



ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

**«Κατανομή των
φωτοσυνθετικών χρωστικών
στα φύλλα του αραβοσίτου
υπό συνθήκες τροφοπενίας
θείου και κανονικής
φωτοπεριόδου ή συνεχούς
φωτισμού»**

Εργαστήριο Φυσιολογίας & Μορφολογίας φυτών

Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας

Ντηλιάς Γεώργιος

Εξεταστική επιτροπή: Δ. Μπουράνης, Καθηγητής (Επιβλέπων)
Γ. Καραμπουρνιώτης, Καθηγητής (Μέλος)
Σ. Χωριανοπούλου, Λέκτορας (Μέλος)

Η εικόνα του εξωφύλλου είναι της **Wendy Douglass**

Περίληψη

Για τα φυτά το φως έχει δύο ρόλους, τον ενεργειακό ρόλο που οδηγεί τη φωτοσύνθεση και το ρόλο της σηματοδότησης που γίνεται αντιληπτή από αρκετούς φωτοϋποδοχείς. Το συνεχές φως διαφοροποιεί τη φυσιολογία των φυτών γιατί επηρεάζει και τους δύο αυτούς ρόλους και δημιουργεί δυσκολίες στην αναγνώριση των παραγόντων που είναι υπεύθυνοι για τη δημιουργία τραυματισμών κάτω από τέτοια μεταχείριση. Από την ανασκόπηση της βιβλιογραφίας διαπιστώσαμε ότι η επίπτωση του συνεχούς φωτισμού στα φυτά σε σχέση με τη θρεπτική κατάστασή τους ή η επίδραση τροφοπενίας κάτω από συνεχές φως είναι ελάχιστα μελετημένα. Ιδιαίτερως για την τροφοπενία του θείου δεν υπάρχει σχετική βιβλιογραφία. Έτσι μελετήσαμε τρεις περιπτώσεις απόκρισης των φυτών αραβοσίτου ως προς τον συνεχή φωτισμό και την θρέψη: 1) Απόκριση υπό συνθήκες συνεχούς φωτισμού (Cc) έναντι συνθηκών κανονικής φωτοπερίοδου σε πλήρες θρεπτικό διάλυμα (C). 2) Απόκριση υπό συνθήκες απουσίας θειϊκών από το θρεπτικό διάλυμα (-S) έναντι συνθηκών πλήρους θρέψης (C) σε κανονική φωτοπερίοδο. 3) Απόκριση υπό συνθήκες απουσίας θειϊκών από το θρεπτικό διάλυμα και συνεχούς φωτισμού (-Sc) έναντι συνθηκών κανονικής φωτοπερίοδου σε πλήρες θρεπτικό διάλυμα (C).

Το αντικείμενο μελέτης ήταν η επίπτωση των διαφόρων περιπτώσεων στις αντένες των φωτοσυστημάτων και συγκεκριμένα στα επίπεδα εκχυλιζόμενων με διμεθυλο-σουλφοξειδίου χλωροφύλλης-α, χλωροφύλλης-β και καροτινοειδών, τόσο από τον κολεό όσο και από το έλασμα του κάθε φύλλου. Η επίδραση στην ανάπτυξη παρακολουθήθηκε μέσω της μέτρησης της νωπής μάζας. Τα φυτά εγκαταστάθηκαν και αναπτύχθηκαν για 7 ημέρες με κανονική φωτοπερίοδο και στη συνέχεια έγινε η διαφοροποίηση για κάθε περίπτωση, η οποία διήρκεσε 3 εβδομάδες. Η πυκνότητα της φωτονικής ροής δεν τροποποιήθηκε.

Από τα ευρήματα της μελέτης προέκυψε ότι οι μεταχειρίσεις επηρέασαν τον χρονισμό της εμφάνισης όπως και την μη-εμφάνιση των οργάνων. Οι λόγοι χλωροφύλλης-α προς χλωροφύλλης-β, όπως και οι λόγοι καροτινοειδών προς συνολική χλωροφύλλη αποδείχθηκαν χρήσιμοι δείκτες απόκρισης στην κάθε μεταχείριση. Η δυναμική των προσαρμογών στους κολεούς ήταν διαφορετική από αυτή των ελασμάτων.

Στη μεταχείριση υπό συνεχή φωτισμό και πλήρη θρέψη, η επίδραση εστιάστηκε στα ελάσματα E4, E5, E6, ενώ δεν εμφανίστηκε το E7. Η εμφάνιση των κολεών δεν επηρεάστηκε, αλλά δεν εμφανίστηκε ο K5. Ζημιές λόγω της μεταχείρισης Cc εστιάστηκαν στα νεότερα ελάσματα από το E4 και μετά, και στον

νεότερο κολεό Κ4. Στα ελάσματα ο λόγος ChIa:ChIb εμφάνισε γενικό μέσο όρο 4,1 (αύξηση κατά 13,9%), ενώ στους κολεούς 2,7 (μείωση κατά 6,9%). Στα ελάσματα ο λόγος Car:ChI εμφάνισε αντίστοιχο μέσο όρο 2,1 (μείωση κατά 4,5%), ενώ στους κολεούς 3,1 (αύξηση κατά 10,7%).

Η μεταχείριση με έλλειψη θειϊκών από την τροφοδοσία των θρεπτικών υπό κανονική φωτοπερίοδο (-S) εμφάνισε καθυστερήσεις στις εμφανίσεις των ελασμάτων E5, E6, E7, και κολεών Κ2, Κ3 κατά 2 ημέρες. Η μεταχείριση αυτή δεν προκάλεσε ζημιές. Στα ελάσματα ο λόγος ChIa:ChIb εμφάνισε μέσο όρο 3,8 (αύξηση κατά 5,6%), ενώ στους κολεούς μέσον όρο 2,6 (μείωση κατά 10,4%). Στα ελάσματα ο λόγος Car:ChI εμφάνισε μέσο όρο 2,5 (αύξηση κατά 13,6%), ενώ στους κολεούς μέσο όρο 2,9 (αύξηση κατά 3,6%).

Στη μεταχείριση υπό συνεχή φωτισμό σε συνδυασμό με έλλειψη θειϊκών από την τροφοδοσία των θρεπτικών (-Sc) τα όργανα εμφανίστηκαν όπως στο μάρτυρα και στην ώρα τους με δύο εξαιρέσεις (Κ2, E7) που δείχνει ότι η τροφοπενία αναίρεσε την μεμονωμένη επίδραση του συνεχούς φωτισμού. Ζημιές με την έννοια της γήρανσης και κατάρρευσης των οργάνων παρατηρήθηκαν στα παλαιότερα όργανα E0, E1, Κ0, Κ1. Στα ελάσματα ο λόγος ChIa:ChIb εμφάνισε μέσον όρο 3,8 (αύξηση κατά 5,6%), ενώ στους κολεούς μέσον όρο 2,7 (μείωση κατά 6,9%). Στα ελάσματα ο λόγος Car:ChI εμφάνισε μέσο όρο 2,7 (αύξηση κατά 22,7%), ενώ στους κολεούς μέσο όρο 2,8 (όπως και στον μάρτυρα).

Abstract

Light fulfils two significant roles in plant growth. At first, light drives photosynthesis by providing energy and second it is perceived by several photoreceptors, thus activating signal pathways. Continuous light changes plant physiology by affecting both roles, thus creating difficulties in identifying the factors that are responsible for injuries under such treatment. As far as we know, the effect of continuous light in combination with plant's nutritional status or nutritional deficiency on its physiology is poorly studied. In particular, there are no references to sulfur deficiency.

We have studied three cases of *Zea mays* plants responses to light environment in combination with nutrition: 1) Response under continuous light (Cc) versus normal photoperiod under complete nutrient solution (C). 2) Response under sulfur deficiency (-S) versus complete nutrient solution (C) under normal photoperiod. 3) Response under sulfur deficiency and continuous light (-Sc) versus normal photoperiod in complete nutrient solution (C). We followed the effect of the above mentioned cases on the photosystem antennas and particularly on the extractable levels of Chla, Chlb and carotenoids from leaf lamina or sheath, by means of dimethyl sulfoxide. The effect of growth was monitored via fresh mass measurement. Plants were grown for seven days under normal photoperiod condition and the following procedure included the modulation for each case, which lasted for 3 weeks. The photon flux density was not modified during this period.

The results of this study showed that the treatments affected the time of organ appearance as well as their presence itself. The fraction of Chla to Chlb as well as the fraction of carotenoids to total chlorophyll proved to be useful response indicators to each treatment. The dynamic of adjustments presented by the sheaths were different than the corresponding ones presented by the laminas.

Under continuous light and complete nutrition, the influence focused on I_4 , I_5 , I_6 (I stands for lamina), whilst I_7 did not occur. Sheaths' appearance was not affected except for S_5 (S stands for sheath). Injuries due to this condition focused on youngest leaf from I_4 onwards and S_4 onwards. The laminas' overall average of Chla:Chlb fraction was 4.1 (an increase by 13.9%), whilst in sheaths it was 2.7 (decreased by 6.9%). The laminas' average Car:Chl fraction was 2.1 (decreased by 4.5%), whilst in sheaths it was 3.1 (increased by 10.7%).

A two days delay was observed in laminas I_5 , I_6 , I_7 and sheaths S_2 , S_3 during the treatment of sulfur deficiency under normal photoperiod. No injuries were caused in laminas. The laminas' average Chla:Chlb fraction was 3.8 (increased by 5.6%), whilst the average one in sheaths was 2.6 (decreased by 10.4%). In laminas, the average of Car:Chl fraction was 2.5 (increased by 13.6%), whilst in sheaths the corresponding average was 2.9 (increased by 3.6%).

With regard to the treatment with continuous light combined with sulfur deficiency, the appearance of organs took place at the same time as in control plants, with the exception of

I_7 and S_2 . This fact indicates that the deficiency eliminated the effect of continuous light. Aging and collapsing was observed at the oldest organs I_0 , I_1 , S_0 , S_1 . In laminae, the average value of Chl a :Chl b fraction was 3.8 (increased by 5.6%), whilst in sheaths the average was 2.7 (decreased by 6.9%). At the end of the experiment, in laminae the average of Car:Chl fraction was 2.7 (increased by 22.7%), whilst in sheaths the average was 2.8 (as in control plants).

Στην οικογένειά μου

Πρόλογος

Η εκπόνηση της παρούσας μεταπτυχιακής μελέτης πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών υπό την επίβλεψη του Καθηγητή κ. Δημητρίου Μπουράνη, στα πλαίσια του Προγράμματος Μεταπτυχιακών Σπουδών του Τμήματος Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας με τίτλο «Βιοτεχνολογία και εφαρμογές στη Γεωπονία» στην κατεύθυνση «Μοριακή Οικολογία και Ανίχνευση Γενετικά Τροποποιημένων Οργανισμών».

Η εργασία του ΜΔΕ θα ήταν αδύνατο να εκπονηθεί δίχως τη πολύτιμη συμβολή ορισμένων προσώπων, τα οποία θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά. Αρχικά θα ήθελα να εκφρασω την ευγνωμοσύνη μου στο καθηγητή μου κ. Δημήτριο Μπουράνη για την ανάθεση του θέματος, την εμπιστοσύνη που μου έδειξε και την καθοδήγηση του καθ' όλη την διάρκεια των σπουδών μου. Επίσης θα ήθελα να ευχαριστήσω την Λέκτορα του εργαστηρίου κ. Στυλιανή Χωριανοπούλου, διότι δίχως την πολύτιμη βοήθεια της δεν θα μπορούσε να πραγματοποιηθεί η συγκεκριμένη εργασία. Τέλος ευχαριστώ τον Καθηγητή κ. Γεώργιο Καραμπουρνιώτη μέλος της εξεταστικής επιτροπής, καθώς και τον Λέκτορα κ. Γεώργιο Λιακόπουλο για τη βιβλιογραφία που μου έδωσε.

Περίληψη
Abstract

Πρόλογος

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

A.ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Εισαγωγή.....	11
1. Στοιχεία της φυσιολογίας των φυτών υπό συνεχές φως	12
1.1 Το μήκος της ημέρας	12
1.2 Το αναπτυξιακό στάδιο	15
1.3 Πότε πρέπει να ξεκινάει ο συνεχής φωτισμός;	15
1.4 Η ποιότητα του συνεχούς φωτισμού	16
1.5 Η επίδραση στην ξηρή μάζα	17
1.6 Η επίδραση στην παραγωγή σπόρων	19
1.7 Η επίδραση στο αδελφωμα και στην πλευρική διακλάδωση	20
1.8 Η κατανομή της ξηρής μάζας.....	21
1.9 Η επίδραση στην αναπαραγωγική ανάπτυξη.....	21
1.10 Η επίδραση στη φωτοσύνθεση	22
1.11 Η επίδραση στις χρωστικές των αντενών	24
1.12 Η πρόκληση χλωρώσεων και νεκρώσεων από το συνεχές φως	27
1.13 Ο ρόλος της θρεπτικής κατάστασης του φυτού.....	31
1.14 Η επίδραση στο κίρκαδικό ρολόι.....	32
1.15 Η επαγωγή γήρανσης υπό συνεχές φως	35
2. Ο αραβόσιτος.....	37
2.1 Βοτανική ταξινόμηση και οικονομικά στοιχεία για τον αραβόσιτο.....	37
2.2 Επιλεγμένα μορφολογικά χαρακτηριστικά του αραβοσίτου.....	38
2.3 Επιλεγμένα αναπτυξιακά χαρακτηριστικά του αραβοσίτου	39
2.3.1 Η βλαστητική ανάπτυξη του υπέργειου τμήματος	39
2.3.2 Προσαρμοστικότητα	40
2.4 Η ανόργανη θρέψη του αραβοσίτου.....	40
3. Επίδραση της έλλειψης θεικών στο φυτό	42
3.1 Η φυσιολογία των θεικών	42
3.2 Η απορρόφηση των θεικών από τη ρίζα	42
3.3 Η μετακίνηση των θεικών μέσα στο φυτό	43
3.4 Η γενική εικόνα της συμμετοχής του θείου στο φυτικό μεταβολισμό	43
3.5 Τα αμινοξέα και οι πρωτεΐνες που περιέχουν θείο	44
3.6 Τα αίτια για την έλλειψη του θείου	44
3.7 Τα συμπτώματα της έλλειψης θείου στο φυτό	45
4. Ο σκοπός της εργασίας.....	45

B.ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Υλικά και μέθοδοι.....	48
2.1 Φυτικό υλικό και ανάπτυξη φυταρίων	48

2.2 Υδροπονική καλλιέργεια.....	49
2.3 Μεταχειρίσεις	49
2.4 Δειγματοληψίες	51
2.5 Χειρισμός των δειγμάτων	51
2.6 Υπολογισμός της συγκέντρωσης χλωροφυλλών α, β και καροτινοειδών	52
Γ.ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ	
Αποτελέσματα	54
1. Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού.....	54
2. Η επίδραση της έλλειψης θειϊκών υπό κανονική φωτοπερίοδο	65
3. Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού υπό συνθήκες έλλειψης θειϊκών	73
Δ.ΣΥΖΗΤΗΣΗ	
Συζήτηση	82
1. Ο χρονισμός των εμφανίσεων των οργάνων	82
2. Η εμφάνιση ζημιών στα όργανα.....	82
3. Οι ταλαντώσεις των αποκρίσεων	83
4. Οι σχετικές αναλογίες των φωτοσυνθετικών χρωστικών και η φυσιολογική σημασία των αλλαγών των αναλογιών	84
Ε.ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	
Συμπεράσματα.....	92
ΣΤ.ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	94

Α. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Εισαγωγή

Ο συνεχής φωτισμός είναι μία συνθήκη η οποία δεν συναντάται στη φύση, αλλά ο καθημερινός επιπρόσθετος φωτισμός μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την μεγιστοποίηση της απόκρισης των καλλιεργειών, ιδιαιτέρως εκείνων που καλλιεργούνται στα θερμοκήπια (Costes and Millet 1970). Τα πλεονεκτήματα και μειονεκτήματα της χρήσης φωτισμού όλο το 24ωρο για την παραγωγή θερμοκηπιακών καλλιεργειών, την παραγωγή μοσχευμάτων σε κάθε σύστημα ελεγχόμενων συνθηκών, καθώς επίσης και στην παραγωγή φυτών που καλλιεργούνται κάτω από ελεγχόμενες συνθήκες, έχουν συζητηθεί πρόσφατα (Syssoeva 2010, Velez-Ramirez 2011). Με αφετηρία αυτή την εφαρμογή, διάφοροι παράγοντες όπως η ευαισθησία στη φωτοπερίοδο, το στάδιο ανάπτυξης και οι περιβαλλοντικές συνθήκες έχει βρεθεί ότι επηρεάζουν την ανάπτυξη του φυτού κάτω από συνθήκες συνεχούς φωτός. Η τροποποίηση παραγόντων που επιδρούν στην ανάπτυξη, όπως η θερμοκρασία, η ευαισθησία στο φως, η συγκέντρωση CO₂ και η επάρκεια σε νερό και θρεπτικά και άλλα, κάτω από συνεχές φως, έχει συζητηθεί από πολλούς ερευνητές. Στη συνέχεια θα παραθέσουμε πληροφορίες για την απόκριση των φυτών κάτω την επίδραση του συνεχούς φωτισμού.

1. Στοιχεία της φυσιολογίας των φυτών υπό συνεχές φως

Για τα φυτά το φως έχει δύο ρόλους, τον ενεργειακό ρόλο που καθοδηγεί τη φωτοσύνθεση και το ρόλο της σηματοδότησης που γίνεται αντιληπτή από αρκετούς φωτοϋποδοχείς. Το συνεχές φως διαφοροποιεί τη φυσιολογία των φυτών γιατί επηρεάζει και τους δύο αυτούς ρόλους. Αυτό όμως δημιουργεί δυσκολίες στην αναγνώριση των παραγόντων που είναι υπεύθυνοι για τη δημιουργία τραυματισμών κάτω από τέτοια μεταχείριση (Moglich et al. 2010, Millenaar et al. 2009).

1.1 Το μήκος της ημέρας

Στη βιβλιογραφία «του συνεχούς φωτός» υπάρχουν αναφορές οι οποίες αλληλοσυγκρούονται, επειδή από τη μία αναφέρεται αύξηση των αναπτυξιακών δυνατοτήτων του φυτού, ενώ από την άλλη αναστολή της ανάπτυξης. Στα περισσότερα φυτά μακράς ημέρας το συνεχόμενο φως επιταχύνει τον αναπαραγωγικό κύκλο, ενώ τα φυτά μικρής ημέρας δεν αντιδρούν με αυτόν τον τρόπο.

Ο συνεχής φωτισμός επιδρά με αύξηση του αναπαραγωγικού ορίου σε 30 καλλιεργούμενες ποικιλίες σιταριού διαφορετικής γεωγραφικής προέλευσης (Zhukov and Romanovskaja 1980), στο κριθάρι, στο ραπανάκι (Lisovskij and Dolgushev 1986, Moshkov 1987) και στο μπιζέλι (Kornilov 1968, Berry and Aitken 1979) που είναι φυτό φωτοπεριοδικά ουδέτερο.

Για τα φυτά μακράς ημέρας, όπως το **ρεβύθι** (*cicer arietinum*), ο επιπρόσθετος φωτισμός συνιστάται κάτω από τις περιβαλλοντικές συνθήκες που επικρατούν, ώστε να μειωθεί η βλαστική περίοδος και αυτό με τη σειρά του επιτρέπει στους βελτιωτές να παρατηρούν 4 γενιές το χρόνο (Sethi et al. 1981).

Η **μηδική** που είναι ένα τυπικό φυτό μακράς ημέρας, στα μέσα γεωγραφικά πλάτη δεν παράγει σπόρους τον πρώτο χρόνο και πρέπει να περάσουν 3 εως 5 χρόνια για να υπάρξει σπόρος. Όμως ο συνεχής φωτισμός συνέβαλε στην παραγωγή σπόρων μηδικής σε 90 ημέρες (Lisovskij and Dolgushev 1986).

Ο συνεχής φωτισμός είναι χρήσιμο εργαλείο για τους βελτιωτές της **ελαιοκράμβης** *Brassica napus* και της κίτρινης ελαιοκράμβης *Barbarea bulgaris* παρέχοντας έτσι την πιθανότητα να παρατηρήσουν 3 γενιές και 4 αντίστοιχα κατά τη χειμερινή περίοδο και να εξασφαλίσουν καλύτερα αποτελέσματα στην ανάπτυξη της περιόδου ανθοφορίας και στο φύλλωμα σε σχέση με φωτοπερίοδο 14-16 ωρών (Lisovskij and Dolgushev 1986).

Τρεις γενιές **λιναριού** μπορούν να μεγαλώσουν κάτω από συνθήκες συνεχούς φωτισμού παράγοντας μεγάλες ποσότητες (Lisovskij and Dolgushev 1986).

Ο συνεχής φωτισμός χρησιμοποιείται για να επιταχύνει τον αναπαραγωγικό κύκλο στο **Arabidopsis thaliana**. Φυτά *Arabidopsis* υπό συνεχή φωτισμό δεν παρήγαγαν πολλούς σπόρους κι αυτό γιατί ο χρόνος για να αφομοιωθούν οι υδατάνθρακες ήταν λίγος (Massa et al. 2007).

Η αντίδραση των φυτών μικρής φωτοπεριόδου στο συνεχές φως είναι διαφορετική. Στο **φυστίκι** που είναι μικρής ημέρας η συνεχής φωτοπερίοδος δεν έδωσε στοιχεία όσο αφορά στο χρόνο σχηματισμού του πρώτου άνθους και ελαφρά αύξηση του αριθμού των φύλλων ανά φυτό, όμως η παραγωγή ανθέων ήταν σταθερά πιο ενισχυμένη σε φυτά που αναπτύσσονται υπό συνθήκες μικρότερης φωτοπεριόδου (Rowel et al. 1999).

Το **κεχρί** υπό συνεχές φως μειώνει τον βαθμό ανάπτυξης σε σύγκριση με μικρότερες φωτοπεριόδους, χωρίς να δημιουργείται πρόβλημα στην ανθοφορία και στην παραγωγή σπόρων έπειτα από έκθεση σε συνεχές φως. Η επέκταση της φωτοπεριόδου σε συνεχές φως επέκτεινε τον αναπαραγωγικό κύκλο και αύξησε την

συνολική φυτική βιομάζα και την παραγωγή σπόρου. Το συνεχές φως επέκτεινε την βλαστική περίοδο στις πρώιμες ποικιλίες σε σύγκριση με τις συνθήκες καλλιέργειας στον αγρό, αλλά μίκρυνε τη βλαστική περίοδο στις όψιμες ποικιλίες (Kornilov 1968, Lisovskij and Dolgushev 1986).

Πρώιμες ποικιλίες **σόγιας** οι οποίες αναπτύσσονται υπό συνεχές φως δεν έδειξαν καθυστέρηση στην άνθηση σε σύγκριση με ποικιλίες οι οποίες καλλιεργήθηκαν σε κανονική φωτοπερίοδο 17,5 ωρών, ενώ η ωρίμανση αρκετά καθυστερημένη (30-50 ημέρες) στις 16 από τις 44 ποικιλίες που δοκιμάστηκαν (Davydenko et al. 2004).

Ο **ηλίανθος** θεωρείται από πολλούς ερευνητές ως φυτό μικρής φωτοπεριόδου ή και κανονικής φωτοπεριόδου, όμως παρατηρήθηκε μείωση της βλαστικής περιόδου κατά 3-7 ημέρες σε σύγκριση με κανονική φωτοπερίοδο 16 ωρών (Gvozdeva 1981).

Επισημάνθηκε ότι η μικρή φωτοπερίοδος δεν είναι απαραίτητη για την ανάπτυξη και τον σχηματισμό του φυτού και πως οι φωτοπερίοδοι των 16 ή 24 ωρών είναι κατάλληλες, με τη διαφορά όμως ότι κατά τον 24ωρο φωτισμό δεν έχουμε σημαντικά αποτελέσματα τόσο στην απόδοση όσο και στην εισροή ενέργειας (Voskobochnik et al. 1981).

Τα αναπτυξιακά όρια ενός φυτού μικρής φωτοπεριόδου όπως το **βαμβάκι**, βρέθηκε να είναι υψηλότερα υπό συνεχή φωτισμό, σε σύγκριση με βαμβάκι το οποίο αναπτυσσόταν με ένταση φωτός 250 W m^{-2} (Shul'gin 1973).

Το συνεχές φως είχε ως αποτέλεσμα την πρώιμη άνθηση και καρποφορία φυτών **πιπεριάς**, δίνοντας έτσι πρώιμες παραγωγές σε σύγκριση με φωτοπερίοδο 15 ωρών, ενώ η τελική παραγωγή ήταν πανομοιότυπη και για τις 2 φωτοπεριόδους (Costes and Milhet 1970).

Οι διαφορετικές αντιδράσεις των φυτών μικρής φωτοπεριόδου μπορεί να συσχετίζονται με τη βιολογία των ειδών. Διαφορετικά είδη, διαφορετικοί μηχανισμοί απόκρισης στη φωτοπερίοδο, διαφοροποιήσεις ως προς τις περιβαλλοντικές συνθήκες (Jackson 2009).

Η **σόγια** (φυτό μικρής φωτοπεριόδου) της οποίας η ανάπτυξη αυξήθηκε με 24ωρο φωτισμό μόνο όταν η θερμοκρασία αυξήθηκε βαθμιαία (Markovskaja and Sysoeva 2004). Η καθημερινή μείωση της θερμοκρασίας βραχυπρόθεσμα, μπορεί να επιταχύνει την ανάπτυξη του φυτού κάτω από συνεχές φως. Συγκεκριμένα, η καθημερινή πτώση της θερμοκρασίας από 4 μέχρι 6 ώρες επιτάχυνε τη διαδικασία παραγωγής φύλλων και τις πλευρικές διακλαδώσεις στο **αγγούρι** κάτω από συνεχές φως (Sysoeva et al. 2007).

1.2 Το αναπτυξιακό στάδιο

Η αντίδραση των φυτών υπό συνεχές φως μπορεί να διαφέρει και να εξαρτάται από το στάδιο ανάπτυξης του φυτού. Οι Demmers and Gosselin (2002) διαπίστωσαν ότι η μακροπρόθεσμη χρήση συνεχούς φωτός ήταν επιβλαβής σε φυτά **τομάτας** και **γλυκιάς πιπεριάς**, ενώ η παραγωγή καρπού και στα δύο είδη μπορεί να βελτιωθεί με βραχυπρόθεσμη χρήση συνεχούς φωτισμού από 5 έως 7 εβδομάδες. Οι Demers et al (1995, 1998) ανέφεραν πως το συνεχές φως επισκίασε την ανθοφορία στη τομάτα, αλλά μόνο την πρώτη εβδομάδα. Στο τέλος του πειράματος δεν υπήρχε διαφορά μεταξύ 14h και 24h φωτισμού, όσον αφορά εκείνες που είχαν ανθοφορήσει.

Στο **μπιζέλι**, η ανθοφορία ήταν πιο γρήγορη στον 24ωρο φωτισμό, αλλά το χρονικό διάστημα από την έναρξη της άνθησης μέχρι το πρώτο λουλούδι ήταν ανεξάρτητο της φωτοπεριόδου, γεγονός που υποδηλώνει ότι οι όποιες διαφορές στην άνθηση προκύπτουν πριν την έναρξη της άνθησης (Berry and Aitken 1979).

1.3 Πότε πρέπει να ξεκινάει ο συνεχής φωτισμός;

Πολλοί ερευνητές θεωρούν, ότι θα πρέπει να χρησιμοποιείται μικρή φωτοπερίοδος στα πρώτα στάδια δημιουργίας και σχηματισμού του φυτού και στη συνέχεια κατά τη περίοδο της εντατικής φωτοσυνθετικής δραστηριότητας των φυτών να παρέχεται συνεχής φωτισμός.

Η απόδοση σε σπόρο **σιταριού** μεγιστοποιήθηκε όταν τα φυτά εκτέθηκαν σε 16 με 18 h φωτός κατά τη διάρκεια 20-30 ημερών και στη συνέχεια σε συνεχές φως (Zhukov and Romanovskaja 1980, Lisovski and Dolgushev 1936). Αυτό το καθεστώς φωτισμού μείωσε το κόστος ενέργειας ανά μονάδα σπόρου κατά 20%-30%, ενώ επιμήκυνε τη βλαστική περίοδο μόνο 5-8 ημέρες.

Το πιο αποτελεσματικό καθεστώς φωτισμού για το **κριθάρι** ήταν όταν εκτέθηκε σε 18 ώρες φωτός για τις πρώτες 20 ημέρες από την εμφάνιση του φυταρίου και στη συνέχεια σε συνεχές φως (Vniizh 1978).

Σύμφωνα με τον Kornilov (1968), το **κεχρί** είναι φωτοευαίσθητο, κατά την περίοδο της ανάδυσης του φυταρίου μέχρι και το στάδιο 7-8 φύλλων. Με την εφαρμογή μικρής φωτοπεριόδου από την εμφάνιση των φυταρίων μέχρι τη διόγκωση η ανάπτυξη μειώνεται σε σύγκριση με τα φυτά που αναπτύσσονται υπό συνεχές φως. Προτάθηκε η εφαρμογή μικρής φωτοπεριόδου για την επιτάχυνση του σχηματισμού

για λιγότερο χρονικό διάστημα και μέχρι την εμφάνιση 3-4 φύλλων και στη συνέχεια συνεχές φως (Lisovskij and Dolgushev 1986). Με αυτό το σκοπό εξετάστηκαν 24 ποικιλίες κεχριού από 19 οικολογικές-γεωγραφικές περιοχές. Σε αυτά τα πειράματα εφαρμόστηκε 16ωρη φωτοπερίοδος για 3 εβδομάδες και στη συνέχεια συνεχής φωτισμός. Ο συνδυασμός επιτάχυνε την ανάπτυξη περισσότερο από το συνεχές φως ή ουδέτερη φωτοπερίοδος. Αλλά η μεταχείριση με συνεχές φως ήταν ιδιαίτερα ανταγωνιστική σε σχέση με την εισροή ενέργειας ανά μονάδα απόδοσης.

Η καλύτερη φωτοπερίοδος για τη **μαύρη σταφίδα** ήταν ο συνδυασμός συνεχούς φωτός, τον οποίο ακολουθούσε μικρότερη φωτοπερίοδος, που είχε σαν αποτέλεσμα την ανθοφορία μέσα σε 9 μήνες (Hohlova et al. 1979).

Ευρήματα των Sato et al. (2009) έδειξαν ότι η επέκταση της ημέρας από τη μέση διάρκεια της ανάπτυξης μέχρι την ανθοφορία με περισσότερο από $0,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ σκούρου κόκκινου φωτός προώθησε την υψηλή παραγωγή λουλουδιών του *Eustoma Grandiflorum* νωρίς το χειμώνα στις ψυχρές περιοχές της Ιαπωνίας και το αποτέλεσμα ήταν καλύτερο με τη χρήση συνεχούς φωτός.

1.4 Η ποιότητα του συνεχούς φωτισμού

Υπάρχουν αρκετές ενδείξεις του ρόλου που παίζει το φάσμα συνεχούς φωτός στην ανάπτυξη των φυτών.

Οι Kasajima et al. (2007) ερεύνησαν το βαθμό ανάπτυξης του **σιταριού** (Ιαπωνική ποικιλία σιταριού Norin 61 και χειμερινή ποικιλία σιταριού Shun-yo) κάτω από συνεχές φως από καθεμία ξεχωριστή ποικιλία συνδυάζοντας 3 από 4 είδη λαμπτήρων φθορισμού (λευκό-μπλε, μωβ-κόκκινο και υπεριώδες) κάτω από σταθερή θερμοκρασία 20°C. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι το κόκκινο και το πράσινο φως παίζουν σημαντικό ρόλο στη ρύθμιση του βαθμού ανάπτυξης έχοντας προωθητική επίδραση ανεξαρτήτως του φωτοπεριόδου και της βλαστικότητας. Η έρευνα απέβλεπε στην επιτάχυνση της ανάπτυξης μικραίνοντας τον βιολογικό κύκλο και βελτιώνοντας την ικανότητα διασταύρωσης.

Δέντρα **μηλιάς** τα οποία μεγαλώνουν κάτω από συνεχείς συνθήκες φωτός σχηματίζονται γρηγορότερα όταν χρησιμοποιείται συμπληρωματικός κόκκινος φωτισμός (Isaeva 1987).

Αντίστοιχα παρατηρήθηκε επιταχυνόμενη ανάπτυξη σε φυτά **αγγουριάς** όταν έγινε συμπληρωματική μεταχείριση με μπλε φως (L'vova 1978).

Κάτω από συνεχές φως οι μεγαλύτεροι περίοδοι φυσικού φωτισμού σε συνδυασμό με μικρότερες περιόδους φωτισμού με λαμπτήρες φθορισμού είχαν ως αποτέλεσμα τη γρήγορη και παραγωγική ανάπτυξη φυτών **βίκου** (Rzhanova 1978).

Το καλύτερο αποτέλεσμα για την έναρξη της ανθοφορίας άγριας **φράουλας** παρατηρήθηκε από τους Yanagi *et al.* (2006) όταν η φράουλα μεγάλωνε υπό συνεχή φωτισμό.

1.5 Η επίδραση στην ξηρή μάζα

Τα ευρήματα της βιβλιογραφίας σχετικά με την επίδραση του συνεχούς φωτός στην παραγωγή ξηρής μάζας είναι αντιφατικά, κυρίως λόγω των διαφορετικών πειραματικών ρυθμίσεων και λιγότερο λόγω των παραγόντων φωτισμού, όπως για παράδειγμα η διαφορετική ηλικία των φυτών.

Η επέκταση του μήκους της ημέρας σε 24 ώρες δεν αύξησε τη συγκέντρωση ξηρής μάζας στο **αγγούρι**, στον **αραβόσιτο**, στο **χρυσάνθεμο** (Gislerod *et al.* 1989, Warrington and Norton 1991), στη **μιγκόνια**, στο **γεράνι**, στον **κισσό**, στο **ραπανάκι**, στον **ηλίανθο**, στο **μαρούλι**.

Αντίθετα, μείωσε την ανάπτυξη και την παραγωγή της **τομάτας**, της **γλυκιάς πιπεριάς** και σε μερικές περιπτώσεις προκάλεσε αρνητικές επιδράσεις, όπως χλώρωση και ουλές στα φύλλα (Costes and Milhet 1970, Bradley and Janes 1985, Vezina *et al.* 1991).

Οι Murakami *et al.* (2009) ανέφεραν ότι τα φυτά **γλυκιάς πιπεριάς** είχαν καλή ανάπτυξη και έφεραν άφθονους καρπούς κάτω από συνεχή φωτισμό, αλλά η οξύτητά τους αυξήθηκε σημαντικά.

Πειράματα που έγιναν σε μοσχεύματα **τομάτας** δεν έδειξαν αναπτυξιακά τραύματα στα φύλλα. Το νωπό βάρος και το ξηρό βάρος των φύλλων των φυτών τομάτας ήταν 41% και 64% μεγαλύτερο αντίστοιχα κάτω από 24ωρη φωτοπερίοδο σε σχέση με 16ωρη φωτοπερίοδο με την ίδια καθημερινή ροή φωτονίων (Ohyama *et al.* 2005a).

Για την παραγωγή ξηρής μάζας **η επέκταση της φωτοπεριόδου είναι πιο αποτελεσματική από την αύξηση του φωτισμού**. Τα φυτά που εκτείνονται σε χαμηλή φωτονιακή ροή για μεγάλη φωτοπερίοδο γενικά συσσωρεύουν περισσότερη ξηρή μάζα από τα φυτά που εκτείνονται σε υψηλή φωτονιακή ροή για μικρότερη φωτοπερίοδο κάτω από τις ίδιες συνθήκες φωτονιακής ροής καθημερινά. Αυτό το φαινόμενο έχει εμφανισθεί στο **μαρούλι** (Craker and Seibert 1982, Koontz and Prince 1986, Oda *et al.* 1989, Kitaya *et al.* 1998), στο **ραπανάκι** (Craker *et al.* 1983) και στο **τριαντάφυλλο** (Jiao *et al.* 1991) όταν τα φυτά

μεγαλώνουν κάτω από συνθήκες 24ωρης φωτοπεριόδου έναντι μικρότερης φωτοπεριόδου. **Όσο χαμηλότερη είναι η πυκνότητα φωτονικής ροής τόσο μεγαλύτερα είναι τα οφέλη από την αύξηση της φωτοπεριόδου.** Αύξηση της συγκέντρωσης ξηράς ουσίας βρέθηκε στους πανσέδες, στο **κριθάρι**, στο **κεχρί**, στο **αμπέλι** και στο **ζαχαρότευτλο** τα οποία μεγαλώνουν κάτω από συνεχές φως. Επιπλέον υπάρχουν αναφορές που δείχνουν ότι η συνεχής ακτινοβολία από μπλε και ειδικά κόκκινο LED έδειξε θετικές επιδράσεις στην ανάπτυξη νεαρών φυτών **τσαγιού**.

Αυτά τα αποτελέσματα έδειξαν ότι **η χρήση συνεχούς φωτισμού με σχετικά χαμηλή ροή φωτονίων** μας δίνει το πλεονέκτημα της μείωσης του λειτουργικού κόστους για την παραγωγή μοσχευμάτων σε κλειστά συστήματα (Koontz and Prince 1986, Ohgama and Kozai 1998, Ohgama et al. 2005a). Κάτω από **συνθήκες χαμηλής φωτονιακής ροής** ο αριθμός των λαμπτήρων μπορεί να μειωθεί με αποτέλεσμα τη μείωση της κατανάλωσης ηλεκτρικής ενέργειας, τη μείωση που απαιτείται για το δροσισμό και την επέκταση της ζωής των λαμπτήρων.

Σε 6 είδη **αγρωστωδών** βρέθηκε ότι μακρές ημέρες χωρίς επιπλέον αύξηση της φωτοσυνθετικά ενεργής ακτινοβολίας διεγείρουν τη δημιουργία ξηρής μάζας κυρίως σε χαμηλές θερμοκρασίες. Είναι γνωστό ότι τα αγρωστώδη αυξάνουν την παραγωγή ξηρής μάζας σε μακρές ημέρες με αύξηση της φυλλικής επιφάνειας και έτσι αντισταθμίζεται το μειωμένο ποσοστό αφομοίωσης σε μεγάλες φωτοπεριόδους.

Ο Solhaug (1991) πρότεινε τον ακόλουθο μηχανισμό για διέγερση σε μεγάλες φωτοπεριόδους ώστε να παραχθεί ξηρή μάζα. Η υψηλή αύξηση της φυλλικής επιφάνειας σε μακρές ημέρες ήταν κυρίως αποτέλεσμα αύξησης συγκεκριμένης περιοχής του φύλλου, σε αντίθεση με τις μικρές ημέρες. Όταν φυτά τα οποία είχαν αναπτυχθεί αρχικά σε μικρή ημέρα τοποθετήθηκαν σε μακρά ημέρα παρατηρήθηκε ταχεία ανάπτυξη ανά μονάδα ξηρού βάρους του φύλλου. Δεδομένου ότι το καθαρό ποσοστό αφομοίωσης ήταν ελαφρώς μειωμένο, η φωτοσυνθετική ικανότητα ανά φυτό αυξήθηκε. Αυτό δημιούργησε μια θετική ανατροφοδότηση του συστήματος δεδομένου ότι το προϊόν της αφομοίωσης είναι διαθέσιμο για την ανάπτυξη των φύλλων λόγω της υψηλής φωτοσύνθεσης.

