπο επένδυσης των φύλλων, πολλές δραστηριότητες όπως η παραγωγή σπερμάτων, η στρατηγική των ριζών και η συμβίωση με μυκόρριζες ακολουθούν ανάλογα πρότυπα. Η μελέτη των σχέσεων που περιγράφονται φανερώνει ότι η φυσική επιλογή τελικά εξαλείφει επενδυτικές στρατηγικές των φύλλων που δεν είναι οικονομικά ανταγωνιστικές. Το οικονομικό φάσμα των φύλλων αντικατοπτρίζει ένα μείγμα άμεσων και έμμεσων σχέσεων μεταξύ των επιμέρους δομικών και λειτουργικών χαρακτηριστικών των φύλλων. Η επίδραση του κλίματος στις σχέσεις μεταξύ των χαρακτηριστικών των φύλλων χαρακτηρίστηκε ως μέτρια, αν και σε συγκεκριμένα ζεύγη χαρακτηριστικών αναφέρθηκε αυξημένη επίδραση των τοπικών κλιματολογικών συνθηκών.

Η αξιόπιστη ποσοτικοποίηση του παγκόσμιου οικονομικού φάσματος των φύλλων και της επίδρασης του με το κλίμα θα αποδειχθούν πολύτιμες στην μοντελοποίηση των κύκλων ροής των θρεπτικών στοιχείων και των πιθανών μετατοπίσεων των ορίων βλάστησης λόγω της κλιματικής αλλαγής και της αλλαγής των χρήσεων γης. Η αναγνώριση του οικονομικού φάσματος των φύλλων ενισχύει και εδραιώνει τις γνώσεις μας προς αυτό. Ταυτόχρονα, μεγάλη σημασία έχει το γεγονός ότι το φάσμα είναι συνεχές, αντί να χωρίζεται σε διαφορετικές κατηγορίες ανάλογα με τον βιότυπο ή το περιβάλλον ανάπτυξης του φυτού.

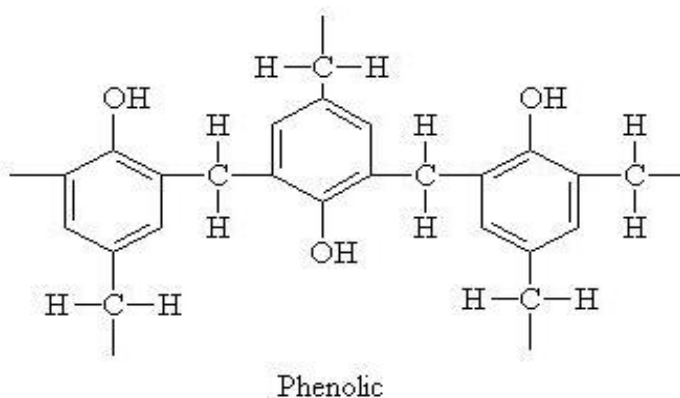
Η ύπαρξη των προεκτάσεων των σκληρεγχοματικών κολεών διαφοροποιεί τα ετεροβαρή έναντι των ομοβαρών φύλλων ως προς κρίσιμες παραμέτρους του οικονομικού φάσματος.

Εισαγωγή

Διαπιστώθηκε ότι η σχέση του κόστους κατασκευής, της συγκέντρωσης αζώτου και της φωτοσύνθεσης ακολουθεί το γενικό μοτίβο της 'οικονομίας' των φύλλων (leaf economic spectrum), φαίνεται όμως ότι οι μηχανισμοί διαφέρουν μεταξύ ετεροβαρών και ομοβαρών φύλλων, πιθανόν λόγω της διαφορετικής τους ανατομίας (Nikolopoulos et al., 2002).

1.5. Φαινολικές ουσίες

Οι φαινολικές ενώσεις αποτελούν μια πολυπληθή ομάδα δευτερογενών φυτικών μεταβολιτών με κοινό χαρακτηριστικό την ύπαρξη ενός τουλάχιστον αρωματικού δακτυλίου που φέρει ένα ή περισσότερα υδροξύλια (Waterman and Mole, 1994; Καραμπουρνιώτης, 2003). Το όνομα τους το οφείλουν στο απλούστερο μόριο της σειράς, τη φαινόλη.



Εικόνα 4. Δομή ενός φαινολικού πολυμερούς.

Οι φαινολικές ενώσεις συνιστούν μια ευρεία και ετερόκλητη όσον αφορά τις φυσικοχημικές ιδιότητές της, ομάδα. Στην ομάδα αυτή περιλαμβάνονται ενώσεις διαλυτές στο νερό (απλά φαινολικά και γλυκοζυλιωμένα παράγωγα) αλλά και σχετικά άπολα μόρια (π.χ. άγλυκα φλαβονοειδή). Περιλαμβάνει επίσης απλές ενώσεις, αλλά και πολυμερή πολύπλοκης δομής στη διαμόρφωση της οποίας συμμετέχουν σάκχαρα ή άλλα μόρια. Από άποψη δομής οι φαινολικές ενώσεις μπορούν να διακριθούν στις εξής κύριες υποομάδες: απλά φαινολικά, φαινυλοπροπανοειδή, φλαβονοειδή, λιγνίνες και ταννίνες.

Η βιοσύνθεση των πρώτων φαινολικών ενώσεων φαίνεται ότι αποτέλεσε ένα κρίσιμο εξελικτικό βήμα για τον εποικισμό της χέρσου του πλανήτη από τους φυτικούς οργανισμούς. Η κατασκευή κυτταρικού τοιχώματος προσαρμοσμένου στο αέριο και όχι στο υγρό περιβάλλον και η μηχανική του ενδυνάμωση φαίνεται ότι σχετίζεται με τη συμμετοχή φαινολικών ενώσεων στη δομή αυτή. Το ποσοστό συμμετοχής των δευτερογενών αυτών μεταβολιτών στην κατασκευή της φυτικής βιομάζας είναι τόσο υψηλό, ώστε να δικαιολογεί τον κρίσιμο οικολογικό τους ρόλο. Υπολογίζεται ότι οι φαινολικές ενώσεις αποτελούν το 40% του οργανικού άνθρακα ο οποίος ανακυκλώνεται στη βιόσφαιρα, ενώ η αποικοδόμηση τους αποτελεί το περιοριστικό βήμα στην ολοκλήρωση του κύκλου του άνθρακα. Οι φαινολικές ενώσεις που απαντώνται στους φυτικούς οργανισμούς παίζουν σημαντικούς ρόλους σε ζωτικές λειτουργίες για την επιβίωση τους.

Συμβάλλουν καίρια στους μηχανισμούς άμυνας των φυτών απέναντι στα διάφορα παθογόνα. Σε επίπεδο θεμελιώδους προϋπάρχουσας άμυνας, ο ρόλος των ταννινών και των φουρανοκουμαρινών έγκειται στην απωθητική δράση τους απέναντι σε φυτοφάγα με παρεμπόδιση της πέψης και υποβάθμιση της θρεπτικής αξίας των γευμάτων. Ακόμη, η όποια ανθεκτικότητα ορισμένων ποικιλιών σε παθογόνα όπως μύκητες και νηματώδεις σχετίζεται συνήθως με την ύπαρξη υψηλών συγκεντρώσεων φαινολικών συστατικών και των οξειδωτικών τους ενζύμων στους φυτικούς ιστούς. Η οξείδωση των φαινολικών στο σημείο της προσβολής και η παραγωγή ελευθέρων ριζών O_2 δημιουργεί ένα αντίξοο περιβάλλον για τα παθογόνα (Appel, 1993).

Σε επίπεδο επαγόμενης άμυνας τα φυτά αντιδρούν στην προσβολή από παθογόνα με τη σύνθεση φυτοαλεξινών. Ως φυτοαλεξίνες χαρακτηρίζονται οι αμυντικοί δευτερογενείς μεταβολίτες οι οποίοι συντίθεται *de novo* κατά την προσβολή και παίρνουν ενεργό μέρος στην αντιμετώπιση του παθογόνου. Ορισμένες φαινολικές ουσίες όπως τα ισοφλαβονοειδή και ανθοκυανίνες παίζουν το ρόλο φυτοαλεξινών σε έναν αριθμό φυτικών ειδών (Bennett and Wallsgrove, 1994).

Εκτός της αδιαφιλονίκητης σημασίας των φαινολικών ενώσεων στους μηχανισμούς αντιμετώπισης παθογόνων, η ύπαρξη της ομάδας των ανθοκυανινών παίζει κομβικό ρόλο στην διαδικασία της επικονίασης των φυτών, καθώς ο χρωματισμός των άνθεων και η δημιουργία των οδηγών νέκταρος προσελκύει τα έντομα-επικονιαστές.

Πολυάριθμες μελέτες αναφέρονται στην συμβολή της λιγνίνης στην προστασία έναντι παθογόνων και στη μηχανική στήριξη των φυτικών οργάνων, που επιτυγχάνεται με την ισχυροποίηση αλλά και την αδιαβροχοποίηση των κυτταρικών τοιχωμάτων.

Ένας άλλος σημαντικός ρόλος των φλαβονοειδών και των φαινολοπροπανοειδών είναι η προστασία των φυτών από τις καταστροφικές επιδράσεις της φυσικής υπεριώδους ακτινοβολίας (Bornman, 1999; Tevini, 1994). Οι ενώσεις αυτές εντοπίζονται κυρίως σε προστατευτικούς ιστούς όπως η επιδερμίδα και τα εξαρτήματα της (Karabourniotis et al., 1992; Karabourniotis et al., 1993; Karabourniotis et al., 1998; Skaltsa et al., 1994; Liakoura et al., 1997). Ο προστατευτικός τους ρόλος έγκειται στο ότι παρουσιάζουν ισχυρή απορρόφηση στην υπεριώδη περιοχή του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος. Παράλληλα τα μόρια αυτά δεν απορροφούν στο ορατό, επομένως δεν παρεμποδίζουν τη διέλευση της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας.

Ενδιαφέρον παρουσιάζει το γεγονός ότι ορισμένες υδροκινόνες (φαινολικές υδατοδιαλυτές ενώσεις) ενδέχεται να παίρνουν μέρος σε φαινόμενα αλληλοπάθειας μεταξύ των φυτικών οργανισμών. Ο όρος αλληλοπάθεια αναφέρεται κυρίως στην παρεμποδιστική δράση ορισμένων ουσιών οι οποίες παράγονται από τα φυτά και επιδρούν στη βλάστηση των σπερμάτων άλλων φυτών (Blum et al., 1999; Gonzalez et al., 1997). Έχει παρατηρηθεί ότι η ουσία γιουγκλόνη της καρυδιάς και άλλων μελών της οικογένειας *Juglandaceae* παίρνει μέρος

Εισαγωγή

σε φαινόμενα αλληλοπάθειας. Ενώ στους φυτικούς ιστούς απαντάται ως μη τοξική, κατά την παραμονή και οξειδωση της στο έδαφος καθίσταται ιδιαίτερα τοξική για τα γειτονικά φυτά.

1.6. Φωτοπροστατευτική δράση φαινολικών ουσιών

Νεότερα επιστημονικά δεδομένα υποστηρίζουν ότι ο κύριος ρόλος των φαινολικών ουσιών σχετίζεται με την προστασία των φυτών έναντι της φωτοοξειδωσης, αμφισβητώντας εν μέρει την συμβολή τους στους μηχανισμούς άμυνας των φυτών απέναντι σε διάφορα παθογόνα. Επαλήθευση των δεδομένων αυτών φαίνεται να αποτελεί το γεγονός ότι παρατηρείται αύξηση της συγκέντρωσης πολλών φαινολικών ουσιών σε φυτά που αναπτύσσονται υπό συνθήκες έντονης ηλιοφάνειας ή συνθήκες αυξημένης UV-B ακτινοβολίας (Close and Mc Arthur, 2002).

Τα φυτά έχουν αναπτύξει μηχανισμούς τόσο για τον αποκλεισμό των επιβλαβών φασματικών περιοχών όσο και για τη ρύθμιση της ενέργειας που προσλαμβάνουν σε σχέση με αυτήν που καταναλώνουν ώστε να αποφεύγουν βλάβες λόγω οξειδωσης (Demmig-Adams and Adams, 1992; Niyogi, 1999).

Σε μορφολογικό-ανατομικό επίπεδο ορισμένα χαρακτηριστικά δίδουν την ικανότητα αποφυγής της έκθεσης της φωτοσυνθετικής συσκευής σε υπερβολικές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας. Στα χαρακτηριστικά αυτά περιλαμβάνονται κατάλληλες κινήσεις ή κυλινδρισμός των φύλλων και μετακινήσεις των χλωροπλαστών στα κύτταρα. Η ύπαρξη πυκνού τριχώματος, πεπαχυμένων κυτταρικών τοιχωμάτων των επιδερμικών και υποδερμικών κυττάρων, και κατάλληλων χρωστικών, όπως οι ανθοκυανίνες, συμβάλλουν στην αποφυγή της έκθεσης των υποκείμενων φωτοσυνθετικών ιστών σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας (Gould et al., 2002; Steyn et al., 2002). Η παρουσία τριχών, κηρών ή άλλων ειδικών κατασκευών, όπως για παράδειγμα οι αλατούχες κύστες, μπορεί να προκαλέσει αύξηση της αντανάκλασης μέχρι και 50%. Τέτοιες κατασκευές απαντώνται συχνά σε ερημικά είδη και παρέχουν προστασία από την αφυδάτωση μέσω της μείωσης του ποσού της ακτινοβολίας που απορροφάται και της επακόλουθης αύξησης της θερμοκρασίας του ελάσματος (Vogelmann, 1993).