Αποτελέσματα των Masuda et al έδειξαν ότι η αύξηση της ξηρής μάζας σε φυτά **πιπεριάς**, με συμπληρωματικό φωτισμό τη νύχτα είναι μεγαλύτερη όταν η ημερήσια ηλιακή ακτινοβολία είναι χαμηλή.

Το ίδιο παρατηρήθηκε και σε φυτά **μαρουλιού**, όπου η ξηρή μάζα αυξήθηκε από 25-100% με 24ωρη φωτοπερίοδο σε σύγκριση με 16ωρη. Η μακρύτερη

φωτοπερίοδος προώθησε την ανάπτυξη μοσχευμάτων μαρουλιού κάτω από χαμηλές συγκεντρώσεις CO₂ αλλά όχι κάτω από υψηλές.

1.6 Η επίδραση στην παραγωγή σπόρων

Οι αλλαγές στη φωτοπερίοδο βρέθηκαν να επηρεάζουν θετικά και τους σπόρους.

Η παραγωγή σπόρων **μηδικής** ήταν μεγαλύτερη κάτω από συνεχές φως σε σύγκριση με 18ωρη φωτοπερίοδο, οι σπόροι των φυτών που αναπτύσσονταν κάτω από συνθήκες συνεχούς φωτός είχαν 100% ικανότητα να βλαστήσουν και δεν ήταν σκληροί, ενώ των φυτών που μεγάλωναν κάτω από 18ωρη φωτοπερίοδο είχαν βλαστικότητα 88% και σχεδόν όλοι οι σπόροι ήταν σκληροί και απαιτείτο χάραξη.

Πειράματα έγιναν σε ποικιλίες **τομάτας** που ήταν ανθεκτικές στο συνεχές φως ερευνώντας αν η ανάπτυξη των φυτών και η παραγωγικότητά τους μπορεί να αυξηθεί με μεγαλύτερες φωτοπεριόδους, οπότε θα μπορούσε να μειωθεί η έκταση που απαιτείται για την κάλυψη των ανθρώπινων αναγκών. Η καλή επίδοση κάποιων ποικιλιών και η κακή επίδοση άλλων έδειξε ότι διαφορετικοί γονότυποι έχουν διαφορετικές αντιδράσεις στη φωτοπερίοδο. Σε ποικιλίες τομάτας οι οποίες είναι ανθεκτικές στο συνεχές φως και δε δημιούργησαν τραυματισμούς στα φύλλα ή δυσπλασίες, η παραγωγή ξηρής μάζας ήταν μεγαλύτερη υπό συνεχές φως σε σχέση με 12ωρη φωτοπερίοδο. Αντίθετα η συνολική ανάπτυξη ποικιλιών τομάτας οι οποίες δεν ήταν ανθεκτικές, είχε ως αποτέλεσμα την καταπόνηση του φυτού υπό συνεχές φως. Αρχικά η ανάπτυξή τους ήταν ζωηρή, αλλά στις 10 ημέρες τα φύλλα ξεκίνησαν να εμφανίζουν στίγματα και δυσπλασία. Αυτά τα συμπτώματα εντάθηκαν με την πάροδο του χρόνου επισκιάζοντας την ανάπτυξη των φυτών.

Στην **πατάτα**, τα αποτελέσματα των πειραμάτων έδειξαν ότι όλες οι ποικιλίες οι οποίες εξετάστηκαν ήταν μικρής ημέρας σε σχέση με την έναρξη της κονδυλοποίησης, αλλά αυτή η τάση μπορεί να παρακαμφθεί με μεγαλύτερα επίπεδα φωτισμού σε μερικές ποικιλίες. Όταν στα φυτά παρέχεται μικρή φωτοπερίοδος για τις πρώτες 40 ημέρες, ξεκινά η δημιουργία καταβολών κονδύλων και στη συνέχεια εφαρμόζεται συνεχής φωτισμός για 92 ημέρες οπότε προωθείται η διόγκωση του κονδύλου. Τελικά οι αποδόσεις παραγωγής κονδύλων είναι διπλάσιες απ'ότι οι μέγιστες παραγωγές στο χωράφι (Wheeler and Tibbitts 1986a,1986b,Yandell et al. 1988,Wheeler et al. 1991).

Οι Demers και Gosselin (2002) ανέφεραν ότι η πρωιμότητα και παραγωγή καρπών φυτών **τομάτας** και **πιπεριάς** μπορεί να βελτιωθεί με τη χρήση συνεχούς φωτισμού για 5 με 7 εβδομάδες. Ένα άλλο σύστημα φωτισμού προτάθηκε από τους Volk and

Mitchell 1993 για το **ρουζι** (φυτό φωτοπεριόδου μικρής ημέρας). Μελέτες έδειξαν ότι τα φαγώσιμα παραγωγικά μέρη αύξησαν το βάρος τους όταν αυξήθηκε ο φωτισμός της ποικιλίας από 8 σε 24ώρες μετά την εμφάνιση της φόβης.

Υπάρχουν ευρήματα ότι η έκθεση σε συνεχές φως διεγείρει τη παραγωγή ξηράς ουσίας. Όταν τα φυτά μεταφέρονται πέραν του Αρκτικού κύκλου μερικά είδη εμφανίζουν γιγαντισμό. Το **κρεμμύδι** από τα όρη Khibini ήταν διπλάσιο σε μέγεθος σε σχέση με τα συνηθισμένα φυτά και ο αριθμός και το μέγεθος των παραγωγικών τους οργάνων ήταν μεγαλύτερος σε σχέση με τα φυσικά κρεμμύδια (Shavron 1961). Στην ποικιλία **γρασιδιού** «Holt» η οποία αναπτύσσεται σε υψηλά γεωγραφικά πλάτη, οι επιδράσεις στη ξηρή μάζα και στη φυλλική επιφάνεια ήταν άμεσα συσχετισμένες από την επίδραση του συνεχούς φωτός. Από την εμφάνιση των φύλλων φάνηκε ότι τα επιδερμικά κύτταρα του ελάσματος των φύλλων ήταν μεγαλύτερα με το συνεχές φως απ'ότι με τη μικρή φωτοπερίοδο. Έτσι οδηγήθηκαν στο συμπέρασμα ότι το συνεχές φως διεγείρει τόσο την επέκταση του κυττάρου όσο και τον διαχωρισμό. Στα τμήματα του φύλλου, φάνηκε ότι οι επάκριες περιοχές τους υπό συνεχές φως είχαν λιγότερο χυμό, το πάχος του φύλλου ήταν μειωμένο καθώς και ο αριθμός των κυτταρικών στρωμάτων (Hay and Heide 1983).

Υπάρχουν και ενδείξεις στα φυτά της Αρκτικής για αλλαγές της ανατομίας των οργάνων σε έναν αριθμό φυτικών ειδών. Για παράδειγμα, ορισμένα φυτά (*Gentiana septifida*) επιμήκυναν χαρακτηριστικά τα κύτταρα του μεσοφύλλου των φύλλων και των αναπαραγωγικών οργάνων και παρατηρήθηκε παρατεταμένη μεριστωματική δραστηριότητα των κυττάρων (Shavron 1961). Έμφανίζοντας αυτές τις αλλαγές, αυτά τα φυτά είχαν τη δυνατότητα μεγάλης και εντατικής ανάπτυξης.

1.7 Η επίδραση στο αδελφωμα και στην πλευρική διακλάδωση

Μερικοί ερευνητές συσχετίζουν τη διέγερση της παραγωγικότητας των φυτών που αναπτύσσονται υπό συνεχές φως με την αύξηση του αδελφώματος και των πλευρικών διακλαδώσεων. Για παράδειγμα, **διέγερση του αδελφώματος παρατηρήθηκε σε αγρωστώδη υπό συνεχές φως** (Simonsen 1985). Αλλά παρατηρήθηκε και το αντίθετο όταν 5 είδη αγρωστωδών αύξησαν το αδελφωμα μετά από 8ωρη φωτοπερίοδο (Solhaug 1991). Η αύξηση των πλευρικών διακλαδώσεων παρατηρήθηκε σε πολλά φυτά σε διαφορετικά γεωγραφικά πλάτη του κόσμου, όπου η περίοδος που ο ήλιος είναι συνεχώς στον ουρανό κρατά μέχρι και 53 ημέρες. Μεγαλύτερη πάνω από 100 ημέρες είναι η περίοδος που καλείται

«λευκές νύχτες» και η περίοδος «νύχτες χωρίς πλήρες σκοτάδι» είναι περισσότερες απο 160 ημέρες.

1.8 Η κατανομή της ξηρής μάζας

Το συνεχές φως επηρεάζει και την κατανομή της ξηρής μάζας μέσα στο φυτό.

Σε 6 είδη **αγρωστωδών** τα οποία αναπτύσσονται σε συνθήκες συνεχούς φωτός, περισσότερη ξηρή μάζα παρατηρήθηκε στα φύλλα και στα στελέχη απ'ότι σε συνθήκες μικρότερης φωτοπεριόδου, ενώ η μεγαλύτερη ξηρή μάζα βρέθηκε στις ρίζες σε συνθήκες χαμηλής φωτοπεριόδου.

Τα μεγαλύτερα αποτελέσματα ήταν εμφανή στη **βρώμη** όπου διπλασιάστηκε το ποσοστό ξηρής μάζας στα φύλλα και στο στέλεχος, ενώ μειώθηκε το ποσοστό της ξηρής μάζας κατα 50%. Πάντως αυτά τα ευρήματα δεν υποστηρίζουν τα ευρήματα του Hay και Heide (1983) οι οποίοι βρήκαν ότι το συνεχές φως είχε μικρή επίδραση στην κατανομή της ξηράς ουσίας μεταξύ των στελεχών των φύλλων και των στολώνων στο γρασίδι.

Το συνεχές φως δεν άλλαξε την κατανομή της ξηράς ουσίας στο **σιτάρι, κριθάρι, αγγούρι** και τα **φασόλια** κατά τα πρώτα στάδια της ανάπτυξης, σε σύγκριση με άλλες φωτοπεριόδους (Markovskaja and Syssoeva 2004).

Στη **μαύρη σταφίδα** το συνεχές φως ενίσχυσε τη συσσώρευση ξηρής ουσίας στα φύλλα και στα στελέχη, ενώ με 16ωρη φωτοπερίοδο η ξηρά ουσία συσσωρεύτηκε στις ρίζες.

1.9 Η επίδραση στην αναπαραγωγική ανάπτυξη

Σε μερικά πειράματα το συνεχές φως ενίσχυσε τη βλαστική ανάπτυξη σε βάρος της αναπαραγωγικής ανάπτυξης.

Σε φυτά **φυστικιάς** το συνεχές φως μείωσε τη παραγωγή με καθυστέρηση ή μείωση της αφομοίωσης στα παραγωγικά όργανα και αυτό είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση της συγκομιδής κατα 94% σε σχέση με τα φυτά που αναπτύσσονται κάτω απο 12ωρη φωτοπερίοδο (Rowell et al. 1999).

Ομοίως η φυτική μάζα στα **βατόμουρα** ήταν μεγαλύτερη στο συνεχές φως, αλλά η παραγωγή καρπών ήταν μικρότερη σε σχέση με 13-15ωρη φωτοπερίοδο (Moshkov 1987).

Σε μελέτες που έγιναν για την αύξηση της βιομάζας σε θερμοκηπιακή καλλιέργεια **ρουζιού**, τα φυτά τοποθετήθηκαν σε συνεχές φως μετά από διαφορετικές

φωτοπερίοδους και βρέθηκε θετική η συσχέτιση μεταξύ βιομάζας και διάρκειας φωτός, αλλά μόνο ως προς την αύξηση του φυτού και όχι τον κόκκων ρυζιού.

Ο ρόλος των αποθησαυριστικών οργάνων στην κατανομή της βιομάζας των φυτών κάτω από συνεχές φως παραμένει ασαφής.

Από πειράματα έγιναν σε δύο διαφορετικά είδη **κρεμμυδιού** τα οποία διαφέρουν στην αποθησαυριστική ικανότητα, τα φυτά έδειξαν να έχουν διαφορετική αντίδραση στη φωτοπερίοδο. Η μισή βιομάζα εμφανίστηκε στα φύλλα και για τα δύο είδη κάτω από 12ωρη φωτοπερίοδο, ενώ κάτω από συνεχές φως ενισχύθηκαν οι βολβοί. Αυτό βρίσκεται σε συμφωνία με έρευνες που αναφέρουν ότι τα κρεμμύδια κάτω από μικρή φωτοπερίοδο προάγουν την ανάπτυξη των φύλλων, ενώ υπό μεγάλες φωτοπερίοδους προάγουν την παραγωγή βολβών ακόμα και με προσθήκη σακχαρόζης στα φύλλα. Η συσσώρευση των υδατανθράκων προάγει τη δημιουργία βολβού μόνο όταν επεκταθεί η φωτοπερίοδος για συγκεκριμένη διάρκεια.

Στο **ραπανάκι**, οι μεγάλες φωτοπερίοδοι και οι υψηλές φωτονιακές ροές αυξάνουν το ποσοστό της αφομοίωσης που μεταφέρεται στο αποθησαυριστικό όργανο από. Για τα ραπανάκια που εκτίθενται σε ακτινοβολία 113W m^{-2} και 24ωρη φωτοπερίοδο η αφομοίωση γίνεται στο αποθησαυριστικό ιστό.

Η ποικιλία πρώιμων ποικιλιών **ραδικιού** μειώθηκε όταν το μήκος της ημέρας επεκτάθηκε από τις 12 στις 24 ώρες (Craker et al.1983), αναπτύχθηκαν ανθοφόρα στελέχη, αλλά δεν αναπτύχθηκαν αποθησαυριστικά όργανα γρηγορότερα .

1.10 Η επίδραση στη φωτοσύνθεση

Τα βιβλιογραφικά δεδομένα για την επίδραση του συνεχούς φωτός στη φωτοσύνθεση είναι αντιφατικά. Υπάρχουν δεδομένα τα οποία αποδεικνύουν τη μείωση της φωτοσύνθεσης κάτω από συνεχές φως.

Τα μικρότερα φωτοσυνθετικά όρια που παρατηρήθηκαν σε φυτά **αραχίδας** κάτω από 24ωρο φωτισμό, σε συνδυασμό με τη χαμηλή στοματική αγωγιμότητα υποδηλώνουν ότι τα φυτά μπορεί να καταπονήθηκαν λόγω του μερικού κλεισίματος των στοματίων, επηρεάζοντας το βαθμό ανταλλαγής αερίων αυτών των φυτών. Τα επίπεδα του άνθρακα ήταν σημαντικά χαμηλότερα στα φυτά που μεγάλωναν κάτω από 12ωρη φωτοπερίοδο. Η μείωση αυτή μπορεί να οφείλεται σε εκτροπή της Rubisco από οξυγονάση σε καρβοξυλάση στα φυτά που αναπτύσσονται κάτω από συνεχές φως (Rowell et al. 1999) .

Σε φυτά **πατάτας** τα οποία αναπτύσσονταν κάτω από 24ωρη φωτοπερίοδο η φωτοσύνθεσή τους ήταν χαμηλότερη κατά 33% απ'ότι τα φυτά που αναπτύσσονταν κάτω από 12ωρη φωτοπερίοδο (Stutte et al. 1996). Η μείωση της φωτοσύνθεσης ήταν χαρακτηριστική, καθώς και η μεγάλη συγκέντρωση αμύλου στα φύλλα γεγονός που δείχνει ότι έχουμε μεγαλύτερη παραγωγή απ'ότι αφομοίωση. Η υψηλή παραγωγή φωτοσυνθετικών προϊόντων σε σχέση με τη χαμηλή αφομοίωση, μπορεί να είναι ο λόγος μείωσης του ρυθμού της φωτοσύνθεσης σε πρωτεϊνικό ή και μεταγραφικό επίπεδο. Ως εκ τούτου μειώνεται και η δραστηριότητα της Rubisco.

Αντίθετα, άλλα πειράματα έδειξαν ότι η μείωση του ποσοστού της φωτοσύνθεσης σε πατάτες κάτω από συνεχές φως δεν είχαν σχέση με την συσσώρευση υδατανθράκων στα φύλλα (Cao and Tibbitts 1991). Επίσης οι περισσότερες καλλιέργειες διαφέρουν ως προς τη φυσιολογική τους αντίδραση στο συνεχές φως και ορισμένες ποικιλίες δεν επέδειξαν μείωση του CO₂. Η αναστολή της αφομοίωσης καθαρού CO₂ σε καχεκτικά φυτά δεν οφείλονταν σε ελαχιστοποίηση του ποσού της χλωροφύλλης ή του CO₂ στους ιστούς των φύλλων. Οι Wheeler και Tibbitts (1986a) υποστήριξαν ότι μη ανθεκτικές ποικιλίες πατάτας στο συνεχές φως είναι να διατηρήσουν διαρκή φωτοσυνθετική δραστηριότητα σε αντίθεση με τις ανθεκτικές ποικιλίες.

Το μοντέλο για αυξημένες αποδόσεις **πατάτας** προβλέπει λιγότερα πλεονεκτήματα από την εμπλούτιση CO₂ κάτω από συνεχές φως, όταν τα επίπεδα ακτινοβολίας υπερβαίνουν τα 500 μmol s⁻¹ m⁻² PPF. Είναι πιθανό τα αφομοιωτικά όρια των φύλλων πατάτας να καταπιέζονται από κάποιους φωτοσυνθετικούς παράγοντες ανατροφοδοτούμενους κάτω από **συνεχές φως και υψηλή ποσότητα CO₂**.

Πειράματα πάνω σε **τομάτες** όπου η φωτοπερίοδος άλλαξε από από τις 12 στις 24 ώρες το φωτοσυνθετικό όριο ελαχιστοποιήθηκε άμεσα ακολουθώντας την «τύχη» του συνεχούς φωτός και είχε ως αποτέλεσμα το κάψιμο των ανώτερων φύλλων. Η ολική φυτική βιομάζα και οι αποδόσεις έδειξαν παρόμοιες τάσεις όπου η αύξηση του CO₂ και η αυξημένη φωτοσυνθετική δραστηριότητα αύξησαν τις αποδόσεις κάτω από 12ωρη φωτοπερίοδο, αλλά είχαν αρνητικά αποτελέσματα κάτω από συνεχές φως (Wheeler and Tibbitts 1989, Cao et al. 1994). Η πιθανή εξήγηση για αυτό το φαινόμενο είναι ότι το συνεχές φως πιέζει τα φυτά ώστε να φτάσουν στο μέγιστο δυνατό της ανάπτυξής τους.

Η χρήση του συνεχούς φωτός είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση φωτοσυνθετικού ορίου σε φωτοπεριδικά ευαίσθητες **τομάτες** αλλά δεν επηρέασε τα φωτοσυνθετικά όρια σε λιγότερο φωτοπεριδικά ευαίσθητες **γλυκιές πιπεριές** (Demers 1998). Οι Demers και Gosselin (2002) υποστήριξαν ότι η αύξηση της

συγκέντρωσης του αμύλου από ένα ανατροφοδοτούμενο παράγοντα δημιουργεί υπερφόρτωση του κύκλου του Calvin ο οποίος σταδιακά προκαλεί τη μείωση των ορίων σταθεροποίησης του CO₂.

Οι Demers et al (1995) ανέφεραν ότι τα φυτά **πιπεριάς** ήταν λιγότερο αποτελεσματικά απ'ότι τα φυτά τομάτας στη χρήση συνεχούς φωτός για δέσμευση του CO₂ αλλά ήταν πιο αποτελεσματικά όσο αφορά τη διαχείριση της πλεονάζουσας ενέργειας που λάμβαναν. Αυτό εξηγεί γιατί τα φυτά πιπεριάς είναι λιγότερο ευαίσθητα από τα φυτά τομάτας, παρ'όλο που ανήκουν στην ίδια οικογένεια των σολανοειδών και απαιτούν παρόμοιες συνθήκες ανάπτυξης.

Οι Gestel et al (2005) προκειμένου να εξηγήσουν το μειωμένο ρυθμό της φωτοσύνθεσης λόγω της ανατροφοδότησης των υδατανθράκων χρησιμοποίησαν **κρεμμύδια** τα οποία διαφέρουν ως προς την ικανότητα βολβοποίησης. Στο είδος *Alium fistulosum* , ένα είδος που δε δημιουργεί βολβό παρατηρήθηκε μείωση της φωτοσυνθετικής ικανότητας κάτω από συνεχές φως. Λόγω του κορεσμού σε φως και CO₂ μειώθηκαν τα όρια της καρβοξυλίωσης από τη Rubisco, μειώθηκαν τα όρια μεταφοράς ηλεκτρονίων και αυξήθηκε 3 φορές περισσότερο η σακχαρόζη στα φύλλα. Αντίθετα η φωτοσυνθετική και η βιοχημική ικανότητα του *Alium cera*, κρεμμυδιού που δημιουργεί βολβό, δεν επηρεάστηκε από τον 24ωρο φωτισμό, επειδή το μεγαλύτερο ποσοστό υδατανθράκων βρισκόταν στους βολβούς. Η δραστηριότητα της Rubisco ήταν μειωμένη μόνο στο είδος **κρεμμυδιού** το οποίο δε βολβοποιεί και αυτό γιατί η υψηλή συγκέντρωση υδατανθράκων στο φύλλωμα μπορεί να είναι ο λόγος της μείωσης της φωτοσυνθετικής ικανότητας. Η συγκέντρωση των υδατανθράκων μπορεί να μην είναι η μόνη που είναι υπεύθυνη για τη ρύθμιση της φωτοσύνθεσης.

1.11 Η επίδραση στις χρωστικές των αντενών

Η επίδραση της φωτοπεριόδου στη συγκέντρωση χρωστικών στο φύλλο ποικίλει. Ο επιπρόσθετος φωτισμός τη νύχτα αύξησε τη συγκέντρωση χλωροφύλλης στο είδος ***Brassica rapa***.

Ποικιλίες **αγρωστώδων** καλλιεργούμενες σε φωτοπερίοδο 8 ωρών είχαν 50% περισσότερη χλωροφύλλη απ'ότι κάτω από 24ωρη φωτοπερίοδο (Fukuda et al. 2000). Ωστόσο ο Solhaug (1991) κατέληξε στο συμπέρασμα ότι η μείωση της χλωροφύλλης ανά μονάδα επιφάνειας του φύλλου στα φυτά που καλλιεργούνται υπό συνεχές φως, δεν είναι ο λόγος που προκαλεί τη μείωση των φωτοσυνθετικών ορίων στα αγρωστώδη που καλλιεργούνται υπό μακρές φωτοπεριόδους.

Η επέκταση της φωτοπεριόδου από 16 σε 24 ώρες δεν εντατικοποίησε το πρασίνισμα σε φυτά όπως οι **πανσέδες** και η **πετούνια**.

Σε φυτά **τομάτας** και **πιπεριάς** η συγκέντρωση της χλωροφύλλης ήταν αρνητικά συσχετισμένη με την επέκταση της φωτοπεριόδου. Χαμηλότερη συγκέντρωση χλωροφύλλης σε ξηρή μάζα μετρήθηκε σε φυτά τομάτας που καλλιεργούνται κάτω από 24ωρη φωτοπερίοδο. Όμως όταν η χλωροφύλλη μετρήθηκε με βάση το νωπό βάρος καμία διαφορά δεν υπήρξε μεταξύ των φωτοπεριόδων 12 και 24 ωρών, εκτός από την ανάπτυξη χλώρωσης. Μετά από την έκθεση φυτών τομάτας κάτω από συνεχές φως, τα επίπεδα των χρωστικών δεν ήταν χαμηλότερα με βάση αυτών των φυτών μαρτύρων που μεγαλώνουν κάτω από 12ωρη φωτοπερίοδο μέχρι ο τραυματισμός να γίνει σοβαρός, υποδεικνύοντας ότι τα επίπεδα των χρωστικών των πράσινων περιοχών του φύλλου αντικαθιστώνται από τις χλωρωτικές περιοχές. Όσο αφορά στην ικανότητα μεταφοράς ηλεκτρονίων μεταξύ των φωτοσυστημάτων, οι δραστηριότητες ανά μονάδα χλωροφύλλης στα φωτοσυστήματα II (PSII) και I (PSI) φυτών τομάτας και φυτών πιπεριάς δεν επηρεάστηκαν, ενώ η δραστηριότητα του PSII αυξήθηκε στα φυτά πιπεριάς κάτω από συνεχές φως. Η δραστηριότητα του φωτοσυστήματος συσχετίζεται θετικά με το περιεχόμενο χλωροφύλλης στα φύλλα τομάτας, ενώ αυτό δε συμβαίνει στα φυτά πιπεριάς. Αυτό εξηγεί γιατί σε αντίθεση με τα φυτά πιπεριάς, η δραστηριότητα του PSII και PSI των φυτών τομάτας σχετίζεται αρνητικά με την επέκταση της φωτοπεριόδου. Κάτω από συνεχές φως μειώνονται τα φωτοσυνθετικά όρια της τομάτας, ενώ αυξάνονται τα φωτοσυνθετικά όρια των φυτών πιπεριάς. Καμία σημαντική συσχέτιση δε βρέθηκε και στα δύο είδη, μεταξύ των φωτοσυνθετικών ορίων και του περιεχομένου χλωροφύλλης στα φύλλα ή τη δραστηριότητα του φωτοσυστήματος. Και τα δύο είδη φυτών προσαρμόστηκαν στο συνεχές φως μετατρέποντας την κατανομή της χλωροφύλλης μεταξύ των φωτοσυστημάτων και αλλάζοντας το μέγεθός τους. Στα φυτά τομάτας αυτή η «φωτοπροσαρμογή» είναι πραγματικά μια αύξηση του ποσοστού της χλωροφύλλης που συνδέεται με το φωτοσύστημα II σε σύγκριση με το φωτοσύστημα I και μια μείωση του μεγέθους του φωτοσυστήματος I και ακολούθως μια μείωση του μεγέθους της αντένας του LHCP_{SI}. Σε φυτά πιπεριάς η μείωση του μεγέθους του PSII αντισταθμίστηκε από την αύξηση της δραστηριότητας του. Έτσι καταλήγουμε στο συμπέρασμα ότι η μειωμένη αποκριτικότητα των φυτών τομάτας να επωφεληθούν από τις μεγάλες φωτοπεριόδους δεν οφείλεται στη χαμηλή ικανότητα μεταφοράς ηλεκτρονίων μεταξύ των φωτοσυστημάτων, αλλά προκαλείται από φωτοαναστολή. Οι περιορισμοί στο μεταβολισμό του άνθρακα, ο

οποίος οδηγεί σε μερική φωτοξείδωση της χλωροφύλλης, μπορεί να ευθύνονται για τη χλώρωση του φυλλώματος (Dorais 1992) .

Σύμφωνα με τους Langton et al. (2003) μερικά είδη φυτών αυξάνουν την παραγωγή βιομάζας λόγω της παρατεταμένης φωτοπεριόδου, αποτέλεσμα που σχετίζεται με την αύξηση της φυλλικής επιφάνειας και της περιεκτικότητας σε χλωροφύλλη ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας.

Στην **κράμβη** *Brassica oleracea* αύξηση της φωτοπεριόδου είχε ως αποτέλεσμα την αύξηση συγκέντρωσης χρωστικών, αλλά οι μεγαλύτερες συγκεντρώσεις των χρωστικών δεν απαιτούνταν για μέγιστη παραγωγή βιομάζας (Lefsrub et al. 2006).

Σύμφωνα με τον Solhaug (1991) η αύξηση της φυλλικής επιφάνειας είναι πιο σημαντική απ'ότι η αύξηση της περιεκτικότητας της χλωροφύλλης ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας, για την αύξηση της απορρόφησης του φωτός.

Σε περιβαλλοντικές συνθήκες πέραν του Αρκτικού κύκλου, περισσότεροι ενεργοί χλωροπλάστες σε φυτά **πατάτας** ήταν αυτοί που ήταν μεγαλύτεροι, με χαλαρή δομή. Φυτά με τέτοιους χλωροπλάστες έχουν μεγάλη φυλλική επιφάνεια και παράγουν υψηλό νωπό βάρος υπό συνθήκες μεγάλων πολικών ημερών και μικρών περιόδων ανάπτυξης (Shahon 1965).

Τα αρκτικά φυτά συνήθως χαρακτηρίζονται από χλωροπλάστες με βαθιές εγκοιλώσεις ή εξογκώσεις, ενδοκυτταρική διάταξη των πλαστιδίων πύο συμπαγή, μεγάλο αριθμό από μιτοχόνδρια, περισσότερο διακλαδωμένο ενδοπλασματικό δίκτυο και αριθμό λιπιδικών κυστιδίων (Miroslavon et al. 1998).

Η έρευνα γύρω από το συνεχές φως στη συγκέντρωση των καρροτενοειδών είναι περιορισμένη για τα ανώτερα φυτά. Οι μέγιστες συγκεντρώσεις λουτεΐνης και Β καρροτενίου στο **λάχανο** ήταν κάτω από αυτές φυτών σε 24h φωτοπερίοδο (Lefsrud et al. 2006).

Αντίθετα, στη τομάτα και την **πιπεριά** το συνεχές φως προκάλεσε μειώσεις στα καρροτενοειδή και στις ξανθοφύλλες. Η χλώρωση των φύλλων και η απώλεια χρωστικών ήταν το πιο σημαντικό πράγμα που συνέβη σε πρώιμα φυτά τομάτας σε αντίθεση με φυτά πιπεριάς. Σε σύγκριση με τα φυτά πιπεριάς η εποξείδωση των χρωστικών στο κύκλο των ξανθοφυλλών ήταν μικρότερη στη τομάτα, υποδεικνύοντας τη μεγάλη ανάγκη για ενέργεια και ότι η καταπόνηση του φυτού δημιουργήθηκε από υπερβολικό φως. Οι χρωστικές όπως τα καρροτινοειδή και οι ξανθοφύλλες παίζουν σημαντικό ρόλο στην προστασία της φωτοσυνθετικής συσκευής ενάντια στη ζημιά που μπορεί να προκαλέσει το υπερβολικό φως. Τα καρροτινοειδή και οι ξανθοφύλλες ήταν περισσότερα στην **πιπεριά** απ'ότι στην

τομάτα. Η πιπεριά έχει καλύτερη προστασία ενάντια στην υποβάθμιση της χλωροφύλλης κι αυτό εξηγεί γιατί η χλώρωση εμφανίζεται αργότερα (Demers and Gosselin 2002).

1.12 Η πρόκληση χλωρώσεων και νεκρώσεων από το συνεχές φως

Κάτω από επιμηκυσμένες φωτοπεριόδους πολλά ευαίσθητα είδη τείνουν να εμφανίσουν σοβαρές διαταραχές. Η μειωμένη ικανότητα να χρησιμοποιήσουν τον επιπρόσθετο φωτισμό σχετίζεται άμεσα με τη χλώρωση. Τα συμπτώματα που προκαλούνται από τον συνεχή φωτισμό αφορούν αρκετά φυτικά είδη όπως για παράδειγμα η **τομάτα, χρυσάνθεμο, ραδίκι, κρεμμύδι, αγγούρι, βαμβάκι** και άλλα. Αντίθετα, υπό συνεχές φως κάποια άλλα φυτά δεν εμφανίζονται να υποφέρουν από τραυματισμούς στη φυλλική επιφάνεια. Αυτό έχει αναφερθεί για το **μαρούλι, τη γλυκιά πιπεριά, τη βρώμη,** για κάποια είδη αγρωστωδών όπως το *dactylis glomerata* και η *festuca pratensis*, για τη **σόγια, το σιτάρι, το κριθάρι, το κεχρί, τη μηδική, τον ηλίανθο, το λάχανο** και άλλα (Davydenko et al. 2004).

Σε διαφορετικές ποικιλίες **πατάτας** έχει βρεθεί ότι η αντίδρασή τους ποικίλει ευρέως υπό συνεχή φωτισμό. Μερικές ποικιλίες μεγαλώνουν καλά και έχουν καλύτερη παραγωγή, ενώ άλλες εμφανίζουν δυσμενή ανάπτυξη δημιουργώντας καφέ και μαύρα στίγματα στα φύλλα τους και γενικά χλώρωση και νεκρωτικές κηλίδες καθώς το φυτό μεγαλώνει. Σημειώθηκε ότι ποικιλίες οι οποίες επιλέχθηκαν από υψηλά γεωγραφικά πλάτη ήταν ανθεκτικές στις μεγάλες φωτοπεριόδους (Wheeler 2006).

Παράμετροι της φωτεινής ενέργειας, όπως η ποιότητα και η ποσότητα του φωτός επίσης παίζουν ρόλο στις επιπτώσεις που προκαλεί ο συνεχής φωτισμός. Η χλώρωση που δημιουργείται στα φύλλα **τομάτας** και πιπεριάς και προκαλείται από το συνεχές φως ποικίλει ανάλογα με τον τύπο των λαμπτήρων που χρησιμοποιούνται για να παράξουν τον επιπρόσθετο φωτισμό κατά την απουσία του φυσικού φωτός.

Η προσθήκη του κόκκινου φωτός ως συμπλήρωματος του λευκού φωτισμού μειώνει εμφανώς τον τραυματισμό των φύλλων της τομάτας που προκαλείται μόνο με τη χρήση λευκού φωτός (Globig et al. 1997).

Οι διαφορές στη ένταση της χλώρωσης των φύλλων που παρατηρήθηκαν εξαρτώνται από τον τύπο των λαμπτήρων που χρησιμοποιήθηκαν για την ανάπτυξη των σποροφύτων στο **γεράνι, το βαμβάκι, τη σίκαλη** υπό συνεχές φως. Το μέγεθος

του τραυματισμού των φύλλων κάτω από συνεχές φως επηρεάστηκε από την καθημερινή ποσότητα φωτός που λάμβαναν τα φυτά αυτά.

Στα σπορόφυτα **μαρουλιού** και **Arabidopsis** ο βαθμός της βλάβης ήταν άμεσα συσχετισμένος με την αύξηση της πυκνότητας της φωτονιακής ροής κάτω από συνεχές φως (Oda et al. 1989, Massa et al. 2007) .

Υπό συνεχές φως μερικά φυτικά είδη έδειξαν αυξημένη παραγωγικότητα. Όμως το συνεχές φως έχει αρνητικά αποτελέσματα σε πολλά είδη φυτών. Το πιο εμφανές είναι η χλώρωση στα φύλλα και η νέκρωση (Pettersen et al. 2010, Arthur et al. 1930). Το συνεχές φως ελαχιστοποιεί τις φωτοσυνθετικές παραμέτρους και εμφανίζονται μικρή φωτοσυνθετική ικανότητα σε κορεσμένο φωτισμό, μικρή κβαντική απόδοση, περιορισμός των μέγιστων ορίων της καρβοξυλίωσης της Rubisco και μείωση της μεταφοράς ηλεκτρονίων (Pettersen et al. 2010, VanGestel et al. 2005, Rowell et al. 1999). Μερικά από τα είδη που είναι ευαίσθητα στο συνεχές φως είναι η **μελιτζάνα** (*Solanum melongena*), **μερικά είδη κρεμμυδιού** (*Allium fistulosum*), το **φυστίκι** (*Arachis hypogaea*), καθώς και μερικές **ποικιλίες πατάτας** (*Solanum tuberosum*) και **τομάτας** (*Solanum lycopersicum*). Μεταξύ των ειδών όμως υπάρχουν διαφορετικές αντιδράσεις ως προς το συνεχές φως (Murage and Masuda 1997, Cushman and Tibbitts 1998, Dorais et al. 1996, Dorais and Gosselin 2002) .

Είναι αρκετοί οι περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν τους τραυματισμούς που προκαλούνται από το συνεχές φως.

Οι **υψηλές εντάσεις φωτός** προκαλούν τραυματισμούς τόσο στα φυτά που είναι ευαίσθητα όσο και στα φυτά που είναι ανθεκτικά στο συνεχές φως.

Το *Arabidopsis* έδειξε μείωση της περιεκτικότητας σε χλωροφύλλη με αύξηση της έντασης του συνεχούς φωτός κι αυτό οδήγησε στη δημιουργία φωτοαναστολής στα τραυματισμένα μέρη του φυτού.

Η ένταση του φωτός και η κατανομή του επηρεάζει το βαθμό του τραυματισμού (Murage et al. 1997, Globig et al. 1997, Demers and Gosselin 2002 , Arthur 1936).

Διαφορετικές τεχνητές πηγές φωτισμού έχουν διαφορετική επίδραση στο φυτό και στον τρόπο τραυματισμού. Οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ κατανομής φωτός από τις διάφορες φωτεινές πηγές και οι τραυματισμοί που προκαλούνται από το συνεχές φως είναι πολύπλοκες. Υψηλό ποσοστό τραυματισμού εμφανίζει ο μπλε συνεχής φωτισμός, ενώ το κόκκινο φως μπορεί κι αυτό με τη σειρά του να προκαλέσει τραυματισμό σε αντίθεση με το βαθύ κόκκινο που μειώνει τον τραυματισμό υπό το συνεχές φως (Globig et al. 1997). Η κατανομή του ηλιακού φωτός ουσιαστικά

διαφέρει από την κατανομή του φωτός των περισσότερων πηγών τεχνητού φωτισμού που προκαλούν τραυματισμούς. Προκαλεί ενδιαφέρον ότι αν το ηλιακό φως μπορεί να παράσχει συνεχές φως ο τραυματισμός μειώνεται ή απουσιάζει (Arthur et al. 1930 , Demers and Gosselin 2002 , Darrow 1933).

Οι υψηλές θερμοκρασίες επιδρούν θετικά στην αύξηση των τραυματισμών. Το συνεχές φως προκαλεί τραυματισμούς στα φυτά **τομάτας** που αναπτύσσονται σε θερμοκρασία 24°C αλλά όχι στους 12°C (Withrow and Withrow 1949). Οι διακυμάνσεις στις θερμοκρασίες του αέρα εμποδίζουν τους τραυματισμούς τόσο σε φυτικά είδη όπως η **μελιτζάνα**, η **πατάτα** και η **τομάτα** και σε συμβιωτικούς οργανισμούς. Η θερμοπερίοδος (διακυμάνσεις της θερμοκρασίας του αέρα) δεν εμποδίζει το συνεχές φως να μειώσει το μέγιστο φωτοσυνθετικό ρυθμό, όπως φάνηκε από τα πειράματα που έγιναν στη **φυσικιά** (Rowell et al. 1999).

Κάτω από συνεχές φως οι θερμοπερίοδοι μπορούν να συγχρονίσουν τη μεταγραφή κυρίως για τα φυτά **Arabidopsis**, την ίδια χρονική στιγμή της ημέρας όπως το κερκαδικό ρολόι. Ο συνδυασμός θερμοπεριόδου και κερκαδικού ρολογιού μπορεί να εμποδίσει τους τραυματισμούς που προκαλούνται κάτω από τέτοιες μεταχειρίσεις.

Αν και είναι γνωστό ότι η έκθεση των φυτών σε 24ωρο φωτισμό προκαλεί χλώρωση και διαταραχές στην ανάπτυξη, η αιτία αυτού του προβλήματος παραμένει ασαφής.

Μια πιθανή εξήγηση από τους Bradley και Janes (1985) είναι ότι η συσσώρευση αμύλου και σακχάρων στα φύλλα **τομάτας** μπορεί να σχετίζεται με την ανάπτυξη της χλώρωσης κάτω από συνεχές φως.