Ακόμα, το τρίχωμα αλλά και τα επιδερμικά κύτταρα μπορούν να δράσουν ως φίλτρα για την υπεριώδη (UV)-B ακτινοβολία προσφέροντας προστασία στους υποκείμενους ιστούς. Η απορρόφηση της υπεριώδους ακτινοβολίας οφείλεται κυρίως σε φλαβονοειδή και άλλα μόρια του τριχώματος όπως οι ανθοκυανίνες (Karabourniotis et al., 2000). Οι ανθοκυανίνες είναι χρωστικές οι οποίες εντοπίζονται κυρίως σε επιφανειακούς ιστούς του φυτού που εκτίθενται άμεσα στο φως, αλλά και στο μεσόφυλλο των φύλλων και σε ορισμένες περιπτώσεις και στο τρίχωμα. Η κατανομή των ανθοκυανινών στα φυτικά όργανα και στους ιστούς καθορίζεται γενετικά σε συνδυασμό με τα περιβαλλοντικά ερεθίσματα και συνεπώς αποτελεί αυτόνομο χαρακτηριστικό του κάθε κυττάρου. Έχει παρατηρηθεί ότι οι ανθοκυανίνες παρέχουν προστασία από την πλεονάζουσα φωτεινή ενέργεια καθώς επιδρούν άμεσα στην ποσότητα αλλά και την ποιότητα του φωτός που προσπίπτει στους χλωροπλάστες (Steyn et al., 2002; Manetas, 2006).

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

Η οξειδωτική καταπόνηση πραγματοποιείται εφόσον η απορροφούμενη από τα φύλλα ηλιακή ακτινοβολία ξεπεράσει το όριο της φωτοσυνθετικής ικανότητας. Οι φωτοπροστατευτικοί μηχανισμοί περιλαμβάνουν εκτόνωση του πλεονάσματος ενέργειας με την απόδοση θερμότητας μέσω του κύκλου των ξανθοφυλλών καθώς και την χρήση του πλεονάσματος ενέργειας σε διαδικασίες όπως η φωτοαναπνοή και ο κύκλος νερού-νερού. Σε περίπτωση ακόμα μεγαλύτερης απορρόφησης ηλιακής ενέργειας, η πλεονάζουσα ενέργεια οδηγεί στον σχηματισμό ενεργών μορφών οξειδωτικού (ROS), οι οποίες δύνανται να προκαλέσουν οξειδωτικές βλάβες στους φυτικούς ιστούς. Συγκεκριμένα οι ενεργές μορφές οξειδωτικού μπορούν να προκαλέσουν οξειδώσεις και καταστροφές της χημικής δομής λιπιδίων, πρωτεϊνών και νουκλεϊκών οξέων των φυτικών ιστών, με αποτέλεσμα μέχρι και τον θάνατο του φυτού. Τα φυτικά κύτταρα παράγοντας αντιοξειδωτικά μόρια όπως, ασκορβικό, γλουταθειόνη, καροτενοειδή και τοκοφερόλες, περιορίζουν τον κίνδυνο φωτοοξειδωτικής και απενεργοποιούν τα ROS. Υπάρχει σοβαρή πιθανότητα, ορισμένες τουλάχιστον φαινολικές ουσίες όπως φλαβονοειδή και ταννίνες να παρουσιάζουν παρόμοιο φωτοπροστατευτικό ρόλο με τα παραπάνω μόρια και ένζυμα (Close and Mc Arthur, 2002).

1.7. Κλίμα, βλάστηση και χαρακτηριστικά Μεσογειακών οικοσυστημάτων

Τα μεσογειακά οικοσυστήματα απαντώνται σε συγκεκριμένες περιοχές του πλανήτη, ως αποτέλεσμα της προσαρμογής των ειδών της βλάστησης στις ιδιαίτερες κλιματικές συνθήκες των περιοχών αυτών, οι οποίες χαρακτηρίζουν το μεσογειακό κλίμα. Το κλίμα των περιοχών αυτών χαρακτηρίζεται ως μεταβατικό μεταξύ των εύκρατων και των τροπικών. Οι περιοχές με μεσογειακού τύπου κλίμα στον πλανήτη βρίσκονται μεταξύ 30^{ου} και 40^{ου} παραλλήλου βόρεια και νότια του Ισημερινού. Η βλάστηση μεσογειακού κλίματος είναι χαρακτηριστική σε

Εισαγωγή

περιοχές με ήπιο και υγρό χειμώνα και μακρά και ξηρά καλοκαίρια. Τα ετήσια κατακριμνήσματα ποικίλλουν από 300-1000mm. Δεν είναι όμως η μέση ετήσια βροχόπτωση αλλά η ετήσια κατανομή της ο παράγοντας ο οποίος καθορίζει τη διαμόρφωση και τη διατήρηση των μεσογειακών οικοσυστημάτων. Η βλάστηση χαρακτηρίζεται από την κυριαρχία των προσαρμοσμένων σε ξηρά κλίματα αείφυλλων και σκληρόφυλλων θάμνων, τη σημαντική συμμετοχή ενδημικών ειδών και την υψηλή βιοποικιλότητα. Τέτοια βλάστηση υπάρχει στις παραθαλάσσιες περιοχές της Μεσογείου (γνωστή με την ονομασία *maquis*) (βλέπε εικόνα 5, περιοχή 1.), της Καλιφόρνιας (γνωστή ως *chaparral*) (βλ. εικόνα 5, περιοχή 2.), της Νότιας Αφρικής (γνωστή ως *fynbos*) με χαρακτηριστικά είδη της οικογένειας *Proteaceae* (βλ. εικόνα 5, περιοχή 4.), της νότιας Αυστραλίας (γνωστή ως *mallee scrub*) με υψηλή συμμετοχή δέντρων και θάμνων του γένους *Eucalyptus* (βλ. εικόνα 5, περιοχή 5.) και της νότιας Χιλής (γνωστή ως *matorril*) με υψηλή σχετικά συμμετοχή φυλλοβόλων ειδών (βλ. εικόνα 5, περιοχή 3.) και του νοτιοδυτικού Μεξικού.

Τα φυτά των περιοχών αυτών ακολουθούν την στρατηγική της αποφυγής ή της διαφυγής όσον αφορά την υδατική καταπόνηση της θερινής περιόδου. Έχουν επίσης προσαρμοστεί κατάλληλα ώστε να αντεπεξέρχονται τις συχνές πυρκαγιές, οι οποίες είναι πολλές φορές καθοριστικές για τον τύπο βλάστησης που θα επικρατήσει.

Η ζωοκοινότητα χαρακτηρίζεται από τα πολλά ενδημικά είδη ζώων και τη μεγάλη συμμετοχή ερπετών. Γενικά τα μεσογειακά οικοσυστήματα χαρακτηρίζονται από ποικιλία γεωλογικών υποστρωμάτων, ποικιλία ενδιαιτημάτων και μικροκλιμάτων και τέλος, από πλούσιο και πολυδιάστατο γεωμορφολογικό ανάγλυφο. Όλα τα παραπάνω δημιουργούν προϋποθέσεις έντονου ενδημισμού. Τα μεσογειακά οικοσυστήματα ανταγωνίζονται τα τροπικά από άποψη βιοποικιλότητας. Μόνο στην λεκάνη της Μεσογείου απαντώνται 25.000 φυτικά είδη, εκ των οποίων τα μισά είναι ενδημικά (Pignatti and Pignatti, 1999; Thompson, 2005). Η χλωρίδα της Ελλάδας σύμφωνα με εκτιμήσεις περιλαμβάνει 5.880 είδη και ποσοστό ενδημισμού περίπου 20 % (Τρίγκας, 2009).

Η παρουσία αείφυλλων φυτών αποτελεί ιδιαίτερο χαρακτηριστικό των περιοχών με μεσογειακό κλίμα. Η ιδιαιτερότητα των αείφυλλων ειδών των μεσογειακών οικοσυστημάτων είναι ότι τα φύλλα τους παρουσιάζουν σκληρομορφικά χαρακτηριστικά (Baskin and Baskin, 2007; Paula and Pausas, 2006; Read and Sanson, 2003). Τα φύλλα των ειδών αυτών παρουσιάζουν σχετικά χαμηλή φωτοσυνθετική ικανότητα, υψηλή περιεκτικότητα σε αποθηκευμένο άνθρακα, χαμηλή συγκέντρωση αζώτου, μικρή αναλογία επιφάνειας/όγκου, σκληρά κυτταρικά τοιχώματα, σκληρή άκαμπτη εφυμενίδα, εκτεταμένο αγγειακό σύστημα, τάση να θρυμματίζονται κατά την αναδίπλωση και δερματώδη υφή. Τα περισσότερα σκληρόφυλλα είδη της Μεσογείου διαθέτουν μικρά, αδιαίρετα φύλλα με μεγάλη σχετικά διάρκεια ζωής που ξεπερνά συνήθως τα δύο χρόνια. Εκτός των χαρακτηριστικών αυτών, τα φύλλα τους διαθέτουν αγγεία ανθεκτικά στις αρνητικές πιέσεις που επικρατούν σε συνθήκες έλλειψης νερού (Cunningham et al., 1999; Niinemets, 2001; Lamont et al., 2002).

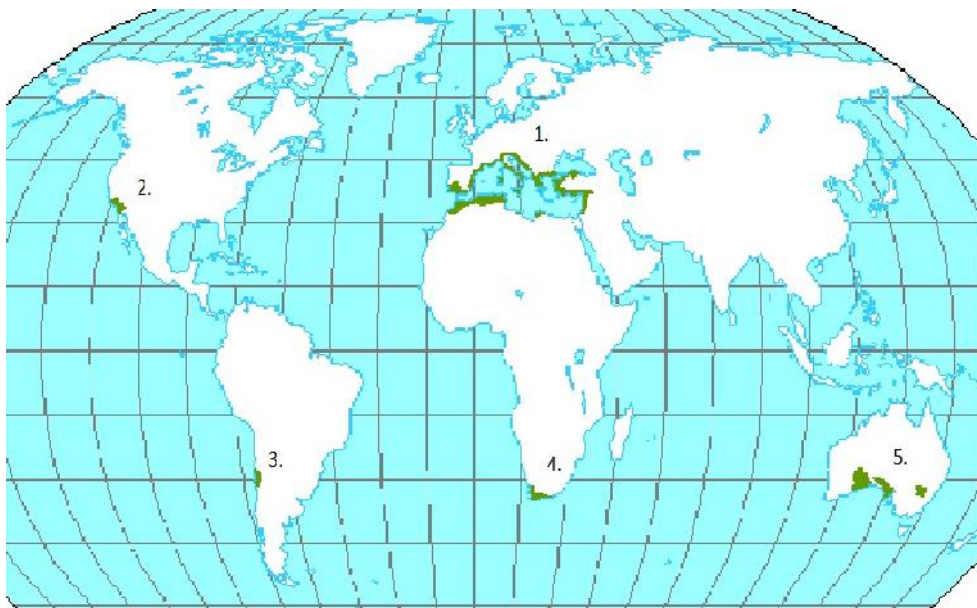
Η στρατηγική την οποία ακολουθούν τα είδη αυτά (στρατηγική της αποφυγής με εξοικονόμηση νερού) περιλαμβάνει μια σειρά μηχανισμών με κυριότερο τον εξαιρετικά αποτελεσματικό έλεγχο της λειτουργίας των στοματίων τους (Woodward, 2009). Η στρατηγική αυτή συνδυάζεται και με σχετικά χαμηλούς ρυθμούς ανάπτυξης που εναρμονίζονται με την πρόσληψη και κατανομή των θρεπτικών συστατικών τους και τους επιτρέπει να αναπτύσσονται σε φτωχά εδάφη.

Οι ήπιες συνθήκες του Μεσογειακού κλίματος ευνόησαν την αλματώδη ανάπτυξη πολιτισμών, κυρίως στη Μεσογειακή λεκάνη, με συνέπεια την υψηλή πυκνότητα πληθυσμού ήδη από την αρχαιότητα. Για το λόγο αυτό η λεκάνη της Μεσογείου έχει υποστεί εκτενώς τις συνέπειες της ανθρώπινης δραστηριότητας με αποτέλεσμα την υπερεκμετάλλευση των εδαφών, την υποβάθμιση της βλάστησης, τη διάβρωση και την ερημοποίηση.

Οι κύριες φυτοκοινωνίες των πέντε Μεσογειακών περιοχών του πλανήτη παρουσιάζουν ομοιότητες στη δομή, λειτουργία και τρόπο ανάπτυξης τους (Dallman 1998; Archibold 1995). Παρόλο που οι περιοχές αυτές είναι πλήρως απομονωμένες μεταξύ τους και η χλωριδική τους σύνθεση είναι εντελώς διαφορετική, τα φυτά παρουσιάζουν παρόμοια μορφολογικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά. Το φαινόμενο αυτό αποτελεί χαρακτηριστικό παράδειγμα της λεγόμενης εξελικτικής σύγκλισης. Πρόκειται δηλαδή για τη διαμόρφωση στη διάρκεια της εξέλιξης μιας σειράς παρόμοιων μορφολογικών και λειτουργικών χαρακτηριστικών μη συγγενών φυτικών ειδών ως κοινή ανάγκη προσαρμογής στο τραχύ μεσογειακό κλίμα της κάθε μεμονωμένης περιοχής και κυρίως στην παρατεταμένη άνυδρη θερινή περίοδο.

Η έλλειψη προβλεψιμότητας ως προς τις περιβαλλοντικές συνθήκες αποτελεί βασικό χαρακτηριστικό του Μεσογειακού κλίματος, συμβάλλοντας παράλληλα στην υψηλή φυτική ποικιλότητα που παρατηρείται (Cowling et al., 1996; Rodó and Comín, 2001; Valladares and Pearcy, 2002). Στην βλάστηση των μεσογειακών οικοσυστημάτων εμφανίζεται υψηλή χωροχρονική ετερογένεια από μικρή ($\sim 1\text{m}^2$) (Lavorel et al., 1994) έως τοπική ή και περιφερειακή κλίμακα (Shoshany, 2000), ως αποτέλεσμα των απρόβλεπτων και συχνά ακραίων περιβαλλοντικών συνθηκών (Baldochi and Collineau, 1994). Εκτός αυτού, τα μεσογειακά οικοσυστήματα είναι επιρρεπή σε μια τυχαία αλληλουχία περιβαλλοντικών διαταραχών όπως πυρκαγιές, αποψίλωση εδαφών λόγω υπερβόσκησης, αλλαγή χρήσης γης ή γεωργική υπερεκμετάλλευση εδαφών (Walter, 1973; Terradas, 2001). Οι διαταραχές αυτές και ειδικότερα οι πυρκαγιές, έχουν αναδειχτεί ως καθοριστικοί οικολογικοί και εξελικτικοί παράγοντες (Naveh, 1975; Keeley, 1991; Terradas, 2001).

Εισαγωγή



Εικόνα 5. Περιοχές γεωγραφικής εξάπλωσης Μεσογειακών οικοσυστημάτων.

Οι επιπτώσεις της κλιματικής αλλαγής στα μεσογειακά οικοσυστήματα αναμένεται να είναι οδυνηρές και πολυδιάστατες. Η αναμενόμενη άνοδος της θερμοκρασίας και η μείωση των βροχοπτώσεων, δημιουργούν το υπόβαθρο για αλματώδη αύξηση της ερημοποίησης. Η απορρύθμιση των οικοσυστημάτων είναι αναπόφευκτο ότι θα επηρεάσει αρνητικά την βιοποικιλότητα με ποικίλους τρόπους (εξαφάνιση ειδών, εκτοπισμός ειδών, εισβολή αλλόχθονων ειδών). Θεωρείται βέβαιο ότι φαινόμενα όπως οι δασικές πυρκαγιές και η διάβρωση εδαφών θα εμφανίζονται συχνότερα και με πιο καταστροφικά αποτελέσματα.



Εικόνα 6. Κλιματική αλλαγή: Πραγματικότητα η εφιάλτης;

Επίσης η συνολική αυτή υποβάθμιση στην πλειονότητα των περιοχών του πλάνητη αναμένεται να συρρικνώσει σημαντικά την παραγωγή αγαθών με απρόβλεπτες συνέπειες στις ανθρώπινες κοινωνίες.

Οι ανατομικές και λειτουργικές προσαρμογές των φυτών των χωρών αυτών στο συχνά αντίξοο μεσογειακό κλίμα, είναι ιδιαίτερης σπουδαιότητας. Το γεγονός ότι σύμφωνα με τις προβλέψεις, η μεσογειακή λεκάνη θα επηρεαστεί από την κλιματική αλλαγή περισσότερο από κάθε άλλη περιοχή του πλάνητη, κάνει ακόμα εφιαλτικότερη την κατάσταση που θα βιώσει πιθανότατα η ανθρωπότητα προσεχώς. Υπό το πρίσμα της κλιματικής μεταβολής, σύμφωνα με την οποία αναμένονται ακόμη πιο παρατεταμένες και έντονες περιόδους ξηρασίας στο εγγύς μέλλον, το ζήτημα της ξηρανθεκτικότητας των φυτών γίνεται ολοένα και σημαντικότερο.

1.8. Βιομορφές

Ο όρος βιομορφή αναφέρεται στη μορφή που λαμβάνει ένα ανώτερο φυτό ανάλογα με τη θέση των οφθαλμών του σε σχέση με την επιφάνεια του εδάφους (Raunkiaer, 1934, 1937). Κάθε φυτικό είδος έχει καθορισμένους βιολογικούς μηχανισμούς για να διέρχεται τη δυσμενή για αυτό περίοδο της ζωής του, δηλαδή τον ψυχρό χειμώνα των εύκρατων περιοχών και το ξηρό καλοκαίρι στις παραμεσογειακές και ημιορημικές περιοχές (Κωνσταντινίδης, 1997). Η κυριαρχία ορισμένων βιομορφών σε μια περιοχή αντικατοπτρίζει τις κλιματικές της συνθήκες και εκφράζει ικανοποιητικά τη φυσιογνωμία και τον οικολογικό χαρακτήρα της βλάστησης (Αθανασιάδης, 1986). Ο Raunkiaer κατέταξε τις βιομορφές με βάση τη θέση των μεριστωμάτων, τα οποία θα πρέπει να προστατεύονται κατά τη δυσμενή περίοδο, ανάλογα με τον βιολογικό κύκλο κάθε είδους. Οι σημαντικότερες βιομορφές είναι οι εξής:

- **Φανερόφυτα (Ph):** Δενδρώδη φυτά με οφθαλμούς σε ύψος μεγαλύτερο από τα 2 m από το έδαφος και θάμνοι με οφθαλμούς σε ύψος 0,25 – 2 m πάνω από το έδαφος.
- **Χαμαιώφυτα (Ch):** Φυτά με ανανεωτικά όργανα πάνω από την επιφάνεια του εδάφους, όχι υψηλότερα των 25 – 30 cm.
- **Ημικρυπτόφυτα (H):** Φυτά των οποίων τα όργανα επιβίωσης εντοπίζονται κοντά στην επιφάνεια του εδάφους και προστατεύονται κατά τη δυσμενή περίοδο με λέπια, φύλλα ή τμήματα φύλλων.
- **Θερόφυτα (Th):** Φυτά μονοετή, τα οποία ολοκληρώνουν το βιολογικό τους κύκλο μέσα σε μία βλαστητική περίοδο και διέρχονται τη δυσμενή περίοδο με τη μορφή σπερμάτων.
- **Γεώφυτα (G):** Πολυετή ποώδη φυτά που δημιουργούν υπόγειο αποθηκευτικό όργανο (βολβό, ρίζωμα ή κόνδυλο) με το οποίο επιτυγχάνεται η επιβίωση τους κατά τη δυσμενή περίοδο.

Εισαγωγή

1.9. Τα Ακαρνανικά Όρη

Τα Ακαρνανικά Όρη βρίσκονται στο νοτιο-δυτικό τμήμα της Στερεάς Ελλάδας. Το ορεινό συγκρότημα τους περιλαμβάνει τις εξής κορυφές (από βορρά προς νότο): Υψηλή Κορυφή (1587 m), στην περιοχή της οποίας εμφανίζονται επίσης οι κορυφές Πύργος (1197 m), Περγαντί (1422 m), Φλάμπουρα (1453 m), Γδύβες (1186 m) και Αμαλιαρή (1464 m). Δυτικά της Υψηλής Κορυφής βρίσκονται οι κορυφές Κόκκαλα (952 m), Ελάφια (987 m), Λημεράκια (1145 m), Εννιά Αδέλφια (1137 m), και Αγραπιδάκι (1392 m). Στα νότια υψώνονται οι κορυφές Κορφούλα (1577 m) και Προφήτης Ηλίας (1492 m).

Το ορεινό συγκρότημα ανήκει από γεωλογικής άποψης στην Ιόνια ζώνη. Τα πετρώματα είναι κυρίως ασβεστόλιθοι και φλύσχης (σύμπλεγμα ψαμμιτών, αργιλικών σχιστόλιθων, αργίλων, μαργών και κροκαλοπαγών), ενώ κατά θέσεις εμφανίζονται και πετρώματα γύψου (Καραμπλιάνης, 2007).



Εικόνα 7. Άποψη των Ακαρνανικών Ορέων.

Το κλίμα είναι ένας από τους σημαντικότερους παράγοντες που επηρεάζουν άμεσα αλλά και έμμεσα, μέσω των βιοτικών και εδαφικών συνθηκών, τη χλωρίδα και την βλάστηση μιας περιοχής. Τα στοιχεία του κλίματος όπως η θερμοκρασία, τα κατακρημνίσματα, ο άνεμος, η σχετική υγρασία καθώς και η τοπογραφία της περιοχής, συμβάλλουν στη διαμόρφωση του τύπου της βλάστησης. Με τη σειρά της, η βλάστηση αντικατοπτρίζει ακριβώς αυτές τις συνθήκες περιβάλλοντος και αποτελεί τη βιολογική τους έκφραση, ενώ οπωσδήποτε συνεπιδρά στη διαμόρφωση του μικροκλίματος της περιοχής (Μαυρομμάτης, 1980).

Όσον αφορά το κλίμα της περιοχής, η περιοχή κατατάσσεται στον ύφυργο βιοκλιματικό όροφο. Οι μήνες με την υψηλότερη βροχόπτωση είναι ο Νοέμβριος, ο Δεκέμβριος και ο Ιανουάριος (μήνας με την χαμηλότερη μέση μηνιαία θερμοκρασία), ενώ οι ξηρότεροι είναι ο

Ιούλιος και ο Αύγουστος (μήνες με την υψηλότερη μέση μηνιαία θερμοκρασία). Η υψηλότερη μέση σχετική υγρασία καταγράφεται το μήνα Δεκέμβριο και η χαμηλότερη τον Ιούλιο. Με βάση στοιχεία από τους μετεωρολογικούς σταθμούς Αγρινίου, Άρτας και Λευκάδας, η ξηρή περίοδος διαρκεί περίπου από τα μέσα Απριλίου έως τα μέσα Οκτωβρίου.

Η παρουσία του ανθρώπου στην περιοχή είναι μακροχρόνια και συνεχής από την αρχαιότητα. Οι ανθρώπινες δραστηριότητες έχουν δραματική επίδραση στα διάφορα φυσικά οικοσυστήματα των Ακαρνανικών Ορέων. Σε αυτές τις δραστηριότητες περιλαμβάνονται κυρίως η γεωργία, η κτηνοτροφία, η διάνοιξη δασικών οδών, η δημιουργία αρδευτικών έργων και η υλοτομία.

Η επίδραση της υπερβόσκησης στη μείωση της φυτικής ποικιλότητας της περιοχής είναι εμφανής. Παρατηρούνται κάποιες εκτάσεις που διαβιούν μόνο φυτά με τοξικές ουσίες για τα βόσκοντα ζώα όπως τα *Helleborus odorus*, *Saponaria calabrica*, *Euphorbia acanthothamnus*, *Euphorbia myrsinites*, *Urginea maritima* και *Urtica* spp., τα οποία έχουν επικρατήσει εκτοπίζοντας την υπόλοιπη βλάστηση.

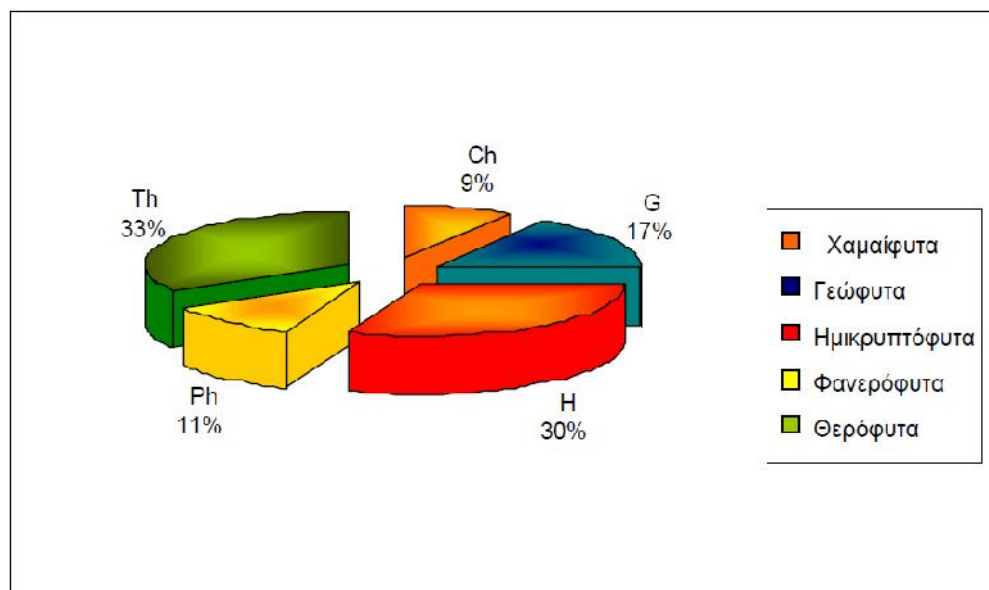
I.10. Η χλωρίδα των Ακαρνανικών Ορέων

Η χλωρίδα των Ακαρνανικών Ορέων ανέρχεται μέχρι σήμερα στα 807 taxa (Καραμπλιάνης, 2007). Από αυτά, τα 11 είναι Πτεριδόφυτα (Pteridophyta), και τα 796 είναι Σπερματοφύτα (Spermatophyta), 3 εκ των οποίων Γυμνόσπερμα (Gymnospermae) και 793 Αγγειόσπερμα (Angiospermae). Η πλειοψηφία των καταγεγραμμένων taxa (628) αποτελείται από Δικοτυλήδονα (Dicotyledones) ενώ τα Μονοκοτυλήδονα (Monocotyledones) περιλαμβάνουν 166 taxa. Συνολικά, τα καταγεγραμμένα είδη ανήκουν σε 88 οικογένειες και 381 γένη.