Έρευνες πάνω σε άλλα είδη υποστηρίζουν τη συσχέτιση χλώρωσης και συσσώρευσης αμύλου. Το συνεχές φως αύξησε τη συγκέντρωση αμύλου και εξόζης, αλλά προκάλεσε και χλώρωση σε σπορόφυτα. Τα σπορόφυτα που μεγάλωναν υπό συνεχές φως σε συνδυασμό με ατμόσφαιρα χωρίς CO₂ για 12 ώρες, συσσώρευσαν λιγότερο άμυλο και εξόζη και δε δημιούργησαν χλώρωση. Οι Demers et al. (1998) κατέληξαν στο ότι αν η συσσώρευση φωτοσυνθετικών προϊόντων στο φύλλο σχετίζεται με τη χλώρωση και με τη μείωση της ανάπτυξης και των αποδόσεων, πιθανόν αυτό να οφείλεται στην αδυναμία του φύλλου να εξαγάγει τα φωτοσυνθετικά προϊόντα.

Στην **τομάτα** η χρήση του συνεχούς φωτός εκτός από τη χλώρωση και την αύξηση του αμύλου και της εξόζης στα φύλλα προκάλεσε τη μείωση της φωτοσυνθετικής ικανότητας και τη μείωση της δραστηριότητας του ενζύμου της συνθετάσης της φωσφορο-σακχαρόζης (SPS). Η μείωση της δραστηριότητας της SPS προκλήθηκε σε 2 με 4 εβδομάδες μετά την αύξηση του αμύλου και της εξόζης. Είναι πιθανό η

μείωση της δραστηριότητας να είναι υπεύθυνη για αυτές τις συγκεντρώσεις. Οι Demers και Gosselin (2002) πρότειναν ότι είναι πιθανό η δραστηριότητα της SPS να περιορίζεται *in vivo* κι έτσι εξηγείται η αύξηση της εξόζης. Αυτό αποτελεί το περιοριστικό στάδιο κατά την εξαγωγή της φωτοσυνθετικού προϊόντος για σύνθεση της σακχαρόζης και έτσι εξηγεί το λόγο απουσίας ανάπτυξης και παραγωγικότητας κάτω από συνεχές φως. Η αύξηση των επιπέδων εξόζης στο κυτταρόπλασμα μέσω ενός ανατροφοδοτούμενου παράγοντα θα περιορίσει την εξαγωγή της φωσφοτριόζης (προϊόν φωτοσύνθεσης) έξω από το πλαστίδιο η οποία θα ανακατευθυνθεί προς τη δημιουργία αμύλου. Έτσι εξηγείται η αύξηση των επιπέδων αμύλου. Επιπρόσθετα η αύξηση της συγκέντρωσης του αμύλου θα προκαλέσει μέσω ενός ανατροφοδοτούμενου παράγοντα σε υπερφόρτωση του κύκλου του Calvin και αυτό με τη σειρά του βαθμιαία θα προκαλέσει τη μείωση του επιπέδου του CO₂. Είναι πιθανό η υπερφόρτωση του κύκλου του Calvin να μειώσει τη χρήση του μειούμενου σταδιακά ATP και NADPH που παράγεται από τη φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης. Έτσι προκαλείται μια υπερφόρτωση της αλυσίδας μεραφοράς ηλεκτρονίων και φωτοξείδωση της χλωροφύλλης. Αυτός είναι ο λόγος που παρατηρείται χλώρωση στα φύλλα.

Οι Dorais et al (1995) ανέφεραν ότι κάτω από συνεχές φως τα προβλήματα μπορεί να δημιουργηθούν όταν μειωθεί η φωτοσυνθετική αποδοτικότητα, ενώ το φως συνεχίζει να φωτίζει. Είναι επίσης πιθανό ότι η διαρροή ηλεκτρονίων που εμφανίζεται να ενισχύει τη δημιουργία τοξικότητας. Αυτό μπορεί να καταστρέψει τη δομή και τη λειτουργία των χλωροπλαστών και οι φωτοσυνθετικές χρωστικές να οδηγήσουν σε χλώρωση. Έτσι ενισχύθηκε η υπόθεση ότι ο τραυματισμός των φύλλων υπό συνεχές φως σε ευαίσθητα είδη είναι χαρακτηριστικό της φωτοξειδωτικής καταπόνησης.

Από τα αποτελέσματα των Muraz και Masuda (1997) προκύπτει ότι το συνεχές φως ενεργοποιεί φωτοξειδωτικές ζημιές στα σπορόφυτα και απόδειξη σε αυτό είναι η χλώρωση, η μείωση της χλωροφύλλης και η συγχρονισμένη αύξηση της δραστηριότητας της σουπεροξειδικής δυσμουτάσης, της υπεροξειδάσης και της καταλάσης.

Το συνεχές φως σταδιακά αυξάνει την φωτοξείδωση.

Τα φυτά **πιπεριάς** έδειξαν λιγότερους τραυματισμούς από το συνεχές φως γεγονός που συμπίπτει με το υψηλό περιεχόμενο καροτενοειδών και ξανθοφυλλών, σε σύγκριση με τα φυτά τομάτας (Demers and Gosselin 2002). Ομοίως τα φυτά πιπεριάς είχαν υψηλότερη δραστηριότητα ενζύμων αποτοξίνωσης ενεργών μορφών

οξυγόνου, γεγονός που σχετίζεται με την απουσία τραυματισμών υπό συνεχές φως (Murage and Masuda 1997).

Η ανάπτυξη των φυτών **καπνού** κάτω από συνεχές φως έδειξε υψηλότερο ποσοστό ROS σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο.

Μεταλλαγμένα φυτά ***Arabidopsis*** με μειωμένη συγκέντρωση της 2Cys-φερεδοξίνης που λειτουργεί και ως αντιοξειδωτικό, έδειξαν χαμηλότερα ποσοστά δέσμευσης CO₂ κάτω από συνεχές φως. Τα φυτά αγρίου τύπου δεν έδειξαν διαφορές στη δέσμευση CO₂, μεταξύ συνεχούς φωτός και χαμηλής φωτοπεριόδου. Ομοίως η συγκέντρωση του ασκορβικού οξέως που είναι κι αυτό ένα αντιοξειδωτικό, ήταν 171% μεγαλύτερη στα φυτά *Arabidopsis* που αναπτύσσονταν κάτω από συνεχές φως σε σχέση με τα φυτά μάρτυρες (Peter et al. 2010, Pulido et al. 2010, Yabuta et al. 2007).

1.13 Ο ρόλος της θρεπτικής κατάστασης του φυτού

Ο ρόλος της θρέψης είναι πιθανόν ένας τρόπος για αύξηση της παραγωγής κάτω από συνθήκες συνεχούς φωτός. Μερικές ποικιλίες σκληρού **σιταριού** δεν είχαν απόδοση κάτω από συνθήκες συνεχούς φωτός όταν τους είχαν παρασχεθεί κανονικές συνθήκες θρέψης. Μέτρια θρέψη των φυτών με ρύθμιση των συγκεντρώσεων όλων των θρεπτικών στοιχείων και με κατάλληλο συνδυασμό νιτρικού και αμμωνιακού αζώτου επέτρεψε την καλλιέργεια του σιταριού κάτω από συνθήκες συνεχούς φωτός. Το άζωτο που εμπεριέχεται στα φύλλα μπορεί να είναι καθοριστικός παράγοντας της ρύθμισης της φωτοσύνθεσης. Σε πειράματα με τα δύο είδη **κρεμμυδιών** (*Allium*), τα φυτά κάτω από 24ωρο φωτισμό είχαν πολύ λιγότερα επίπεδα αζώτου σε σύγκριση με τα φυτά κάτω από 12ωρο φωτισμό.

Η νέκρωση και η χλώρωση που παρουσιάζεται κάτω από συνθήκες συνεχούς φωτισμού είναι εντυπωσιακά ίδια με την έλλειψη Mg.

Η φωτοοξειδωτική ζημιά ίσως παίζει σημαντικό ρόλο στη δημιουργία αυτών των συμπτωμάτων στα φυτά κάτω από ανεπαρκή θρέψη Mg. Τα ελλειμματικά σε Mg φυτά, καθώς και αυτά που αναπτύσσονται υπό συνεχές φως έχουν μεγαλύτερη χλώρωση στις υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας και μεγάλη συγκέντρωση σακχάρων. Η έλλειψη Mg προκαλεί αλλαγή έκφρασης των γονιδίων που ρυθμίζουν το κίρκαδικό ρολόι. Αυτό οδηγεί στο συμπέρασμα ότι το συνεχές φως και η έλλειψη Mg ακολουθούν κοινά μεταβολικά μονοπάτια. Αν και το Mg απαιτείται για τη σύνθεση της χλωροφύλλης, η αδυναμία σύνθεσής της και οι αιτίες χλώρωσης στα φυτά με ανεπάρκεια σε Mg δεν αρκεί για να μας δώσει τις απαραίτητες εξηγήσεις. Για

παράδειγμα με απουσία Mg από το θρεπτικό διάλυμα, η χλώρωση εμφανίστηκε μόνο στα φύλλα που εκτείθεντο στο φως. Υποστηρίζεται πως η φωτοοξειδωτική ζημιά που προκαλείται από τις ενεργές μορφές οξυγόνου είναι υπεύθυνη για τη χλώρωση και τη νέκρωση που αναπτύσσεται στα φυτά με ανεπάρκεια Mg. Αυτό φάνηκε από την ενίσχυση των γονιδίων αποτοξινωτικών ενζύμων ROS και των γονιδίων «φωτοπροστασίας» σε φυτά που αναπτύσσονταν κάτω από τέτοιες ελλειμματικές συνθήκες.

Υπάρχουν δύο πιθανές πηγές επαγωγής ROS που αφορούν στα φυτά που αναπτύσσονται υπό έλλειψη Mg. Αρχικά τα φυτά αυτά συσσωρεύουν υδατάνθρακες και αυτή η συσσώρευση μπορεί να προκαλέσει μείωση των αποδεκτών ηλεκτρονίων. Κάτω από αυτές τις συνθήκες η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων δίνει ηλεκτρόνια στο O₂ δημιουργώντας ROS. Δευτερευόντως τα ελλειμματικά σε Mg φυτά συγκεντρώνουν ενδιάμεσα προϊόντα χλωροφύλλης. Εάν υπάρχει περίσσεια τέτοιων προϊόντων μπορούν να δημιουργηθούν ROS. Είναι σημαντικό ότι η πρώτη πηγή δημιουργίας ROS είναι όμοια μεταξύ των φυτών με έλλειψη σε Mg και των φυτών υπό συνεχές φως. Αυτές οι συνθήκες μπορούν να απορυθμίσουν τα γονίδια που σχετίζονται με τη φωτοσύνθεση και να προκαλέσουν έναν προγραμματισμένο θάνατο του κυττάρου που οφείλεται στη γήρανση του φύλλου και κατ'επέκταση να προκαλέσουν οξειδωτική καταστροφή (Cakmak and Kirkby 2008, Hermans and Verbruggen 2005, Hermans et al. 2010, Hermans et al. 2010, Tanaka and Tanaka 2006, Moulin et al. 2008, Danon et al. 2006, Triantaphylides and Havaux 2009).

1.14 Η επίδραση στο κερκαδικό ρολόι

Όπως αναφέραμε και στην αρχή, για τα φυτά το φως έχει δύο ρόλους, τον ενεργειακό ρόλο που καθοδηγεί τη φωτοσύνθεση και το ρόλο της σηματοδότησης που γίνεται αντιληπτή από αρκετούς φωτουποδοχείς. Το συνεχές φως διαφοροποιεί τη φυσιολογία των φυτών, γιατί επηρεάζει και τους δύο αυτούς ρόλους. Αυτό δημιουργεί δυσκολίες στην αναγνώριση των παραγόντων που είναι υπεύθυνοι για τη δημιουργία τραυματισμών κάτω από τέτοια μεταχείριση (Moglich et al. 2010, Millenaar et al. 2009). Είναι πιθανόν οι φωτοασταθείς πρωτεΐνες να απουσιάζουν από τα φυτά που αναπτύσσονται υπό συνεχές φως. Οι μεταγραφικοί παράγοντες (οι πρωτεΐνες PIF) που ελέγχονται από τον κερκαδικό ρυθμό, καθώς και οι φωτουποδοχείς όπως το φυτόχρωμα A και το κρυπτόχρωμα 2 είναι

παραδείγματα φωτοασταθών πρωτεϊνών (Bae and Choi 2008, Mockler et al. 2003, Monte et al. 2007).

Τα φυτά έχουν ανταγωνιστικό πλεονέκτημα όταν οι εσωτερικές φυσιολογικές δραστηριότητες συγχρονίζονται με τις εξωτερικές φωτοπεριοδικές συνθήκες (Dodd et al. 2005). Κατά τη διάρκεια της εναλλαγής ημέρας & νύχτας, η φωτοπερίοδος, η θερμοκρασιακή περίοδος και ο κίρκαδικός μηχανισμός ρυθμίζουν διαφορετικά και σε μεγάλο ποσοστό το γονιδίωμα.

Ο κίρκαδικός μηχανισμός συντονίζει τη φυσιολογία του φυτού μέσα στη μέρα και τη νύχτα (Michael et al. 2008, Covington et al. 2008) και αποτελείται από μεταγραφικά δίκτυα βρόχων ανάδρασης που ελέγχουν τις μετέπειτα διαδικασίες και αλληλεπιδρούν με διάφορα μεταβολικά μονοπάτια (Michael et al. 2008, Yamashino et al. 2008, Gould et al. 2006).

Το κίρκαδικό ρολόι των φυτών καθοδηγείται από 3 χαρακτηριστικά:

- Η διακύμανση του φωτός και της θερμοκρασίας καθορίζει το ρυθμό του ρολογιού.
- Η αντιστάθμιση της θερμοκρασίας διατηρεί ένα ακριβή συγχρονισμό πάνω από ένα ευρύ φάσμα φυσιολογικών θερμοκρασιών.
- Οι αυτοδύναμες ταλαντώσεις δείχνουν την 24ωρη περιοδικότητα κάτω από σταθερές συνθήκες.

Μεταλλάξεις του κίρκαδικού ρολογιού προκαλούν αύξηση των ρυθμών που διαφέρουν από την 24ωρη περιοδικότητα. Στο *Arabidopsis* το ένζυμο της λουσιφεράσης, που είναι υποκινητής του γονιδίου *Cab2*, μεταλλάχθηκε και μελετήθηκαν οι κίρκαδικοί ρυθμοί των μεταλλαγμάτων (Millar et al. 1995). Το συνεχές φως βοηθά να μελετήσουμε τους μηχανισμούς θερμοκρασιακής αντιστάθμισης του κίρκαδικού ρυθμού. Υπό συνεχές φως το χαρακτηριστικό κίρκαδικό ρολόι των μεταλλαγμάτων διατηρεί ακριβείς ρυθμούς κάτω από ορισμένες θερμοκρασίες, ενώ κάτω από άλλες θερμοκρασίες οι ρυθμοί εμφανίζουν διαφορετικό εύρος ή άλλα μέγιστα (Gould et al. 2006). Η ανάπτυξη των φυτών υπό συνεχές φως δείχνει ότι το κίρκαδικό ρολόι εκτός των φυσικών διαδικασιών που καθορίζονται από τη θερμοκρασία ως επί το πλείστον είναι υπεύθυνο για τη μεταβολή του ρυθμού στην ανάπτυξη των φυτών *Arabidopsis* και **καπνού** (Poire et al. 2010). Το συνεχές φως μπορεί να δημιουργήσει την πιο σοβαρή απειλή κατά την ανάπτυξη μερικών κίρκαδικών ρυθμών, αλλά είναι ξεκάθαρο ότι δεν μπορεί να δημιουργηθεί από τη φύση. Τα περισσότερα πειράματα που αφορούν το κίρκαδικό ρολόι γίνεται κάτω από συνεχές φως ή συνεχές σκοτάδι.

Κάτω από συνεχές φως τα σπορόφυτα του *Arabidopsis* παρουσιάζουν το μέγιστο αύξησης του υποκοτυλίου στο «υποκειμενικό» σούρουπο. Κάτω από σύντομες ημέρες αυτό το μέγιστο παρουσιάζεται την αυγή. Αυτή η «καθημερινή αντίδραση» είναι φωτοεξαρτώμενη, γιατί η επιμήκυνση του υποκοτυλίου είναι γρήγορη και χωρίς ρυθμό κάτω από πλήρες σκοτάδι. Τα σπορόφυτα του *Arabidopsis* είχαν διαφορετικά μήκη υποκοτυλίου σε διαφορετικές φωτοπεριόδους. Αυτό καλείται **φωτοπεριοδική αντίδραση της επιμήκυνσης του υποκοτυλίου** και είναι μηχανισμός ο οποίος εξηγεί τέτοια φωτοπεριοδικά φαινόμενα. Κάτω από συγκεκριμένο χρόνο κατά την διάρκεια του 24ωρου κύκλου, ο κίρκαδικός ρυθμός υπερεκφράζει τη μεταγραφή του γονιδίου PIF4/5 το οποίο επηρεάζει θετικά την ανάπτυξη. Υπό συνθήκες συνεχούς φωτός ή μακρών ημερών η υπερέκφραση της μεταγραφής PIF4/5 παρουσιάζεται κατά τη διάρκεια της ημέρας, αλλά επειδή το φως ενεργοποιεί το φυτόχρωμα B, καταστέλλεται η ανάπτυξη και το υποκοτύλιο δεν εμφανίζεται (Nozue et al. 2007, Niwa et al. 2009).

Το φυτόχρωμα προκαλεί την υποβάθμιση μερικών πρωτεϊνών PIFs (συμπεριλαμβανομένης της PIF4) σε χαμηλότερα επίπεδα σταθερότητας (Monte et al. 2007). Επιπρόσθετα είχε προταθεί ότι το φυτόχρωμα B έμμεσα καταστέλλει την ανάπτυξη, επάγωντας ορμονική δράση. Σε μικρότερες ημέρες η υπέκφραση της μεταγραφής των PIF4/5, συμπίπτει με το σκοτάδι και σε αυτό το σημείο η ορμονική δράση έδειξε μέγιστο. Αυτό εξηγεί γιατί η επιμήκυνση του υποκοτυλίου αυξάνεται το ξημέρωμα και καταστέλλεται κάτω από συνεχές φως και μεγάλες ημέρες. Το συνεχές φως και οι μεγάλες ημέρες δεν έχουν περίοδο σκοταδιού κατά την οποία το κίρκαδικό ρολόι ανοίγει τις «πύλες», οπότε δεν επιτρέπει τη φυσιολογική ανάπτυξη που ρυθμίζεται από το ρολόι και εξαρτάται από το σκότος (Michael et al. 2008, Niwa et al. 2009, Nozue et al. 2007). Το συνεχές φως πρέπει να χρησιμοποιείται προσεκτικά στην έρευνα του κίρκαδικού ρυθμού.

Τα αρρυθμικά φυτά *Arabidopsis* έχουν μεγαλύτερα ποσοστά δέσμησης CO₂ απ'ότι τα φυτά αγρίου τύπου με ταλαντούμενο κίρκαδικό ρυθμό.

Όπως με όλες τις φυσιολογικές διαδικασίες, και ο μεταβολισμός άνθρακα επηρεάζεται από τον ημερήσιο κύκλο. Κατά τη διάρκεια της ημέρας τα φυτά ανοίγουν τα στομάτιά τους, δεσμεύουν CO₂ και συσσωρεύουν άμυλο. Τη νύχτα τα στομάτια κλείνουν, η δέσμηση CO₂ σταματά και το συσσωρευμένο άμυλο υποστηρίζει το μεταβολισμό του φυτού μέχρι το επόμενο πρωί. Αν όλα τα υποστρώματα που σχετίζονται με την φωτοσύνθεση ενισχύονταν συνεχώς θα περιμέναμε μια συνεχή δέσμηση του CO₂. **Κάτω από μικρή έκθεση στο συνεχές**

φως ο κίρκαδικός ρυθμός ταλαντώνεται ελεύθερα. Κάτω από τον έλεγχο του κίρκαδικού ρυθμού τα στομάτια ανοίγουν και κλείνουν ανάλογα με την ρυθμική ταλάντωση. Όταν τα στομάτια είναι κλειστά, τα αποθέματα CO₂ μειώνονται με μια παράλληλη μείωση του ποσοστού δέσμευσης του CO₂. Αντιθέτως στα μεταλλαγμένα φυτά που δεν έχουν ρυθμικό κλείσιμο των στοματίων, κάτω από συνεχές φως το ποσοστό δέσμευσης CO₂ είναι συνεχές (Dodd et al. 2005) .

Το κίρκαδικό ρολόι επηρεάζει το μεταβολισμό του αμύλου (Weise et al. 2006, Lu et al. 2005, Graf et al. 2010) και τη σύνθεση χλωροφύλλης (Mochizuki et al. 2010, Matsumoto et al. 2004). Αν τα φυτά μεγαλώνουν κάτω από κανονικές συνθήκες και διαφέρουν σε μεγάλο ποσοστό από τα φυτά που αναπτύσσονται σε 6 ώρες φως / 6 ώρες σκοτάδι ή 24 ώρες φως / 24 ώρες σκοτάδι, ο ίδιος τραυματισμός παρατηρείται και κάτω από συνεχές φως και αυτό είναι κάτι που υποδηλώνει την εμπλοκή του κίρκαδικού ρολογιού (Highkin and Hanson 1954, Hillman 1956) .

1.15 Η επαγωγή γήρανσης υπό συνεχές φως

Υπάρχουν αναφορές ότι το συνεχές φως προκάλεσε τη **γήρανση**, νωρίτερα από μικρότερες φωτοπεριόδους υποδεικνύοντας την αυξημένη ανάπτυξη των φυτών. Αυτό φάνηκε να είναι η αιτία κατα τον Gestel et al. (2005) ο οποίος παρατήρησε ότι τα φυτά **κρεμμυδιού** ολοκλήρωσαν τον βιολογικό κύκλο 45 ημέρες νωρίτερα απ'ότι σε κανονικές συνθήκες.

Η γρηγορότερη γήρανση στα φύλλα παρατηρήθηκε στα φυτά **πατάτας** τα οποία αναπτύσσονταν κάτω από 24h φωτισμό (Wheeler and Tibbitts 1987).

Στη **μαύρη σταφίδα** παρατηρήθηκε μία διέγερση της ανθοφορίας υπό συνεχές φως, αλλά τα φυτά μεγάλωναν έντονα και σε ηλικία 2 με 2,5 μηνών είχαν όψη 2 με 2,5 ετών. Σε συνδυασμούς με συνεχές φως και στη συνέχεια μικρή φωτοπερίοδο, η ανθοφορία των φυτών αυξήθηκε κατα 70% και η καρποφορία κατα 58%, όταν τα φυτά είχαν ηλικία 9 μηνών (Huhlova et al. 1976 , Moshkov 1987).

Δενδρύλλια που αναπτύσσονται υπό συνεχές φως και στη συνέχεια σε μικρότερη φωτοπερίοδο μπορούσαν να συγκριθούν το ίδιο με καρποφόρα δενδρύλλια 3-5 ετών σε συνθήκες αγρού, όσο αφορά στην ένταση της ανθοφορίας, στην ανθεκτικότητα σε ασθένειες και στην ανθεκτικότητα σε ψύχος (Huhlova 1979).

Σε φυτά όπως το **αγιόκλημα**, το **ιπποφάες** και η **μηλιά** παρατηρήθηκε πως η ανάπτυξη υπό συνεχές φως για 4-6,5 μήνες έδειχνε ίδια με αντίστοιχα δένδρα 2-3

ετών, που αναπτύσσονται υπό κανονικές συνθήκες και έχουν φτάσει σε στάδιο κατάλληλο για μεταφύτευση σε μόνιμο μέρος. Τα δενδρύλλια δεν μπόρεσαν να ανθοφορήσουν τον πρώτο χρόνο αλλά ανθοφόρησαν και καρποφόρησαν μερικά χρόνια νωρίτερα σε σχέση με τα δενδρύλλια υπό κανονικές συνθήκες (Lisovskij and Dolgushev 1986).

Η υψηλή συγκέντρωση σακχάρων προκαλεί τη γήρανση του φύλλου.

Η συγκέντρωση των υδατανθράκων μπορεί να προκαλέσει τραυματισμούς στα φυτά που αναπτύσσονται, μέσω παραγωγής ROS. Εναλλακτικά η συγκέντρωση των σακχάρων μπορεί να σηματοδοτήσει αλλαγές στα πλαστίδια και στον πυρήνα και κατά συνέπεια να οδηγήσει στην απορρύθμιση των γονιδίων που σχετίζονται με τη φωτοσύνθεση (Koussevitzky et al. 2007).

Στην **τομάτα** τα γονίδια που εμπλέκονται στη φωτοσύνθεση και τα γονίδια που προκαλούν καταστάσεις καταπόνησης (ROS γονίδια) υπερεκφράζονται κατά τη διάρκεια της ημέρας, ενώ το αντίθετο συμβαίνει κατά τη διάρκεια της νύχτας (Facella et al. 2008).

Κάτω από συνεχές φως τα φύλλα του **βαμβακιού** έδειξαν ρυθμιστικές αλλαγές κατά τη διάρκεια αντίστασής τους σε συνθήκες ψύξης. Κάτω από μακρά διάρκεια έκθεσης συνεχούς φωτός οι κερκαδικές διακυμάνσεις μπορούν (α) να περιοριστούν (το εύρος τους να μειωθεί με την πάροδο του χρόνου) και (β) να είναι συνεχείς χωρίς να υπάρχει συγχρονισμός μεταξύ των κυττάρων. Αν περιοριστούν οι κερκαδικές διακυμάνσεις, η έκφραση των γονιδίων ROS που καθορίζονται από το ρολόι θα περιοριστεί ή θα έχει ένα συνεχή ρυθμό; Αν η έκφραση των γονιδίων περιοριστεί εντελώς, το αποτέλεσμα θα είναι η αυξανόμενη ευαισθησία στη φωτογήρανση. Εναλλακτικά οι κερκαδικές διακυμάνσεις θα συνεχίζονται κάτω από τη μακρά διάρκεια έκθεσης.

Η ανάπτυξη των φυτών υπό συνεχές φως δείχνει ουσιαστική αύξηση της συγκέντρωσης του αμύλου και των σακχάρων. Η υψηλή συγκέντρωση σακχάρου μπορεί να απορυθμίσει τη φωτοσύνθεση και να προκαλέσει πρόωρη γήρανση (VanGestel et al. 2005, Lim et al. 2007). Η αδυναμία εξαγωγής των προϊόντων του αμύλου μπορεί να προκαλέσει με τη σειρά της χλώρωση και υποβάθμιση των χλωροπλαστών.

Μεταλλαγμένα φυτά **αραβοσίτου** *tie-dyed1* τα οποία δεν είχαν επαρκή εξαγωγή υδατανθράκων έδειξαν υψηλά ποσοστά χλώρωσης από το φως που αποδίδεται στην υψηλή συγκέντρωσή τους (Baker and Braun 2008, Braun et al. 2006).

Στα αναπτυσσόμενα φυτά υπό συνεχές φως η συνεχής παροχή σακχαρόζης μπορεί να ενισχύσει την ανταγωνιστικότητα του κερκαδικού ρυθμού μεταξύ ρίζας και υπεργείου μέρους. Τα σάκχαρα συντίθενται στις φωτοσυνθετικά ενεργές πηγές που είναι τα φύλλα και εξάγονται στους μη φωτοσυνθετικούς ιστούς. Η ισορροπία αντοχής μεταξύ των φωτοσυνθετικά ενεργών μερών του φυτού και των φωτοσυνθετικά μη-ενεργών είναι κρίσιμη για την επαρκή μετατόπιση των σακχάρων. Υπό συνεχή φωτισμό το δυναμικό της πηγής είναι υψηλότερο από το κανονικό, επειδή προάγεται η συνεχής παραγωγή σακχάρου. Προφανώς αύξηση της αντοχής των φωτοσυνθετικών μερών και παράλληλη ικανότητα εξαγωγής σακχαρόζης δεν εμφανίζεται υπο συνεχή φωτισμό.

Κατά την ανάπτυξη **κρεμμυδιών** που δημιουργούν βολβό (όπως το είδος *Alium cera*), υπό συνεχές φως δεν φάνηκε να μειώνεται ο ρυθμός της φωτοσύνθεσης, σε αντίθεση με το κρεμμύδι που δε βολβοποιεί, όπως το *Alium fistulosum*.

Τα ίδια συμπεράσματα παρατηρήθηκαν και στις **πατάτες**. Και στις δύο περιπτώσεις η καλύτερη επίδοση κάτω από συνεχές φως ήταν η αύξηση του δυναμικού των μερών που δε φωτοσυνθέτουν, όπως είναι οι βολβοί και οι κόνδυλοι (VanGestel et al. 2005, Cushman and Tibbitts 1996).

Το αιθυλένιο παίζει ρόλο στη γήρανση του φύλλου και στον τραυματισμό που δημιουργείται από το συνεχές φως.

Ο θειοθειικός άργυρος που είναι αναστολέας παραγωγής αιθυλενίου, μειώνει τον τραυματισμό και την γήρανση των φυτών **πατάτας**.

Σε ποικιλίες **τομάτας** που περιέχουν ένα διαγονίδιο της οξειδάσης του ACC, δεν έδειξαν μείωση της χλωροφύλλης όταν εκτέθηκαν σε συνεχές φως. Η γενετικά τροποποιημένη τομάτα never ripe, η οποία δεν είναι ευαίσθητη στο αιθυλένιο, εμφάνισε τραυματισμούς από το συνεχές φως, ίδιους με αυτούς των φυτών αγρίου τύπου. Αυτή η παρατήρηση οδηγεί στο συμπέρασμα ότι το αιθυλένιο δεν είναι απαραίτητο να προκληθεί τραυματισμός σε συνδυασμό με το συνεχές φως τουλάχιστον στις τομάτες (Cushman and Tibbitts 1998, Trobacher 2009) .

2. Ο αραβόσιτος

2.1 Βοτανική ταξινόμηση και οικονομικά στοιχεία για τον αραβόσιτο.

Το καλαμπόκι (*Zea mays L.*) ανήκει στην οικογένεια *Poaceae* ή *Graminae*. Κατάγεται από την Κεντρική Αμερική και είναι είδος μόνοικο δίκλινο, φέρει την αρσενική ταξιανθία (φόβη) στην κορυφή και την θηλυκή (σπάδικας) σε πλευρικές

διακλαδώσεις, περίπου στο μέσο του βλαστού. Έχει μεγάλος ύψος με μακριά λογχοειδή φύλλα, κατ' εναλλαγή τοποθετημένα σε ισχυρό στέλεχος. Το ριζικό σύστημα είναι θυσανώδες με λίγες διακλαδώσεις και αποκτά ξυλώδη υφή. Ο καρπός του είναι καρύοψη και μπορεί να έχει διάφορους χρωματισμούς, σχήματα και μεγέθη ανάλογα με το βιότυπο.

Τα δημητριακά, συμπεριλαμβανομένου του καλαμποκιού, συνεισφέρουν κατά 70% στη θρέψη του ανθρώπου παγκοσμίως. Το καλαμπόκι είναι η δεύτερη κατά σειρά σπουδαιότητας καλλιέργεια όσον αφορά στα δημητριακά, αμέσως μετά το σιτάρι. Η συνολική παγκόσμια παραγωγή υπερβαίνει τα 400 εκατομμύρια τόνους (FAO 1992). Στην Ελλάδα χρησιμοποιείται κυρίως ως ζωοτροφή, καθώς επίσης και ως πηγή αρκετών βιομηχανικών προϊόντων.

2.2 Επιλεγμένα μορφολογικά χαρακτηριστικά του αραβοσίτου

Ο βλαστός του καλαμποκιού είναι κάλαμος συμπαγής, κυλινδρικής διατομής με πλάγια επιμήκη αύλακα και φέρει συνήθως 8-21 μεσογονάτια, από τα οποία τα μεσογονάτια της βάσης είναι βραχύτερα από εκείνα της κορυφής. Η κατάσταση αυτή του στελέχους σε συνδυασμό με την εντεριώνη που γεμίζει εσωτερικά το βλαστό και τις εναέριες ρίζες προσδίδει αντοχή στο πλάγιασμα και συμπάγεια στο βλαστό, ιδιότητες που του είναι απαραίτητες εάν ληφθεί υπόψη ότι το ύψος του μπορεί να υπερβεί σε ορισμένους γονότυπους τα 4 m και στις πιο συνηθισμένες περιπτώσεις τα 2-2,5 m (Duncan 1975).

Τα φύλλα αναπτύσσονται ανά ένα σε κάθε κόμβο. Ο αριθμός τους ανά φυτό, ποικίλλει από 8-48 (συνήθως 8-21) στους διάφορους βιότυπους του αραβοσίτου και είναι συνάρτηση κυρίως του γονότυπου του και δευτερευόντως της θερμοκρασίας του μεριστώματος κατά την περίοδο του σχηματισμού των καταβολών. Το φύλλο του αραβοσίτου αποτελείται από έναν ισχυρό κολεό που περιβάλλει το μεσογονάτιο μέχρι τον αμέσως επόμενο κόμβο, ένα λογχοειδές έλασμα που είναι παραλληλόνευρο και τη γλωσσίδα (Duncan and Hesketh 1968). Τα φύλλα του καλαμποκιού ανήκουν στην κατηγορία των αμφιστοματικών φύλλων, αφού έχουν στομάτια και στις δύο επιφάνειες του φύλλου. Η πολικότητα των στοματίων της επάνω και κάτω επιφάνειας ελέγχεται γενετικά και καθορίζεται από την ανάπτυξη του φύλλου (Juarez *et al.* 2004).

2.3 Επιλεγμένα αναπτυξιακά χαρακτηριστικά του αραβοσίτου

2.3.1 Η βλαστική ανάπτυξη του υπέργειου τμήματος

Η βλαστική ανάπτυξη του υπέργειου τμήματος υποδιαιρείται σε δύο περιόδους:

α) Την περίοδο που φθάνει μέχρι το τέλος του σχηματισμού των βλαστικών καταβολών στο κορυφαίο μεριστώμα, η οποία διαρκεί περίπου 3 βδομάδες από το φύτευμα των φυτών και τελειώνει όταν τα φυτά έχουν ύψος 35-45 cm και έχουν αναπτύξει 8-10 φύλλα.

β) Την περίοδο που αρχίζει με τη μετάπτωση του κορυφαίου μεριστώματος από βλαστικό σε αναπαραγωγικό. Στην περίοδο αυτή και μέχρι την εμφάνιση της αρσενικής ταξιανθίας (φόβης) παρατηρείται ο μεγάλος ρυθμός βλαστικής ανάπτυξης των φυτών, που χαρακτηρίζεται από έντονη επιμήκυνση των μεσογονατίων και γρήγορη εμφάνιση και ανάπτυξη των φύλλων.

Η διάρκεια της βλαστικής ανάπτυξης εξαρτάται από τον γονότυπο και τις συνθήκες του περιβάλλοντος, όπως η θερμοκρασία και η φωτοπερίοδος. Η ανάπτυξη του βλαστού μπορεί να θεωρηθεί ότι απαρτίζεται από πολλές επί μέρους δομικές μονάδες, κάθε μία από τις οποίες αποτελείται από ένα φύλλο με τον κολεό του, ένα κόμβο και το αντίστοιχο μεσογονάτιο. Η δομική αυτή μονάδα επαναλαμβάνεται τόσες φορές όσες ο τελικός αριθμός των φύλλων. Ο αριθμός των δομικών μονάδων καθορίζει τη διάρκεια της βλαστικής ανάπτυξης και επηρεάζει το τελικό το ύψος του φυτού μαζί με το μέγεθος των δομικών μονάδων. Το μήκος των μεσογονατίων επηρεάζεται α) από την υδατική κατάσταση του φυτού, β) από την θερμοκρασία, η οποία επηρεάζει θετικά την επιμήκυνση των μεσογονατίων, γ) από την πυκνότητα φύτευσης που επηρεάζει το ύψος των φυτών. Πυκνότερη φύτευση επιφέρει μεγαλύτερη επιμήκυνση μεσογονατίων, με αποτέλεσμα ελαφρότερα και λεπτότερα στελέχη και επομένως μεγαλύτερη ευαισθησία στο πλάγιασμα.

Ο ρυθμός φωτοσύνθεσης του καλαμποκιού είναι υψηλότερος από εκείνο των άλλων σιτηρών και επηρεάζεται:

α) Από το φωτισμό. Συνθήκες υψηλού φωτισμού συνεπάγονται ρυθμό φωτοσύνθεσης εξαιρετικά αποδοτικό, διότι ο αραβόσιτος ανήκει στα φυτά τύπου C4, τα οποία δεν δείχνουν τάση κορεσμού σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας όπως τα φυτά τύπου C3.

β) Από την θερμοκρασία, με την άριστη να βρίσκεται μεταξύ 30-40 °C.

γ) Από την ηλικία του φύλλου. Η μέγιστη ικανότητα για φωτοσύνθεση παρατηρείται στα νεαρά στάδια των φύλλων και συμπίπτει με το χρόνο όπου το έλασμα των

φύλλων παρουσιάζει το μέγιστο ρυθμό αύξησης. Ο ρυθμός φωτοσύνθεσης μειώνεται όσο αυξάνεται η ηλικία των φύλλων.

δ) Από τη θρεπτική κατάσταση του φυτού. Φύλλα με μικρότερη περιεκτικότητα σε άζωτο φωτοσυνθέτουν λιγότερο έντονα, σε σχέση με φύλλα που έχουν επαρκή ποσά αζώτου.

ε) Από την υδατική κατάσταση του ιστού.

2.3.2 Προσαρμοστικότητα

Θερμοκρασία

Ο αραβόσιτος χαρακτηρίζεται ως φυτό θερμών κλιμάτων. Για το φύτεμα των σπόρων η ελάχιστη θερμοκρασία είναι 10 °C και η άριστη γύρω στους 20 °C. Η βλαστητική ανάπτυξη αυξάνει γραμμικά με τη θερμοκρασία από τους 15 °C ως τους 24-30 °C (Shaw 1955). Παρά το γεγονός ότι οι ρυθμοί φωτοσύνθεσης και αύξησης μεγιστοποιούνται στους 30-35 °C, θερμοκρασίες ψηλότερες των 30 °C κατά τη διάρκεια της μέρας ασκούν μάλλον ανασταλτική επίδραση στην αύξηση γιατί σχετίζονται με αυξημένες απώλειες νερού λόγω εξατμισοδιαπνοής.

Φωτοπερίοδος

Ο αραβόσιτος είναι φυτό βραχείας ημέρας (Kiesselbach 1950). Μακρές ημέρες προκαλούν σημαντική αύξηση στη διάρκεια της βλαστητικής περιόδου, με αποτέλεσμα τη μεγάλη ανάπτυξη του φυτικού σώματος (ύψος φυτού, αριθμός φύλλων) και την πολύ όψιμη εμφάνιση των ταξιανθιών, γεγονός που έχουν ως επακόλουθο τη σημαντική μείωση ή ακόμη και εκμηδένιση της παραγωγής καρπού.

2.4 Η ανόργανη θρέψη του αραβόσιτου

Λόγω της υψηλής παραγωγικότητας του σε βιομάζα και καρπό, το καλαμπόκι απορροφά μεγάλες ποσότητες ανόργανων θρεπτικών στοιχείων από το έδαφος το οποίο και εξαντλεί. Κατά συνέπεια, η διατήρηση της παραγωγικότητας της καλλιέργειας σε υψηλά επίπεδα προϋποθέτει τον επαρκή εφοδιασμό του εδάφους σε θρεπτικά στοιχεία. Οι συνολικές απαιτήσεις της καλλιέργειας σε θρεπτικά μπορούν να προσδιοριστούν με αναλύσεις της περιεκτικότητας των φυτικών ιστών κατά την ωρίμανση των φυτών. Οι απαιτήσεις αυτές σε συνδυασμό με την

περιεκτικότητα του εδάφους στα διάφορα στοιχεία παρέχουν ενδείξεις για την ενδεδειγμένη λίπανση. Εκτός από τις ολικές ανάγκες της καλλιέργειας και τα εδαφικά αποθέματα στα διάφορα θρεπτικά στοιχεία, άλλοι σημαντικοί παράγοντες που πρέπει να λαμβάνονται υπόψη στο σχεδιασμό προγράμματος λίπανσης του καλαμποκιού είναι οι εξής:

1) Ο ρυθμός απορρόφησης των θρεπτικών στοιχείων στα διάφορα στάδια ανάπτυξης των φυτών. Ο παράγοντας αυτός είναι εξαιρετικής σημασίας γιατί καθορίζει τις χρονικές αιχμές των απαιτήσεων της καλλιέργειας.

2) Παράγοντες του περιβάλλοντος όπως: **(α)** Η υγρασία του εδάφους που επηρεάζει την έκταση του ριζικού συστήματος, το βαθμό διαθεσιμότητας των θρεπτικών στοιχείων και τον αερισμό του εδάφους. **(β)** Ο αερισμός του εδάφους, ο οποίος επίσης επηρεάζεται αποφασιστικά από τη δομή του εδάφους και ασκεί αποφασιστική επίδραση στην απορρόφηση θρεπτικών στοιχείων από τις ρίζες. Ο κακός αερισμός του εδάφους επηρεάζει δυσμενώς κυρίως την απορρόφηση του καλίου και δευτερευόντως του αζώτου και του φωσφόρου από τον αραβόσιτο. **(γ)** Η θερμοκρασία. Χαμηλές θερμοκρασίες μειώνουν το ρυθμό απορρόφησης, αλλά και το ρυθμό αύξησης του ριζικού συστήματος, και επομένως περιορίζουν τις ανάγκες και την ανάπτυξη των φυτών. **(δ)** Ο ρυθμός εξάτμισης. Αυξάνει το ρυθμό της διαπνοής και επομένως και την απορρόφηση θρεπτικών στοιχείων μέσω του διαπνευστικού ρεύματος. Η κατάσταση αυτή μπορεί να δημιουργήσει ταχεία εξάντληση των εδαφικών αποθεμάτων σε στοιχεία, λόγω του πυκνού ριζικού συστήματος του καλαμποκιού.

3) Ο χρησιμοποιούμενος γονότυπος. Υπάρχουν διαφορές στην ικανότητα απορρόφησης θρεπτικών στοιχείων μεταξύ υβριδίων. Οι διαφορές αυτές μπορεί να είναι μορφολογικής αλλά και φυσιολογικής προέλευσης.

4) Αλληλεπιδράσεις θρεπτικών στοιχείων. Η παρουσία νιτρικών ευνοεί την απορρόφηση Ca και Mg, ενώ αυτό δεν συμβαίνει με την αμμωνιακή μορφή του αζώτου. Το K ανταγωνίζεται το Ca και Mg και λιγότερο το N ενώ τα φωσφορικά ευνοούν την ταυτόχρονη απορρόφηση Mn και δεν φαίνεται να έχουν άμεση σχέση με την έλλειψη Zn.

5) Η πυκνότητα των φυτών. Η παραγωγικότητα της φυτείας σε διάφορες πυκνότητες φυτών έχει άμεση σχέση με τον ανταγωνισμό των φυτών σε θρεπτικά στοιχεία και νερό. Άρα οι ποσότητες λιπασμάτων που θα πρέπει να εφαρμοστούν βρίσκονται σε άμεση συνάρτηση με την πυκνότητα των φυτών. Μεγάλες πυκνότητες φυτών απαιτούν αυξημένες δόσεις λιπασμάτων για να αποδώσουν τα προσδοκώμενα αποτελέσματα.

3. Επίδραση της έλλειψης θεικών στο φυτό

3.1. Η φυσιολογία των θειϊκών

Ο φυσιολογικός ρόλος του θείου στους φυτικούς οργανισμούς είναι πολύπλευρος. Συνοπτικά, το θείο απαιτείται για το σχηματισμό θειούχων ενώσεων (πχ μεθειονίνη, γλουταθειονίνη, S-αδενοσυλ-μεθειονίνη κα), διαμορφώνει το ενεργό κέντρο για πολλά ένζυμα και συνένζυμα μέσω των αμινοξέων που φέρουν θείο (οι δισουλφιδικές γέφυρες στις πρωτεΐνες παίζουν πολύ σημαντικό δομικό και ρυθμιστικό ρόλο στη διαμόρφωση της τεταρτοταγούς δομής της), ενώ τέλος συμμετέχει στη μεταφορά ηλεκτρονίων μεταξύ ομάδων σιδήρου και θείου (Taiz and Zeiger, 2002).

Το φυτό αξιοποιεί το θείο που υπάρχει στα θειϊκά ιόντα (SO_4^{2-}) του εδαφικού διαλύματος ή στο διοξείδιο του θείου (SO_2) της ατμόσφαιρας. Τα θειϊκά ιόντα αποτελούν την πιο σημαντική πηγή θείου για το φυτό και παραλαμβάνονται από τις ρίζες, ενώ το ατμοσφαιρικό διοξείδιο του θείου παραλαμβάνεται και χρησιμοποιείται από τα εναέρια μέρη των ανωτέρων φυτών (Mills and Jones, 1996). Οι πηγές θειϊκών στο έδαφος είναι από την αποσάθρωση των μητρικών πετρωμάτων, από τη βιομηχανική δραστηριότητα και τη καύση διαφόρων καυσίμων.

3.2. Η απορρόφηση των θειϊκών από τη ρίζα

Τα θειϊκά μετακινούνται προς τη ρίζα κυρίως με μαζική μεταφορά, η οποία κάνει την πρόσληψη να εξαρτάται από την εδαφική υγρασία. Συγκεντρώσεις 3 ως 5 mg S ανά L εδαφικού διαλύματος επαρκούν για τα περισσότερα φυτικά είδη. Τα θειϊκά ιόντα μόλις βρεθούν στην επιφάνεια της ρίζας απορροφούνται ενεργά αντίθετα από την ηλεκτροχημική διαβάθμιση. Το θειϊκό ανιόν λαμβάνεται από τις ρίζες με σχετικά αργό ρυθμό στο συνηθισμένο εύρος pH του εδάφους. Το pH του εδάφους και η παρουσία άλλων θρεπτικών στοιχείων έχει γενικά περιορισμένη επίδραση στην απορρόφηση θειϊκών. Για τις περισσότερες καλλιέργειες, η πρόσληψη θείου είναι της τάξης του 1 kg.στρ^{-1} για τα αγρωστώδη.

Εκτός από τη συγκέντρωση του ολικού θείου στο θρεπτικό υπόστρωμα, είναι πολύ σημαντική και η σχέση N:S, καθώς και η σχέση $\text{SO}_4\text{-S} : \text{ολικό-S}$ σ' αυτό. Η σχέση N:S είναι 17:1 για τα αγρωστώδη (Marschner, 1995).

3.3 Η μετακίνηση των θειϊκών μέσα στο φυτό

Τα θειϊκά μετά την πρόσληψή τους μετακινούνται στο βλαστό μέσα από τα αγγεία του ξύλου. Σε περίπτωση περιορισμένης τροφοδοσίας, τα θειϊκά αναδιανέμονται από τις ρίζες και τους μίσχους σε νεαρότερους ιστούς. Τα παλαιότερα φύλλα δεν συνεισφέρουν σημαντικά στον εφοδιασμό των νεαρότερων ιστών με θειϊκά (Marschner, 1995). Η μετακίνηση των θειϊκών μέσα στον ηθμό είναι πολύ περιορισμένη. Το θείο που μετακινείται στον ηθμό βρίσκεται σε ανηγμένη μορφή, αυτή των ενώσεων που περιέχουν σουλφυδρυλομάδες ($-SH$). Έτσι, τα θειϊκά πρέπει να αναχθούν, για να δημιουργηθούν οι σουλφυδρυλομάδες που θα ενσωματωθούν στα αμινοξέα κυστεΐνη και μεθειονίνη. Η αναγωγή των θειϊκών γίνεται κατά κύριο λόγο στις μεμβράνες των χλωροπλαστών των πράσινων ιστών, ιδιαίτερα κατά τις φωτεινές ώρες της ημέρας.

3.4 Η γενική εικόνα της συμμετοχής του θείου στο φυτικό μεταβολισμό

Πολλές βασικές λειτουργίες του φυτού χρειάζονται θείο για να πραγματοποιηθούν απρόσκοπτα (Marschner, 1995). Δισουλφιδικοί δεσμοί ($-S-S-$) σχηματίζονται από δύο σουλφυδρυλομάδες ($-SH$) της κυστεΐνης ή της μεθειονίνης. Οι δισουλφιδικοί δεσμοί συμμετέχουν στη διαμόρφωση της τεταρτοταγούς δομής των πρωτεϊνών. Έτσι, το θείο εμπλέκεται στη διαμόρφωση και τη δραστικότητα πολλών ενζύμων (Marschner, 1995). Μία από τις πιο σημαντικές πρωτεΐνες που περιέχουν θείο είναι η φερεδοξίνη. Η φερεδοξίνη συμμετέχει στην αφομοίωση του διοξειδίου του άνθρακα CO_2 , στη σύνθεση της γλυκόζης, στη σύνθεση του γλουταμικού και στην αναγωγή των νιτρικών. Το θείο είναι συστατικό του συνενζύμου-A (CoA), της S-αδενόσυλο-μεθειονίνης (SAM), των βιταμινών βιοτίνης και θειαμίνης και του τριπεπτιδίου της γλουταθειόνης. Το CoA έχει σημαντικό ρόλο στον κύκλο του κιτρικού οξέος και στο μεταβολισμό των λιπιδίων και των λιπαρών οξέων. Η SAM τροφοδοτεί τις επόμενες μεταβολικές πορείες: 1) είναι δότης μεθυλίων μεθυλιώνοντας πλήθος μορίων, 2) είναι πρόδρομη ένωση για την παραγωγή αιθυλενίου και 3) συμμετέχει στην παραγωγή πολυαμινών. Η βιοτίνη σχετίζεται με την αφομοίωση του CO_2 και την αποκαρβοξυλίωση. Η θειαμίνη δρα ως συνένζυμο στην αποκαρβοξυλίωση του πυροσταφυλικού και την οξείδωση των α-κετονοξέων. Από το οργανικό ανηγμένο θείο στο φυτό, το 2% περίπου υπάρχει ως υδατοδιαλυτό θειολικό κλάσμα (R-SH). Το 90% αυτού του κλάσματος (Dekok and Stulen, 1993) κάτω από κανονικές συνθήκες είναι ένα τριπεπτίδιο που ονομάζεται γλουταθειόνη

και συμμετέχει σε πολλές λειτουργίες του φυτού (Bergmann and Rennenberg, 1993).

3.5 Τα αμινοξέα και οι πρωτεΐνες που περιέχουν θείο

Το θείο είναι συστατικό των δύο αμινοξέων κυστεΐνης και μεθειονίνης, καθώς και των πρωτεϊνών που τα περιέχουν. Και τα δύο αμινοξέα είναι πρόδρομοι άλλων ενώσεων που περιέχουν θείο, όπως τα συνένζυμα και οι δευτερογενείς μεταβολίτες. Η περιεκτικότητα των πρωτεϊνών σε θείο ποικίλλει σημαντικά τόσο μεταξύ των πρωτεϊνικών κλασμάτων των επιμέρους κυττάρων όσο και μεταξύ των φυτικών ειδών. Η κυστεΐνη έχει ιδιαίτερη επίδραση στη δομή και τη λειτουργία των πρωτεϊνών ως δομικό συστατικό τους. Ο αναστρέψιμος σχηματισμός δισουλφιδικών δεσμών μεταξύ δύο γειτονικών δομικών μονάδων κυστεΐνης (κυστεΐνυλο-τμήμα του μορίου) στην πολυπεπτιδική αλυσίδα έχει θεμελιώδη σημασία για την τεταρτοταγή δομή και επομένως τη λειτουργία των ενζυμικών πρωτεϊνών. Αυτός ο δεσμός μπορεί να σχηματίσει μία μόνιμη ομοιοπολική σύνδεση μεταξύ πολυπεπτιδικών αλυσίδων ή μία αντιστρεπτή διπεπτιδική γέφυρα, συγκρίσιμη με τις οξειδοαναγωγικές λειτουργίες της γλουταθειόνης.

Κατά την ενυδάτωση, ο αριθμός των δισουλφιδικών δεσμών στις πρωτεΐνες αυξάνει με κατανάλωση σουλφυδρυλικών ομάδων και αυτή η μετάπτωση σχετίζεται με συσσωμάτωση και αποδόμηση πρωτεϊνών (Tomati and Galli, 1979). Η προστασία των σουλφυδρυλικών ομάδων στις πρωτεΐνες από το σχηματισμό δισουλφιδικών γεφυρών θεωρείται ότι έχει μεγάλη σημασία στην ανάπτυξη ανθεκτικότητας του κυττάρου στην αφυδάτωση (που προκαλείται από την ξηρασία και την θερμότητα) και στην καταστροφή από ψύξη (Levitt, 1980).

3.6 Τα αίτια για την έλλειψη του θείου

Οι βασικές αιτίες για την έλλειψη θείου σε καλλιεργούμενες φυτείες είναι: 1) τα χαμηλά επίπεδα θείου στο έδαφος, 2) τα υψηλά επίπεδα αζώτου στο έδαφος, 3) η έκπλυση των θειικών, ή 4) η ανεπαρκής παρουσία νερού

3.7 Τα συμπτώματα της έλλειψης θείου στο φυτό

Τα συμπτώματα της έλλειψης θείου μοιάζουν με τα συμπτώματα της έλλειψης αζώτου, γιατί και το θείο συμμετέχει στο σχηματισμό πρωτεϊνών και χλωροφύλλης. Όμως σε αντίθεση με το άζωτο, το θείο δεν είναι πολύ ευκίνητο στο φυτό. Έτσι, τα συμπτώματα της έλλειψης θείου εμφανίζονται πρώτα στα νεαρά φύλλα. Τα φύλλα με έλλειψη θείου αρχικά εμφανίζουν ελαφρά κίτρινο-πράσινο χρώμα, το οποίο αργότερα μπορεί να γίνει κόκκινο ή πορφυρό και η επιφάνειά τους είναι περιορισμένη. Οι βλαστοί γίνονται ξυλώδεις, λεπτότεροι και κοντότεροι και οι ρίζες είναι μακρύτερες απ' ό τι συνήθως. Συμπτώματα έλλειψης θείου μπορεί να εμφανιστούν σε φυτάρια που φύτεψαν πρόσφατα αλλά τείνουν να εξαφανιστούν με την ανάπτυξη του ριζικού συστήματος.

4. Ο σκοπός της εργασίας

Από την ανασκόπηση της βιβλιογραφίας διαπιστώσαμε ότι η επίπτωση του συνεχούς φωτισμού στα φυτά σε σχέση με τη θρεπτική κατάστασή τους ή η επίδραση τροφοπενίας κάτω από συνεχές φως είναι ελάχιστα μελετημένα. Ιδιαίτερως για την τροφοπενία του θείου δεν υπάρχει σχετική βιβλιογραφία. Έτσι μελετήσαμε τρεις περιπτώσεις απόκρισης των φυτών αραβοσίτου ως προς τον συνεχή φωτισμό και την θρέψη:

- 1) Απόκριση υπό συνθήκες συνεχούς φωτισμού (Cc) έναντι συνθηκών κανονικής φωτοπερίοδου σε πλήρες θρεπτικό διάλυμα (C).
- 2) Απόκριση υπό συνθήκες απουσίας θειϊκών από το θρεπτικό διάλυμα (-S) έναντι συνθηκών πλήρους θρέψης (C) σε κανονική φωτοπερίοδο.
- 3) Απόκριση υπό συνθήκες απουσίας θειϊκών από το θρεπτικό διάλυμα και συνεχούς φωτισμού (-Sc) έναντι συνθηκών κανονικής φωτοπερίοδου σε πλήρες θρεπτικό διάλυμα (C).

C	κανονική φωτοπερίοδος	πλήρες θρεπτικό διάλυμα
Cc	συνεχής φωτισμός	πλήρες θρεπτικό διάλυμα
-S	κανονική φωτοπερίοδος	θρεπτικό διάλυμα χωρίς θειϊκά
-Sc	συνεχής φωτισμός	θρεπτικό διάλυμα χωρίς θειϊκά

Το αντικείμενο μελέτης ήταν η επίπτωση των διαφόρων περιπτώσεων στις αντένες των φωτοσυστημάτων και συγκεκριμένα στα επίπεδα εκχυλιζόμενων με διμεθυλοσουλφοξείδιο χλωροφύλλης-α, χλωροφύλλης-β και καροτινοειδών, τόσο από τον κολεό όσο και από το έλασμα του κάθε φύλλου. Η επίδραση στην ανάπτυξη παρακολουθήθηκε μέσω της μέτρησης της νωπής μάζας.

Τα φυτά εγκαταστάθηκαν και αναπτύχθηκαν για 7 ημέρες με κανονική φωτοπερίοδο και στη συνέχεια έγινε η διαφοροποίηση για κάθε περίπτωση, η οποία διήρκεσε 3 εβδομάδες. Η πυκνότητα της φωτονικής ροής δεν τροποποιήθηκε.

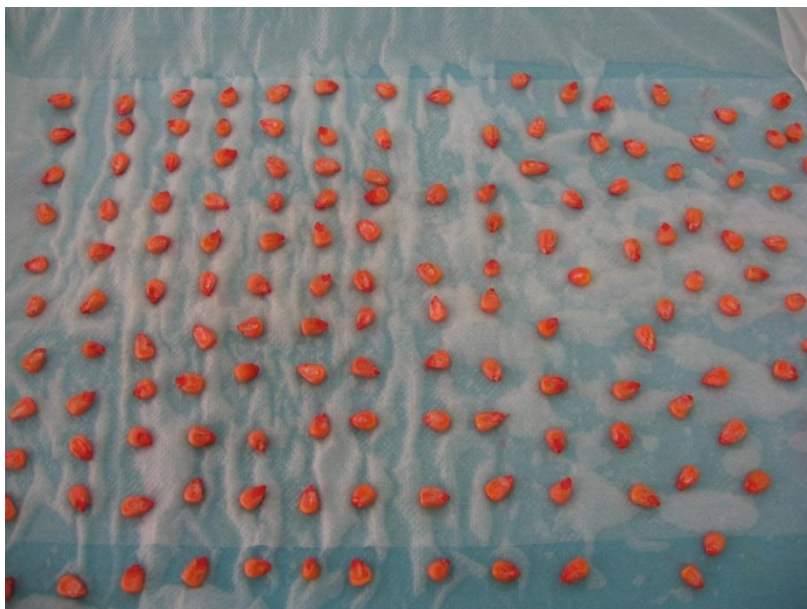
Β.ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Υλικά και μέθοδοι

2.1 Φυτικό υλικό και ανάπτυξη φυταρίων

Το φυτικό υλικό που χρησιμοποιήθηκε για το πείραμα προήλθε από σπόρους αραβοσίτου (*Zea mays L.*) του υβριδίου Cisco της εταιρείας Syngenta. Πρόκειται για υβρίδιο μικρού βιολογικού κύκλου και φυσιολογικής ωρίμανσης στις 102 ημέρες. Σημαντικά χαρακτηριστικά αποτελούν η γρήγορη άνθηση, η άριστη γονιμοποίηση, οι υψηλές αποδόσεις σε καρπό και η μεγάλη προσαρμοστικότητα.

Οι σπόροι τοποθετήθηκαν σε δίσκο με διηθητικό χαρτί και διαβρέχονταν με απιονισμένο νερό (Εικ. 2.1.1.). Στη συνέχεια σκεπάζονταν με διηθητικό χαρτί, το οποίο διαβρεχόταν και τέλος καλυπτόταν με μαύρο πολυμερές για να εξασφαλιστούν συνθήκες σκότους και υψηλής σχετικής υγρασίας. Οι σπόροι και το διηθητικό χαρτί διαβρέχονταν κάθε μέρα, για να διατηρηθεί η σχετική υγρασία σε υψηλά επίπεδα, και το όλο σύστημα βρισκόταν σε χώρο με σταθερή θερμοκρασία, περίπου 28 °C.



Εικόνα 2.1.1. Σπόροι αραβοσίτου σε δίσκους βλάστησης

Η ημέρα που οι σπόροι του καλαμποκιού τοποθετούνταν στον πλαστικό δίσκο αποτελούσε την ημέρα 0 του πειράματος.

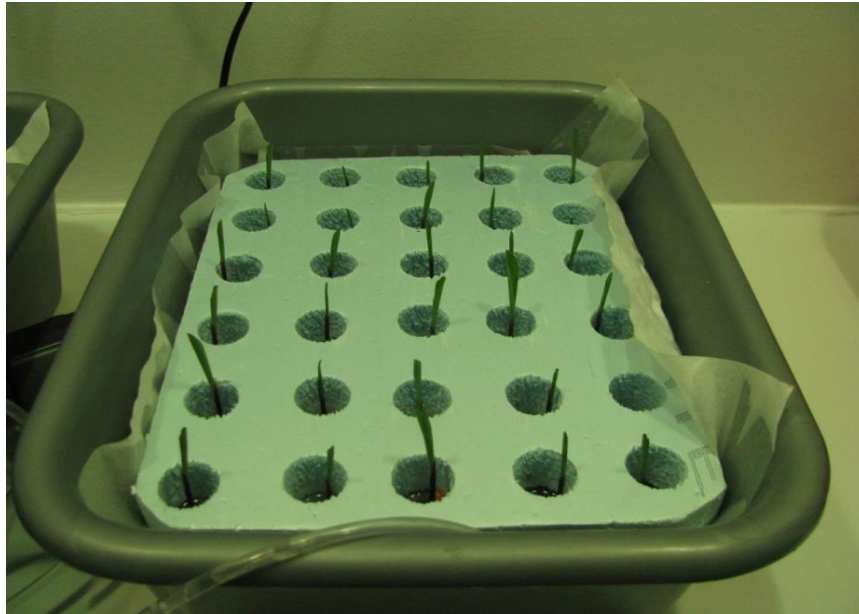
2.2 Υδροπονική καλλιέργεια

Μετά από 3 ημέρες (3^η ημέρα του πειράματος), είχαν εκπτυχθεί η πρωτογενής και οι δευτερογενείς εμβρυακές ρίζες, καθώς επίσης και το κολεόπτιλο. Τα νεαρά φυτάρια αραβόσιτου τοποθετούνταν σε λεκάνες των 30 θέσεων με απιονισμένο νερό κατά τέτοιο τρόπο, ώστε το ριζικό σύστημα και ο σπόρος να καλύπτονται από νερό και το κολεόπτιλο να βρίσκεται έξω από αυτό (1^η μεταφύτευση, Εικ. 2.2.1.) και στη συνέχεια αυτές οι λεκάνες τοποθετούνταν σε θάλαμο ανάπτυξης. Οι συνθήκες στο θάλαμο ανάπτυξης για το πείραμα κανονικής φωτοπερίόδου ήταν: θερμοκρασία περίπου στους 28⁰ C, σχετική υγρασία 37%, φωτοπερίοδος 14h φως/10h σκοτάδι και ένταση φωτισμού 186 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ στο ύψος των φύλλων των νεαρών φυταρίων. Όσο αφορά στο πείραμα συνεχούς φωτός, οι συνθήκες ήταν ίδιες με τη μόνη διαφορά ότι επικράτησαν συνθήκες πλήρους φωτός καθ' όλη τη διάρκεια του 24ώρου. Ο αερισμός των ριζών εξασφαλιζόταν με τη χρήση αντλιών αέρα που τοποθετούνταν στις λεκάνες.

2.3 Μεταχειρίσεις

Την 7^η ημέρα από τη σπορά τα φύλλα του αραβόσιτου είχαν εκπτυχθεί μέχρι και το δεύτερο έλασμα τους. Την ημέρα αυτή ξεκινήσαμε να εφαρμόζουμε συνεχή φωτισμό στις μεταχειρίσεις που περιελάμβαναν συνεχή φωτισμό, και πραγματοποιούσαμε την πρώτη δειγματοληψία του πειράματος. Στη συνέχεια τοποθετούσαμε τα φυτά του αραβόσιτου σε λεκάνες των 12 θέσεων, οι οποίες περιείχαν 2 διαφορετικά υγρά υποστρώματα ανάπτυξης (2^η μεταφύτευση, Εικ.2.3.1.): 1) το πλήρες θρεπτικό διάλυμα (**Control**) και 2) το ελλειμματικό σε θειικά θρεπτικό διάλυμα (- S).

Η σύσταση του πλήρους θρεπτικού διαλύματος ήταν: 5 mM KNO₃, 1 mM KH₂PO₄, 2 mM Mg(NO₃)₂·6H₂O, 2.5 mM CaSO₄·2H₂O, 1 mM MgSO₄·7H₂O, 0.07 mM EDTA FeNa, 4 mM Ca(NO₃)₂·4H₂O, 0.9 μM ZnCl₂, 30 μM H₃BO₃, 0.9 μM CuCl₂·2H₂O, 0.5 μM MoO₃ 85% και 20 μM MnCl₂·4H₂O.

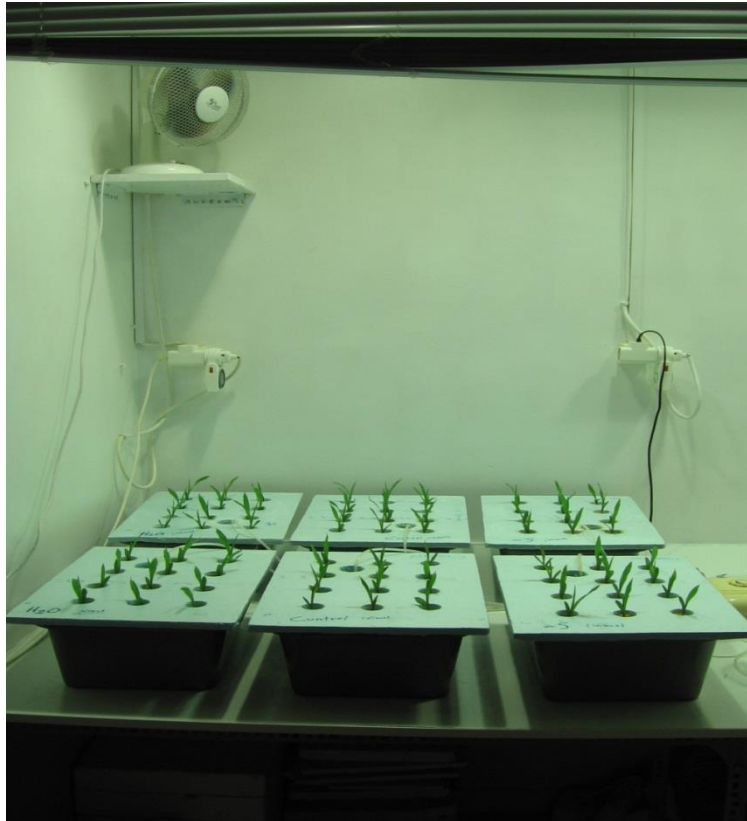


Εικόνα 2.2.1. Φυτά αραβόσιτου κατά την πρώτη μεταφύτευση

Η σύσταση του ελλειμματικού σε θειικά θρεπτικού ήταν: 5 mM KNO_3 , 1 mM KH_2PO_4 , 2 mM $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 0.07 mM EDTA FeNa, 4 mM $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 0.86 mM $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0.9 μM ZnCl_2 , 30 μM H_3BO_3 , 0.9 μM $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0.5 μM MoO_3 85% και 20 μM $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$.

Για τη διόρθωση του pH χρειάστηκαν 350 mL KOH 1M για το πλήρες θρεπτικό διάλυμα συγκέντρωσης 1M, ενώ αντιστοίχως ως προς τη συγκέντρωση του διαλύματος στις λεκάνες υδροπονικής καλλιέργειας χρειάστηκαν 600 mL KOH 1M και 1200 mL KOH για το ελλειμματικό σε θείο θρεπτικό διάλυμα.

Και σε αυτή την περίπτωση ο αερισμός του ριζικού τμήματος των φυτών εξασφαλιζόταν με τη χρήση αντλιών αέρα και οι συνθήκες θερμοκρασίας, φωτισμού, υγρασίας ήταν οι ίδιες. Επιπλέον, όλα τα υγρά υποστρώματα ανάπτυξης αντικαθιστούνταν με νέα κάθε τρεις ημέρες.



Εικόνα 2.3.1 Θάλαμος ανάπτυξης φυτών στα 2 υγρά υποστρώματα ανάπτυξης

2.4 Δειγματοληψίες

Τα δύο πειράματα διήρκεσαν συνολικά τρεις εβδομάδες το καθένα. Οι δειγματοληψίες γίνονταν κάθε τρεις ημέρες και οι αλλαγές των θρεπτικών διαλυμάτων κάθε τρεις ημέρες αρχίζοντας από την 7^η ημέρα από τη σπορά. Σε κάθε δειγματοληψία λάβαμε δύο φυτά για κάθε μεταχείριση, δηλαδή δύο βιολογικές επαναλήψεις. Το αναλυτικό πρόγραμμα των δύο πειραμάτων σε κανονική φωτοπερίοδο όσο και σε συνεχές φως.

2.5 Χειρισμός των δειγμάτων

Σε κάθε δειγματοληψία λαμβάνονται δύο φυτά από κάθε μεταχείριση. Τα δείγματα καθαρίζονται με απιονισμένο νερό και απορροφητικό χαρτί. Στη συνέχεια αφαιρείται η περιοχή του σπόρου μαζί με το ριζικό σύστημα με μια λεπίδα και όλες οι μετρήσεις γίνονται στο εναπομείναν υπέργειο τμήμα. Το εναπομείναν τμήμα ξεχωρίζεται προσεκτικά με το χέρι ώστε να εμφανιστούν όλα τα σχηματισμένα

φύλλα. Έπειτα το φύλλο διαχωρίζεται στο έλασμα και στον κολεό, τα οποία αφού ζυγίζονται τεμαχίζονται σε μικρά κομμάτια πάνω σε λεία επιφάνεια με χρήση λεπίδας και τοποθετούντο σε δοκιμαστικό σωλήνα ο οποίος περιείχε 3mL δι-μέθυλο σουλφοξείδιο (CH₃)₂SO (DMSO), ώστε να καλύπτεται το δείγμα. Στη συνέχεια ο δοκιμαστικός σωλήνας τοποθετείτο σε υδατόλουτρο στους 65°C για 15 λεπτά. Ύστερα το εκχύλισμα μεταφερόταν σε ένα ογκομετρικό κύλινδρο και προσθέταμε DMSO. Ο τελικός όγκος του DMSO ήταν γνωστός και καταγραφόταν επειδή διέφερε η τιμή του για κάθε δείγμα.

2.6 Υπολογισμός της συγκέντρωσης χλωροφυλλών α, β και καροτινοειδών

Για τον υπολογισμό χλωροφύλλης α (CHL_A), χλωροφύλλης β (CHL_B) και καροτινοειδών (C_{CAR}) χρησιμοποιήσαμε τη μέθοδο της φασματοφωτομετρίας ορατού υπεριώδους (UV-VIS). Συγκεκριμένα, το αραιωμένο εκχύλισμα αφού έχει μεταφερθεί πρωτίστως σε ένα δοκιμαστικό σωλήνα τοποθετείται σε κυβέτα. Το φασματοφωτόμετρο ρυθμίζεται σε τρία διαφορετικά μήκη κύματος, συγκεκριμένα στα 665nm, 649nm και 480nm και φωτομετρούμε έχοντας ως μάρτυρα το DMSO. Σε περίπτωση που οι τιμές που προκύπτουν είναι μεγαλύτερες της μονάδας γίνεται περαιτέρω αραιώση 1:2 ή 1:3 για την αποφυγή πιθανής λανθασμένης μέτρησης.

Με βάση τα αποτελέσματα των μετρήσεων και με τη βοήθεια των παρακάτω τύπων υπολογίστηκαν: η συγκέντρωση της χλωροφύλλης α (τύπος υπολογισμού No.1), η συγκέντρωση της χλωροφύλλης β (τύπος υπολογισμού No.2) και των καροτινοειδών (τύπος υπολογισμού No.3) σε mg L⁻¹ διαλύματος.

$$(1) \text{CHL}_A = 12,47 \cdot A_{665} - 3,62 \cdot A_{649}$$

$$(2) \text{CHL}_B = 25,06 \cdot A_{649} - 6,50 \cdot A_{665}$$

$$(3) C_{CAR} = (1000 \cdot A_{480} - 1,29 \cdot C_{\alpha} - 5,378 \cdot C_{\beta}) / 220$$

όπου A₆₄₉ είναι η απορρόφηση στα 649 nm,

A₆₆₅ είναι η απορρόφηση στα 665 nm,

A₄₈₀ είναι η απορρόφηση στα 480 nm.

ΓΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Αποτελέσματα

Οι νωπές μάζες έλασματος φύλλου ή κολεού φύλλου, παράλληλα με τις συγκεντρώσεις χλωροφύλλης-α, χλωροφύλλης-β και καροτινοειδών (εκφρασμένες ανά μονάδα νωπής μάζας) έλασματος φύλλου ή κολεού φύλλου φυτών που αναπτύχθηκαν υπό συνθήκες κανονικής φωτοπεριόδου σε πλήρες θρεπτικό διάλυμα (φυτά μάρτυρες, control) τοποθετήθηκαν σε διάγραμμα ως προς τον χρόνο και η καμπύλη που προέκυψε είναι η καμπύλη αναφοράς. Στο κάθε διάγραμμα τοποθετήθηκε συγκριτικά και η καμπύλη των αντιστοίχων συγκεντρώσεων, όπως επηρεάστηκε από την μεταχείριση.

Για την ανάλυση των αποκλίσεων από την καμπύλη αναφοράς που οφείλονται στην μεταχείριση, τοποθετήσαμε σε διάγραμμα τον λόγο της συγκέντρωσης πχ της χλωροφύλλης-α συγκεκριμένου οργάνου σε συγκεκριμένη χρονική στιγμή προς την αντίστοιχη ποσότητα αναφοράς. Σε αυτή την προσέγγιση, η μονάδα δηλώνει συγκέντρωση χρωστικής υπό συνθήκες μεταχείρισης ίση με την αντίστοιχη ποσότητα υπό συνθήκες αναφοράς. Επειδή υπάρχουν πειραματικές διακυμάνσεις, οι μέσοι όροι υποβλήθηκαν σε ανάλυση διασποράς ANOVA. Από την στατιστική ανάλυση προέκυψε ότι τιμές λόγου μεταξύ 0,85 και 1,15 (ζώνη αναφοράς) ουσιαστικά δεν αποτελούν στατιστικά σημαντική απόκλιση. Για τον λόγο αυτό τα σχετικά διαγράμματα φέρουν την ζώνη αναφοράς προκειμένου να απεικονιστούν οι στατιστικά σημαντικές αποκλίσεις. Τα σημεία των λόγων απόκρισης ενώθηκαν με ομαλή καμπύλη, την καμπύλη σχετικής απόκρισης στην μεταχείριση. Από την επισκόπηση των διαγραμμάτων των σχετικών αποκλίσεων από την κατάσταση αναφοράς διαπιστώσαμε ότι μέσα στη χρονοσειρά υπάρχουν οι εξής περιπτώσεις.

- 1) η απόκλιση να χαρακτηρίζεται από τιμή του λόγου μεγαλύτερη του 1,15. Αυτό δηλώνει σχετική αύξηση της συγκέντρωσης.
- 2) η απόκλιση να χαρακτηρίζεται από τιμή του λόγου μικρότερη του 0,85 το οποίο δηλώνει σχετική μείωση της συγκέντρωσης.
- 3) Μεταξύ των στατιστικά σημαντικών αποκλίσεων, στην πλειονότητα των περιπτώσεων υπάρχει επάνοδος στο εύρος της ζώνης.

1. Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού

Στα φυτά μάρτυρες (C), τις διάφορες ημέρες από την σπορά έχουμε τις εμφανίσεις ελασμάτων (E) ή κολεών (K) που φαίνονται στον Πίνακα 1.1. Συγκεκριμένα, εμφάνισαν ελάσματα του εμβρυακού (E0) και των φύλλων από 1 (E1) έως 7 (E7), και κολεούς του εμβρυακού (K0) και των φύλλων από 1 (K1) έως 5 (K5). Με την έναρξη του πειράματος την 7^η ημέρα τα φυτά αναφοράς έφεραν τα ελάσματα E0, E1 και E2 και τον κολεό K0. Την 1^η εβδομάδα της μεταχείρισης υπό πλήρη θρέψη παρήχθησαν δύο ελάσματα, τα E3 και E4, και δύο κολεοί, οι K1 και K2. Την 2^η εβδομάδα παρήχθησαν ομοίως δύο ελάσματα, τα E5 και E6), καθώς και δύο κολεοί, οι K3 και K4. Παρατηρήσαμε ότι η χρονική απόσταση που χωρίζει την εμφάνιση του κολεού από αυτή του ελάσματος, σε ημέρες, είναι το διπλάσιο του αριθμού θέσης του

κολεού (πχ το έλασμα E3 εμφανίστηκε την 9^η ημέρα και ο κολεός K3 την 15^η ημέρα, δηλαδή μετά από 6=3x2 ημέρες).

Στα φυτά υπό συνεχή φωτισμό και πλήρη θρέψη (Cc) η μεταχείριση προκάλεσε τροποποιήσεις στις εμφανίσεις ελασμάτων ή κολεών, καθώς και καταστροφές ελασμάτων ή κολεών. Αυτές οι επιδράσεις δίνονται συγκριτικά στον ίδιο Πίνακα 1.1. Συγκεκριμένα, στα φυτά Cc το E0 και το K0 διατηρήθηκαν μέχρι την 21^η ημέρα. Τα E1 έως E3 και K1 έως K3 μέχρι την 25^η (τελευταία) ημέρα του πειράματος. Άρα, με εξαίρεση το εμβρυακό, τα ελάσματα και οι κολεοί της 1^{ης} εβδομάδας της μεταχείρισης δεν φάνηκαν να επηρεάζονται, τόσο ως προς την ημέρα εμφάνισης όσο και από πλευράς ζημιών. Από τα όργανα που εμφανίστηκαν την 2^η εβδομάδα της μεταχείρισης δεν επηρεάστηκε ο χρόνος εμφάνισης των κολεών. Αντίθετα, εμφανίστηκε οψιμότερα το E4 κατά 2 ημέρες και πρωιμότερα το E6 κατά 2 ημέρες. Τα E4 έως E6 εμφάνισαν ζημιές την 21^η, 17^η και 17^η ημέρα αντίστοιχα. Το ίδιο και ο K4, εμφάνισε ζημιά την 21^η ημέρα όπως και το έλασμά του. Τα όργανα της 3^{ης} εβδομάδας, δηλαδή τα E7 και K5, δεν εμφανίστηκαν.