Σχετικά με τις βιομορφές που απαντώνται στα Ακαρνανικά Όρη, σύμφωνα με τον Καραμπλιάνη (2007), τα Θερόφυτα (Th) είναι τα κυρίαρχα με ποσοστό 32,8%, ακολουθούν τα Ημικρυπτόφυτα (H) με ποσοστό 29,6%, τα Γεώφυτα (G) που ανέρχονται στο 16,7%, τα Φανερόφυτα (Ph) με 10,8% και τα Χαμαίφυτα (Ch) με 8,6%. Πρόκειται λοιπόν για μια χλωρίδα η οποία οικολογικά ανήκει στη Μεσογειακή ζώνη βλάστησης, καθώς επηρεάζεται σημαντικά από την παρατεταμένη ξηρή περίοδο (6 περίπου μηνών).

Βιομορφές	Αριθμός taxa	Ποσοστό %
Χαμαίφυτα (Ch)	70	8,6
Γεώφυτα (G)	136	16,8
Ημικρυπτόφυτα (H)	240	29,9
Φανερόφυτα (Ph)	88	10,8
Θερόφυτα (Th)	266	33,0

Εισαγωγή



Εικόνα 8. Κατανομή βιομορφών στα Ακαρνανικά Όρη.

II. Σκοπός της εργασίας

Προηγούμενες εργασίες της ερευνητικής ομάδας (Nikolopoulos et al., 2002; Liakopoulos et al., 2007; Liakoura et al., 2009) αλλά και άλλων ερευνητών (McClendon, 1992; Terashima, 1992; Boeger, 2004; Pieruschka et al., 2006; Kenzo et al., 2007; Leegood, 2007), έδειξαν ότι η ύπαρξη προεκτάσεων των δεσμικών κολεών στα ετεροβαρή φύλλα ευθύνεται για μια σειρά διαφορών μεταξύ ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων, τόσο σε δομικές όσο και σε λειτουργικές παραμέτρους. Όσον αφορά τις λειτουργικές παραμέτρους, οι διαφορές μεταξύ ομοβαρών – ετεροβαρών φύλλων εστιάζονται και στην φωτοσυνθετική τους απόδοση. Ωστόσο μέχρι σήμερα δεν έχει διερευνηθεί εάν υπάρχουν διαφορές και σε επίπεδο άμυνας / προστασίας.

Για τον σκοπό αυτό επιλέχθηκαν 110 αντιπροσωπευτικά είδη της χλωρίδας των Ακαρνανικών Ορέων στα φύλλα των οποίων προσδιορίστηκαν οι ακόλουθες μορφολογικές παράμετροι: Επιφάνεια (%) των διαφανών περιοχών του ελάσματος (TLA), μάζα ανά φυλλική επιφάνεια (LMA), πάχος φύλλου (LTh), πυκνότητα φύλλου (LD), συνολική φυλλική επιφάνεια (TLS), μήκος φύλλου (LL), μήκος μίσχου (PL) και οι λόγοι: ll/pl (μήκος φύλλου / μήκος μίσχου) και tls/pl (συνολική φυλλική επιφάνεια / μήκος μίσχου). Εκτός από τον προσδιορισμό των παραπάνω μορφολογικών παραμέτρων, υπολογίστηκαν επίσης τα: συνολικά φαινολικά συστατικά ανά επιφάνεια (TP_a), συνολικά φαινολικά συστατικά ανά μάζα (TP_m), ως βιοχημικές παράμετροι που αφορούν την άμυνα / προστασία των φύλλων έναντι βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης με στόχο την σφαιρικότερη προσέγγιση του ζητήματος.

III. Υλικά και Μέθοδοι

III.1. Φυτικό υλικό

Η μελέτη αυτή πραγματοποιήθηκε σε συνεργασία με τον κ. Θ.Καραμπλιάνη, ο οποίος συνέλεξε, καταχώρησε και μετέφερε τα δείγματα στο Εργαστήριο Φυσιολογίας Φυτών. Η συλλογή των δειγμάτων πραγματοποιήθηκε κατά το διάστημα Απριλίου - Ιουλίου 2009.

III.2. Δειγματοληψίες

Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν πρωινές ώρες και μετά την άμεση τοποθέτηση τους σε πλαστικές σακούλες, τα δείγματα κατέφθαναν έγκαιρα στο εργαστήριο με χρήση φορητού ψυγείου για περαιτέρω εργαστηριακές μετρήσεις.

Για τις ανάγκες του πειράματος επιλέχθηκαν υγιή και ομοιόμορφα φύλλα νότιας έκθεσης από διάφορες τοποθεσίες των Ακαρνανικών Ορέων.

III.3. Μορφολογικές και ανατομικές παράμετροι

III.3.1. Μέτρηση πάχους φύλλου (LT)

Για την μέτρηση του πάχους των φύλλων πραγματοποιήθηκαν εγκάρσιες τομές σε νωπά δείγματα, οι οποίες παρατηρήθηκαν σε Οπτικό Μικροσκόπιο (Zeiss Axiolab, Carl Zeiss, Jena, Germany) και μετρήθηκε το πάχος τους με τη βοήθεια βαθμονομημένου προσοφθάλμιου φακού. Το πάχος του φύλλου εκφράστηκε σε μm. Για κάθε δείγμα οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε τρεις διαφορετικές θέσεις κατά μήκος της εγκάρσιας τομής. Το πάχος του κάθε φύλλου, εκφρασμένο σε μm προέκυψε από το μέσο όρο των μετρήσεων αυτών. Οι παρατηρήσεις έγιναν σε μεγέθυνση 40x ή 10x, ανάλογα με το πάχος των φύλλων και τις ιδιαιτερότητες του κάθε δείγματος. Σε ορισμένες περιπτώσεις το πάχος των φύλλων μετρήθηκε με ηλεκτρονικό μικρόμετρο Preisser IP 54, Messtechnik (0-25mm, 0.001 mm).

III.3.2. Μέτρηση συνολικής επιφάνειας και ξηρού βάρους φύλλου – Υπολογισμός μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA)

Για τη μέτρηση της επιφάνειας των φύλλων, ελήφθησαν φωτογραφίες νωπών φύλλων σε κάμερα SSCD 38P/45 (SONY Corporation, Japan) και αποθηκεύτηκαν σε ψηφιακή μορφή. Με τη βοήθεια του προγράμματος επεξεργασίας ψηφιακής εικόνας Image Pro-Plus, μετρήθηκε η επιφάνεια κάθε φύλλου και εκφράστηκε σε cm^2 . Στη συνέχεια τα δείγματα τοποθετήθηκαν σε φούρνο για ξήρανση στους 60°C για 48h και κατόπιν ζυγίστηκαν. Η μάζα ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) υπολογίστηκε ως ο λόγος του ξηρού βάρους των φύλλων προς την αντίστοιχη φυλλική τους επιφάνεια (μονάδα ξηρού βάρους/μονάδα επιφάνειας) ο οποίος εκφράστηκε σε g m^{-2} .

III.3.3. Υπολογισμός πυκνότητας φύλλου (LD)

Η πυκνότητα φύλλου υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Witkowski and Lamont (1991) διαιρώντας το LMA με το πάχος του φύλλου.

III.3.4. Μέτρηση ποσοστού διαφανών περιοχών του ελάσματος (TLA)

Για την μέτρηση του ποσοστού των διαφανών περιοχών ελήφθησαν φωτογραφίες του ελάσματος άθικτων φύλλων. Για το σκοπό αυτό, τμήματα φύλλων τοποθετήθηκαν σε αντικειμενοφόρο πλάκα και φωτίστηκαν από την αποαξονική επιφάνεια. Πραγματοποιήθηκαν 5 επαναλήψεις για κάθε φυτικό είδος. Από κάθε φύλλο ελήφθησαν μικροφωτογραφίες σε 3 σημεία. Οι μικροφωτογραφίες καταγράφηκαν σε ψηφιακή φωτογραφική μηχανή τύπου CyberShot DSC-S75 (SONY Corporation, Japan) και αποθηκεύτηκαν σε ηλεκτρονικό υπολογιστή σε ψηφιακή μορφή. Η διάκριση των διαφανών περιοχών που αντιστοιχούν στους κολεούς των ηθμαγγειωδών δεσμίδων του φύλλου από τα χλωροφυλλούχα διαμερίσματα του ελάσματος έγινε με τη βοήθεια προγράμματος ψηφιακής ανάλυσης εικόνας το οποίο αναπτύχθηκε σε περιβάλλον MatLab v. 6.0088 (Mathworks Inc, USA), (Nikolopoulos *et al.*, 2002).

III.3.5. Υπολογισμός μήκους μίσχου (Petiole length)

Στα είδη με έμμισχα φύλλα υπολογίστηκε το μήκος του μίσχου και εκφράστηκε σε mm.

III.3.6. Ανίχνευση ύπαρξης τριχώματος, κρυστάλλων και ανθοκυανών στην επιφάνεια των φύλλων

Με το Οπτικό Μικροσκόπιο (Zeiss Axiolab, Carl Zeiss, Jena, Germany) του εργαστηρίου πραγματοποιήθηκε σχολαστική παρατήρηση των φυτικών δειγμάτων για τυχόν ύπαρξη τριχώματος, κρυστάλλων ή ανθοκυανινών στην επιφάνεια τους.

III.3.7. Μέτρηση συγκέντρωσης ολικών φαινολικών των φύλλων (TP)

Για την μέτρηση των περιεχομένων φαινολικών των φύλλων χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος Folin - Ciocalteu (Waterman and Mole 1994).

Εκχύλιση

Ζυγίστηκαν 50 mg ξηρής σκόνης από κάθε δείγμα και τοποθετήθηκαν σε δοκιμαστικούς σωλήνες. Ακολούθως, σε κάθε σωλήνα προστέθηκαν 6 ml υδατικού διαλύματος μεθανόλης 50 % και οι σωλήνες σφραγίστηκαν και επώαστηκαν σε υδατόλουτρο στους 40°C για 1 h (με ανάδευση κάθε 10 min). Στη συνέχεια τα δείγματα φυγοκεντρήθηκαν για 10 min στα 4000xg. Παραλήφθηκαν τα υπερκείμενα και τοποθετήθηκαν σε νέους δοκιμαστικούς σωλήνες.

Αντίδραση

Σε μεγαλύτερου μεγέθους δοκιμαστικούς σωλήνες προστέθηκαν 3.950 ml απιονισμένου νερού, 50 ml του υπερκειμένου, 250 ml αντιδραστηρίου Folin-Ciocalteu. Ακολούθησε επώαση για χρονικό διάστημα 1-8 min σε θερμοκρασία δωματίου και προστέθηκαν 750 ml διαλύματος ανθρακικού ασβεστίου (Na_2CO_3). Στο τυφλό διάλυμα σε αντικατάσταση των 50 ml του υπερκειμένου προστέθηκαν 50 ml υδατικού διαλύματος μεθανόλης 50 % και ακολούθησε η ίδια διαδικασία.

Η ομογενοποίηση των δειγμάτων έγινε με αναδευτήρα Vortex. Ακολούθησε επώαση σε θερμοκρασία δωματίου για 2 h. Η απορρόφηση για κάθε δείγμα μετρήθηκε με

φασματοφωτόμετρο (Shimadzu UV 160) στα 760 nm. Κατασκευάστηκε καμπύλη αναφοράς για διαφορετικές συγκεντρώσεις ταννικού οξέος (Sigma Co). Η συγκέντρωση συνολικών φαινολικών εκφράστηκε σε mg ισοδύναμου ταννικού οξέος ανά g ξηρής ουσίας.

III.4. Στατιστική ανάλυση

Οι διμεταβλητές συσχετίσεις Spearman ανάμεσα στα ζεύγη των 11 παραμέτρων του συγκεκριμένου πειράματος πραγματοποιήθηκαν με το στατιστικό πρόγραμμα SPSS Statistics (Version 17.0, IBM® SPSS® Statistics).

Η ανάλυση παλινδρόμησης αφορούσε όλα τα πιθανά ζεύγη, μεταξύ του συνόλου των παραμέτρων οι οποίες μελετήθηκαν σε επίπεδο φυτικού είδους και πραγματοποιήθηκε με τη χρήση του ίδιου στατιστικού προγράμματος.

Σε ορισμένες περιπτώσεις στην εργασία αυτή πραγματοποιήθηκε μετα-ανάλυση, χρησιμοποιώντας και τα αντίστοιχα δεδομένα από τη διδακτορική διατριβή της Dr. Sally Alloh Sumbele από την Δομνίστα Ευρυτανίας και την Πάρνηθα Αττικής.

IV. Αποτελέσματα

IV.1. Περιοχή έρευνας

Το ορεινό συγκρότημα των Ακαρνανικών Ορέων αποτελεί ένα τυπικό Μεσογειακό οικοσύστημα στο δυτικότερο σημείο της Στερεάς Ελλάδας. Δεδομένου ότι η χλωριδική σύσταση της περιοχής αυτής μελετήθηκε πρόσφατα (Καραμπλιάνης, 2007), χρησιμοποιήθηκαν δείγματα από αντιπροσωπευτικά είδη με ετεροβαρή ή ομοβαρή φύλλα προκειμένου να διερευνηθούν πιθανές συσχετίσεις μεταξύ των μετρούμενων παραμέτρων.

IV.1. Παράμετροι που μελετήθηκαν

IV.1.1. Μορφολογικές παράμετροι

- 1) επιφάνεια (%) των διάφανων περιοχών του ελάσματος (TLA)
- 2) μάζα ανά φυλλική επιφάνεια (LMA)
- 3) πάχος φύλλου (LT)
- 4) πυκνότητα φύλλου (LD)
- 5) συνολική φυλλική επιφάνεια (TLS)
- 6) μήκος φύλλου (LL)
- 7) μήκος μίσχου (PL)
- 8) λόγος ll/pl (μήκος φύλλου / μήκος μίσχου)
- 9) λόγος tls/pl (συνολική φυλλική επιφάνεια / μήκος μίσχου)

IV.1.2. Βιοχημικές παράμετροι

- 1) συνολικά φαινολικά συστατικά ανά επιφάνεια (TPa)
- 2) συνολικά φαινολικά συστατικά ανά μάζα (TPm)

IV.1.3. Προσδιορισμός των μορφολογικών και βιοχημικών παραμέτρων

Από τα στοιχεία που προέκυψαν από την μελέτη, υπολογίστηκαν οι μέσοι όροι και τα τυπικά σφάλματα κάθε παραμέτρου για τα 110 φυτικά είδη που μελετήθηκαν. Παρατηρήθηκαν σημαντικές διακυμάνσεις στις τιμές των μορφολογικών και βιοχημικών παραμέτρων μεταξύ των υπό μελέτη φυτικών ειδών.

Το αρχικό σύνολο των 110 φυτικών ειδών περιελάμβανε 29 ετεροβαρή φυτικά είδη (εκ των οποίων σε 21 [σύνολο Α] μετρήθηκε η συγκέντρωση φαινολικών συστατικών) και 81 ομοβαρή φυτικά είδη (εκ των οποίων σε 18 [σύνολο Β] μετρήθηκε η συγκέντρωση φαινολικών συστατικών). Στο σύνολο των 29 ετεροβαρών φυτικών ειδών υπήρξαν 21 έμμισχα φυτικά είδη και 8 άμμισχα, ενώ στο σύνολο των 81 ομοβαρών φυτικών ειδών υπήρξαν 29 έμμισχα φυτικά είδη και 52 άμμισχα. Σε 17 ετεροβαρή + 8 ομοβαρή = 25 φυτικά είδη ανέρχονται τα έμμισχα ετεροβαρή και ομοβαρή φυτικά είδη στα οποία μετρήθηκε η συγκέντρωση φαινολικών συστατικών. Οι μορφολογικές παράμετροι που μελετήθηκαν

Αποτελέσματα

αφορούσαν το σύνολο των 110 φυτικών ειδών, ενώ οι βιοχημικές παράμετροι αφορούσαν 39 φυτικά είδη (σύνολο A +σύνολο B).

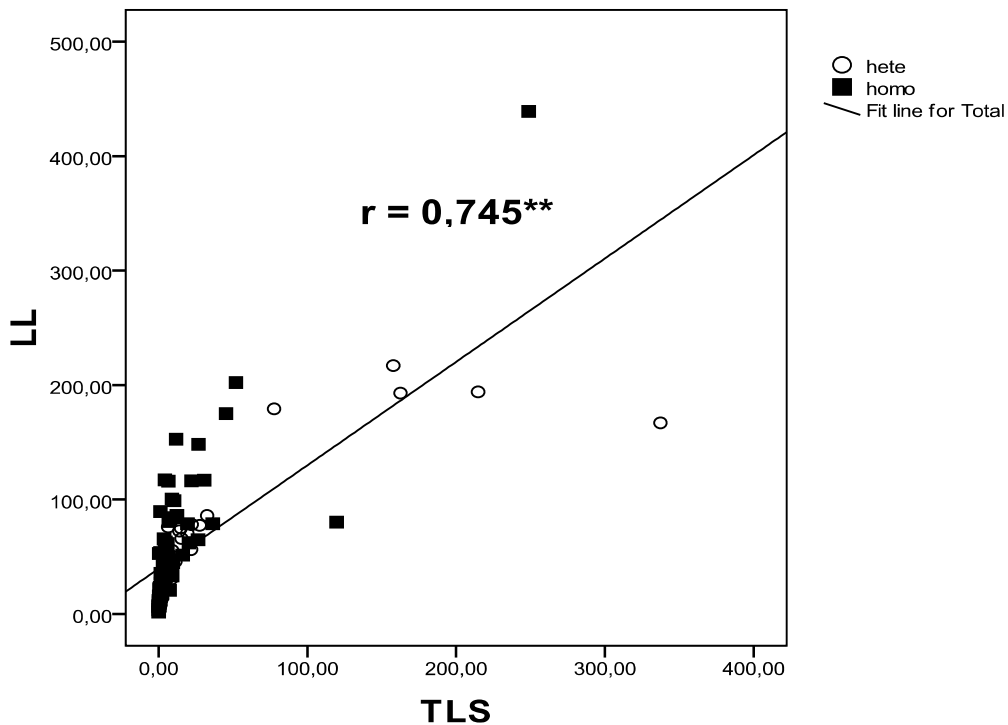
IV.1.4. Συσχετίσεις παραμέτρων

Στον πίνακα 1 εμφανίζονται οι συσχετίσεις μεταξύ κάθε πιθανού ζεύγους των μορφολογικών και βιοχημικών παραμέτρων του αρχικού συνόλου των 110 ετεροβαρών και ομοβαρών φυτικών ειδών. Ορισμένα από τα ζεύγη αυτά εμφανίζουν στατιστικώς σημαντικές συσχετίσεις, ενώ στα υπόλοιπα ζεύγη δεν παρουσιάζεται κάποια στατιστικώς σημαντική συσχέτιση.

Στα παρακάτω ζεύγη παραμέτρων παρατηρούνται στατιστικώς σημαντικές συσχετίσεις: 1) Μεταξύ της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) και της πυκνότητας φύλλου (LD), των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TPa) καθώς και των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά μάζα (TPm). 2) Μεταξύ του πάχους φύλλου (LT) και των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TPa). 3) Μεταξύ του μήκους μίσχου (PL) και της συνολικής φυλλικής επιφάνειας (TLS) καθώς και του μήκους φύλλου (LL). 4) Μεταξύ της συνολικής φυλλικής επιφάνειας (TLS) και του μήκους φύλλου (LL) (βλέπε Εικόνα 9). 5) Μεταξύ του μήκους φύλλου (LL) και του λόγου tls/pl (συνολική φυλλική επιφάνεια / μήκος μίσχου) 6) Μεταξύ του λόγου ll/pl (μήκος φύλλου / μήκος μίσχου) και του λόγου tls/pl (συνολική φυλλική επιφάνεια / μήκος μίσχου).

Πίνακας 1. Συντελεστές συσχέτισης μεταξύ των ζευγών παραμέτρων στα φυτικά είδη που εξετάστηκαν. Δίδεται ο συντελεστής συσχέτισης (r) και η σημαντικότητα: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Για κάθε συσχέτιση αναφέρεται και ο αριθμός των εξετασθέντων φυτικών ειδών (N) για τις συγκεκριμένες παραμέτρους.

		LMA	LT	LD	TLa	TP_m	TP_a	PL	TLS	LL	LL/PL
LD	r	0,540**	-0,426**								
	N	110	110								
TLa	r	0,15	0	0,15							
	N	29	29	29							
TP_m	r	0,578**	0,488**	0,14	0,34						
	N	39	39	39	21						
TP_a	r	0,847**	0,614**	0,26	0,24	0,888**					
	N	39	39	39	21	39					
PL	r	-0,26	0,06	-0,384**	-0,34	-0,36	-0,423*				
	N	50	50	50	21	25	25				
TLS	r	0,03	0,220*	-0,15	-0,27	0,01	-0,01	0,716**			
	N	110	110	110	29	39	39	50			
LL	r	0,09	0,413**	-0,19	-0,27	-0,09	-0,08	0,526**	0,745**		
	N	110	110	110	29	39	39	50	110		
LL/PL	r	0,289*	-0,02	0,285*	0,15	0,15	0,19	-0,409**	-0,1	0,08	
	N	50	50	50	21	25	25	50	50	50	
TLS/PL	r	0,06	-0,22	0,2	-0,05	0	-0,05	-0,02	0,441**	0,663**	0,639**
	N	50	50	50	21	25	25	50	50	50	50



Εικόνα 9. Ανάλυση παλινδρόμησης μεταξύ του μήκους φύλλου (LL) και της συνολικής φυλλικής επιφάνειας (TLS) σε 29 ετεροβαρή (○) και 81 ομοβαρή φυτικά είδη (■).

Με σκοπό την εξαγωγή ασφαλών συμπερασμάτων και την ελαχιστοποίηση του υπολογιστικού σφάλματος, χρησιμοποιήθηκαν εκτός από τις μετρήσεις της παρούσας μελέτης και μετρήσεις από τα εργαστηριακά πειράματα της Dr. Sally Alloh Sumbele που αφορούσαν τις ίδιες παραμέτρους. Αυτές αφορούσαν 46 φυτικά είδη, εκ των οποίων υπήρξαν 30 [**σύνολο Γ**] ετεροβαρή φυτικά είδη και 16 [**σύνολο Δ**] ομοβαρή φυτικά είδη. Στον πίνακα 2 [όπου $N = 34$, (σύνολο Β + σύνολο Δ)], βλέπουμε τις συσχετίσεις παραμέτρων 34 ομοβαρών φυτικών ειδών και στον πίνακα 3 [όπου $N = 51$, (σύνολο Α + σύνολο Γ)], βλέπουμε τις συσχετίσεις παραμέτρων 51 ετεροβαρών φυτικών ειδών.

Στον πίνακα 2 εμφανίζονται οι συσχετίσεις μεταξύ κάθε πιθανού ζεύγους των μορφολογικών και βιοχημικών παραμέτρων των 18 αρχικών ομοβαρών φυτικών ειδών και των 16 ομοβαρών φυτικών ειδών της μετα-ανάλυσης.

Στα παρακάτω ζεύγη παραμέτρων παρατηρούνται στατιστικώς σημαντικές συσχετίσεις: 1) Μεταξύ της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) και του πάχους φύλλου (LT) καθώς και των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a). 2) Μεταξύ της πυκνότητας φύλλου (LD) και των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a).

Αποτελέσματα

Πίνακας 2. Συντελεστές συσχέτισης μεταξύ των ζευγών παραμέτρων σε 34 ομοβαρή φυτικά είδη στα οποία έχουν μετρηθεί συγκεντρώσεις φαινολικών συστατικών [σύνολο Β + σύνολο Δ]. Δίδεται ο συντελεστής συσχέτισης (r) και η σημαντικότητα: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

		LMA	LT	LD	TP_m
LT	r	0,606**			
	N	34			
LD	r	0,463**	-0,292		
	N	34	34		
TP_m	r	0,403*	0,051	0,416*	
	N	34	34	34	
TP_a	r	0,812**	0,343*	0,534**	0,785**
	N	34	34	34	34

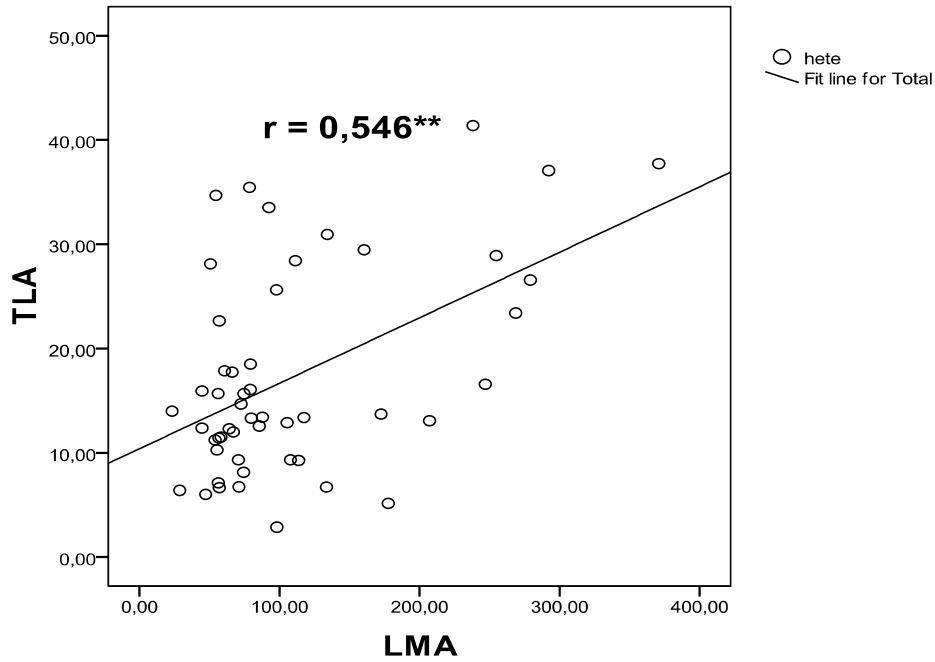
Στον πίνακα 3 εμφανίζονται οι συσχετίσεις μεταξύ κάθε πιθανού ζεύγους των μορφολογικών και βιοχημικών παραμέτρων των 21 αρχικών ετεροβαρών φυτικών ειδών και των 30 ετεροβαρών φυτικών ειδών της μετα-ανάλυσης.