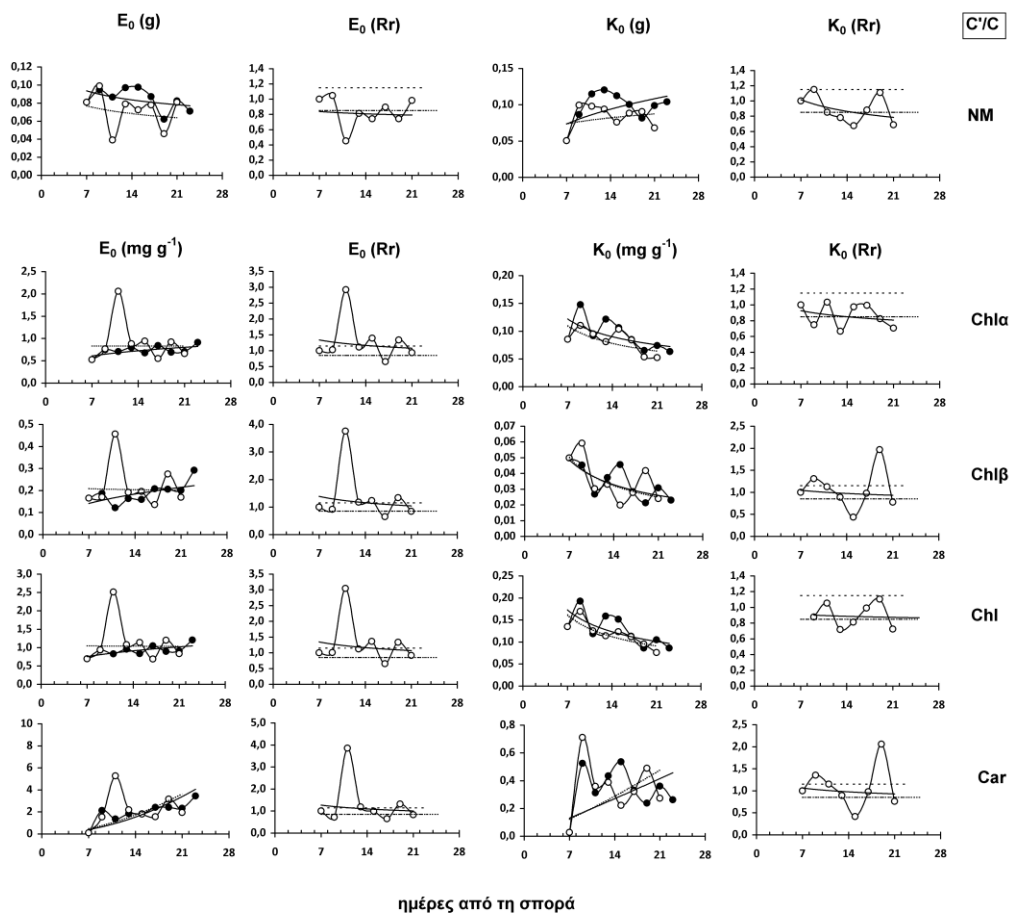
Πίνακας 1.1 – Οι ημέρες εμφάνισης ελασμάτων και κολεών φύλλων, στα φυτά μάρτυρες (C) και στα φυτά υπό συνεχή φωτισμό και πλήρη θρέψη (Cc). Στα φυτά C, τα όργανα υπήρχαν μέχρι και την ημέρα 25 από την σπορά (τελευταία ημέρα πειράματος). Στα φυτά Cc οι δείκτες χαρακτηρίζουν την τελευταία ημέρα που υπήρχαν ως όργανο.

Ημέρα	Φυτά C		Φυτά Cc	
	Έλασμα φύλλου	Κολεός φύλλου	Έλασμα φύλλου	Κολεός φύλλου
7	E0, E1, E2	K0	E0₂₁ , E1, E2	K0₂₁
9	E3	K1 (2)	E3	K1 (2)
11		K2 (4)		K2 (4)
13	E4			
15	E5	K3 (6)	E4₂₁ , E5₁₇	K3 (6)
17			E6₁₇	
19	E6			
21		K4 (8)		K4₂₁ (8)
23	E7			
25		K5 (10)		

Νωπή μάζα – Από την επισκόπηση των Εικόνων 1.1 έως 1.7 για τα φυτά μάρτυρες προκύπτουν τα εξής: στα E0, E1 και E2 η νωπή μάζα διαμορφώνει πλατώ, ενώ του E3 και όσων κολεών υπάρχουν αυξάνεται. Την 2^η εβδομάδα της μεταχείρισης τα E0, K0, E1, K1, E2, K2, E3 εμφανίζουν πλατώ, ενώ στα K3, E4, K4, E5, E6, η νωπή μάζα αυξάνεται. Είναι αξιοσημείωτο ότι στα διάφορα πλατώ οι τιμές νωπής μάζας εμφανίζουν διακύμανση γύρω από μία μέση τιμή.

Η μεταχείριση Cc τροποποίησε τόσο τα επίπεδα νωπής μάζας προς τα κάτω, όσο και τον τρόπο διακύμανσης, με αποτέλεσμα οι λόγοι απόκρισης να εμφανίζουν χαρακτηριστικές ταλαντώσεις. Η τάση της κάθε ταλάντωσης προσεγγίστηκε με μία συνάρτηση δύναμης $y=ax^n$. Την 1^η εβδομάδα της μεταχείρισης εμφάνισαν ελάχιστα εκτός της ζώνης αναφοράς τα E0, K0, E1, K1, E2 και μέγιστα τα E3 και K2. Την 2^η

εβδομάδα τα Ε0 και Κ0 εμφάνισαν επαναφορά στη ζώνη, τα Ε1, Κ1, Ε2, Κ2, Κ3, Κ4 εμφάνισαν μέγιστο, ενώ τα Ε3, Ε4 εμφάνισαν ελάχιστο.



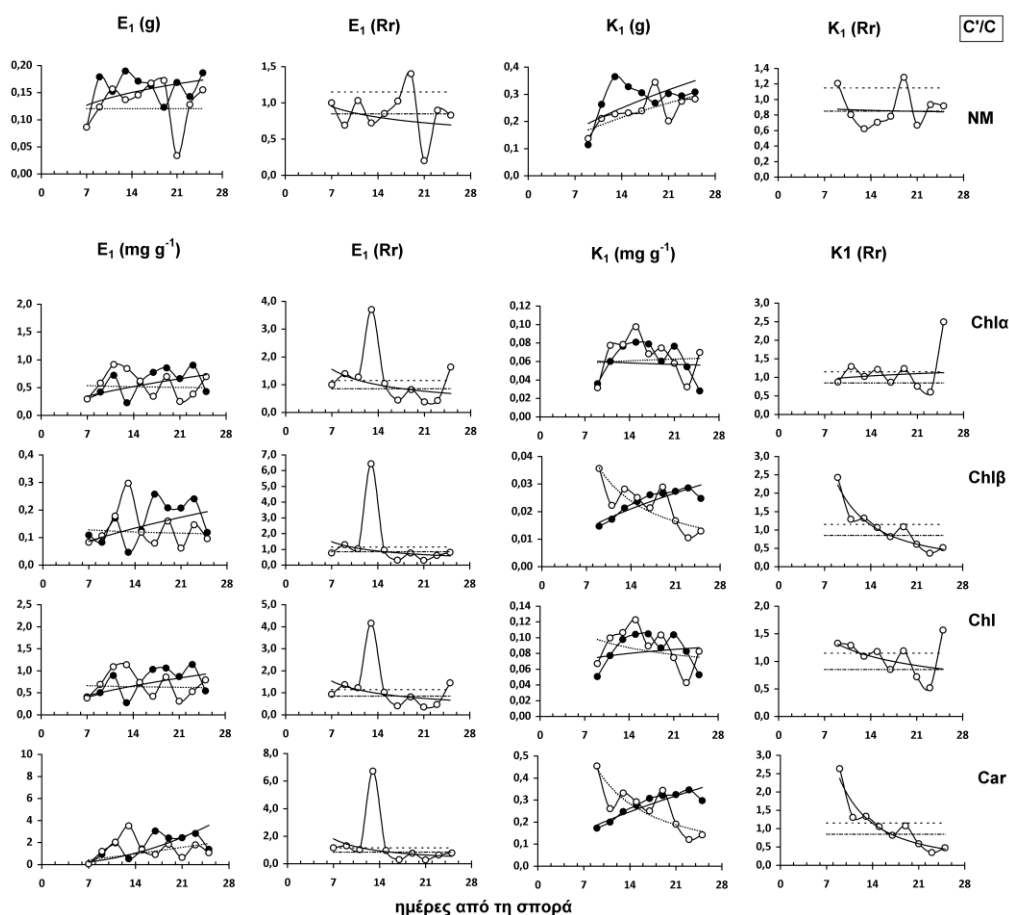
Εικόνα 1.1 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του εμβρυακού φύλλου υπό κανονική θρέψη. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Η τάση των μεταβολών απεικονίζεται με καμπύλη της μορφής $y=ax^n$. Rr: είναι ο λόγος απόκρισης, δηλαδή το ημίτιο της τιμής υπό συνθήκες μεταχείρισης ως προς την αντίστοιχη τιμή αναφοράς. Η ζώνη μεταξύ των οριζόντιων διακεκομένων γραμμών υποδηλώνει στατιστικά μη-σημαντικό λόγο απόκρισης.

Έλασμα εμβρυακού φύλλου – Η χλωροφύλλη-α κυμάνθηκε περί τα $0,8 \text{ mg g}^{-1}$ στα φυτά μάρτυρες. Η μεταχείριση CcC αύξησε το επίπεδο κατά δύο φορές περί τα μέσα της 1^{ης} εβδομάδας μεταχείρισης και μετά επανήλθε κυμαινόμενη περί τα $0,8 \text{ mg g}^{-1}$ με αντίθετη φορά από το μάρτυρα.

Η χλωροφύλλη-β κυμάνθηκε περί τα $0,2 \text{ mg g}^{-1}$ και ακολούθησε τις διακυμάνσεις της χλωροφύλλης-α. Η μεταχείριση Cc αύξησε το επίπεδο της χλωροφύλλης-β κατά 2,5 φορές και η συμπεριφορά της διακύμανσης ήταν όπως της χλωροφύλλης-α.

Τα καροτινοειδή εμφάνισαν συγκέντρωση περί τα 2 mg g^{-1} και μία ελαφρά αυξητική τάση. Η μεταχείριση Cc εμφάνισε τη συμπεριφορά διακύμανσης των συγκεντρώσεων των χλωροφυλλών, αυξάνοντας κατά 2,5 φορές τη συγκέντρωση των καροτινοειδών στα μέσα της 1^{ης} εβδομάδας μεταχείρισης.

Κολεός εμβρυακού φύλλου – Η χλωροφύλλη-α ήταν περί τα $0,1 \text{ mg g}^{-1}$ με πτωτική τάση διακύμανσης. Η μεταχείριση Cc μείωσε το εύρος της διακύμανσης την 1^η εβδομάδα της μεταχείρισης και αύξησε την περίοδο της διακύμανσης. Η χλωροφύλλη-β ήταν περί τα $0,03 \text{ mg g}^{-1}$ με πτωτική τάση διακύμανσης. Η μεταχείριση Cc αύξησε το εύρος της διακύμανσης και μετά τα μέσα της 1^{ης} εβδομάδας ανέστρεψε την ταλάντωση χωρίς μεταβολή της περιόδου. Τα καροτινοειδή εμφάνισαν διακύμανση περί τα $0,5 \text{ mg g}^{-1}$. Η μεταχείριση Cc τροποποίησε την διακυμανση όπως στις χλωροφύλλες-β.



Εικόνα 1.2 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο (γεμάτοι κύκλοι) υπό κανονική θρέψη στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 1ου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

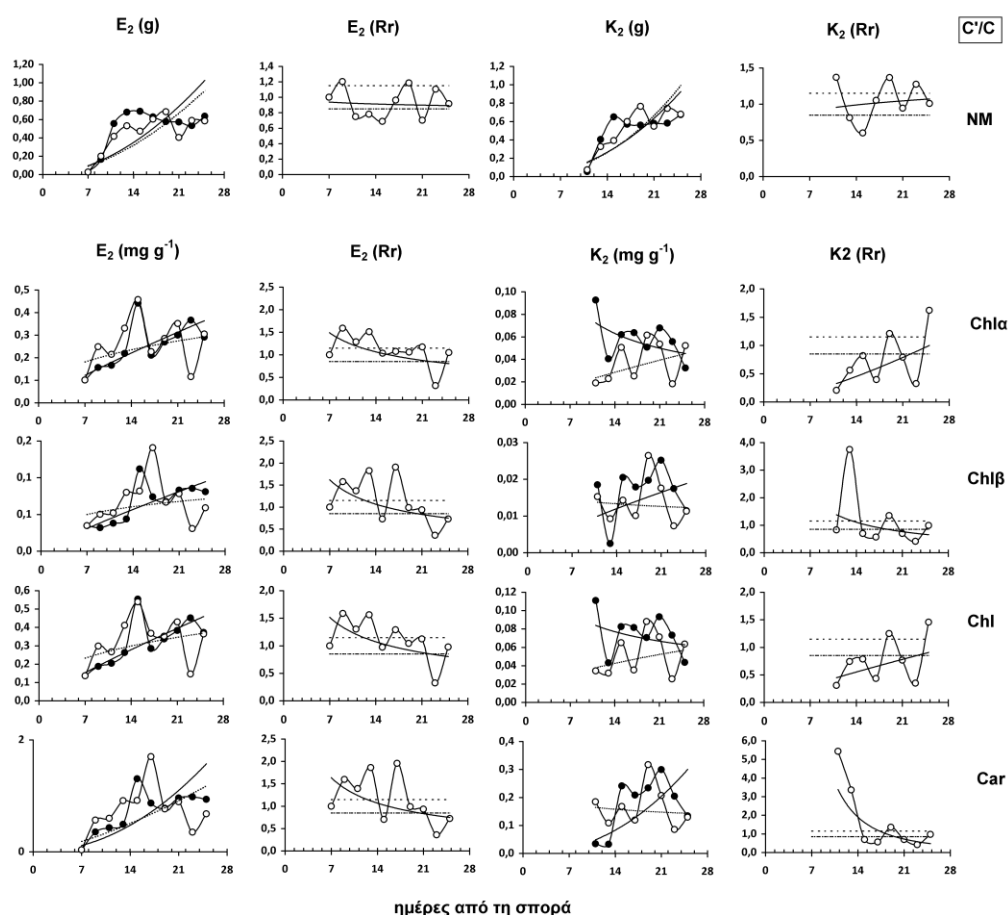
Έλασμα 1^{ου} φύλλου – Η χλωροφύλλη-α κυμάνθηκε περί τα $0,8 \text{ mg g}^{-1}$ με αυξητική τάση. Η μεταχείριση c άλλαξε τον τρόπο διακύμανσης αυξάνοντας και διατηρώντας αυξημένη την χλωροφύλλη-α στο τέλος της 1^{ης} εβδομάδας. Στη συνέχεια η στάθμη μειώθηκε περί τα $0,5 \text{ mg g}^{-1}$ την 2^η εβδομάδα.

Η χλωροφύλλη-β κυμάνθηκε περί τα $0,2 \text{ mg g}^{-1}$ με αυξητική τάση μετά την 1^η εβδομάδα διακύμανσης. Η μεταχείριση Cc ανέστρεψε τον τρόπο διακυμανσης μειώνοντας τη συγκέντρωση στο $0,1 \text{ mg g}^{-1}$ την 2^η εβδομάδα της μεταχείρισης.

Τα καροτινοειδή ακολούθησαν τον τρόπο διακύμανσης της χλωροφύλλης-β και ήταν περί τα 3 mg g^{-1} . Η επίδραση της μεταχείρισης Cc ήταν όμοια με αυτή επί των χλωροφυλλών-β με μείωση της στάθμης στο $1,8 \text{ mg g}^{-1}$.

Κολεός 1^{ου} φύλλου – Η χλωροφύλλη-α εμφάνισε συνεχή αύξηση της συγκέντρωσης μέχρι τα μισά της 2^{ης} εβδομάδας μεταχείρισης μέχρι τα $0,08 \text{ mg g}^{-1}$ και μετά τη μείωσε προοδευτικά στο μισό. Η μεταχείριση Cc δεν αλλοίωσε τη διακύμανση με εξαίρεση στα μισά της 3^{ης} εβδομάδας που αύξησε τη συγκέντρωση κατά 2,5 φορές. Αντιθετα, η χλωροφύλλη-β εμφάνισε μία αργή προοδευτική αύξηση περί τα $0,03 \text{ mg g}^{-1}$. Η μεταχείριση Cc αύξησε την χλωροφύλλη-β κατά 5 φορές στην αρχή της μεταχείρισης, ενώ κατά τα μέσα της 1^{ης} εβδομάδας την μείωσε στα επίπεδα του μάρτυρα όπου έμεινε για την επόμενη 1,5 εβδομάδα. Κατά την 3^η εβδομάδα η στάθμη της χλωροφύλλης-β μειώθηκε προοδευτικά στα $0,01 \text{ mg g}^{-1}$.

Η συγκέντρωση των καροτινοειδών ήταν δεκαπλάσια αυτής της χλωροφύλλης-β και εμφάνισε ίδιο τρόπο μεταβολής με αυτή τόσο στο μάρτυρα, όσο και κατά την μεταχείριση.



Εικόνα 1.3 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 2ου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 2^ο φύλλου – Η χλωροφύλλη-α αυξήθηκε προοδευτικά από 0,1 mg g⁻¹ στα 0,3 mg g⁻¹. Η μεταχείριση αύξησε τη στάθμη μέσα στην 1^η εβδομάδα, ενώ μέσα στη 2^η και 3^η εβδομάδα διακυμάνθηκε περί τα 0,3 mg g⁻¹.

Η χλωροφύλλη-β αυξήθηκε κατ'αναλογία με την χλωροφύλλη-α από 0,01 έως 0,08 mg g⁻¹. Η μεταχείριση Cc αύξησε την χλωροφύλλη-β για 1,5 εβδομάδα, ενώ για τη επόμενη 1,5 εβδομάδα έπεσε προοδευτικά κάτω από τα επίπεδα του μάρτυρα.

Τα καροτινοειδή αυξήθηκαν προοδευτικά κατά την 1^η εβδομάδα στα 1,5 mg g⁻¹ και μετά κυμάνθηκαν περί το 1 mg g⁻¹. Η επίδραση της μεταχείρισης Cc ήταν η ίδια με αυτή επί της χλωροφύλλης-β.

Κολεός 2^ο φύλλου – Η χλωροφύλλη-α ξεκίνησε από 0,1 mg g⁻¹ και προοδευτικά μειώθηκε στα 0,03 mg g⁻¹ με διακύμανση. Η μεταχείριση Cc ξεκίνησε με μειωμένη στάθμη χλωροφύλλης-α από 0,02 mg g⁻¹ και προοδευτικά έφθασε στα 0,06 mg g⁻¹ με διακύμανση. Η μεταχείριση περιόρισε την περίοδο της διακύμανσης.

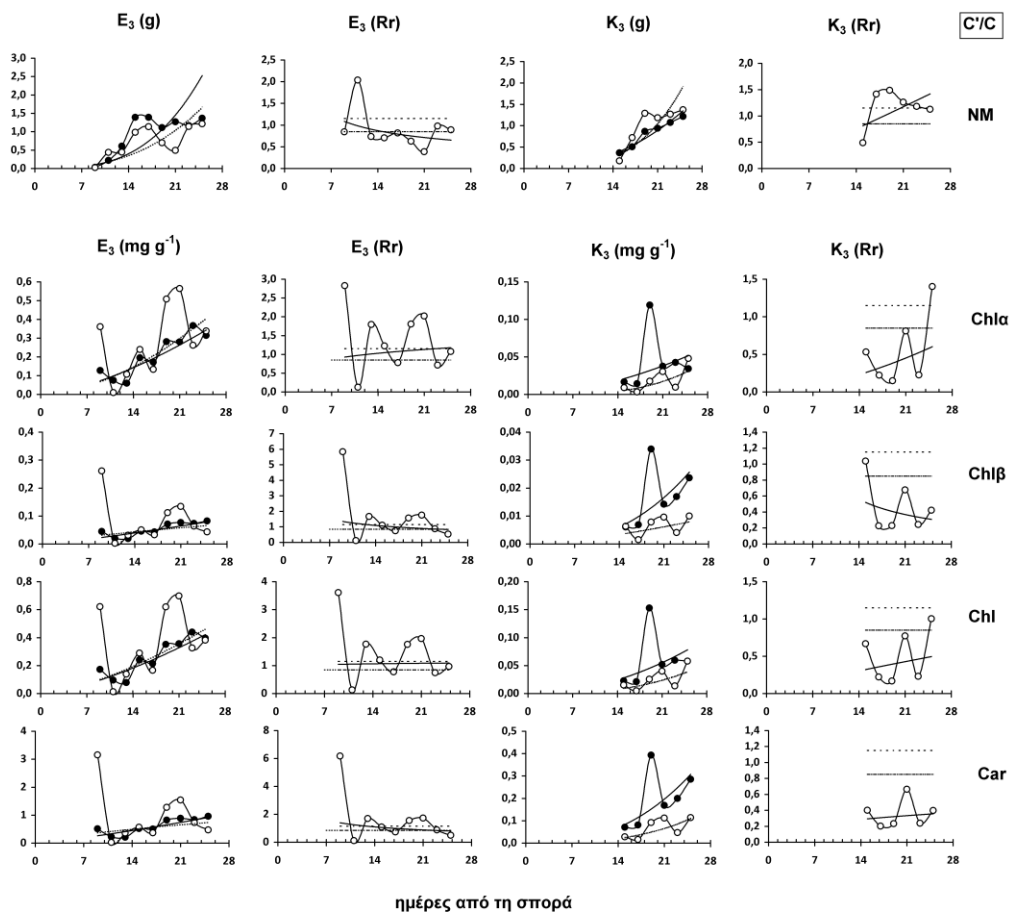
Η χλωροφύλλη-β ταλαντώθηκε περί τα 0,02 mg g⁻¹ με ελαφρά αυξητική τάση. Η μεταχείριση διατήρησε το εύρος ταλάντωσης, μείωσε την περίοδο και μετέτρεψε την τάση σε ελαφρά πτωτική.

Τα καροτινοειδή ξεκίνησαν από 0,02 mg g⁻¹, έφθασαν στα 0,3 mg g⁻¹ την 2^η εβδομάδα και μετά μειώθηκαν στα 0,1 mg g⁻¹. Η μεταχείριση αύξησε κατά 5,5 φορές τη στάθμη των καροτινοειδών στην αρχή της μεταχείρισης. Ακολούθησε διακύμανση της στάθμης με ίδιο τρόπο όπως για την χλωροφύλλη-β περί τα 0,2 mg g⁻¹.

Έλασμα 3^ο φύλλου – Η στάθμη της χλωροφύλλης-α αυξήθηκε γραμμικά από 0,1 mg g⁻¹ στα 0,4 mg g⁻¹ με ελαφρά διακύμανση. Η μεταχείριση Cc αύξησε κατά 3 φορές την στάθμη της χλωροφύλλης-α, ακολούθησε αύξηση με ίδια κλίση, ίδια περίοδο διακύμανσης και αυξημένο εύρος διακύμανσης.

Η χλωροφύλλη-β αυξήθηκε γραμμικά από 0,05 mg g⁻¹ σε 0,1 mg g⁻¹. Η μεταχείριση Cc αύξησε 6 φορές τη στάθμη στην αρχή της μεταχείρισης, διατήρησε την κλίση αύξησης και την περίοδο ταλάντωσης, αυξάνοντας το εύρος της μετά τη 2^η και 3^η εβδομάδα.

Ανάλογη συμπεριφορά με αυτή της χλωροφύλλης-β εμφάνισαν τα καροτινοειδή με στάθμη 10 φορές υψηλότερης.

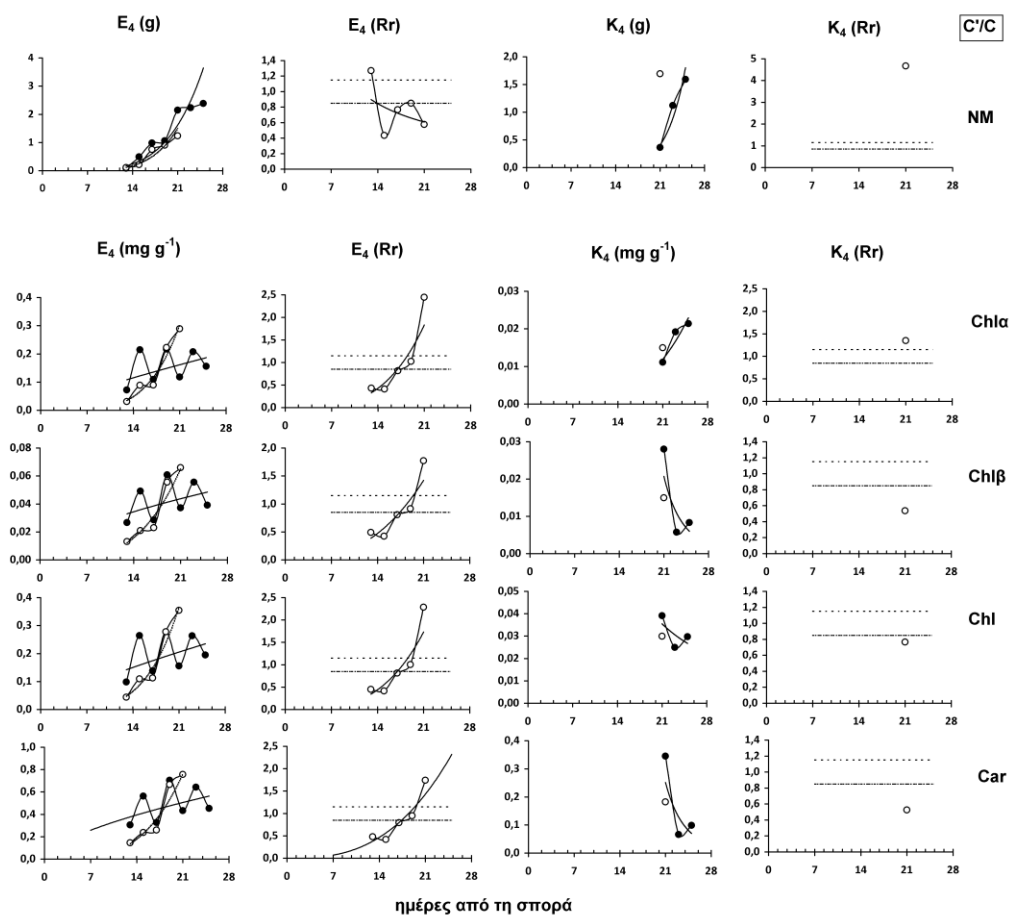


Εικόνα 1.4 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 3ου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Κολεός 3^{ου} φύλλου – Η χλωροφύλλη-α ξεκίνησε από 0,02 mg g⁻¹ και μέσα σε μία εβδομάδα έφθασε στα 0,13 mg g⁻¹. Μετά μειώθηκε και διατηρήθηκε στα 0,05 mg g⁻¹. Η μεταχείριση Cc αύξησε προοδευτικά τη χλωροφύλλη-α από 0,01 mg g⁻¹ στα 0,05 mg g⁻¹ με ταλάντωση περιόδου μίας εβδομάδας.

Η χλωροφύλλη-β ξεκίνησε από 0,005 mg g⁻¹, έφθασε στα 0,03 mg g⁻¹ στο τέλος της 2^{ης} εβδομάδας και μετά έπεσε και ξανα αυξήθηκε περί τα 0,02 mg g⁻¹. Η μεταχείριση Cc μείωσε τη χλωροφύλλη-β με τον ίδιο τρόπο όπως και την χλωροφύλλη-α.

Τα καροτινοειδή ήταν 10 φορές πάνω από τη στάθμη της χλωροφύλλης-β. Η μεταχείριση Cc μείωσε τα καροτινοειδή με τον ίδιο τρόπο όπως και την χλωροφύλλη-α.



Εικόνα 1.5 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 4ου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

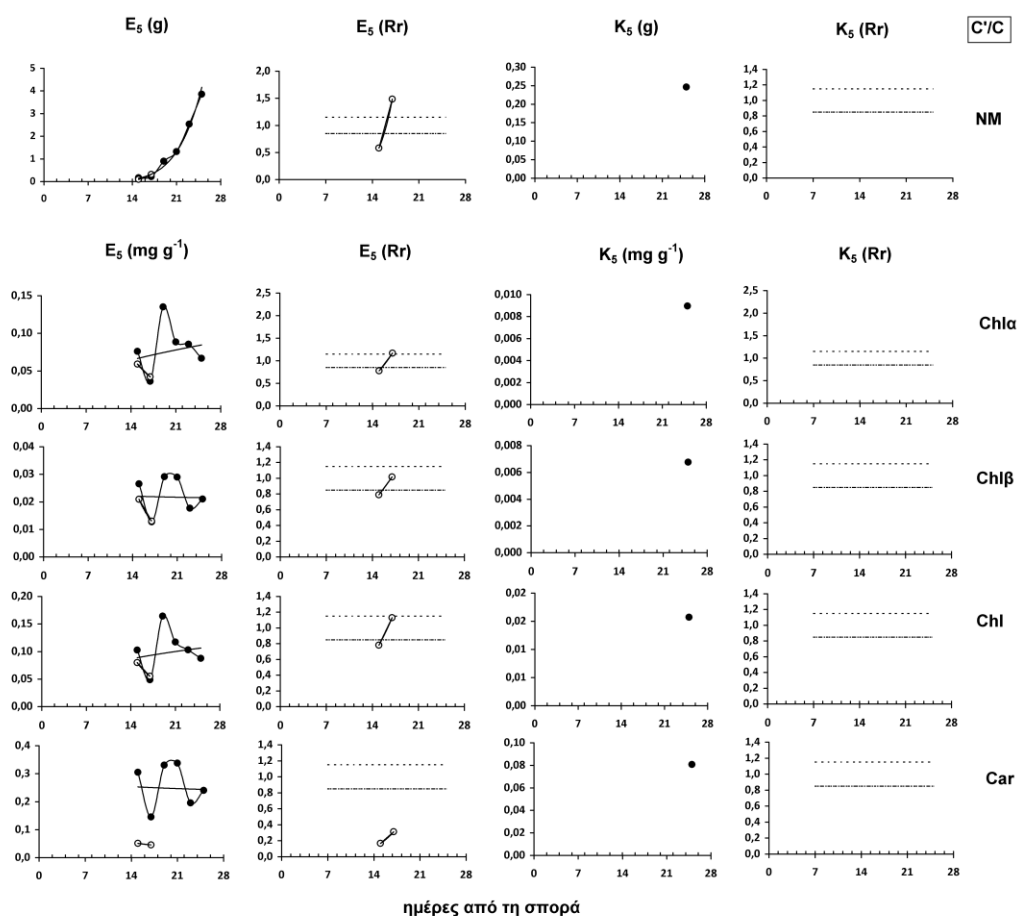
Έλασμα 4^{ου} φύλλου – Η στάθμη της χλωροφύλλης-α αυξήθηκε προοδευτικά από 0,1 mg g⁻¹ στα 0,2 0,1 mg g⁻¹, με ταλάντωση περιόδου 4 ημερών.

Το έλασμα κατά τη μεταχείριση Cc είχε διάρκεια μέχρι την 21^η ημέρα. Η μεταχείριση επηρέασε τη στάθμη της χλωροφύλλης-α. Από το 40% της στάθμης του μάρτυρα κατά την έναρξη της έκπτυξης του ελάσματος αυξήθηκε προοδευτικά με διπλάσια κλίση τη στάθμη και έφτασε να είναι 2,5 φορές αυτής του μάρτυρα και σχεδόν εξαφάνισε την ταλαντωτική συμπεριφορά.

Όμοια συμπεριφορά εμφάνισαν τόσο τα φυτά μάρτυρες όσο και τα φυτά Cc για τη στάθμη των χλωροφυλλών και των καροτινοειδών. Και οι δύο κατηγορίες χρωστικών έφτασαν να είναι 1,8 φορές την αντίστοιχη στάθμη του μάρτυρα. Τα επίπεδα των καροτινοειδών ήταν 10 φορές υψηλότερα των επιπέδων των χλωροφυλλών-β.

Κολεός 4^{ου} φύλλου – Η στάθμη της χλωροφύλλης-α αυξήθηκε από 0,01 mg g⁻¹ σε 0,02 mg g⁻¹, ενώ η στάθμη της χλωροφύλλης-β και των καροτινοειδών μειώθηκε με τον ίδιο τρόπο από 0,03 σε 0,01 mg g⁻¹ και από 0,35 σε 0,05 mg g⁻¹ αντίστοιχα.

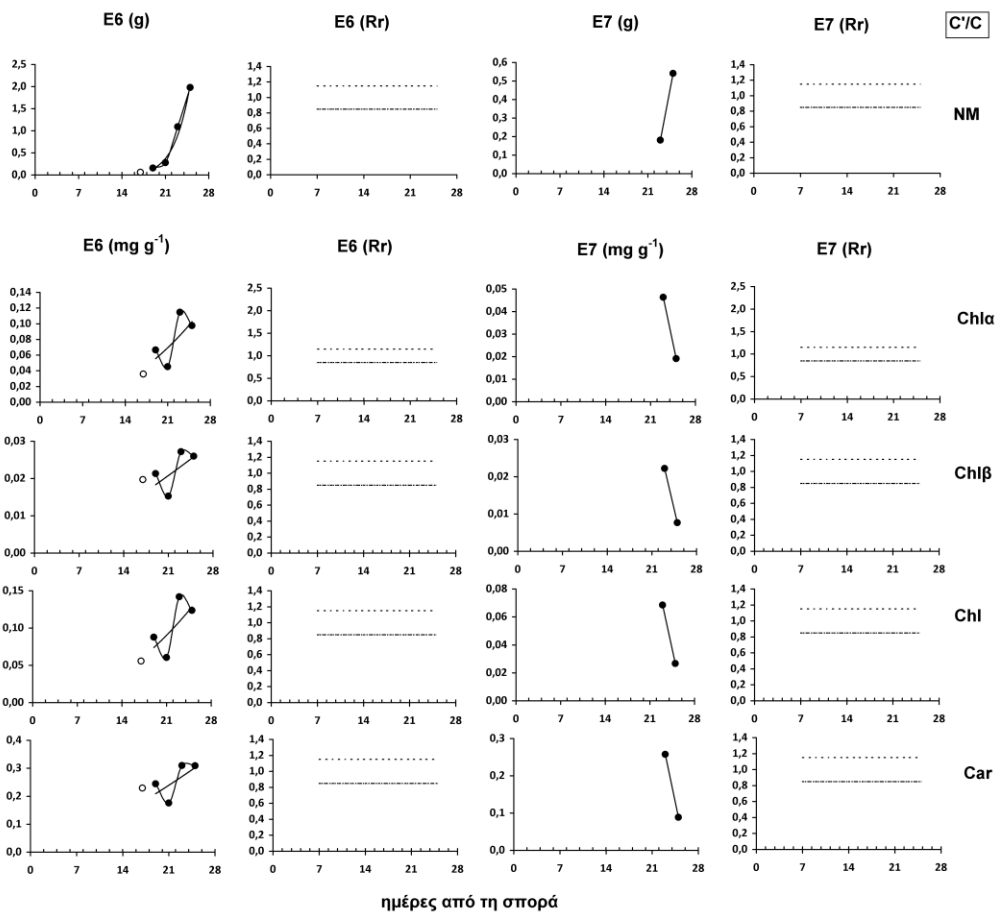
Η μεταχείριση προκάλεσε ζημιά στον κολεό μετά την 21^η ημέρα που ήταν και ημέρα εμφάνισής του, κατά την οποία η χλωροφύλλη-α ήταν 1,3 φορές, η χλωροφύλλη-β 0,5 φορές και τα καροτινοειδή 0,8 φορές τα αντίστοιχα επίπεδα του μάρτυρα.



Εικόνα 1.6 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 5ου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 5^{ου} φύλλου – Τα επίπεδα και των τριών χρωστικών εμφάνισαν ταλάντωση γύρω από ένα σταθερό επίπεδο 0,08 mg g⁻¹ για την χλωροφύλλη-α, 0,02 mg g⁻¹ για την χλωροφύλλη-β και 0,025 mg g⁻¹ για τα καροτινοειδή. Η ταλάντωση ήταν ομοιόμορφη με περίοδο περίπου 5 ημερών.

Η μεταχείριση Cc ξεκίνησε με επίπεδα περίπου 0,8 φορές αυτά του μάρτυρα και για τις τρεις χρωστικές και μειώθηκε όπως και στο μάρτυρα. Το όργανο καταστράφηκε μετά την 19^η ημέρα.



Εικόνα 1.7 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) του 6ου και 7^{ου} φύλλου. Δεν έχει ακόμα διαμορφωθεί κολεός για αυτά τα φύλλα. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

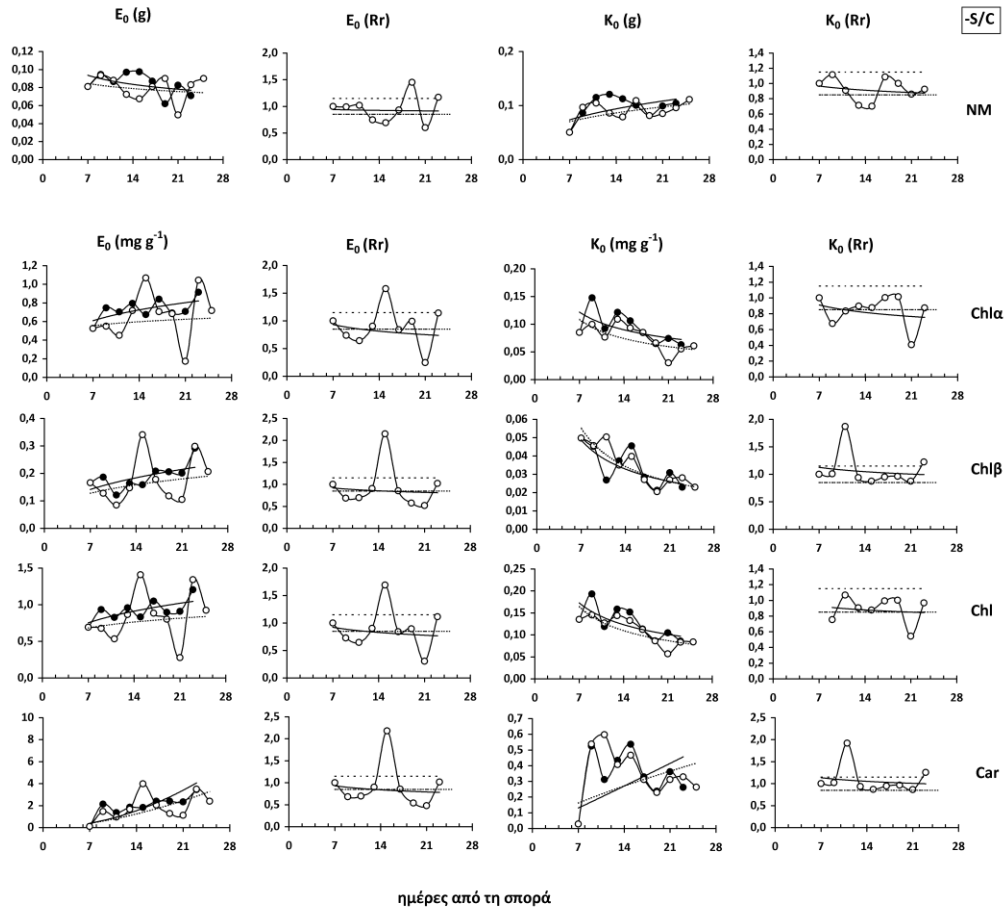
2. Η επίδραση της έλλειψης θειϊκών υπό κανονική φωτοπερίοδο

Τα φυτά υπό κανονική φωτοπερίοδο χωρίς τροφοδοσία θειϊκών (-S) είχαν τόσα ελάσματα και κολεούς όσα και τα φυτά μάρτυρες. Η μεταχείριση προκάλεσε καθυστερήσεις στις εμφανίσεις των ελασμάτων της 2^{ης} και 3^{ης} εβδομάδας Ε5, Ε6, Ε7 και των κολεών Κ2 και Κ3 κατά 2 ημέρες. Αυτές οι επιδράσεις δίνονται συγκριτικά στον Πίνακα 2.1 συγκριτικά με τα αντίστοιχα των μαρτύρων.

Νωπή μάζα – Στα φυτά –S κατά την 1^η εβδομάδα της μεταχείρισης παρατηρούμε ελάχιστα εκτός ζώνης στα Ε0, Κ0, Ε4, ταλάντωση εντός ζώνης στα Ε1, Κ1, Ε2 και μέγιστα στο Ε3. Την επόμενη εβδομάδα εμφάνισαν μέγιστα εκτός ζώνης τα Ε0, Κ2, Κ3, Κ4, εντός ζώνης ήταν τα Κ0, Ε1, Κ1, Ε2, Ε3, ενώ ελάχιστα εκτός ζώνης εμφάνισαν τα Ε4, Ε5.

Πίνακας 2.1 – Οι ημέρες εμφάνισης ελασμάτων και κολεών φύλλων, στα φυτά μάρτυρες (C) και στα φυτά υπό κανονική φωτοπερίοδο χωρίς τροφοδοσία θειϊκών (-S).

Ημέρα	Φυτά C		Φυτά -S	
	Έλασμα φύλλου	Κολεός φύλλου	Έλασμα φύλλου	Κολεός φύλλου
7	Ε0, Ε1, Ε2	Κ0	Ε0, Ε1, Ε2	Κ0
9	Ε3	Κ1 (2)	Ε3	Κ1 (2)
11		Κ2 (4)		
13	Ε4		Ε4	Κ2 (6)
15	Ε5	Κ3 (6)		
17			Ε5	Κ3 (8)
19	Ε6			
21		Κ4 (8)	Ε6	Κ4 (8)
23	Ε7			
25		Κ5 (10)	Ε7	Κ5 (8)

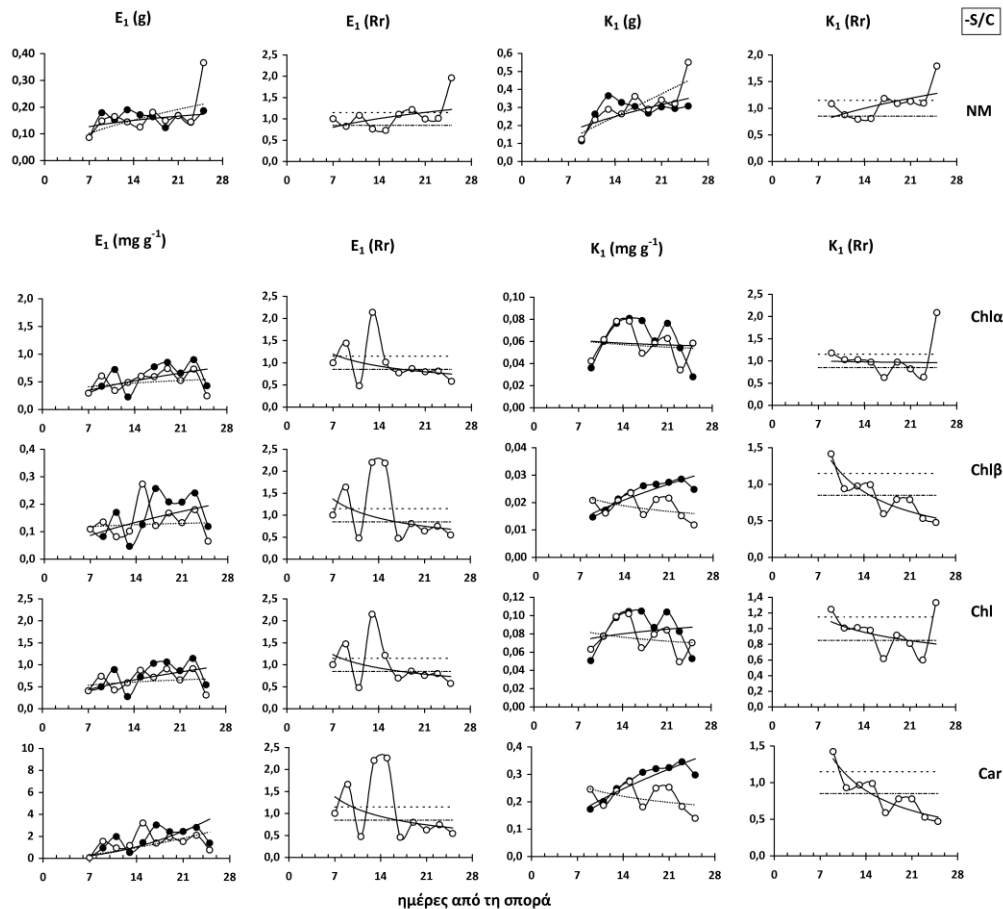


ημέρες από τη σορά

Εικόνα 2.1 – Η επίδραση της έλλειψης θειικών (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) υπό κανονική φωτοπερίοδο στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του εμβρυακού φύλλου. NM: νωπή μάζα, Ch1α: χλωροφύλλη-α, Ch1β: χλωροφύλλη-β, Ch1: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα εμβρυακού φύλλου – Η μεταχείριση τροποποίησε τον τρόπο ταλάντωσης της χλωροφύλλης-α αντιστρέφοντας την φορά ταλάντωσης (ξεκίνησε με μείωση), αυξάνοντας το εύρος, αυξάνοντας την περίοδο από περίπου 2 ημέρες σε 8 ημέρες και μειώνοντας το επίπεδο ταλάντωσης. Όμοια ήταν η τροποποίηση για χλωροφύλλη –β και καροτινοειδή. Η ταλάντωση των καροτινοειδών ξεκίνησε χωρίς αναστροφή της φοράς ταλάντωσης.

Κολεός εμβρυακού φύλλου – Η χλωροφύλλη-α ακολούθησε την ταλάντωση του μάρτυρα με μείωση των επιπέδων στα 0,7 του μάρτυρα την 2^η ημέρα της μεταχείρισης και στα 0,4 του μάρτυρα την 14^η ημέρα της μεταχείρισης όπου εμφανίστηκε και αναστροφή της φοράς της ταλάντωσης. Στη χλωροφύλλη-β έχουμε αύξηση 1,8 φορές και αναστροφή της φοράς ταλάντωσης. Μετά επανέρχεται στη συμπεριφορά του μάρτυρα. Ομοίως και για τα καροτινοειδή.

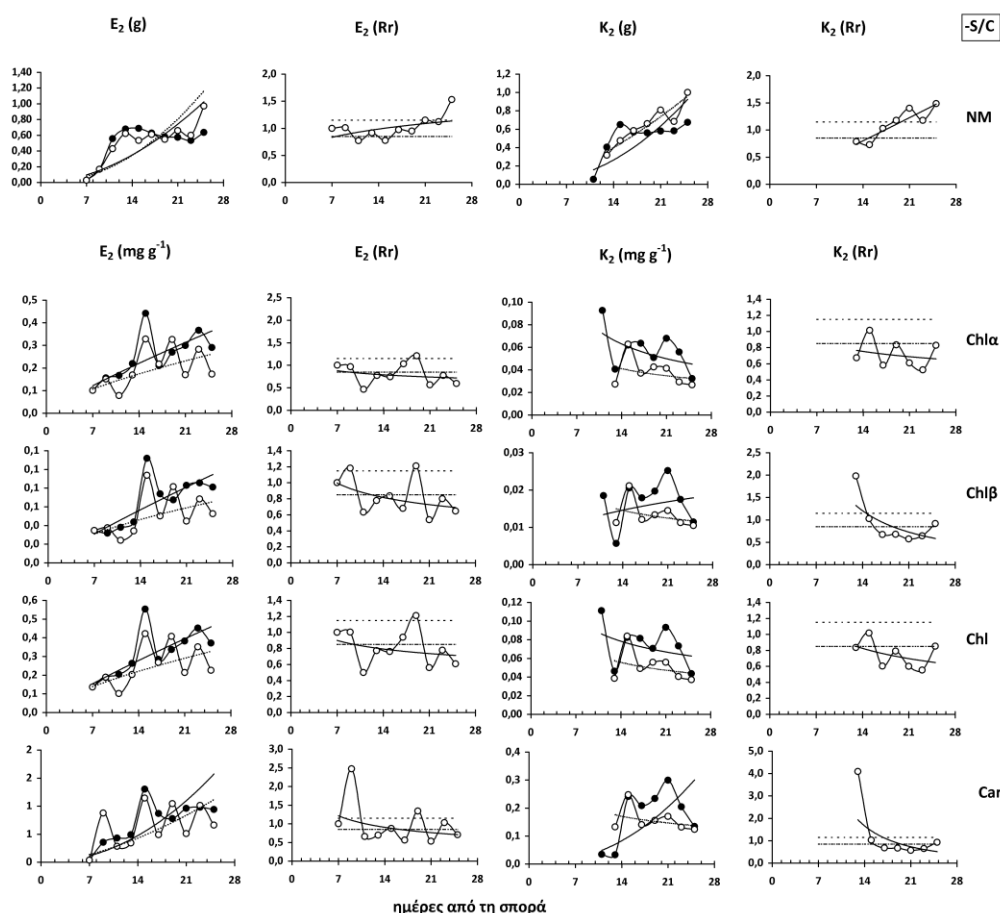


Εικόνα 2.2 – Η επίδραση της έλλειψης θειϊκών (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) υπό κανονική φωτοπερίοδο στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 1^{ου} φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chlα: χλωροφύλλη-α, Chlβ: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 1^{ου} φύλλου – Η μεταχείριση επέδρασε στην χλωροφύλλη-α κατά την 1^η εβδομάδα της μεταχείρισης αναστρέφοντας την φορά της ταλάντωσης, εμφανίζοντας έτσι σημαντικές αποκλίσεις από την ζώνη αναφοράς. Στη συνέχεια επανήλθε στον τρόπο ταλάντωσης μάρτυρα περί το 0,8 του επιπέδου του μάρτυρα. Η χλωροφύλλη-β εμφάνισε ομοίως αναστροφή της φοράς ταλάντωσης μέσα στην 1^η εβδομάδα της μεταχείρισης και επανήλθε στον τρόπο ταλάντωσης του μάρτυρα από το μέσο της 2^{ης} εβδομάδας και μετά περί το 0,7 του επιπέδου του μάρτυρα. Τα καροτινοειδή εμφάνισαν τον ίδιο τρόπο απόκρισης στη μεταχείριση –S, όπως και η χλωροφύλλη-β.

Κολεός 1^{ου} φύλλου – Η χλωροφύλλη-α ακολούθησε τη συμπεριφορά του μάρτυρα την 1^η εβδομάδα, ενώ την 2^η εβδομάδα μπήκε νωρίτερα κατά 2 ημέρες σε ταλάντωση, με αποτέλεσμα σημαντικές αποκλίσεις από τη ζώνη αναφοράς. Η μεταχείριση –S αύξησε άμεσα κατά 1,4 την χλωροφύλλη-β, η στάθμη της οποίας επανήλθε στη συμπεριφορά του μάρτυρα. Από τη 2^η εβδομάδα και μετά η στάθμη της χλωροφύλλης-β εμφάνισε τάση μείωσης με ταλάντωση περιόδου 6 ημερών.

Τα καροτινοειδή επηρεάστηκαν από τη μεταχείριση –S όπως και η χλωροφύλλη-β με επίπεδα 10πλάσια.



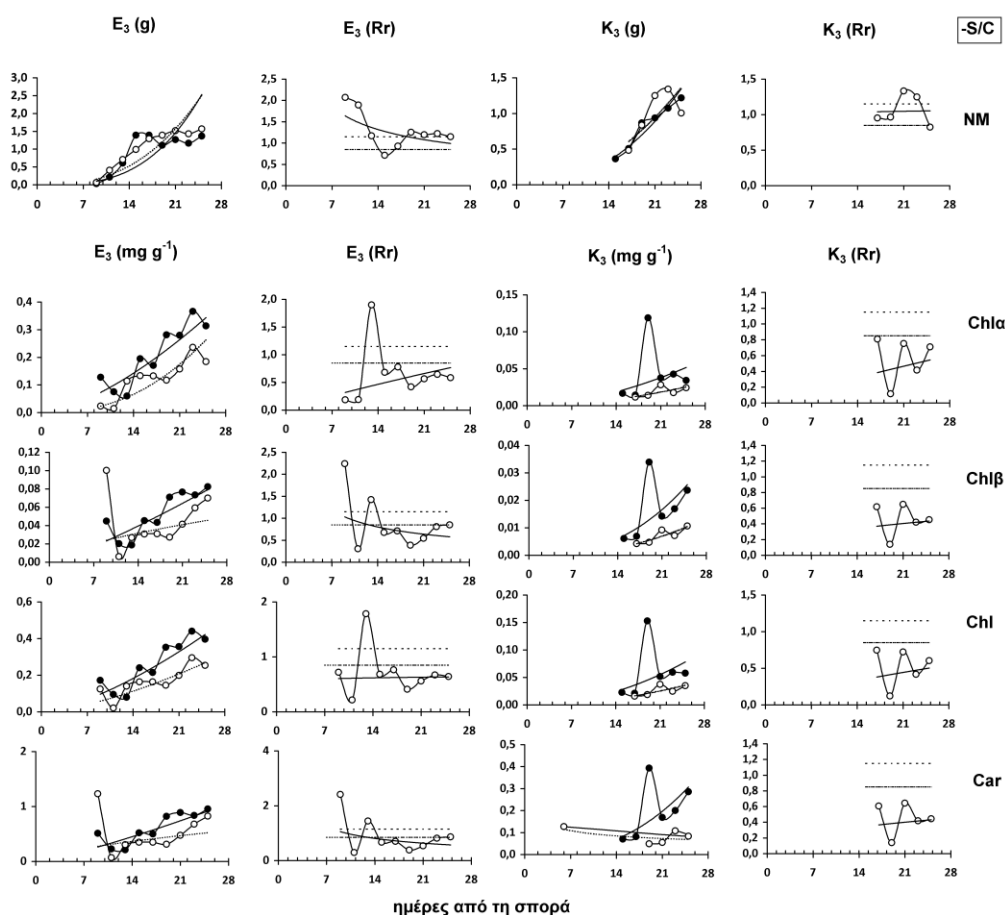
Εικόνα 2.3 – Η επίδραση της έλλειψης θειικών (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) υπό κανονική φωτοπερίοδο στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 2^{ου} φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 2^{ου} φύλλου – Κατά την 1^η εβδομάδα η μεταχείριση –S επέδρασε διαφορετικά στον τρόπο ταλάντωσης της στάθμης μεταξύ χλωροφυλλών και καροτινοειδών και όμοια μεταξύ των χλωροφυλλών. Η στάθμη μειώθηκε κατά 0,7 στη χλωροφύλλη-α, κατά 0,5 στη χλωροφύλλη-β την 4^η ημέρα της μεταχείρισης. Η στάθμη των καροτινοειδών αυξήθηκε κατά 2,5 τη 2^η ημέρα και μειώθηκε κατά 0,8 την 4^η ημέρα.

Από τη 2^η εβδομάδα οι στάθμες και των τριών χρωστικών ταλαντώθηκαν ομοιόμορφα περί τα 0,25 mg g⁻¹ η χλωροφύλλη-α με τάση μείωσης, περί τα 0,06 mg g⁻¹ η χλωροφύλλη-β και περί τα 0,8 mg g⁻¹ τα καροτινοειδή. Η ταλάντωση είχε περίοδο 4 ημερών.

Κολεός 2^{ου} φύλλου – Η μεταχείριση –S προκάλεσε ταλάντωση της στάθμης της χλωροφύλλης-α σε επίπεδο χαμηλότερο περί τα 0,7 του μάρτυρα, περιόρισε την

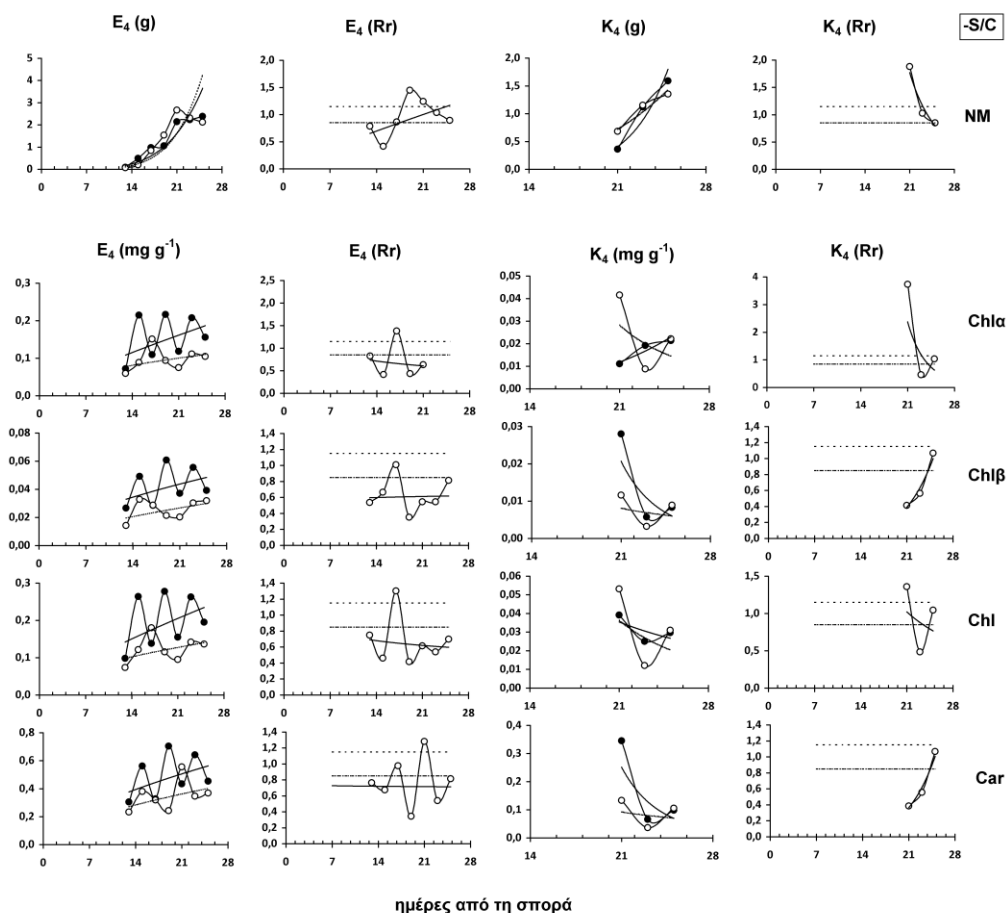
περίοδο και ανέστρεψε την φορά της ταλάντωσης μειώνοντας και το εύρος. Ενώ η στάθμη της χλωροφύλλης-α ήταν στο 0,7 του μάρτυρα με την εμφάνιση του οργάνου, η αντίστοιχη στάθμη της χλωροφύλλης-β ήταν 2 φορές αυτής του μάρτυρα και των καροτινοειδών 4 φορές αυτής του μάρτυρα. Στη συνέχεια και οι τρεις χρωστικές ταλαντώθηκαν με τον ίδιο τρόπο συμπεριφοράς και διαφορετικό από αυτόν του μάρτυρα.



Εικόνα 2.4 – Η επίδραση της έλλειψης θειικών (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) υπό κανονική φωτοπερίοδο στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 3^{ου} φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 3^{ου} φύλλου – Η μεταχείριση ξεκίνησε χαμηλώνοντας τη στάθμη της χλωροφύλλης-α κατά 0,3 και αυξάνοντας την χλωροφύλλη-β κατά 2,3 και τα καροτινοειδή κατά 2,5. Ακολούθως η κάθε χρωστική μπήκε σε ταλάντωση που παρακολουθούσε το επίπεδο ταλάντωσης του μάρτυρα, όμως σημαντικά μειωμένο. Το επίπεδο ταλάντωσης αυξανόταν με κλίση ίδια με του μάρτυρα στην χλωροφύλλη-α και χαμηλότερη του μάρτυρα στη χλωροφύλλη-β και στα καροτινοειδή. Ο τρόπος ταλάντωσης ήταν συγχρονισμένος και στις τρεις χρωστικές με περίοδο περίπου 8 ημερών.

Κολεός 3^{ου} φύλλου – Και οι τρεις χρωστικές εμφάνισαν συγχρονισμένη συμπεριφορά κατά την μεταχείριση –S. Το επίπεδο ταλάντωση ήταν σημαντικά χαμηλότερο του μάρτυρα με την ίδια κλίση αύξησης, το εύρος ταλάντωσης ήταν πολύ περιορισμένο και η περίοδος ταλάντωσης περίπου 4 ημερών.

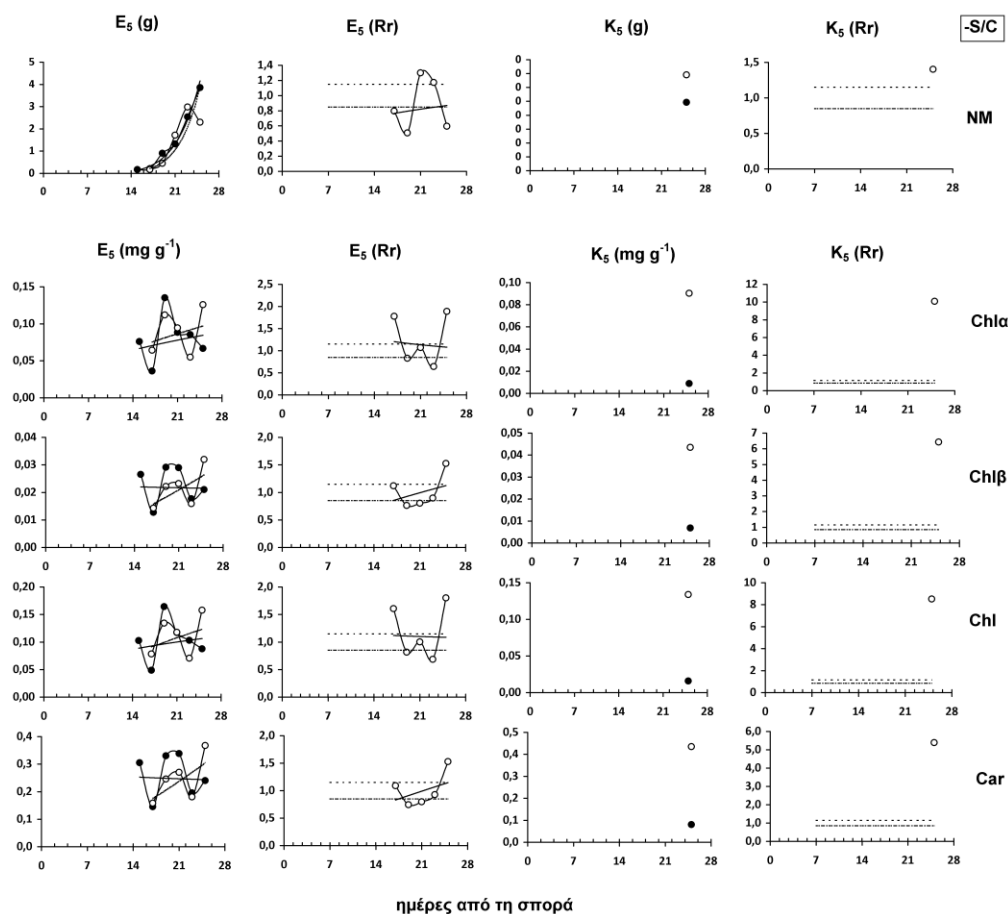


Εικόνα 2.5 – Η επίδραση της έλλειψης θειϊκών (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) υπό κανονική φωτοπερίοδο στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 4^{ου} φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκλισης.

Έλασμα 4^{ου} φύλλου – Η στάθμη της χλωροφύλλης-α ήταν ίδια με του μάρτυρα, της χλωροφύλλης-β στο 0,6 και των καροτινοειδών στο 0,8 του μάρτυρα κατά την εμφάνιση του οργάνου υπό –S. Ακολούθησε εμφάνιση ταλάντωσης ως προς επίπεδο χαμηλότερο του μάρτυρα. Το επίπεδο ταλάντωσης αύξανε με κλίση χαμηλότερη αυτής του μάρτυρα. Το 1^ο μέγιστο εμφανίστηκε στις 4 ημέρες για την χλωροφύλλη-α και τα καροτινοειδή και στις 2 ημέρες για τη χλωροφύλλη-β. Ο τρόπος ταλάντωσης των χλωροφυλλών μετά εμφανίζεται συγχρονισμένος, ενώ τα καροτινοειδή εμφάνισαν και 2^ο μέγιστο μετά από 6 ημέρες.

Κολεός 4^{ου} φύλλου – Η μεταχείριση –S εμφάνισε αυξημένη στάθμη χλωροφύλλης-α κατά 4 φορές, μειωμένη στάθμη χλωροφύλλης-β κατά 0,4 φορές και αυξημένα

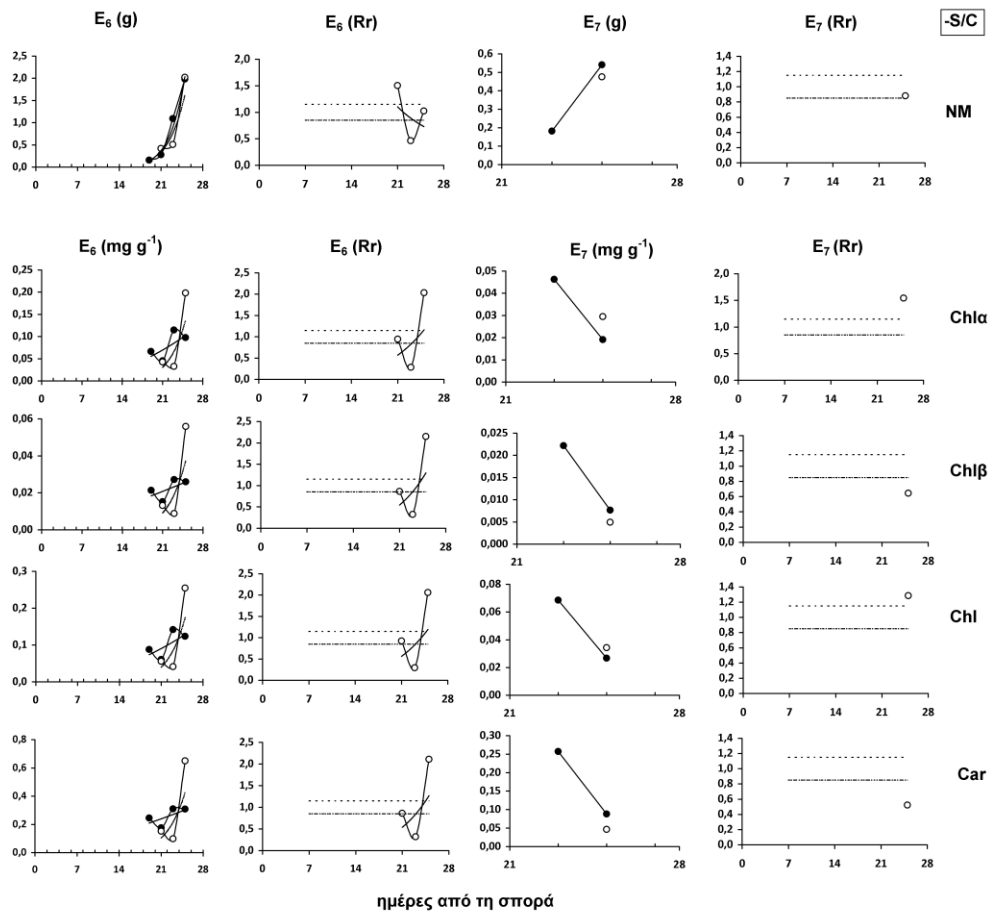
καροτινοειδή κατά 0,4 φορές με την εμφάνιση του οργάνου. Μετά και οι τρεις χρωστικές μπήκαν σε ταλάντωση με συγχρονισμένο τρόπο.



Εικόνα 2.6 – Η επίδραση της έλλειψης θειϊκών (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) υπό κανονική φωτοπερίοδο στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 5^{ου} φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 5^{ου} φύλλου – Κατά την εμφάνιση του οργάνου υπό –S η στάθμη της χλωροφύλλης-α ήταν 1,8, η χλωροφύλλη=β ίδια και τα καροτινοειδή ίδια με τις στάθμες του μάρτυρα. Στη συνέχεια οι στάθμες εμφάνισαν ταλάντωση συγχρονισμένη. Τα επίπεδα ταλάντωσης είχαν αυξητική τάση.

Κολεός 5^{ου} φύλλου – Κατά την εμφάνισή του την 25^η ημέρα, υπό την επίδραση της μεταχείρισης το όργανο είχε αυξημένη χλωροφύλλη-α κατά 10 φορές, αυξημένη χλωροφύλλη-β κατά 6,5 φορές και αυξημένα καροτινοειδή κατά 5,5 φορές ως προς τον μάρτυρα.



Εικόνα 2.7 – Η επίδραση της έλλειψης θειικών (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) υπό κανονική φωτοπερίοδο στο έλασμα (E) και στον κολεό (K) του 6^{ου} & 7^{ου} φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 6^{ου} φύλλου – Με την εμφάνιση του οργάνου την 21^η ημέρα, η στάθμη της χλωροφύλλης-α, της χλωροφύλλης-β και των καροτινοειδών ήταν η αντίστοιχη του μάρτυρα σε όλες τις περιπτώσεις. Η στάθμη κάθε χρωστικής περιορίστηκε ακόμη περισσότερο και στη συνέχεια αυξήθηκε δραματικά (2 φορές τη στάθμη του μάρτυρα), ακολουθώντας τον τρόπο ταλάντωσης του μάρτυρα μετατοπισμένο κατά 2 ημέρες.

Έλασμα 7^{ου} φύλλου – Η χλωροφύλλη-α όταν εμφανίστηκε υπό -S ήταν 1,5 φορά τη στάθμη του μάρτυρα, η χλωροφύλλη-β 0,6 και τα καροτινοειδή 0,5 της στάθμης του μάρτυρα.

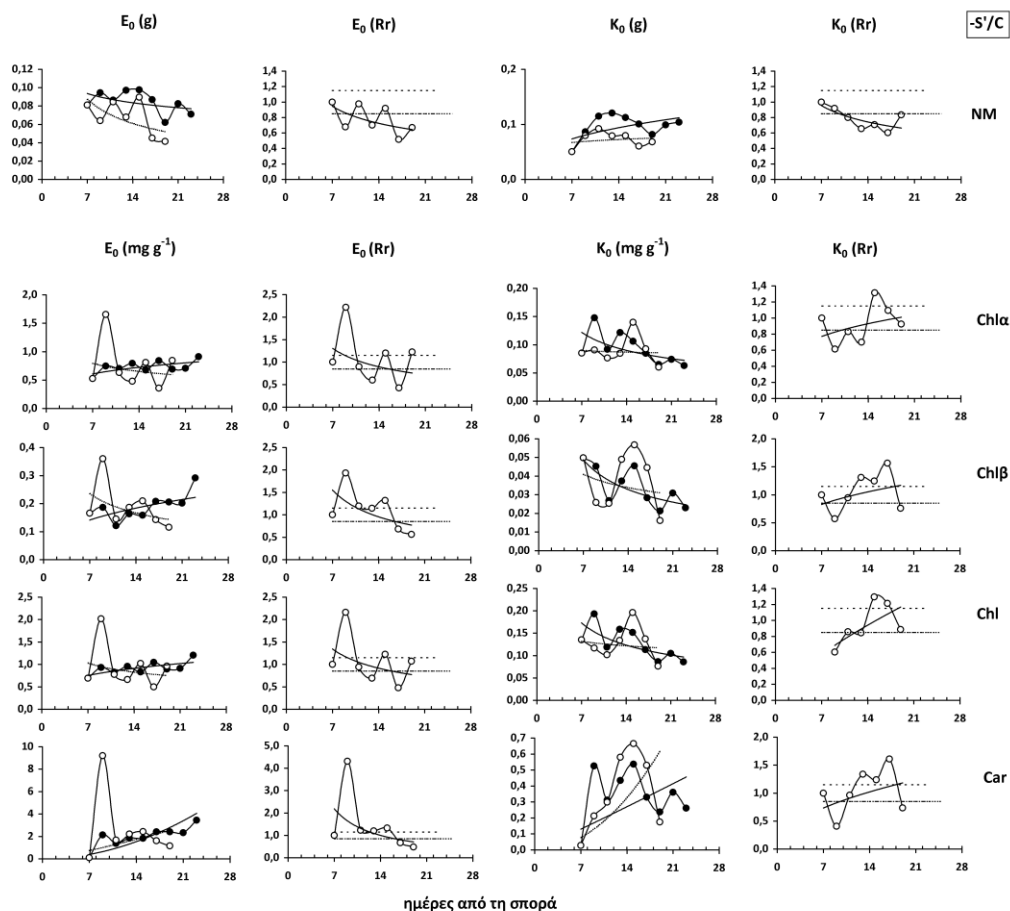
3. Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού υπό συνθήκες έλλειψης θειϊκών

Στα φυτά υπό έλλειψη θειϊκών και συνεχή φωτισμό (-Sc) η μεταχείριση προκάλεσε 1) οψιμότερη εμφάνιση του ελάσματος του 7^{ου} φύλλου κατά 2 ημέρες, 2) πρωιμότερη εμφάνιση του κολεού του 2^{ου} φύλλου κατά 2 ημέρες, και 3) καταστροφή των ελασμάτων και κολεών του εμβρυακού και του 1^{ου} φύλλου μετά την 19^η ημέρα. Αυτές οι επιδράσεις δίνονται στον Πίνακα 3.1. σε σύγκριση με τα αντίστοιχα δεδομένα για τα φυτά μάρτυρες. Από αυτά τα δεδομένα είναι προφανές ότι η τροφοπενία αναίρεσε την επίδραση Cc, εμφανίστηκαν τα όργανα της 3^{ης} εβδομάδας και δεν υπέστησαν ζημιές τα όργανα της 2^{ης} εβδομάδας. Επομένως ο συνδυασμός των μεταχειρίσεων –Sc οδήγησε σε βελτίωση της κατάστασης Cc.

Νωπή μάζα – Στη μεταχείριση –Sc κατά την 1^η εβδομάδα μέγιστα ταλάντωσης εμφάνισαν τα K2, E3, ενώ ελάχιστα ταλάντωσης υπήρχαν στα E0, K0, E1, K1, E2. Κατά την 2^η εβδομάδα εντός ζώνης ήταν τα K1, E2 και ελάχιστα εμφάνισαν τα E0, K0, E1, K2, E3, K3, E4, E5, E6.

Πίνακας 3.1 – Οι ημέρες εμφάνισης ελασμάτων και κολεών φύλλων, στα φυτά υπό -S και συνεχή φωτισμό (-Sc).

Ημέρα	Φυτά C		Φυτά -Sc	
	Έλασμα φύλλου	Κολεός φύλλου	Έλασμα φύλλου	Κολεός φύλλου
7	E0, E1, E2	K0	E0₁₉, E1₁₉ , E2	K0₁₉
9	E3	K1 (2)	E3	K1₁₉, K2 (2)
11		K2 (4)		
13	E4		E4	
15	E5	K3 (6)	E5	K3 (6)
17				
19	E6		E6	
21		K4 (8)		K4 (8)
23	E7			
25		K5 (10)	E7	K5 (10)



Εικόνα 3.1 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού υπό -S (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο και πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) του εμβρυακού φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chlα: χλωροφύλλη-α, Chlβ: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα εμβρυακού φύλλου – Η μεταχείριση -Sc αύξησε τη στάθμη της χλωροφύλλης-α τη 2^η ημέρα κατά 2,3 φορές και στη συνέχεια ανέστρεψε τη φορά της ταλάντωσης, ενώ παράλληλα μείωσε προοδευτικά το επίπεδο ταλάντωσης με σταθερό το εύρος.

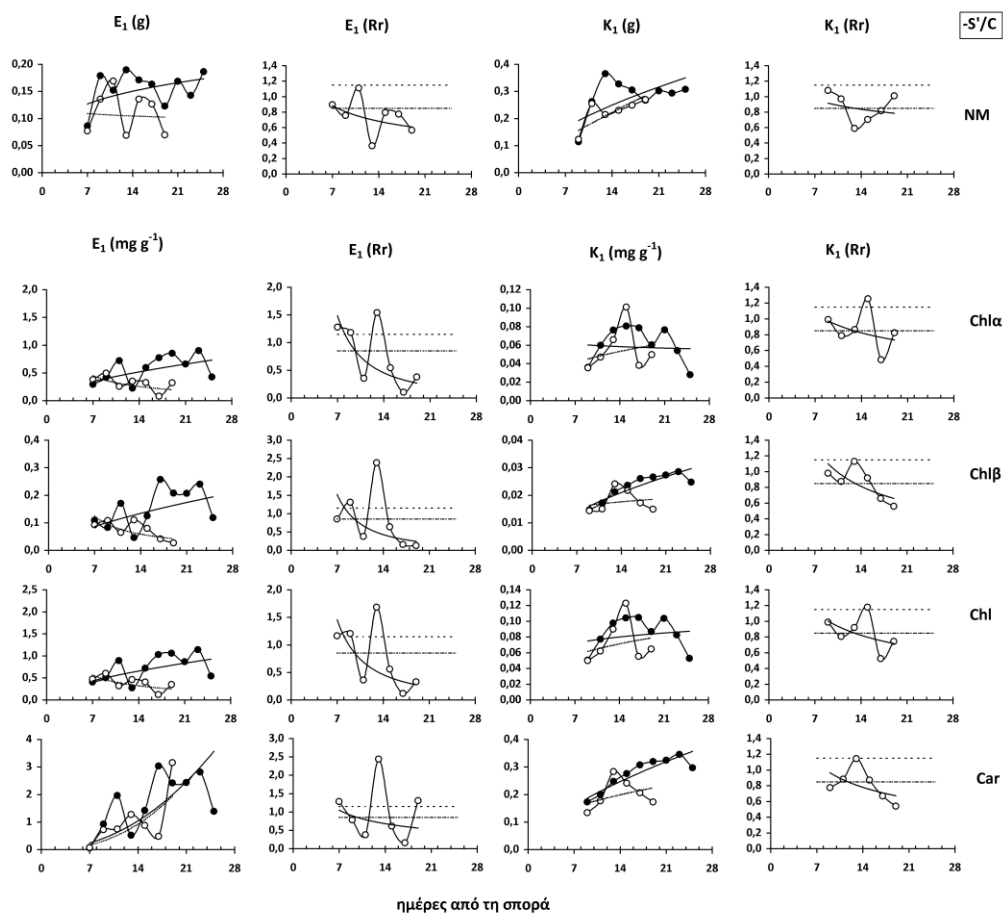
Η στάθμη της χλωροφύλλης-β αυξήθηκε τη 2^η ημέρα κατά 2 φορές και μετά ανέστρεψε τη φορά της ταλάντωσης με καθυστέρηση 2 ημερών. Το επίπεδο ταλάντωσης μειώθηκε προοδευτικά.