Στα παρακάτω ζεύγη παραμέτρων παρατηρούνται στατιστικώς σημαντικές συσχετίσεις: 1) Μεταξύ της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) και του πάχους φύλλου (LT), της πυκνότητας φύλλου (LD) καθώς και των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a). 2) Μεταξύ της πυκνότητας φύλλου (LD) και των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a). 3) Μεταξύ της επιφάνειας (%) των διάφανων περιοχών του ελάσματος (TLA) και των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a).

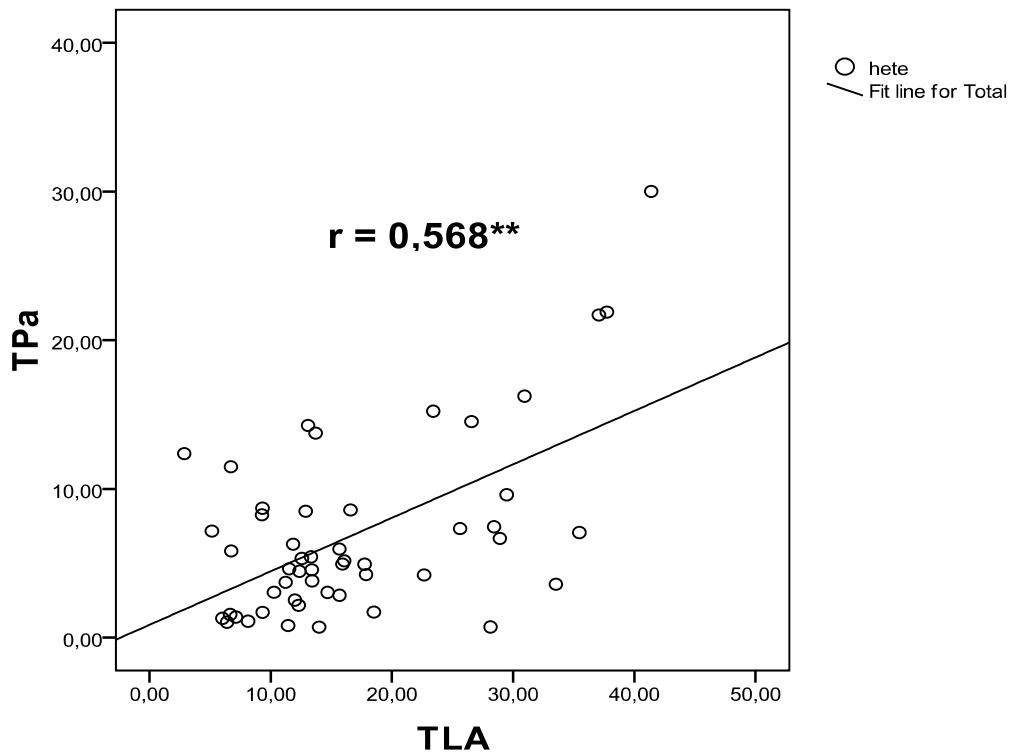
Πίνακας 3. Συντελεστές συσχέτισης μεταξύ των ζευγών παραμέτρων σε 51 ετεροβαρή φυτικά είδη στα οποία έχουν μετρηθεί συγκεντρώσεις φαινολικών συστατικών [σύνολο Α + σύνολο Γ]. Δίδεται ο συντελεστής συσχέτισης (r) και η σημαντικότητα: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

		LMA	LT	LD	TLA	TP_m
LT	r	0,876**				
	N	51				
LD	r	0,725**	0,371**			
	N	51	51			
TLA	r	0,499**	0,424**	0,402**		
	N	51	51	51		
TP_m	r	0,093	0,124	0,132	0,26	
	N	51	51	51	51	
TP_a	r	0,809**	0,731**	0,600**	0,547**	0,564**
	N	51	51	51	51	51

Αποτελέσματα



Εικόνα 10. Ανάλυση παλινδρόμησης μεταξύ της επιφάνειας (%) των διάφανων περιοχών του ελάσματος (TLA) και της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) σε 51 ετεροβαρή (○) φυτικά είδη.



Εικόνα 11. Ανάλυση παλινδρόμησης μεταξύ των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a) και της επιφάνειας (%) των διάφανων περιοχών του ελάσματος (TLA) σε 51 ετεροβαρή (○) φυτικά είδη.

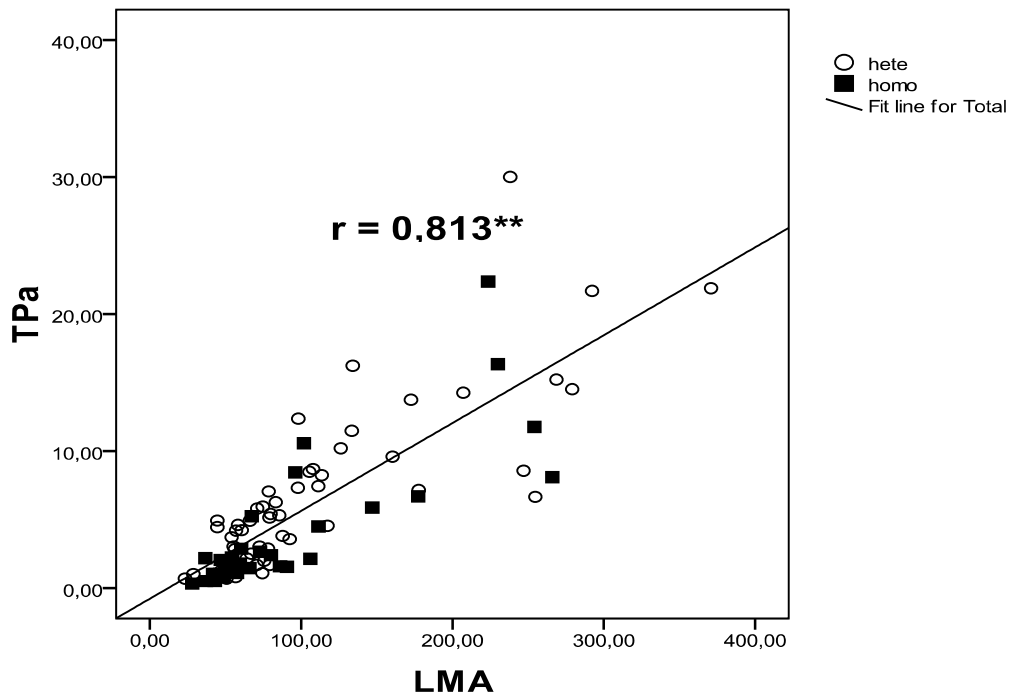
Αποτελέσματα

Στον πίνακα 4 εμφανίζονται οι συσχετίσεις μεταξύ κάθε πιθανού ζεύγους των μορφολογικών και βιοχημικών παραμέτρων των 21 αρχικών ετεροβαρών φυτικών ειδών[σύνολο Α], των 18 αρχικών ομοβαρών φυτικών ειδών[σύνολο Β] καθώς και των 30 ετεροβαρών φυτικών ειδών[σύνολο Γ] και 16 ομοβαρών φυτικών ειδών[σύνολο Δ] της μετα-ανάλυσης.

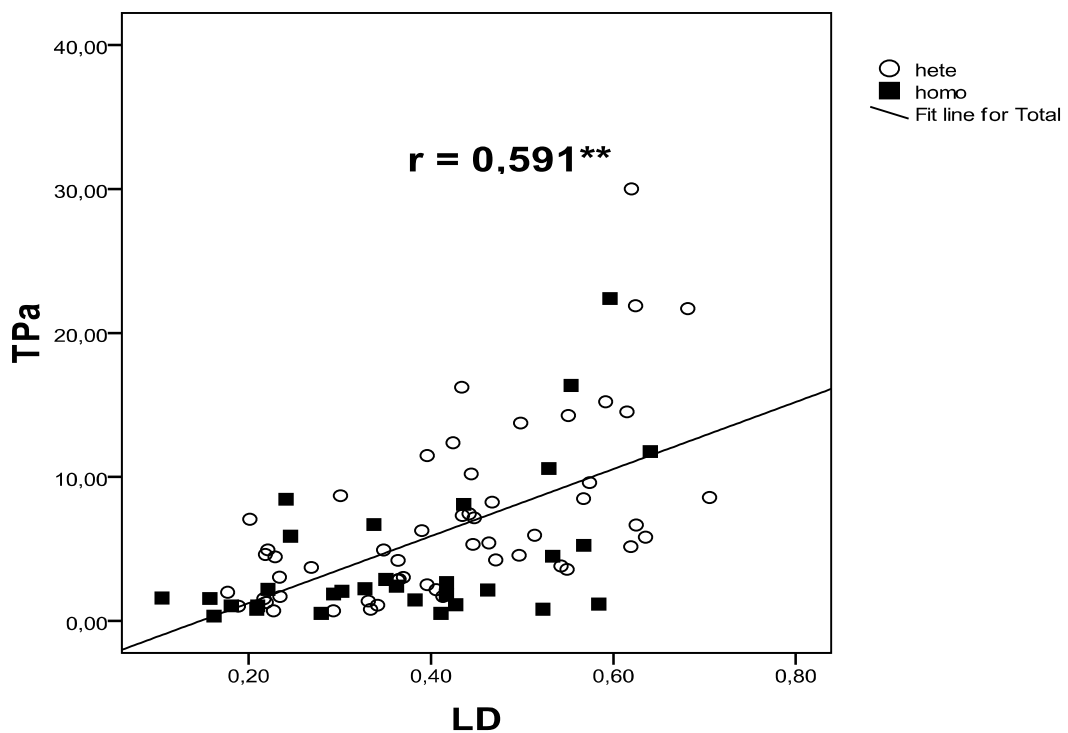
Στα παρακάτω ζεύγη παραμέτρων παρατηρούνται στατιστικώς σημαντικές συσχετίσεις: 1) Μεταξύ της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) και του πάχους φύλλου (LT), της πυκνότητας φύλλου (LD) (βλέπε εικόνα 14), της επιφάνειας (%) των διάφανων περιοχών του ελάσματος (TLA) (βλέπε εικόνα 10) καθώς και των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a) (βλέπε εικόνα 12). 2) Μεταξύ της πυκνότητας φύλλου (LD) και των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a) (βλέπε εικόνα 13). 3) Μεταξύ της επιφάνειας (%) των διάφανων περιοχών του ελάσματος (TLA) και των συνολικών φαινολικών

Πίνακας 4. Συντελεστές συσχέτισης μεταξύ των ζευγών παραμέτρων στο σύνολο των φυτικών ειδών (34 ομοβαρή [σύνολο Β + σύνολο Δ] και 51 ετεροβαρή [σύνολο Α + σύνολο Γ] φυτικά είδη) στα οποία έχουν μετρηθεί συγκεντρώσεις φαινολικών συστατικών. Δίδεται ο συντελεστής συσχέτισης (r) και η σημαντικότητα: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

		LMA	LT	LD	TLA	TP_m
LT	r	0,689**				
	N	85				
LD	r	0,639**	0,012			
	N	85	85			
TLA	r	0,546**	0,485**	0,413**		
	N	51	51	51		
TP_m	r	0,239*	0,068	0,283**	0,2	
	N	85	85	85	51	
TP_a	r	0,813**	0,487**	0,591**	0,568**	0,671**
	N	85	85	85	51	85

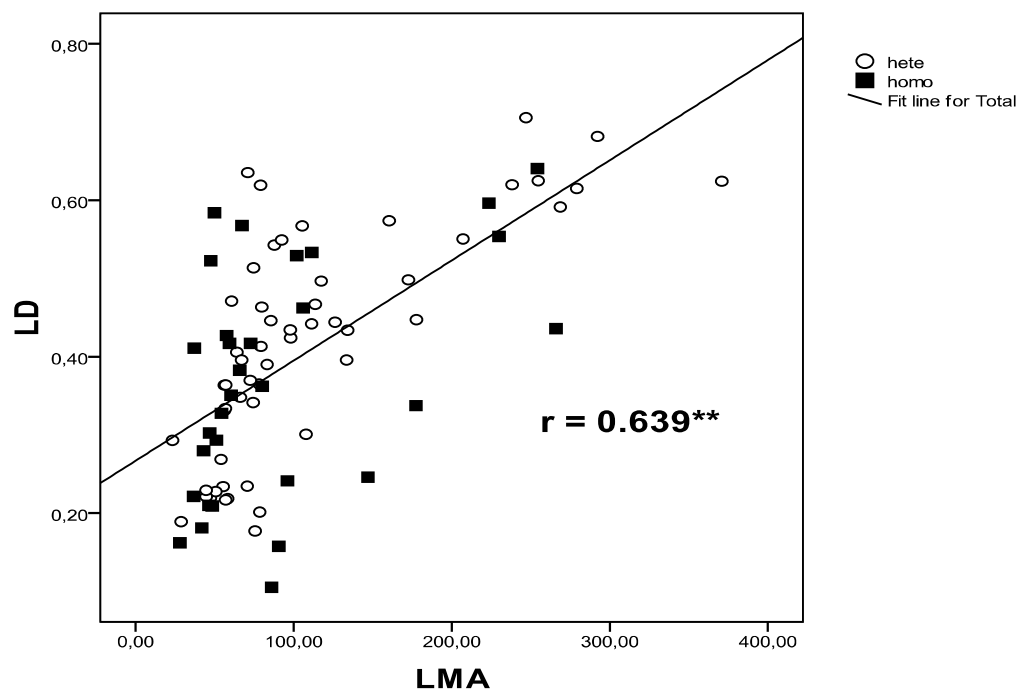


Εικόνα 12. Ανάλυση παλινδρόμησης μεταξύ των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a) και της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) σε 51 ετεροβαρή (○) και 34 ομοβαρή φυτικά είδη (■).