Η στάθμη των καροτινοειδών αυξήθηκε κατά 4 φορές τη 2^η ημέρα και μετά η αναστροφή της φοράς της ταλάντωσης ακολούθησε αυτή της χλωροφύλλης-β.

Κολεός εμβρυακού φύλλου – Η χλωροφύλλη-α παρέμεινε σταθερή 0,08 mg g⁻¹ για 6 ημέρες υπό -Sc και μετά μπήκε σε ταλάντωση αυξάνοντας τη στάθμη κατά 1,2 φορές χωρίς να μεταβάλλει το επίπεδο ταλάντωσης.

Αντίθετα, η χλωροφύλλη-β μειώθηκε άμεσα στα 0,5 και ακολούθησε τον τρόπο ταλάντωσης του μάρτυρα με αυξημένο εύρος αλλά με επίπεδο ταλάντωσης αυτό του μάρτυρα.

Τα καροτινοειδή υπό $-Sc$ ακολούθησαν τρόπο μεταβολής όπως η χλωροφύλλη-β με τη βασική διαφορά ότι το επίπεδο ταλάντωσης ήταν αυξητικό με υψηλότερη κλίση από αυτή του μάρτυρα.

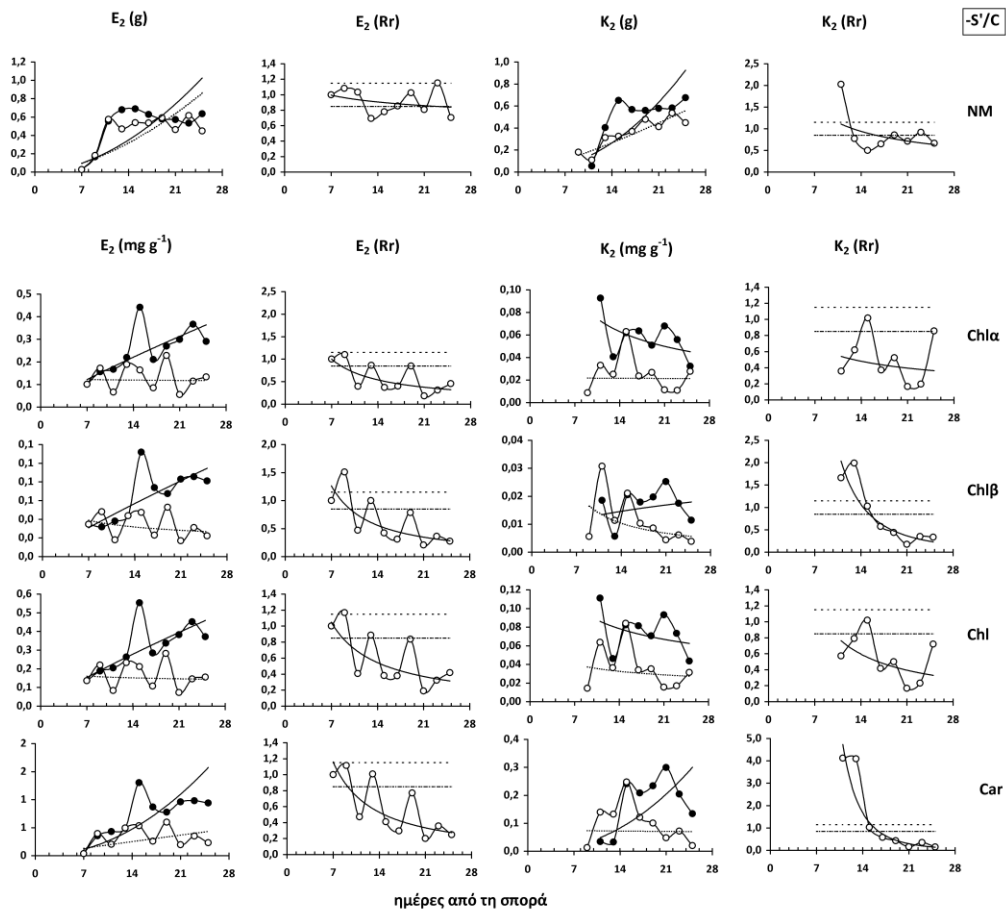


Εικόνα 3.2 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού υπό $-S$ (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο και πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) του 1ου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 1ου φύλλου – Υπό $-Sc$ η χλωροφύλλη-α ακολούθησε πτωτική τάση με αναστροφή της φοράς ταλάντωσης και δραστικό περιορισμό του εύρους ταλάντωσης. Ομοίως και η χλωροφύλλη-β. Αντίθετα τα καροτινοειδή ακολούθησε επίπεδο ταλάντωσης αυξητικό όπως και στο μάρτυρα, με καθυστέρηση της ταλάντωσης κατά 2 ημέρες.

Κολεός 1^{ου} φύλλου – Η ταλάντωση της στάθμης της χλωροφύλλης-α καθυστέρησε εξ αιτίας της μεταχείρισης κατά 2 ημέρες και μείωσε την περίοδο ταλάντωσης χωρίς να επηρεάσει το επίπεδο ταλάντωσης.

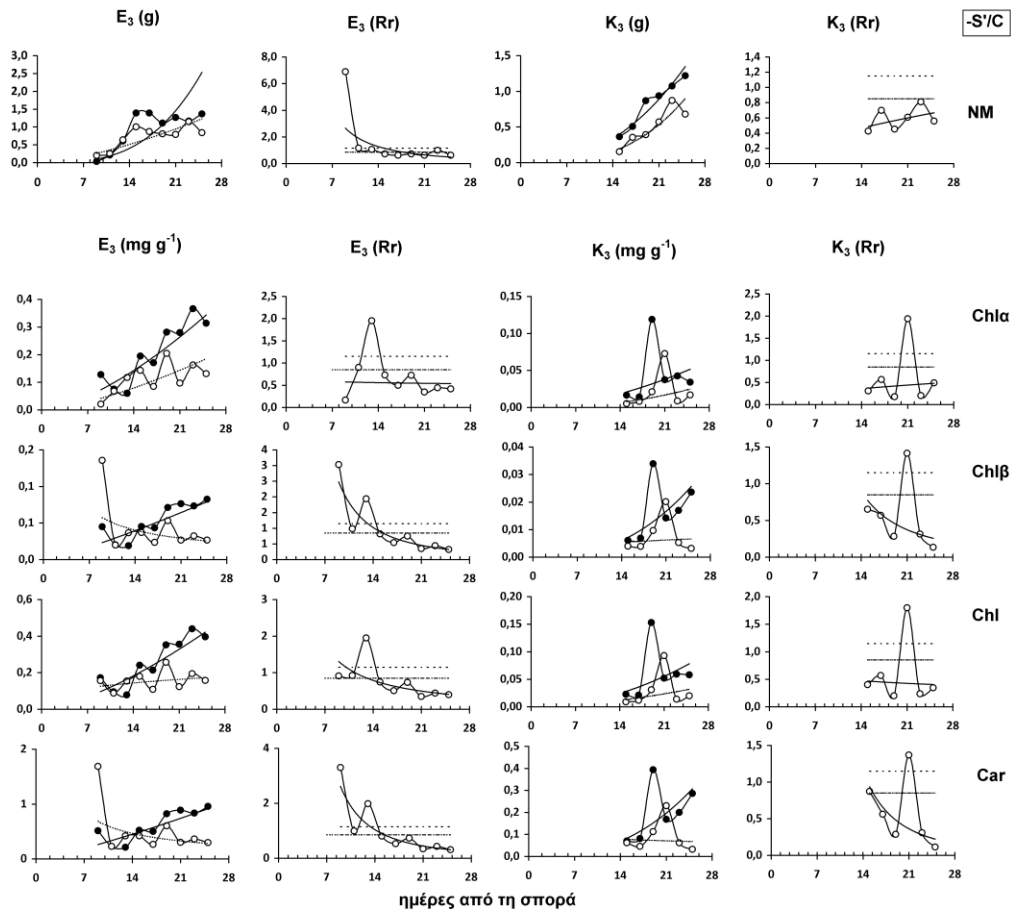
Υπό $-Sc$ η στάθμη χλωροφύλλης-β και καροτινοειδών άρχισε να μειώνεται σταθερά μπαίνοντας στη 2^η εβδομάδα της μεταχείρισης. Συνολικά βλέποντας την απόκριση, εμφανίστηκε συμπεριφορά ταλάντωσης, κάτι που δεν ισχύει για το μάρτυρα.



Εικόνα 3.3 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού υπό -S (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο και πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) του 2ου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Ch1α: χλωροφύλλη-α, Ch1β: χλωροφύλλη-β, Ch1: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 2^{ου} φύλλου – Υπό -Sc η στάθμη της χλωροφύλλης-α ταλαντώθηκε περί το 0,1 mg g⁻¹ με σταθερό εύρος και περίοδο ταλάντωσης. Ομοίως η στάθμη της χλωροφύλλης-β και των καροτινοειδών. Στα καροτινοειδή το επίπεδο ταλάντωσης ήταν αυξητικό με ελαφρά κλίση, ενώ στη χλωροφύλλη-β πτωτικό με ελαφρά κλίση.

Κολεός 2^{ου} φύλλου – Υπό -Sc το όργανο εμφανίστηκε 2 ημέρες νωρίτερα. Η στάθμη της χλωροφύλλης-α εμφάνισε ταλάντωση με μεταβλητό εύρος και σταθερό επίπεδο περί τα 0,02 mg g⁻¹. Η στάθμη της χλωροφύλλης-β και των καροτινοειδών ακολούθησαν διαφορετικό τρόπο ταλάντωσης με πτωτικό επίπεδο και σημαντική εξασθένιση του εύρους μετά από μία εβδομάδα μεταχείρισης.

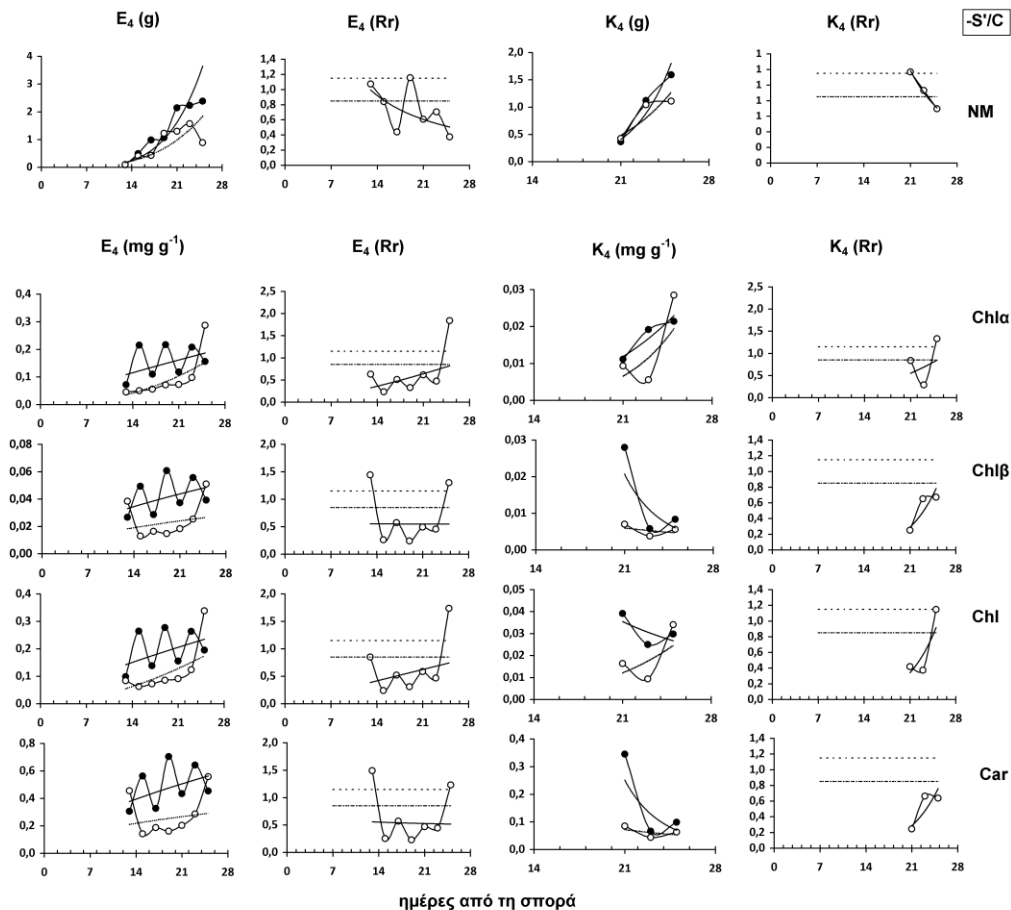


Εικόνα 3.4 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού υπό -S (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο και πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) του Ξου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 3^{ου} φύλλου – Η μεταχείριση -Sc έδωσε μειωμένη στάθμη χλωροφύλλης-α 0,2 φορές αυτής του μάρτυρα και μετά ακολούθησε ταλάντωση με αυξητικό επίπεδο σημαντικά χαμηλότερο αυτού του μάρτυρα και μετατοπισμένη κατά 6 ημέρες σε σχέση με το μάρτυρα.

Η στάθμη χλωροφύλλης-β ήταν αυξημένη κατά 3 φορές ενώ μπήκε σε ταλάντωση 2 ημέρες νωρίτερα από το μάρτυρα και το επίπεδο ταλάντωσης ήταν πτωτικό. Το εύρος της ταλάντωσης εξασθένησε μετά από 12 ημέρες μεταχείρισης. Όμοιο τύπο συμπεριφοράς εμφάνισαν και τα καροτινοειδή.

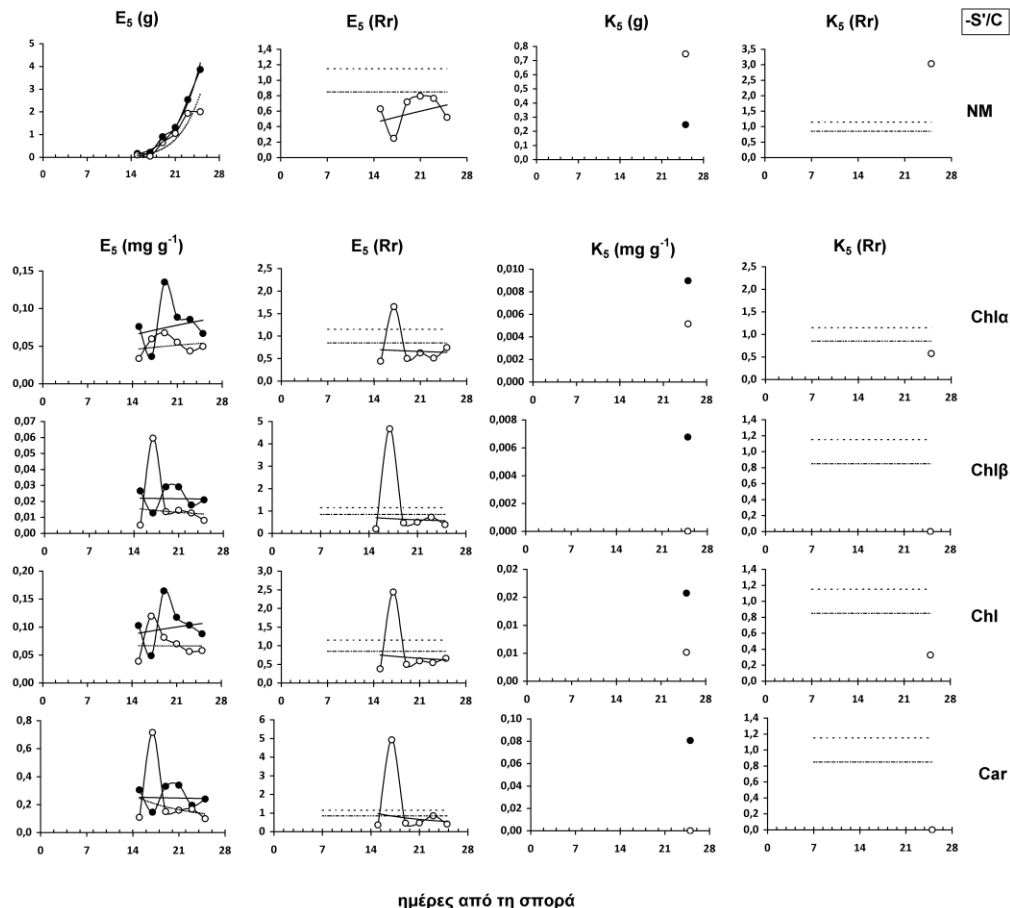
Κολεός 3^{ου} φύλλου – Η στάθμη της χλωροφύλλης-α εμφανίστηκε μετατοπισμένη με καθυστέρηση 2 ημερών ως προς το μάρτυρα και με επίπεδο ταλάντωσης ίδιας κλίσης αλλά σημαντικά χαμηλότερο του μάρτυρα. Η στάθμη μετά μία εβδομάδα ήταν 0,3 φορές του μάρτυρα. Όμοια συμπεριφορά εμφάνισε η δυναμική της στάθμης της χλωροφύλλης-β και των καροτινοειδών.



Εικόνα 3.5 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού υπό -S (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο και πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) του 4ου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chlα: χλωροφύλλη-α, Chlβ: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 4^{ου} φύλλου – Η στάθμη της χλωροφύλλης-α αυξήθηκε ελαφρά αλλά πολύ κάτω από το επίπεδο ταλάντωσης του μάρτυρα, ενώ η ταλάντωση δείχνει να καθυστερεί κατά 10 ημέρες. Ακολουθώς αυξάνει 2 φορές τη στάθμη του μάρτυρα. Στη χλωροφύλλη-β και στα καροτινοειδή η εμφάνιση του οργάνου χαρακτηρίζεται από στάθμη υψηλότερη κατά 1,4 φορές ως προς το μάρτυρα. Μέσα σε 2 ημέρες μειώνεται χαρακτηριστικά στα 0,2 ως προς το μάρτυρα, όπου αυξάνεται αργά χωρίς ταλάντωση ή ισοδύναμα η ταλάντωση καθυστερεί κατά 8 ημέρες. Μετά αυξάνεται πάνω από τη ζώνη αναφοράς.

Κολεός 4^{ου} φύλλου – Η στάθμη της χλωροφύλλης-α εμφάνισε έντονη ταλάντωση υπό -Sc, με επίπεδο ταλάντωσης σημαντικά κάτω από αυτό του μάρτυρα και με αναστροφή της φοράς ταλάντωσης. Η στάθμη της χλωροφύλλης-β και των καροτινοειδών εμφάνισαν ταλάντωση με πολύ περιορισμένο εύρος και χαρακτηριστικά ίδια με αυτά της χλωροφύλλης-α.



ημέρες από τη σπορά

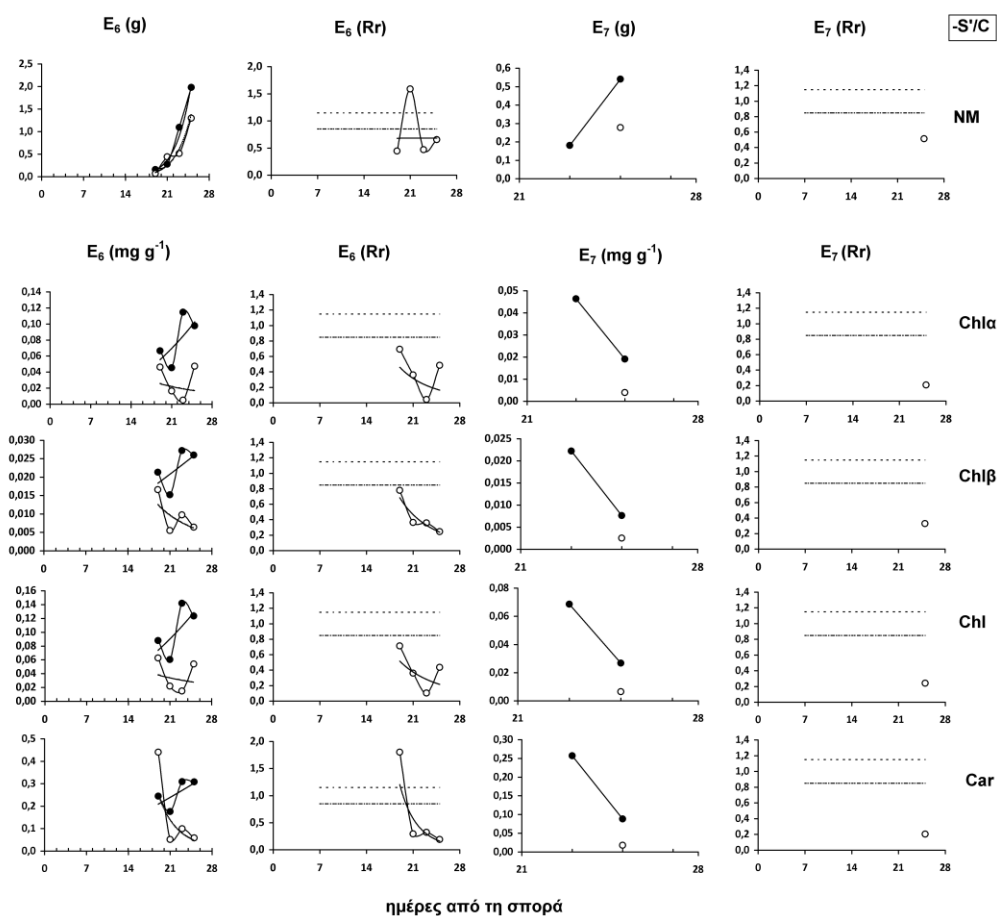
Εικόνα 3.6 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού υπό -S (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο και πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) του 5ου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 5^{ου} φύλλου – Η στάθμη της χλωροφύλλης-α υπό -Sc ταλαντώθηκε με αναστροφή της φοράς ταλάντωσης και με σημαντικά μειωμένο επίπεδο ταλάντωσης.

Η στάθμη της χλωροφύλλης-β επίσης ανέστρεψε τη φορά της ταλάντωσης με εύρος 6 φορές την αρχική στάθμη. Μετά επανήλθε στα αρχικά χαμηλά επίπεδα όπου παρέμεινε σταθερά στο 0,01 mg g⁻¹.

Όμοια συμπεριφορά εμφάνισαν και τα καροτινοειδή με στάθμη 10 φορές μεγαλύτερη αυτής της χλωροφύλλης-β.

Κολεός 5^{ου} φύλλου – Υπό -Sc το όργανο εμφάνισε μειωμένη στάθμη χλωροφύλλης-α κατά 0,6, με ελάχιστη χλωροφύλλη-β και ελάχιστα καροτινοειδή.



Εικόνα 3.7 – Η επίδραση του συνεχούς φωτισμού υπό -S (άδειοι κύκλοι) σε σχέση με την κανονική φωτοπερίοδο και πλήρη θρέψη (γεμάτοι κύκλοι) στο έλασμα (E) του 6ου και 7ου φύλλου. NM: νωπή μάζα, Chla: χλωροφύλλη-α, Chlb: χλωροφύλλη-β, Chl: συνολική χλωροφύλλη, Car: καροτινοειδή. Rr: λόγος απόκρισης.

Έλασμα 6^{ου} φύλλου – Η μεταχείριση μείωσε κατά 0,7 τη στάθμη της χλωροφύλλης-α και της χλωροφύλλης-β, ενώ αύξησε κατά 1,7 τη στάθμη των καροτινοειδών σε σχέση με τον μάρτυρα. Στη συνέχεια οι στάθμες μπήκαν σε ταλάντωση χωρίς αναστροφή της φοράς και με έντονα πτωτικά επίπεδα ταλάντωσης.

Έλασμα 7^{ου} φύλλου – Υπό -Sc το όργανο εμφανίστηκε με καθυστέρηση 2 ημερών και έφερε μειωμένες στάθμες χλωροφύλλης-α κατά 0,2, χλωροφύλλης-β κατά 0,3 και καροτινοειδών κατά 0,2 αυτών του μάρτυρα τη συγκεκριμένη ημέρα.

Δ.ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Συζήτηση

Η παρούσα μελέτη εστίασε στις επιπτώσεις που έχει ο συνεχής φωτισμός σε συνδυασμό με ελλειμματική θρέψη σε θειικά στις φωτοσυνθετικές χρωστικές. Για την βαθύτερη κατανόηση του συγκεκριμένου συνδυασμού επιδράσεων μελετήθηκαν παράλληλα οι αντίστοιχες επιδράσεις υπό κανονική φωτοπερίοδο και πλήρη θρέψη, υπό κανονική φωτοπερίοδο και έλλειψη θειικών από την τροφοδοσία, και υπό συνεχή φωτισμό με πλήρη θρέψη.

1. Ο χρονισμός των εμφανίσεων των οργάνων

Το πρώτο θέμα που μας απασχόλησε φαινολογικά ήταν ο χρονισμός της εμφάνισης των διαφόρων ελασμάτων και των αντίστοιχων κολεών. Από τη συγκριτική μελέτη των πινάκων 1.1, 2.1 και 3.1 προκύπτει κατ'αρχάς ότι οι μεταχειρίσεις επηρέασαν τον χρονισμό της εμφάνισης όπως και την μη-εμφάνιση των οργάνων.

Στη μεταχείριση Cc βλέπουμε αυτή την επίδραση να εστιάζεται στα ελάσματα E4, E5, E6, ενώ δεν εμφανίζεται το E7. Η εμφάνιση των κολεών δεν επηρεάστηκε, αλλά δεν εμφανίστηκε ο K5.

Η μεταχείριση -S εμφάνισε καθυστερήσεις στις εμφανίσεις ελασμάτων και κολεών ήδη από την ημέρα 6 της μεταχείρισης εμφανίζεται ο K2 καθυστερημένα κατά 2 ημέρες. Τα E5, E6, E7 και K3 εμφανίζονται καθυστερημένα επίσης κατά 2 ημέρες. Ενώ θα περιμέναμε ότι η ίδια καθυστέρηση θα έπρεπε να εμφανίζεται και στους κολεούς K4 και K5, εντούτοις αυτοί εμφανίστηκαν στην ώρα τους. Παρατηρούμε όμως ότι οι K3, K4, K5 συγχρόνισαν την εμφάνισή τους 8 ημέρες από την εμφάνιση του αντίστοιχου ελάσματος.

Αντίθετα, στη μεταχείριση -Sc τα όργανα εμφανίστηκαν όπως στο μάρτυρα και στην ώρα τους με δύο εξαιρέσεις, το K2 (που εμφανίστηκε 2 ημέρες νωρίτερα και το E7 που εμφανίστηκε 2 ημέρες αργότερα). Εμφανίστηκαν όμως όλα τα όργανα, που δείχνει ότι η τροφοπενία αναίρεσε την μεμονωμένη επίδραση του συνεχούς φωτισμού.

Για να εμφανιστεί νέο όργανο θα πρέπει να ξεκινήσουν κυτταροδιαίρεσεις στο ακραίο μερίστωμα του βλαστού· και οι κυτταροδιαίρεσεις ξεκινούν με αναπτυξιακό διακόπτη τις κυκλίνες και τις σχετιζόμενες κινάσες. Η γονιδιακή ρύθμιση του διακόπτη επιτυγχάνεται με τη συνδυασμένη δράση ινδολοξικού και κυτοκινινών. Επομένως η μεταχείριση Cc επέδρασε αρνητικά στον συγκεκριμένο συνδυασμό ορμονικών δράσεων. Αυτή την αρνητική επίδραση προφανώς αναίρεσε ο συνδυασμός -Sc, άγνωστο πώς.

2. Η εμφάνιση ζημιών στα όργανα

Το δεύτερο θέμα που μας απασχόλησε επίσης στο φαινολογικό επίπεδο, ήταν αν προκλήθηκαν ζημιές, τότε και σε ποια όργανα. Η απάντηση δόθηκε από τους πίνακες 1.1, 2.1 και 3.1. Εξετάζοντας συνδυαστικά τα ευρήματά μας, βλέπουμε ότι οι ζημιές λόγω της μεταχείρισης Cc εστιάζονται στα νεότερα ελάσματα, από το E4 και μετά, και στον νεότερο κολεό, K4. Η μεταχείριση -S δεν προκάλεσε ζημιές, ενώ

στην μεταχείριση –Sc ζημιές με την έννοια της γήρανσης και κατάρρευσης των οργάνων παρατηρήθηκαν στα παλαιότερα όργανα E0, E1, K0, K1, όχι όμως στο E2 και K2, όργανα ίδιας ηλικίας. Όλα τα υπόλοιπα όργανα δεν εμφάνισαν ζημιές.

3. Οι ταλαντώσεις των αποκρίσεων

Το τρίτο θέμα που προέκυψε από την οπτικοποίηση των αποτελεσμάτων ήταν η εμφάνιση ταλαντωτικής συμπεριφοράς, δηλαδή η εμφάνιση μεγίστων και ελαχίστων με μία διαδοχή. Αυτή την συμπεριφορά προσπαθήσαμε να την προσεγγίσουμε εστιάζοντας στις αλλαγές των παραμέτρων της ταλάντωσης. Αυτές οι παράμετροι περιλαμβάνουν 1) το επίπεδο της ταλάντωσης, 2) την περιοδικότητα της εμφάνισης των μεγίστων και των ελαχίστων, 3) το εύρος της ταλάντωσης, ή πόσο απέχουν τα μέγιστα από τα ελάχιστα, 4) την φορά της ταλάντωσης, δηλαδή πως ξεκινάει η ταλάντωση, αυξητικά ή πτωτικά.

Το επίπεδο της ταλάντωσης δεν ήταν σταθερό, δηλαδή μία ευθεία γραμμή παράλληλη προς τον άξονα του χρόνου. Αντίθετα, ήταν μεταβλητό· έτσι το προσεγγίσαμε προσαρμόζοντας μία συνάρτηση δύναμης ($y=ax^n$), όπου ο εκθέτης δίνει αριθμητικά την απόκλιση από την αντίστοιχη ευθεία με κλίση τον συντελεστή “a”. Στις περισσότερες των περιπτώσεων αποδείχθηκε μία καλή προσέγγιση που συνέβαλε στην οπτικοποίηση της αλλαγής του επιπέδου, που αυτός ήταν και ο στόχος.

Τη διαδοχή στην εμφάνιση μεγίστων και ελαχίστων γύρω από τη συνάρτηση δύναμης που περιγράψαμε αναλυτικά στα αποτελέσματα, θα πρέπει να την αποδώσουμε στην αναπροσαρμογή ή στην απορρύθμιση του ημερήσιου ρολογιού. Το ημερήσιο ρολόι βασίζεται σε πρωτεϊνικό σύστημα το οποίο αντιλαμβάνεται το φως και επιδρά ανασταλτικά στη δράση πρωτεϊνικού συστήματος transfactors. Το συνεχές φως επιδρά στο σύστημα που το λαμβάνει παρατείνοντας τη δράση του. Η ελλειμματική σε θείο τροφοδοσία έχει σαν αποτέλεσμα το φυτό να προσπαθεί να ακολουθήσει το αναπτυξιακό πρόγραμμά του διαχειριζόμενο το ήδη υπάρχον θείο. Οι πρωτεΐνες για να κατασκευαστούν και να λειτουργήσουν χρειάζονται τα δύο θειούχα αμινοξέα, την κυστεΐνη και την μεθειονίνη. Αυτή η ανάγκη καλύτερης διαχείρισης του ήδη υπάρχοντος θείου σχετίζεται επίσης με την βιοσύνθεση των χλωροφυλλών και των καροτινοειδών, η οποία επηρεάζεται τόσο από το φως όσο και από τη θρέψη.

4. Οι σχετικές αναλογίες των φωτοσυνθετικών χρωστικών και η φυσιολογική σημασία των αλλαγών των αναλογιών

Η προσπάθεια της αναπροσαρμογής του ρολογιού και η ανάγκη για αποτελεσματικότερη διαχείριση του ήδη υπάρχοντος θείου (το οποίο κατά την εκδήλωση του αναπτυξιακού προγράμματος αναδεικνύεται ως προοδευτικά εντεινόμενος περιοριστικός παράγοντας) έχει επίπτωση και στη σύνθεση των φωτοσυνθετικών αντενών.

Οι σχετικές αναλογίες των φωτοσυνθετικών χρωστικών αλλάζουν με τη μεταχείριση και αυτό το αναδεικνύουμε καλύτερα με τους επόμενους πίνακες 4.1, 4.2, που εξετάζουν την μεταβολή του λόγου των ποσοτήτων χλωροφύλλης-α προς χλωροφύλλη-β ανά όργανο σε κάθε έλασμα και κολεό μέσα στην κάθε μεταχείριση. Επίσης με τους πίνακες 4.3, 4.4, που εξετάζουν την μεταβολή του λόγου των ποσοτήτων καροτινοειδών προς συνολική χλωροφύλλη ανά όργανο σε κάθε έλασμα και κολεό μέσα στην κάθε μεταχείριση.

Ο τρόπος διάταξης των λόγων μέσα στους πίνακες επιτρέπει να δούμε και την μεταβολή του λόγου ανάλογα με την θέση του ελάσματος και του κολεού του μέσα στη «φυλλωσιά» (κάθετη κατανομή στο χώρο).

Πίνακας 4.1

Ο λόγος χλωροφύλλης-α προς χλωροφύλλη-β για κάθε έλασμα και ημέρα, όπως επηρεάστηκε από την κάθε μεταχείριση.

Μεταχείριση	Έλασμα	Ημέρες									
		7	9	11	13	15	17	19	21	23	25
C	E7									2,1	2,5
	E6							3,1	3,0	4,2	3,8
	E5					2,9	2,8	4,6	3,0	4,8	3,2
	E4				2,7	4,4	3,8	3,6	3,2	3,7	4,0
	E3		2,8	3,7	3,2	4,3	3,9	4,0	3,7	5,0	3,8
	E2	2,9	4,9	4,4	5,0	3,9	2,9	4,0	3,6	4,3	3,6
	E1	2,7	5,1	4,2	4,9	4,8	3,0	4,1	3,2	3,7	3,6
	E0	3,2	4,0	5,8	4,9	4,3	4,0	3,4	3,5	3,1	
Cc	E7										
	E6						1,8				
	E5					2,8	3,3				
	E4				2,4	4,2	3,9	4,0	4,4		
	E3		1,4	2,3	3,4	4,8	4,1	4,6	4,2	4,1	7,8
	E2	2,9	4,9	4,1	4,1	5,6	1,6	4,3	4,5	3,8	5,2
	E1	2,7	5,5	5,1	2,8	5,2	4,3	4,4	4,0	2,6	7,3
	E0	3,2	4,5	4,5	4,6	4,8	4,0	3,4	3,9		
-S	E7										6,0
	E6								3,3	3,7	3,5
	E5						4,5	5,1	4,1	3,4	3,9
	E4				4,2	2,7	5,3	4,4	3,7	3,7	3,3
	E3		0,2	2,3	4,2	4,3	4,3	4,3	3,8	4,0	2,6
	E2	2,9	4,0	3,2	5,0	3,5	4,3	4,0	3,8	4,1	3,3
	E1	2,7	4,5	4,2	4,8	2,2	4,9	4,4	3,9	4,1	3,8
	E0	3,2	4,3	5,3	4,9	3,1	4,0	5,8	1,7	3,5	3,5
-Sc	E7										1,6
	E6							2,8	3,0	0,5	7,4
	E5					6,5	1,0	5,0	3,9	3,4	6,1
	E4				1,2	3,9	3,4	4,8	4,0	3,9	5,6
	E3		0,2	3,4	3,2	3,8	3,6	3,8	3,7	5,0	4,9
	E2	2,9	3,6	3,7	4,3	3,5	3,7	4,3	3,2	3,7	6,0
	E1	2,7	4,6	4,0	3,2	4,1	2,0	12,1			
	E0	3,2	4,6	4,4	2,6	3,9	2,5	7,3			

Στα ελάσματα του μάρτυρα ο λόγος Chla:C

hlb εκτάθηκε από 2,1 (E7, ημ23) μέχρι 5,8 (E0, ημ11) με μέσον όρο 3,6. Η μεταχείριση Cc χαρακτηρίστηκε από ελάχιστο 1,4 (E3, ημ9), μέσο 4,1 (αύξηση κατά 13,9%) και μέγιστο 7,8 (E3, ημ25). Στη μεταχείριση -S ο λόγος Chla:Chlb εκτάθηκε από 0,2 (E3, ημ9) μέχρι 6,0 (E7, ημ25) στα ελάσματα με μέσον όρο 3,8 (αύξηση κατά 5,6%), ενώ η μεταχείριση -Sc χαρακτηρίστηκε από ελάχιστο 0,2 (E3, ημ9), μέσο 3,8 (αύξηση κατά 5,6%) και μέγιστο 12,1 (E1, ημ19).

Οι μεταχειρίσεις αύξησαν τους μέσους όρους των λόγων. Η μεγαλύτερη αύξηση παρατηρήθηκε υπό συνεχή φωτισμό και πλήρη θρέψη κατά 13,9% ως προς το μάρτυρα. Αντίθετα οι μεταχειρίσεις -S και -Sc εμφάνισαν τον ίδιο μέσο όρο, αυξημένο κατά 5,6% ως προς το μάρτυρα. Οι οριακές τιμές εντοπίζονται στις άκρες των κατανομών.

Πίνακας 4.2

Ο λόγος χλωροφύλλης-α προς χλωροφύλλη-β για κάθε κολεό και ημέρα, όπως επηρεάστηκε από την κάθε μεταχείριση.

Μεταχείριση	Κολεός	Ημέρες									
		7	9	11	13	15	17	19	21	23	25
C	K7										
	K6										
	K5										1,3
	K4								0,4	3,3	2,6
	K3					2,7	2,1	3,5	2,6	2,5	1,4
	K2			5,0	7,1	3,0	3,6	2,6	2,7	3,2	2,8
	K1	2,4	3,5	3,6	3,4	3,0	2,3	2,8	1,9	1,1	
	K0	1,7	3,3	3,4	3,3	2,3	3,0	3,1	2,4	2,7	
Cc	K7										
	K6										
	K5										
	K4								1,0		
	K3					1,4	2,0	2,3	3,2	2,3	4,8
	K2			1,2	2,5	3,5	2,5	2,3	3,1	2,5	4,6
	K1		0,4	3,5	2,8	3,9	3,2	2,6	3,5	3,1	5,4
	K0	1,7	3,3	3,4	3,3	2,3	3,0	3,1	2,4	2,7	
-S	K7										
	K6										
	K5										2,1
	K4								3,6	2,7	2,5
	K3						2,7	2,9	3,1	2,5	2,3
	K2				2,4	3,0	3,1	3,2	2,9	2,6	2,5
	K1		2,0	3,8	3,8	3,3	3,2	2,8	2,9	2,3	4,9
	K0	1,7	2,2	1,5	3,1	2,3	3,1	3,2	1,1	2,0	2,7
-Sc	K7										
	K6										
	K5										
	K4								1,3	1,5	5,1
	K3					1,3	2,1	2,2	3,6	1,6	5,3
	K2		1,6	1,1	2,2	3,0	2,3	3,1	2,6	1,8	7,2
	K1		2,5	3,1	2,7	4,6	2,2	3,3			
	K0	1,7	3,5	3,0	1,7	2,5	2,1	3,7			

Στους κολεούς του μάρτυρα ο λόγος Chla:Chlb εκτάθηκε από 0,4 (K3, ημ11) μέχρι 7,1 (K2, ημ13) με μέσον όρο 2,9. Η μεταχείριση Cc χαρακτηρίστηκε από ελάχιστο 0,4 (K1, ημ9), μέσο 2,7 (μείωση κατά 6,9%) και μέγιστο 5,4 (K1, ημ25). Στη μεταχείριση -S ο λόγος Cha:Chb εκτάθηκε από 1,1 (K0, ημ21) μέχρι 4,9 (K1, ημ25) με μέσον όρο 2,6 (μείωση κατά 10,4%), ενώ η μεταχείριση -Sc χαρακτηρίστηκε από ελάχιστο 1,1 (K2, ημ11), μέσο 2,7 (μείωση κατά 6,9%) και μέγιστο 7,2 (K1, ημ25).