Εικόνα 13. Ανάλυση παλινδρόμησης μεταξύ των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a) και της πυκνότητας φύλλου (LD) σε 51 ετεροβαρή (○) και 34 ομοβαρή φυτικά είδη (■).

Αποτελέσματα



Εικόνα 14. Ανάλυση παλινδρόμησης μεταξύ της πυκνότητας φύλλου (LD) και της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) σε 51 ετεροβαρή (○) και 34 ομοβαρή φυτικά είδη (■).

V. Συζήτηση

Στα πλαίσια της παρούσας εργασίας επιχειρήθηκε η καταγραφή μορφολογικών και βιοχημικών παραμέτρων ενός αξιόλογου ποσοστού της χλωρίδας των Ακαρνανικών Ορέων. Η καταγραφή αυτή έδωσε την δυνατότητα να διαπιστωθεί εάν παρατηρούνται στατιστικά σημαντικές συσχετίσεις μεταξύ των υπό εξέταση παραμέτρων.

Πλήθος επιστημονικών εργασιών υπογραμμίζει την ύπαρξη συσχετίσεων μεταξύ μορφολογικών, φυσιολογικών και βιοχημικών παραμέτρων των φύλλων διαφορετικών φυτικών ειδών (Evans, 1989; Reich et al., 2003; Wright et al., 2004; Lambers et al., 2008). Η ύπαρξη συσχετίσεων μεταξύ παραμέτρων εμφανίζεται και στα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας όπως επίσης και η διαφοροποίηση των ετεροβαρών έναντι των ομοβαρών φυτικών ειδών ως προς τις εξεταζόμενες παραμέτρους.

Προηγούμενες εργασίες της ερευνητικής ομάδας (Karabourniotis et al., 2000; Nikolopoulos et al., 2002) έδειξαν ότι η ύπαρξη των προεκτάσεων των σκληρεγχυματικών κολεών βελτιώνει τις συνθήκες φωτισμού στο μεσόφυλλο και επομένως ενισχύει την φωτοσυνθετική δραστηριότητα των εσωτερικών στοιβάδων των φωτοσυνθετικών κυττάρων. Κατά συνέπεια θεωρείται αναμενόμενο ότι η ύπαρξη των προεκτάσεων των σκληρεγχυματικών κολεών διαφοροποιεί τα ετεροβαρή έναντι των ομοβαρών φύλλων και ως προς κρίσιμες παραμέτρους του οικονομικού φάσματος. Διαπιστώθηκε ότι η σχέση του κόστους κατασκευής, της συγκέντρωσης αζώτου και της φωτοσύνθεσης ακολουθεί το γενικό μοτίβο της 'οικονομίας' των φύλλων (leaf economic spectrum), φαίνεται όμως ότι οι μηχανισμοί διαφέρουν μεταξύ ετεροβαρών και ομοβαρών φύλλων, πιθανόν λόγω της διαφορετικής τους ανατομίας (Nikolopoulos et al., 2002). Η ύπαρξη προεκτάσεων σκληρεγχυματικών κολεών και οι κατάλληλες οπτικές ιδιότητες που διαθέτουν τα ετεροβαρή φύλλα δημιουργούν πιθανόν τις προϋποθέσεις ενός σταθερότερου οπτικού μικροπεριβάλλοντος στο μεσόφυλλο, ώστε να μη προκαλούνται προβλήματα στα φωτοσυνθετικά κύτταρα λόγω των κινήσεων του ελάσματος και των αναπόφευκτων έντονων διακυμάνσεων στην ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας. Το πρόβλημα αυτό αντισταθμίζεται στα ομοβαρή φύλλα πιθανόν μέσω της ύπαρξης τριχώματος, κάτω από το οποίο δημιουργείται φωτεινό μικροπεριβάλλον διάχυτου φωτισμού (Ρέππα, 2009).

Ομάδες φαινολικών ουσιών όπως οι ταννίνες και οι φουρανοκουμαρίνες πιστεύεται ότι έχουν καίριο αμυντικό ρόλο διότι εάν συμπεριληφθούν στην τροφή φυτοφάγων προκαλούν ανάσχεση της ανάπτυξης ή ακόμα και τον θάνατο (Feeny, 1976; Rhoades et al., 1979; Harborne, 1989). Η δράση τους αυτή σχετίζεται με την ιδιότητα τους να αντιδρούν και να κατακρημνίζουν αδιακρίτως πρωτεΐνες. Παράλληλα, οι ταννίνες προσδίδουν στην τροφή αποτρεπτική γεύση, ενώνονται με τις πρωτεΐνες του ιστού που καταναλώνεται μειώνοντας την διαθεσιμότητα τους και την θρεπτική αξία του ιστού (Swain, 1977; Harborne, 1993; Shain, 1995).

Συζήτηση

Νεότερα επιστημονικά δεδομένα υποστηρίζουν ότι ο κύριος ρόλος των φαινολικών ουσιών σχετίζεται με την προστασία των φυτών έναντι της φωτοοξειδωσης, αμφισβητώντας εν μέρει την ιεράρχηση των ρόλων τους οποίους παίζουν οι ουσίες αυτές. Επαλήθευση των δεδομένων αυτών φαίνεται να αποτελεί το γεγονός ότι παρατηρείται αύξηση της συγκέντρωσης πολλών φαινολικών ουσιών σε φυτά που αναπτύσσονται υπό συνθήκες έντονης ηλιοφάνειας ή συνθήκες αυξημένης UV-B ακτινοβολίας (Close and Mc Arthur, 2002) ή γενικά ξηροθερμικές συνθήκες (Moreno et al., 2010).

Αυξημένο ενδιαφέρον επίσης παρουσιάζει η παρατήρηση των (Kenzo et al., 2007) ότι στα ανώτερα φωτεινά επίπεδα του τροπικού βροχοδάσους η πλειοψηφία των φυτικών ειδών κατείχε ετεροβαρή φύλλα, ενώ στα κατώτερα και πιο σκιώδη επίπεδα τα φυτικά είδη παρουσίαζαν κατά κανόνα ομοβαρή φύλλα. Η συγκεκριμένη παρατήρηση μας οδηγεί στο συμπέρασμα ότι η προσαρμογή και η διαφοροποίηση των ετεροβαρών φυτικών ειδών των ανώτερων φωτεινών επιπέδων του τροπικού βροχοδάσους έναντι των ομοβαρών φυτικών ειδών των κατώτερων και πιο σκιωδών επιπέδων είναι το αποτέλεσμα μιας εξελικτικής διεργασίας μέσω της οποίας οι πληθυσμοί εναρμονίζονται με τις συνθήκες του περιβάλλοντος στο οποίο διαβιούν. Εξάλλου η δύναμη της εξελικτικής διαδικασίας σε βάθος χρόνου, διαφαίνεται στην επίτευξη της εξελικτικής σύγκλισης μεταξύ των 5 μεσογειακών οικοσυστημάτων του πλανήτη.

Κρίνεται έτσι βάσιμος ο ισχυρισμός ότι φυτά με ετεροβαρή φύλλα αναμένεται να εμφανίζουν σχετικά υψηλότερες συγκεντρώσεις φαινολικών ουσιών σε σχέση με φυτά με ομοβαρή φύλλα, όπως φαίνεται και στα πειραματικά δεδομένα της παρούσας εργασίας. Επίσης, σύμφωνα με την εικόνα 11, παρατηρείται σημαντική συσχέτιση μεταξύ της επιφάνειας (%) των διάφανων περιοχών του ελάσματος (TLA) και των συνολικών φαινολικών συστατικών ανά επιφάνεια (TP_a) με $r=0,568^{**}$ για 51 ετεροβαρή φυτικά είδη.

Σύμφωνα με τους Poorter et al. (2009) φυτά που αναπτύσσονται υπό συνθήκες έντονης ηλιοφάνειας εμφανίζουν επίσης σχετικά υψηλότερες τιμές LMA. Σύμφωνα με πειραματικές μετρήσεις, τις υψηλότερες τιμές LMA εμφανίζουν φυτικά είδη που διαβιούν σε ερημικές συνθήκες, ακολουθούμενα από φυτικά είδη τροπικών και εύκρατων κλιμάτων, ενώ υδρόβια και ψυχρόφιλα φυτικά είδη παρουσιάζουν τις χαμηλότερες τιμές LMA. Παρατηρήσεις έδειξαν επίσης ότι φυτικά είδη με χαμηλές τιμές LMA τείνουν να διαθέτουν υψηλές συγκεντρώσεις πρωτεϊνών, θρεπτικών στοιχείων και νερού, χαμηλές συγκεντρώσεις λιγνίνης και άλλων δευτερογενών μεταβολιτών και έντονο μεταβολισμό.

Σύμφωνα με δεδομένα των Liakoura et al. (2009), παρατηρήθηκε μέτρια συσχέτιση μεταξύ της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) και της πυκνότητας φύλλου (LD) με $r=0,540^{**}$ για τα ομοβαρή φυτικά είδη και $r=0,400^{**}$ για τα ετεροβαρή φυτικά είδη. Προς επιβεβαίωση των παραπάνω εμφανίζεται ισχυρή συσχέτιση μεταξύ της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) και της πυκνότητας φύλλου (LD) με $r=0,639^{**}$ για 34 ομοβαρή και 51 ετεροβαρή φυτικά είδη (βλ. εικόνα 14).

Σε εργαστηριακά πειράματα που πραγματοποιήθηκαν φάνηκε ότι φύλλα με υψηλές τιμές LMA τείνουν να είναι σχετικά ανθεκτικά απέναντι σε φυτοφάγα, καθώς τα πειράματα περιελάμβαναν ποικίλα φυτοφάγα που τους χορηγήθηκαν φύλλα διαφορετικών τιμών LMA και παρατηρήθηκε αποφυγή φύλλων με υψηλές τιμές LMA (Poorter et al., 2009). Παρόμοιες συμπεριφορές φυτοφάγων παρατηρήθηκαν και σε συνθήκες αγρού (Pérez-Harguindeguy et al., 2003). Εξαιτίας της καλύτερης άμυνας εναντίον φυτοφάγων και φυσικών κινδύνων, παρατηρείται θετική συσχέτιση μεταξύ LMA και διάρκεια ζωής φύλλου στον αγρό (Wright et al., 2004). Φυτικά είδη με υψηλές τιμές LMA παρουσιάζουν όχι μόνο μεγαλύτερη διάρκεια ζωής φύλλων αλλά και ριζικού συστήματος (Ryser, 1996) αφομοιώνοντας αποτελεσματικότερα τα υπάρχοντα θρεπτικά στοιχεία. Η υψηλή διάρκεια ζωής φύλλων και ριζικού συστήματος επιμηκύνει τον χρόνο παραμονής θρεπτικών στοιχείων στα φυτά, προσδίδοντας έτσι συγκριτικό πλεονέκτημα στα φυτικά είδη με υψηλές τιμές LMA σε φτωχά εδάφη (Aerts and Chapin, 2000).

Η LMA χρησιμοποιείται ευρέως ως δείκτης σκληροφυλλίας, καθώς αποτελεί μέτρο της συνδυασμένης επίδρασης της πυκνότητας και του πάχους στα φύλλα (Groom and Lamont, 1997; Salleo et al., 1997; Lamont et al., 2002; Paula and Pausas, 2003). Το φαινόμενο της σκληροφυλλίας σε μεγάλο ποσοστό των χαρακτηριστικών εκπροσώπων της Μεσογειακής χλωρίδας ενδέχεται να δρά αποτρεπτικά σε φυτοφάγα θηλαστικά και ιδίως έντομα, καθώς οι διατροφικές τους συνήθειες συνήθως επικεντρώνονται σε νεαρά φύλλα που υπολείπονται έναντι των ώριμων φύλλων σε σκληροφυλλία.

Επίσης, σχετικές μελέτες απέδειξαν ότι η πυκνότητα, η ταυτότητα καθώς και η γευστικότητα των γειτονικών φυτών μπορεί να μειώσει ή να ενισχύσει την πιθανότητα ανακάλυψης και προσβολής ενός φυτού από φυτοφάγα (Root, 1973; Hay, 1986; Agrawal et al., 2006).

Παρά την εκτενή βιβλιογραφία υποστήριξης, αναβάθμισης και αποδοχής της θεωρίας του οικονομικού φάσματος των φύλλων, κάποια από τα πεδία έρευνας που αναδείχθηκαν μέσω αυτής δεν έχουν λάβει την επιστημονική προσοχή που ενδεχομένως τους αρμόζει. Η ακριβής συνεισφορά των φαινολικών ουσιών στην άμυνα των φυτών απέναντι σε βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες είναι ένα από τα πεδία αυτά, καθώς γνωρίσματα των φύλλων που σχετίζονται με την φυτική άμυνα / προστασία δεν έχουν πλήρως ενσωματωθεί στο οικονομικό φάσμα των φύλλων.

Τα ανωτέρω δεδομένα οδηγούν στο συμπέρασμα ότι υπάρχει σύνδεση μεταξύ των κρίσιμων παραμέτρων του οικονομικού φάσματος των φύλλων και των φαινολικών ουσιών (TP), καθώς ανιχνεύτηκαν στατιστικά σημαντικές συσχετίσεις μεταξύ τους (βλ. εικόνες 11, 12, 13). Η προσθήκη των φαινολικών ουσιών στο οικονομικό φάσμα των φύλλων πιθανότατα θα οδηγήσει στην επέκταση και στην περαιτέρω βελτίωση του.

Οι κλιματολογικές ιδιαιτερότητες των μεσογειακών οικοσυστημάτων μέσω της εξελικτικής διαδικασίας καθόρισαν και οδήγησαν στην δημιουργία της χαρακτηριστικής και ιδιαίτερης

Συζήτηση

μεσογειακής χλωρίδας. Σύμφωνα με σχετικές εργασίες και τα παραπάνω δεδομένα τα αείφυλλα σκληρόφυλλα, οι χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι της χλωρίδας αυτής διαθέτουν αυξημένες τιμές επιφάνειας (%) των διάφανων περιοχών του ελάσματος (TLA), μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) και φαιολικών ουσιών (TP) λόγω της αυξημένης ηλιοφάνειας και των ξηροθερμικών συνθηκών. Οι σχετικά αυξημένες τιμές μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) και φαιολικών ουσιών (TP), όπως αποδεικνύεται από πειραματικά δεδομένα, οδηγούν στην αύξηση της θωράκισης των φυτών απέναντι σε βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες.

Κρίνεται αναγκαία η περαιτέρω διερεύνηση της συνολικής δράσης των φαιολικών ουσιών στα φυτά, καθώς η απωθητική και παρεμποδιστική δράση τους απέναντι σε βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες συγκεντρώνει αυξημένο οικολογικό, φυτοπροστατευτικό και οικονομικό ενδιαφέρον.

VI. Βιβλιογραφία

Ballhorn D.J.; Kautz S.; Jensen M.; Schmitt I.; Heil M.; Hegeman A.D., 2011: Genetic and environmental interactions determine plant defences against herbivores. *Journal of Ecology* **99**: 313–326.

Barbehenn R.V.; Constabel C.P., 2011: Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry*, in press.

Boeger M.; Alves L.; Negrelle R., 2004: Leaf Morphology of 89 tree species from a lowland tropical rain forest (Atlantic forest) in South Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **47**: 933-943.

Coomes D.A.; Grubb P.J., 1998: A comparison of 12 tree species of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships. *Functional Ecology* **12**: 426-435.

DeLucia E.H.; Nelson K.; Vogelmann T.C.; Smith W.K., 1996: Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. *Plant Cell Environ* **19**: 159–170.

Dickison W.C., 2000: Integrative Plant Anatomy. *Academic Press, San Diego, California*.

Evans J.R., 1999: Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. *New Phytol.* **143**: 93-104.

Fahn A., 1990: Plant Anatomy. (*Fourth Edition*) Pergamon Press, Oxford, England.

Hakes A.S.; Cronin J.T., 2011: Environmental heterogeneity and spatiotemporal variability in plant defense traits. *Oikos* **120**: 452-462.

Hall D.O.; Scurlock J.M.O.; Bolhàr-Nordenkampf H.R.; Leegood R.C.; Long S.P., 1993: Photosynthesis and Production in a Changing Environment. *Chapman & Hall, London, UK*.

Hay A.; Tsiantis M., 2005: From genes to plants via Meristems. *Development* **132**: 2679-2684.

Hay A.; Barkoulas M.; Tsiantis M., 2006: ASYMMETRIC LEAVES1 and auxin activities converge to repress *BREVIPEDICELLUS* expression and promote leaf development in *Arabidopsis*. *Development* **133**: 3955-3961.

Βιβλιογραφία

Hibberd J.M.; Quick W.P., 2002: Characteristics of C₄ photosynthesis in stems and petioles of C₃ flowering plants. *Nature* **415**: 451–454.

Jordaan A.; Theunissen J.D., 1991: Phenolic deposits and tannin in the leaves of five xerophytic species from southern Africa. *Bot.Bull.Academia Sinica* **33**: 55-61.

Karabourniotis G.; Papastergiou N.; Kabanopoulou E.; Fasseas C., 1994 : Foliar sclereids of *Olea europaea* may function as optical fibers. *Canadian Journal of Botany* **72**: 330-336.

Karabourniotis G., 1998: A possible optical role of the bundle sheath extensions of the heterobaric leaves of *Vitis vinifera* and *Quercus coccifera*. *Plant, Cell and Environment* **23**: 423-430.

Karabourniotis G.; Bornman J.F.; 1999: Penetration of UV-A, UV-B and blue light through the leaf trichome layers of two xeromorphic plants, olive and oak, measured by optical fibre microprobes. *Physiologia Plantarum* **105**: 655-661.

Karabourniotis G., 2000: Light-guiding function of foliar sclereids in the evergreen sclerophyll *Phillyrea latifolia* : a quantitative approach. *Journal of Experimental Botany* **49**: 739-746.

Kinsman E.A.; Pyke K.A., 1998: Bundle sheath cells and cell-specific plastid development in Arabidopsis leaves. *Development* **125**: 1815–1822.

Koehl M.A.R., 1996: When does morphology matter?. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 501-542.

Kummerow J., 1973: Comparative anatomy of sclerophylls of Mediterranean climatic areas. In *F di Castri, HA Mooney, eds, Mediterranean Type Ecosystems: Origin and Structure, Ecological Studies 7. Springer-Verlag, Berlin, pp 157–167.*

Kytridis V.; Manetas Y., 2006: Mesophyll versus epidermal anthocyanins as potential in vivo antioxidants: evidence linking the putative antioxidant role to the proximity of oxy-radical source. *Journal of Experimental Botany* **57**: 2203-2210.

Lambers H.; Poorter H., 1992: Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv Ecol Res* **23**: 187–261.

Larcher W., 1995: Physiological Plant Ecology. *Springer-Verlag, Berlin.*

Leegood C.R., 2007: Roles of the bundle sheath cells in leaves of C₃ plants. *Journal of Experimental Botany* **59**: 1663–1673.

Leroy C.; Jauneau A.; Quilichini A.; Dejean A.; Orivel J., 2008: Comparison between the Anatomical and Morphological Structure of Leaf Blades and Foliar Domatia in the Ant-plant *Hirtella physophora* (Chrysobalanaceae). *Annals of Botany* **101**: 501–507.

Liakopoulos G.; Nikolopoulos D.; Karabourniotis G., 2007: The first step from light to wine: Photosynthetic performance and photoprotection of grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves. *Functional Plant Science and Biotechnology* **1**: 112-119.

Liakoura V.; Fotelli M.; Rennenberg H.; Karabourniotis G., 2009: Should structure–function relations be considered separately for homobaric vs. heterobaric leaves? *American Journal of Botany* **96** (3): 612-619.

Manetas Y., 2005: Why some leaves are anthocyanic and why most anthocyanic leaves are red? *Flora* **201**: 163-177.

Marino G.; Aqil M.; Shipley B., 2009: The leaf economics spectrum and the prediction of photosynthetic light - response curves. *Functional Ecology* **24**: 263-272.

McClendon J.H., 1962: The relationship between the thickness of deciduous leaves and their maximum photosynthetic rate. *Am J Bot* **49**: 320–322.

McClendon JH., 1992: Photographic survey of the occurrence of bundle-seath extensions in deciduous dicots. *Plant Physiology* **99**: 1677-1679.

Medina E.; García V.; Cuevas E., 1990: Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content and drought resistance in tropical rain forests of the Upper Río Negro region. *Biotropica* **22**: 51–64.

Niinemets Ü.; Kull O.; Tenhunen J.D., (1999a): Variability in leaf morphology and chemical composition as a function of canopy light environment in co-existing trees. *Int J Plant Sci* **160**: 837–848.

Niinemets Ü.; Fleck S., 2002: Petiole mechanics, leaf inclination, morphology and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. *Oecologia* **132**: 21–33.

Niinemets Ü.; Kull K., 2003: Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. *Acta Oecologica* **24**: 209–219.

Βιβλιογραφία

Niinemets Ü.; Sack L., 2006: Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials. *Progress in Botany* **67**: 386-411.

Nikolopoulos D.; Liakopoulos G.; Drossopoulos I.; Karabourniotis G., 2002: The Relationship between Anatomy and Photosynthetic Performance of Heterobaric Leaves. *Plant Physiology* **129**:235-243.

Nord E.A.; Lynch J.P., 2009: Plant phenology: a critical controller of soil resource acquisition. *Journal of Experimental Botany* **60**: 1927–1937.

Parkhurst D.F., 1994: Diffusion of CO₂ and other gases in leaves. *New Phytologist* **126**: 449-479.

Pieruschka R.; Schurr U.; Jahnke S., 2005: Lateral gas diffusion inside leaves. *Journal of Experimental Botany* **56**: 857–864.

Pieruschka R.; Chavarría-Krauser A.; Schurr U.; Jahnke S., 2009: Photosynthesis in lightfleck areas of homobaric and heterobaric leaves. *Journal of Experimental Botany* **61**:1031–1039.

Poorter et al., 2009: Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* **182**: 565-588.

Reich P.B.; Wright I.J.; Cavender-Bares J.; Craine J.M.; Oleksyn J.; Westoby M.; Walters M.B., 2003: The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *Int. J. Plant Sci.* **164**: 143-164.

Roth-Nebelsick A.; Uhl D.; Mosbrugger V.; Kerp H., 2001: Evolution and Function of Leaf Venation Architecture: A Review. *Annals of Botany* **87**: 553-566.

Sack L.; Frole K., 2006: Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology* **87**: 483–491.

Sage R.F., 2001: Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C₄ photosynthetic syndrome. *Plant Biology* **3**: 202–213.

Sumbele S.A., 2010: Φωτοσυνθετικά Χαρακτηριστικά Αντιπροσωπευτικών Φυτικών Ειδών του Μεσογειακού Οικοσυστήματος. *Διδακτορική Διατριβή, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Αθήνα.*

Tanaka K.; Tomoaki I.; Yoko W.; Toru H., 2007: Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. *American Journal of Botany* **94**: 764-775.

Terashima I., 1992: Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research* **31**: 195-212.

Terashima I.; Hikosaka K., 1995: Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell Environ* **18**: 1111-1128.

Valladares F., 1999: Architecture, ecology and evolution of plant crowns. In: *Pugnaire FI, Valladares F (eds) Handbook of functional plant ecology. Dekker, New York, pp 121-194.*

Valladares F.; Pearcy R.W., 2000: The role of crown architecture for light harvesting and carbon gain in extreme light environments assessed with a realistic 3-D model. *Anal Jard Bot Madrid* **58**: 3-16.

Valladares F.; Balaguer L.; Martínez-Ferri E.; Perez-Corona E.; Manrique E., 2002: Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems?. *New Phytol* **156**: 457-467.

Vogelmann T.C., 1989: Penetration of light into plants. *Photochem Photobiol* **50**: 895-902.

Vogelmann T.C., 1993: Plant tissue optics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **44**: 231-251.

Wright I.J.; Reich P.B.; Westoby M., 2001: Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Funct. Ecol.* **15**: 423-434.

Wright I.J et al., 2004: The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821-827.

Wylie R.B., 1952: The bundle sheath extensions in leaves of dicotyledons. *American Journal of Botany* **39**: 645-651.

Βέκκος Κ., 2005: Φωτοσυνθετικά χαρακτηριστικά των φύλλων των φυτών *Prunus amygdalus* (ετεροβαρή) και *Ligustrum japonicum* (ομοβαρή) κατά τη διάρκεια της ανάπτυξής τους. Πτυχιακή μελέτη, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Αθήνα.

Βιβλιογραφία

Βερεσόγλου Δ., 2002: Οικολογία. *Λάρισα: Περιφερειακές εκδόσεις «έλλα».*

Καραμπλιάνης Θ., 2007: Χλωριδική ποικιλότητα των Ακαρνανικών Ορέων. *Μεταπτυχιακή μελέτη, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνων, Αθήνα.*

Καραμπουρνιώτης Γ., 2003: Φυσιολογία καταπονήσεων των φυτών. *Αθήνα: Εκδόσεις Έμβρυο.*

Καραμπουρνιώτης Γ.; Λιακόπουλος Γ., 2009: Οικοφυσιολογία Μεσογειακών Φυτικών Ειδών. *Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Αθήνα.*

Κοργιοπούλου Χ., 2010: Η επίδραση της σκίασης σε φυσιολογικές και ανατομικές παραμέτρους των φύλλων αρσενικών και θηλυκών δένδρων φιστικιάς (*Pistacia vera* L.). *Μεταπτυχιακή μελέτη, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνων, Αθήνα.*

Ρέππα Χ., 2009: Κατανομή των ετεροβαρών φύλλων στη χλωρίδα μιας τυπικής μεσογειακής περιοχής. *Πτυχιακή μελέτη, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Αθήνα.*

Φωτέλλη Μ.Ν.; Sumbelle S.; Νικολόπουλος Δ.; Τοουλάκου Γ.; Λιάκουρα Β.; Λιακόπουλος Γ.; Adams M.A.; Καραμπουρνιώτης Γ., 2009: Χαρακτηριστικά δομής και λειτουργίας φύλλων της Ελληνικής και της Αυστραλιανής χλωρίδας. *Αθήνα: Εκδόσεις Έμβρυο.*