Σε αντίθεση με τα ελάσματα, μεταχειρίσεις μείωσαν τους μέσους όρους των λόγων Chla:Chlb στους κολεούς. Η μεγαλύτερη μείωση παρατηρήθηκε υπό -S κατά 10,4% ως προς το μάρτυρα. Αντίθετα οι μεταχειρίσεις Cc και -Sc εμφάνισαν τον ίδιο μέσο όρο, μειωμένο κατά 6,9% ως προς το μάρτυρα. Οι οριακές τιμές επίσης εντοπίστηκαν στις άκρες των κατανομών.

Στη συνέχεια παραθέτουμε τα αντίστοιχα στατιστικά στοιχεία της δυναμικής του λόγου καροτινοειδών προς συνολική χλωροφύλλη.

Στα ελάσματα του μάρτυρα ο λόγος εκτάθηκε από 0,1 (E1, ημ7) μέχρι 3,8 (E7, ημ23) με μέσον όρο 2,2. Η μεταχείριση Cc χαρακτηρίστηκε από ελάχιστο 0,1 (E1, ημ7), μέσο 2,1 (μείωση κατά 4,5%) και μέγιστο 5,1 (E3, ημ9). Στη μεταχείριση -S ο λόγος καροτινοειδών προς συνολική χλωροφύλλη εκτάθηκε από 0,1 (E1, ημ7) μέχρι 9,9 (E3, ημ9) στα ελάσματα με μέσον όρο 2,5 (αύξηση κατά 13,6%), ενώ η μεταχείριση -

Sc χαρακτηρίστηκε από ελάχιστο 0,1 (E1, ημ7), μέσο 2,7 (αύξηση κατά 22,7%) και μέγιστο 10,8 (E3, ημ9).

Οι μεταχειρίσεις -S αύξησαν τους μέσους όρους των λόγων. Η μεγαλύτερη αύξηση παρατηρήθηκε υπό συνεχή φωτισμό και -S κατά 22,7% ως προς το μάρτυρα. Αντίθετα η μεταχείριση Cc εμφάνισε μείωση κατά 4,5% ως προς το μάρτυρα. Οι οριακές τιμές εντοπίστηκαν τις πρώτες ημέρες των μεταχειρίσεων (ημ7 και ημ9).

Πίνακας 4.3

Ο λόγος καροτινοειδών προς συνολική χλωροφύλλη για κάθε έλασμα και ημέρα, όπως επηρεάστηκε από την κάθε μεταχείριση.

Μεταχείριση	Έλασμα	Ημέρες									
		7	9	11	13	15	17	19	21	23	25
C	E7									3,8	3,3
	E6							2,8	2,9	2,2	2,5
	E5					3,0	3,0	2,0	2,9	1,9	2,7
	E4				3,1	2,1	2,4	2,5	2,8	2,4	2,3
	E3		3,0	2,4	2,7	2,2	2,3	2,3	2,5	1,9	2,4
	E2	0,3	1,9	2,1	1,9	2,4	3,1	2,3	2,5	2,2	2,5
	E1	0,1	1,9	2,2	1,9	2,0	2,9	2,3	2,8	2,5	2,5
	E0	0,2	2,3	1,7	1,9	2,2	2,3	2,7	2,6	2,9	
Cc	E7										
	E6						4,1				
	E5					3,1	2,6				
	E4				3,3	2,2	2,3	2,4	2,1		
	E3		5,1	2,0	2,6	2,0	2,2	2,1	2,2	2,3	1,2
	E2	0,3	1,9	2,2	2,2	1,7	4,6	2,2	2,1	2,4	1,9
	E1	0,1	1,7	1,9	3,1	1,8	2,2	2,2	2,1	3,4	1,3
	E0	0,2	1,6	2,1	2,0	1,6	2,3	2,6	2,3		
-S	E7										1,3
	E6								2,7	2,4	2,6
	E5						2,0	1,8	2,3	2,6	2,3
	E4				3,2	3,1	1,8	2,1	5,8	2,5	2,7
	E3		9,9	3,3	2,2	2,1	2,1	2,2	2,4	2,3	3,2
	E2	0,3	4,7	2,8	1,7	2,7	1,8	2,6	2,4	2,9	2,9
	E1	0,1	2,1	2,2	2,0	3,7	1,9	2,1	2,3	2,3	2,4
	E0	0,2	2,1	1,8	1,9	2,8	2,3	1,6	4,0	2,6	2,6
-Sc	E7										2,8
	E6							7,0	2,3	6,7	1,1
	E5					2,8	6,0	1,8	2,3	3,0	1,7
	E4				5,5	2,3	2,6	1,9	2,2	2,3	1,6
	E3		10,8	2,6	2,7	2,3	2,4	2,3	2,4	1,9	1,9
	E2	0,3	1,8	2,4	2,1	2,5	2,4	2,1	2,7	2,4	1,5
	E1	0,1	1,2	2,3	2,8	2,2	3,9	9,0			
	E0	0,2	4,6	2,2	3,3	2,4	3,2	1,2			

Στους κολεούς του μάρτυρα ο λόγος Car:Chl εκτάθηκε από 0,2 (K0, ημ7) μέχρι 8,8 (K4, ημ21) με μέσον όρο 2,8. Η μεταχείριση Cc χαρακτηρίστηκε από ελάχιστο 0,2 (K0, ημ7), μέσο 3,1 (αύξηση κατά 10,7%) και μέγιστο 8,6 (K1, ημ9). Στη μεταχείριση -S ο λόγος εκτάθηκε από 0,2 (K0, ημ7) μέχρι 5,5 (K0, ημ21) με μέσον όρο 2,9 (αύξηση κατά 3,6%), ενώ η μεταχείριση -Sc χαρακτηρίστηκε από ελάχιστο 0,0 (K5, ημ25, δηλαδή τη συγκεκριμένη ημέρα δεν εκχυλίστηκαν καροτινοειδή), μέσο 2,8 (όπως και στον μάρτυρα) και μέγιστο 6,7 (K3, ημ15). Άλλωστε ο συγκεκριμένος κολεός μόλις είχε εμφανιστεί).

Οι μεταχειρίσεις Cc και -S αύξησαν τους μέσους όρους των λόγων καροτινοειδών στους κολεούς. Η μεγαλύτερη αύξηση παρατηρήθηκε υπό Cc κατά 10,7% ως προς το μάρτυρα. Αντίθετα η μεταχείριση -Sc εμφάνισε τον ίδιο μέσο όρο με τον μάρτυρα. Οι οριακές τιμές επίσης εντοπίστηκαν στις άκρες των κατανομών.

Πίνακας 4.4

Ο λόγος καροτινοειδών προς συνολική χλωροφύλλη για κάθε κολεό και ημέρα, όπως επηρεάστηκε από την κάθε μεταχείριση.

Μεταχείριση	Κολεός	Ημέρες									
		7	9	11	13	15	17	19	21	23	25
C	K7										
	K6										
	K5										5,1
	K4								8,8	2,7	3,3
	K3					3,1	3,9	2,6	3,3	3,4	4,9
	K2			0,3	0,7	2,9	2,6	3,3	3,2	2,8	3,1
	K1		3,4	2,6	2,5	2,6	2,9	3,7	3,1	4,2	5,6
	K0	0,2	2,7	2,6	2,7	3,5	2,9	2,8	3,4	3,0	
Cc	K7										
	K6										
	K5										
	K4								6,1		
	K3					1,9	3,5	3,6	2,8	3,4	2,0
	K2			5,4	3,4	2,6	3,4	3,6	2,9	3,3	2,0
	K1		8,6	2,6	3,1	2,4	2,8	3,3	2,6	2,8	1,7
	K0	0,2	4,2	2,9	3,4	1,8	2,9	5,1	3,6		
-S	K7										
	K6										
	K5										
	K4								2,5	3,0	3,4
	K3						3,1	3,0	2,9	3,4	3,6
	K2				3,4	3,0	2,9	2,8	3,0	3,3	3,3
	K1		3,9	2,4	2,4	2,7	2,8	3,1	3,0	3,7	2,0
	K0	0,2	3,7	4,7	2,8	3,5	2,8	2,7	5,5	4,0	3,1
-Sc	K7										
	K6										
	K5										0,0
	K4								5,2	4,7	1,9
	K3					6,7	3,8	3,7	2,5	4,4	1,6
	K2		0,9	2,2	3,6	2,9	3,6	2,8	3,1	4,2	0,6
	K1		2,7	2,8	3,1	2,0	3,7	2,7			
	K0	0,2	1,8	2,9	4,3	3,4	3,9	2,3			

Τι μπορεί να δηλώνουν αυτές οι μεταβολές των λόγων; Ποια προσαρμοστική σκοπιμότητα εξυπηρετούν; Μία παρατήρηση που θα πρέπει να αναφέρουμε σε αυτό το σημείο είναι ότι η δυναμική των καροτινοειδών και της χλωροφύλλης-β ήταν πανομοιότυπες στην πλειονότητα των χρονοσειρών απόκρισης που εξετάσαμε. Τι μπορεί να δηλώνει αυτός ο συγχρονισμός της δυναμικής των καροτινοειδών με αυτή της χλωροφύλλης-β; Επίσης, τα καροτινοειδή χονδρικά εμφάνιζαν 10πλάσια την συγκέντρωση της χλωροφύλλης-β.

Κατά την βιβλιογραφική αναζήτηση πάνω στο πως επηρεάζει ο συνδυασμός της έλλειψης θείου υπό συνεχή φωτισμό τις φωτοσυνθετικές χρωστικές, δεν βρήκαμε σχετικές αναφορές. Στον αραβόσιτο, είναι γνωστή η συνέργεια ανάμεσα στα επίπεδα αζώτου και στα επίπεδα θείου, καθώς και η κατανομή της ολικής χλωροφύλλης ανα φύλλο (Bouranis et al. 2003, 2008), οπότε με την παρούσα εργασία προσθέσαμε δεδομένα επί της δυναμικής συμπεριφοράς της χλωροφύλλης-α σε σχέση με τη χλωροφύλλη-β και τα καροτινοειδή. Η θρεπτική κατάσταση του φύλλου σε άζωτο επηρεάζει τόσο την ικανότητά του να απορροφά φως με τις χρωστικές των αντενών, όσο και την ικανότητα να χρησιμοποιεί το φως με τη φωτοσυνθετική αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων. Η επίδραση του αζώτου στη χλωροφύλλη και στα καροτινοειδή έχει μελετηθεί σε φύλλα μηλιάς (Cheng 2003). Αυξανόμενες συγκεντρώσεις αζώτου (0-20 mM σε διάλυμα Hoagland

αύξησαν την συγκέντρωση χλωροφυλλών, ξανθοφυλλών, λουτεΐνης, ολικού καροτινίου και νεοξανθίνης, με τη συγκέντρωση να εκφράζεται ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου. Σε χαμηλά επίπεδα θρέψης αζώτου ο λόγος των ξανθοφυλλών προς χλωροφύλλη και λουτεΐνης προς χλωροφύλλη ήταν υψηλότερος σε σχέση με τα κανονικά επίπεδα αζώτου.

Οι χλωροφύλλες και τα καροτινοειδή σχετίζονται βιοσυνθετικά μέσω της πορείας του ισοπεντενοειδών (γι' αυτό και ονομάζονται και χρωστικές πρενυλίου (Lichtenhaler 1987). Οι χλωροφύλλες των ανωτέρων φυτών αποτελούνται από την χλωροφύλλη-α, που αποτελεί το κύριο κλάσμα, και από την χλωροφύλλη-β. Ο λόγος α/β είναι της τάξης του 3:1. Οι συνθήκες ανάπτυξης και οι περιβαλλοντικοί παράγοντες τροποποιούν τον λόγο χλωροφύλλης-α/β. Η ομάδα των κύριων φυτικών καροτινοειδών περιλαμβάνει μη-οξυγονούχα καροτίνια και τις ξανθοφύλλες, οι οποίες περιέχουν οξυγόνο σε διάφορες μορφές, όπως υδρόξυ- και επόξυ-ομάδες. Τα καροτινοειδή των λειτουργικών χλωροπλαστών περιέχουν β-καροτίνιο, λουτεΐνη, βιολαξανθίνη και νεοξανθίνη ως κύρια και κανονικά συστατικά των φωτοσυνθετικά ενεργών θυλακοειδών. Οι ξανθοφύλλες ανθεραξανθίνη, ζεαξανθίνη όπως και το εποξειδίο της λουτεΐνης αποτελούν μικρό κλάσμα των καροτινοειδών (Lichtenhaler 1987). Στην παρούσα εργασία παραλάβαμε ποσοτικά και προσδιορίσαμε την χλωροφύλλη-α, την χλωροφύλλη-β και τα καροτινοειδή με τη χρήση DMSO (Michelle A. Tait & David S. Hik 2003).

Ο κύκλος των ξανθοφυλλών είναι μία ευέλικτη διεργασία, η οποία ανταποκρίνεται όχι μόνο στις συνθήκες φωτισμού (όπως οι τροποποιήσεις της φωτοπερίοδου και εναλλαγή φωτός-σκιάς), αλλά και σε συνδυασμό με άλλους περιβαλλοντικούς παράγοντες, όπως η θερμοκρασία, η έλλειψη νερού και η διαθεσιμότητα των θρεπτικών (Kyriarissis et al. 2000). Σύμφωνα με τη θεωρία της άριστης κατανομής αζώτου μέσα στο φύλλο, ο λόγος χλωροφύλλης α/β αυξάνει όταν μειώνεται η συγκέντρωση αζώτου. Οι Kitajima and Hogan (2003) επιβεβαίωσαν αυτή τη θεωρία και επιπλέον έδειξαν ότι η συνολική συγκέντρωση χλωροφύλλης μειώνεται με τον περιορισμό του αζώτου. Ο λόγος χλωροφύλλης α/β είναι χρήσιμος δείκτης της κατανομής αζώτου μέσα στο φύλλο, επειδή αντανακλά τον λόγο PSII προς LHCI. Υπό συνθήκες έλλειψης αζώτου, υπό κανονικό ή υψηλό φωτισμό, μειώνεται το άζωτο που επενδύεται στη rubisco και ενισχύεται το ποσοστό αζώτου που κατανέμεται στο PSII, ενώ το άζωτο που κατανέμεται στο LHCI παραμένει στα ίδια επίπεδα. Έτσι ο λόγος PSII προς LHCI αυξάνει με μείωση της διαθεσιμότητας του αζώτου και αυτό αντανακλάται με αύξηση του λόγου χλωροφύλλης α/β (Kitajima and Hogan 2003).

Οι ταλαντώσεις των συγκεντρώσεων θα μπορούσαν να ερμηνευτούν ως εξής: η έλλειψη θείου σχετίζεται με την παραγωγή ενεργών μορφών οξυγόνου (Bouranis et al. 2007). Τα καροτινοειδή παίζουν βασικό ρόλο στην φωτοπροστασία των θυλακοειδών (Young 1991) από την περοξειδωση των λιπιδίων, αποσβήνοντας την τριπλέτα της χλωροφύλλης και την απλέτα του οξυγόνου (Choudhury and Behera 2001). Από την 6^η ημέρα της έλλειψης θείου, αρχίζει να επάγεται έλλειψη αζώτου (Bouranis et al. 2003). Οι περιοδικές καταστροφές των καροτινοειδών και των χλωροφυλλών τείνουν να αναπληρωθούν, αλλά στο ενδιάμεσο αλλάζει η αναλογία

τους, όπως προσεγγίστηκε παραπάνω, άγνωστο πως και έτσι προκύπτει αλλαγή στο επίπεδο συγκέντρωσης της κάθε χρωστικής που εξετάσαμε.

Ε.ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Συμπεράσματα

Από τα ευρήματα της μελέτης προέκυψε ότι οι μεταχειρίσεις επηρέασαν τον χρονοισμό της εμφάνισης όπως και την μη-εμφάνιση των οργάνων. Οι λόγοι χλωροφύλλης-α προς χλωροφύλλη-β, όπως και οι λόγοι καροτινοειδών προς συνολική χλωροφύλλη αποδείχθηκαν χρήσιμοι δείκτες απόκρισης στην κάθε μεταχείριση. Η δυναμική των προσαρμογών στους κολεούς ήταν διαφορετική από αυτή των ελασμάτων.

Για τη μεταχείριση υπό συνεχή φωτισμό και πλήρη θρέψη

- Η επίδραση εστιάζεται στα ελάσματα E4, E5, E6, ενώ δεν εμφανίζεται το E7. Η εμφάνιση των κολεών δεν επηρεάστηκε, αλλά δεν εμφανίστηκε ο K5.
- Ζημιές λόγω της μεταχείρισης Cc εστιάζονται στα νεότερα ελάσματα από το E4 και μετά, και στον νεότερο κολεό K4.
- Στα ελάσματα ο λόγος Ch1a:Ch1b εμφάνισε γενικό μέσο όρο 4,1 (αύξηση κατά 13,9%), ενώ στους κολεούς 2,7 (μείωση κατά 6,9%).
- Στα ελάσματα ο λόγος Car:Ch1 εμφάνισε αντίστοιχο μέσο όρο 2,1 (μείωση κατά 4,5%), ενώ στους κολεούς 3,1 (αύξηση κατά 10,7%).

Για τη μεταχείριση με έλλειψη θειικών από την τροφοδοσία των θρεπτικών υπό κανονική φωτοπερίοδο

- Η μεταχείριση -S εμφάνισε καθυστερήσεις στις εμφανίσεις των ελασμάτων E5, E6, E7, και κολεών K2, K3 κατά 2 ημέρες.
- Η μεταχείριση -S δεν προκάλεσε ζημιές.
- Στα ελάσματα ο λόγος Ch1a:Ch1b εμφάνισε μέσο όρο 3,8 (αύξηση κατά 5,6%), ενώ στους κολεούς μέσον όρο 2,6 (μείωση κατά 10,4%).
- Στα ελάσματα ο λόγος Car:Ch1 εμφάνισε μέσο όρο 2,5 (αύξηση κατά 13,6%), ενώ στους κολεούς μέσο όρο 2,9 (αύξηση κατά 3,6%).

Για τη μεταχείριση υπό συνεχή φωτισμό σε συνδυασμό με έλλειψη θειικών από την τροφοδοσία των θρεπτικών

- Στη μεταχείριση -Sc τα όργανα εμφανίστηκαν όπως στο μάρτυρα και στην ώρα τους με δύο εξαιρέσεις (K2, E7) που δείχνει ότι η τροφοπενία αναίρεσε την μεμονωμένη επίδραση του συνεχούς φωτισμού.
- Ζημιές με την έννοια της γήρανσης και κατάρρευσης των οργάνων παρατηρήθηκαν στα παλαιότερα όργανα E0, E1, K0, K1.
- Στα ελάσματα ο λόγος Ch1a:Ch1b εμφάνισε μέσον όρο 3,8 (αύξηση κατά 5,6%), ενώ στους κολεούς μέσον όρο 2,7 (μείωση κατά 6,9%).
- Στα ελάσματα ο λόγος Car:Ch1 εμφάνισε μέσο όρο 2,7 (αύξηση κατά 22,7%), ενώ στους κολεούς μέσο όρο 2,8 (όπως και στον μάρτυρα).

ΣΤ. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Arthur, J.M. et al. (1930) Some effects of artificial climates on the growth and chemical composition of plants. *Am. J. Bot.* 17, 416–482
- Arthur, J.M. (1936) Plant growth in continuous illumination. In *Biological Effects of Radiation* (Duggar, B.M.,ed.), pp.715–725, McGraw-Hill Book Company
- Bae, G.and Choi, G.(2008) Decoding of light signals by plant phytochromes and their interacting proteins. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 281–311
- Baker, R.F. and Braun, D.M. (2008) Tie-dyed2 functions with Tie-dyed1 to promote carbohydrate export from maize leaves. *Plant Physiol.* 146, 1085–1097
- Berry G.J., Aitken Y. (1979) Effect of photoperiod and temperature on flowering in pea (*Pisum sativum* L.) *Australian Journal of Plant Physiology* 6, 573-587
- Bradley F.M., Janes H.W. (1985) Carbon partitioning in tomato leaves exposed to continuous light. *Acta Horticulturae* 174, 293-302
- Braun, D.M. et al. (2006) Tie-dyed1 regulates carbohydrate accumulation in maize leaves. *Plant Physiol.* 142, 1511–1522
- Bouranis D.L., S.N. Chorianopoulou, V.E. Protonotarios, V.F. Siyiannis, L. Hopkins, M.J. Hawkesford (2003). Leaf responses of young iron-inefficient maize plants to sulfur deprivation. *Journal of Plant Nutrition* 26, 1189-1202.
- Bouranis D.L., P. Buchner, S.N. Chorianopoulou, L.Hopkins, V.E. Protonotarios, V.F. Siyiannis, M.J. Hawkesford (2008). Chapter 1 - Responses to sulfur limitation in maize. In: *Sulfur assimilation and abiotic stress in plants* (N.A. Khan, S. Singh, S. Umar Eds.), Springer, pp. 1-19.
- Bouranis D.L., S.N. Chorianopoulou, V.E. Protonotarios, V.F. Siyiannis, M.J. Hawkesford (2007). Localization of reactive oxygen species and lignification in leaves of young sulphate-deprived maize plants. *Functional Plant Science and Biotechnology* 1(2): 347-354.
- Cakmak, I. and Kirkby, E.A. (2008) Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. *Physiol. Plant.* 133, 692–704
- Cao W., Tibbitts T.W. (1991) Physiological responses in potato plants under continuous irradiation. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 116 (3) , 525-527

- Cao W., Tibbitts T.W., Wheeler R.M. (1994) Carbon dioxide interactions with irradiance and temperature in potatoes. *Advances in Space Research* 14, 243-250
- Cheng L. (2003). Xanthophyll cycle pool size and composition in relation to the nitrogen content of apple leaves. *Journal of Experimental Botany* 54, 385-393.
- Choudhury N.K., R.K. Behera (2001). Photoinhibition of photosynthesis: Role of carotenoids in photorespiration of chloroplast constituents. *Photosynthetica* 39, 481-488.
- Costes C., Milhet Y. (1970) Etude photophysiological du poivron: effets de la lumière artificielle et du gaz carbonique sur la croissance et sur la production de fruits sous serre, INRA , Versailles, France, 45 pp (Abstract)
- Covington, M. et al. (2008) Global transcriptome analysis reveals circadian regulation of key pathways in plant growth and development. *Genome Biol.* 9, R130
- Craker L.E., Seibert M. (1982) Light energy requirements for controlled environment growth of lettuce and radish. *Transactions of the ASAE* 25, 214-216
- Craker L.E., Seibert M., Clifford J.T. (1983) Growth and development of radish (*Raphanus sativus* L.) under selected light environments. *Annals of Botany* 51, 59-64
- Cushman, K.E. and Tibbitts, T.W. (1996) Size of tuber propagule influences injury of 'Kennebec' potato plants by constant light. *HortScience* 31, 1164–1166
- Cushman, K.E. and Tibbitts, T.W. (1998) The role of ethylene in the development of constant-light injury of potato and tomato. *J. Am.Soc. Hort. Sci.* 123, 239–245
- Danon, A. et al. (2006) Cryptochrome-1-dependent execution of programmed cell death induced by singlet oxygen in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl.Acad.Sci.U.S.A.* 103, 17036–17041
- Darrow, G.M. (1933) Tomatoes, berries and other crops under continuous light in Alaska. *Science* 78, 370
- Davydenko OG, Zhmurko VV, Goloenko DV, Rozenzveig VE, Shablinskaja OV (2004) Izuchenie fotoperiodizma rannespelyh sortov soi. *Selekcija I nasinnictvo* 88, 151-162 (Abstract)
- Demers DA (1998) Photosynthèse et métabolisme carboné de plants de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) et de poivron (*Capsicum annuum* L.) cultivés sous de longues photoperiods. PhD thesis, Université Laval, Ste-Foy, Québec, Canada, 98 pp (Abstract)

- Demers D.A., Gosselin A. (1999) Supplemental lighting of greenhouse vegetables: limitations and problems related to long photoperiods. *Acta Horticulturae* 481 , 469-473
- Demers D.A., Gosselin A. (2002) Growing greenhouse tomato and sweet pepper under supplemental lighting: optimal photoperiod, negative effects of long photoperiod and their causes. *Acta Horticulturae* 580 , 83-88
- Demers D.A., Dorais M., Wien H.C., Gosselin A. (1998a) Effects of supplemental light duration on greenhouse tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants and fruit yields. *Scientia Horticulturae* 74 , 295-306
- Demers D.A., Dubé S., Yelle S., Gosselin A. (1995) Effects of continuous lighting and light spectral composition on photosynthesis and related processes of greenhouse-grown tomato and pepper plants. *Horticultural Science* 30 , 195-914
- Demers, D.A. and Gosselin, A. (2002) Growing greenhouse tomato and sweet pepper under supplemental lighting: optimal photoperiod, negative effects of long photoperiod and their causes. *Acta Hort.* 580, 83–88
- Dodd, A.N. et al. (2005) Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science* 309, 630–633
- Dorais M (1992) Aspects cultureux et physiologiques de la tomate et du poivron de serre soumis à un éclairage d'appoint. PhD thesis, Faculté des Études Supérieures, Université Laval, Québec, Canada, 172 pp (Abstract)
- Dorais M., Carpentier R., Yelle S., Gosselin A. (1995) Adaptability of tomato and pepper leaves to changes in photoperiod: Effects on the composition and function of the thylakoid membrane. *Physiologia Plantarum* 94 , 692-700
- Dorais, M. et al. (1996) Influence of extended photoperiod on photosynthate partitioning and export in tomato and pepper plants. *N. Z. J. Crop Hortic.Sci.* 24, 29–37
- Dorais, M. and Gosselin, A. (2002) Physiological response of greenhouse vegetable crops to supplemental lighting. *Acta Hort.* 580, 59–67
- Facella, P. et al. (2008) Diurnal and circadian rhythms in the tomato transcriptome and their modulation by cryptochrome photoreceptors. *PLoS ONE* 3, e2798
- Fukuda N., Suzuki K., Ikeda H. (2000) Effects of supplemental lighting from 23:00 to 7:00 on growth of vegetables cultured by NFT. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 69 (1) , 76-83

- Gestel N.C., Nesbit A.D., Gordon E.P., Green C., Pare P.W., Thompson L., Peffley EB, Tissue DT (2005) Continuous light may induce photosynthetic downregulation in onion – consequences for growth and biomass partitioning. *Physiologia Plantarum* 125 , 235-246
- Gislerød HR, Eidsten IM, Mortensen LM (1989) The interaction of daily lighting period and light intensity on growth of some greenhouse plants. *Scientia Horticulturae* 38 , 295-304
- Globig S, Rosen I, Janes HW (1997) Continuous light effects on photosynthesis and carbon metabolism in tomato. *Acta Horticulturae* 418 , 141-152
- Gould, P.D. et al. (2006) The molecular basis of temperature compensation in the *Arabidopsis* circadian clock. *Plant Cell* 18, 1177–1187
- Graf, A. et al. (2010) Circadian control of carbohydrate availability for growth in *Arabidopsis* plants at night. *Proc. Natl .Acad. Sci. U.S.A.* 107, 9458–9463
- Gvozdeva SN (1981) Kul'tivirovanie rastenij podsolnechnika v uslovijah fitotrona s cel'ju uskorenija selekcionnogo processa. VNIIMK, Krasnodar (Abstract)
- Hay RKM, Heide OM (1983) Specific photoperiodic stimulation of dry matter production in high-latitude cultivar of *Poa pratensis*. *Physiologia Plantarum* 57, 135-142
- Hermans, C. and Verbruggen, N. (2005) Physiological characterization of Mg deficiency in *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp .Bot.* 56, 2153–2161
- Hermans, C. et al. (2010) Systems analysis of the responses to long- term magnesium deficiency and restoration in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.* 187, 132–144 63
- Hermans, C. et al. (2010) Early transcriptomic changes induced by magnesium deficiency in *Arabidopsis thaliana* reveal the alteration of circadian clock gene expression in roots and the triggering of abscisic acid-responsive genes. *New Phytol.* 187, 119–131
- Highkin, H.R. and Hanson, J.B. (1954) Possible interaction between light-dark cycles and endogenous daily rhythms on the growth of tomato plants. *Plant Physiol.* 29, 301–302
- Hillman, W.S. (1956) Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles. *Am. J.Bot.* 43, 89–96

- Hohlova VV, Kuminov EP, Dolgushev VA (1976) Selekcija chernoj smorodiny v uslovijah intensivnoj svetokul'tury. Izvestia Sibirskogo Otdelenia Akademii Nauk SSSR, Seria biologicheskikh nauk 3 , 119-126 (Abstract)
- Hohlova VV, Kuminov EP, Lisovskij GM (1979) Vlijanie fotoperiodov na rost i razvitije sejancev chernoj smorodiny v svetokul'ture. Doklady VASHNIL 4, 25-26 (Abstract)
- Isaeva IS (1978) Rost i razvitie yabloni v uslobiyah razlichnyh svetovyh rezhimov. In: Kuperman FM, Rzhanova EI (Eds) Svet i Morfogenez Rastenij MGU, Moskva, pp 162-171 (Abstract)
- Jackson SD (2009) Plant responses to photoperiod. *New Phytologist* 181 , 517-531
- Jiao J, Tsujita MJ, Grodzinski B (1991) Influence of radiation and CO₂ enrichment on whole-plant net CO₂ exchange in roses. *Canadian Journal of Plant Science* 71, 245-252
- Kasajima S, Inoue N, Mahmud R, Fujita K, Kato M (2007) Effect of light quality on developmental rate of wheat under continuous light at a constant temperature. *Plant Production Science* 10 , 286-291
- Kitaya Y, Niu G, Kozai T, Ohashi M (1998) Photosynthetic photon flux photoperiod, and CO₂ concentration affect growth and morphology of lettuce plug transplants. *Horticultural Science* 33 , 988-991
- Kitajima K., K.P. Hogan (2003). Increases of chlorophyll a/b ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light *Plant, Cell and Environment* 26, 857-865.
- Koontz HV, Prince RP (1986) Effect of 16 and 24 hours daily radiation (light) on lettuce growth. *Horticultural Science* 21 , 123-124
- Kornilov AA (1968) *Biologicheskie Osnovy Vysokih Urozhaev Zernovyh Kul'tur* , Kolos, Moskva, 241 pp (Abstract)
- Koussevitzky, S. et al. (2007) Signals from chloroplasts converge to regulate nuclear gene expression. *Science* 316, 715–719
- Kyparissis A., P. Drilias, Y. Manetas (2000). Seasonal fluctuations in photoprotective (xanthophyll cycle) and photoselective (chlorophylls) capacity in eight Mediterranean plant species belonging to two different growth forms. *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 265-272.

- Langton FA, Adams SR, Cockshull KE (2003) Effects of photoperiod on leaf greenness of four bedding plant species. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 78 , 400-404
- Lefsrud MG, Kopsell DA, Auge RM, Both AJ (2006) Biomass production and pigment accumulation in kale grown under increasing photoperiods. *Horticultural Science* 41 , 603-606
- Lichtenhaler H.K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology* 148, 350.
- Lim, P.O. et al. (2007) Leaf senescence. *Annu. Rev.PlantBiol.* 58, 115– 136
- Lu, Y. et al. (2005) Daylength and circadian effects on starch degradation and maltose metabolism. *Plant Physiol.* 138, 2280–2291
- L'vova IN (1978) Vliyanie svetovogo rezhima na morphogenez raznuh sortov ogurca. In: Kuperman FM, Rzhanova EI (Eds) *Svet i Morfogenez Rastenij* , MGU, Moskva, pp 113-136 (Abstract)
- Markovskaja EF, Sysoeva MI (2004) Rol' Sutochnogo Temperaturnogo Gradianta v Ontogeneze Rastenij , Nauka, Moskva, 119 pp (Abstract)
- Matsumoto, F. et al. (2004) Gene expression profiling of the tetrapyrrole metabolic pathway in *Arabidopsis* with a mini-array system. *Plant Physiol.* 135, 2379–2391
- Michael, T.P. et al. (2008) Network discovery pipeline elucidates conserved time-of-day-specific regulatory modules. *PLoS Genet.* 4,e14.
- Michael, T.P. et al. (2008) A morning-specific phytohormone gene expression program under lying rhythmic plant growth. *PLoS Biol.* 6, e225
- Michelle A. Tait & David S. Hik (2003) Is dimethylsulfoxide a reliable solvent for extracting chlorophyll underfield conditions? *Photosynthesis Research* 78: 87–91
- Millar,A.J. et al. (1995) Circadian clock mutants in *Arabidopsis* identified by luciferase imaging. *Science* 267, 1161–1163
- Millenaar, F.F. et al. (2009) Differential petiole growth in *Arabidopsis thaliana*: photocontrol and hormonal regulation. *New Phytol.* 184, 141– 152
- Miroslavov EA, Voznesenskaja EV, Kateeva NK (1998) Sravnitel'naja karakteristika anatomii lista rastenij arkticheskoy i boreal'noj zon. *Botanicheskiy Zhurnal* 83 , 21-26 (Abstract)

- Mochizuki, N. et al. (2010) The cell biology of tetrapyrroles: a life and death struggle. *Trends PlantSci.* 15, 488–498
- Mockler, T. et al. (2003) Regulation of photoperiodic flowering by *Arabidopsis* photoreceptors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100, 2140–2145
- Moglich, A. et al. (2010) Structure and function of plant photoreceptors. *Annu. Rev. Plant Biol.* 61, 21–47
- Monte, E. et al. (2007) Out of the dark: how the PIFs are unmasking a dual temporal mechanism of phytochrome signalling. *J. Exp. Bot.* 58, 3125–3133
- Moshkov BS (1987) *Aktinoritmizm rastenij*, Agropromizdat, Moskva, 272 pp (Abstract)
- Moulin, M. et al. (2008) Tetrapyrrole profiling in *Arabidopsis* seedlings reveals that retrograde plastid nuclear signaling is not due to Mg- protoporphyrin IX accumulation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105, 15178–15183
- Murage E, Masuda M (1997) Response of pepper and eggplant to continuous light in relation to leaf chlorosis and activities of antioxidative enzymes. *Scientia Horticulturae* 70, 269-279
- Murage, E.N. et al. (1997) Influence of light quality, PPFD and temperature on leaf chlorosis of egg plants grown under continuous illumination. *Sci. Hortic.* 68, 73–82
- Murakami K, Yamamoto T, Fujimoto K, Okabe K, Masuda M (2009) Low pungent sweet pepper selected under continuous fluorescent illumination. In: 6th International Symposium on Light in Horticulture, November 15-19, 2009, Tsukuba, Japan, p 149 (Abstract)
- Niwa, Y. et al. (2009) The circadian clock regulates the photoperiodic response of hypocotyl elongation through a coincidence mechanism in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 50, 838–854
- Nozue, K. et al. (2007) Rhythmic growth explained by coincidence between internal and external cues. *Nature* 448, 358–361
- Oda M, Aoki S, Nagaka M, Tsuji K (1989) Nutrient solution culture of lettuce under artificial light. II. Growth promotion induced by continuous illumination with low light intensity. *Environment Control in Biology* 27, 75-82

- Ohyama K, Kozai T (1998) Estimating electric energy consumption and its cost in a transplant production factory with artificial lighting: a case study. *Journal of the Society of High Technology in Agriculture* 10 , 96-107
- Ohyama K, Manabe K, Omura Y, Kozai T, Kubota C (2005a) Potential use of a 24-hour photoperiod (continuous light) with alternating air temperature for production of tomato plug transplants in a closed system. *Horticultural Science* 40 , 374-377
- Peter, E. et al. (2010) Mg protoporphyrin monomethylester cyclase deficiency and effects on tetrapyrrole metabolism in different light conditions. *Plant Cell Physiol.* 51, 1229–1241
- Pettersen, R.I. et al. (2010) Effects of leaf aging and light duration on photosynthetic characteristics in a cucumber canopy. *Sci. Hortic.* 125, 82–87
- Poire, R. et al. (2010) Diel time-courses of leaf growth in monocot and dicot species: endogenous rhythms and temperature effects. *J. Exp. Bot.* 61, 1751–1759
- Pulido, P. et al. (2010) Functional analysis of the pathways for 2-Cys peroxiredoxin reduction in *Arabidopsis thaliana* chloroplasts. *J. Exp. Bot.* 61, 4043–4054
- Rowell T, Mortley DG, Loretan PA, Bonsi CK, Hill WA (1999) Continuous daily light period and temperature influence peanut yield in nutrient film technique. *Crop Science* 39 , 1111-1114
- Rzhanova EI (1978) Reakciya kul'turnyh vidov i form bobovyh rastenii triby vikobyh na raznye svetovye rezhimy. In: Kuperman FM, Rzhanova EI (Eds) (Abstract)
- Sato T, Kudo N, Nishimura R (2009) Effect of day extension treatments with far red light on flowering of *Eustoma grandiflorum* in early winter. In: 6th International Symposium on Light in Horticulture , November 15-19, 2009, Tsukuba, Japan, p 141 (Abstract)
- Sethi SC, Byth DE, Gowda CL, Green JM (1981) Photoperiodic response and accelerated generation turnover in chickpea. *Field Crops Research* 4 (3) , 215-225
- Shahov AA (1965) Ekologo-fiziologicheskaja perestrojka rastenij na fotoenergeticheskoy osnove. In: Shakhov AA (Ed) *Fiziologicheskie Voprosy Severnogo Rasteniyevodstva* , Nauka, Moskva, pp 5-17 (Abstract)
- Shavrov LA (1961) Ekologo-geograficheskie zakonomernosti strukturnoj izmenchivosti introducirovannyh rastenij. *Botanicheskiy Zhurnal* 46 , 328-336 (Abstract)

- Shul'gin IA (1973) *Rastenie i Solnce* , Gidrometeoizdat, Leningrad, 251 pp (Abstract)
- Simonsen Ø (1985) Herbage breeding in northern areas. In: Kaurin A, Junttila O, Nilsen J (Eds) *Plant Production in the North* , Norwegian University Press, Trømsø, pp 277-295
- Solhaug KA (1991) Influence of photoperiod and temperature on dry matter production and chlorophyll content in temperate grasses. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences* 5 , 365-383
- Stutte GW, Yorio NS, Wheeler RM (1996) Interacting effects of photoperiod and photosynthetic photon flux on net carbon assimilation in potato leaves. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 121 , 264-268
- Sysoeva MI, Slobodjanik II, Sherudilo EG, Vasilevskaja NV (2007) The effect of short-term daily temperature drops on the processes of organogenesis in *Cucumis sativus* L. under different photoperiods. *Biology Bulletin* 34 , 644-647
- Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Shibaeva.T.G. (2010).Plants under continuous light. *Plant stress* 4, 5-17
- Tanaka, A. and Tanaka, R. (2006) Chlorophyll metabolism. *Curr. Opin. Plant Biol.* 9, 248–255
- Triantaphylides, C. and Havaux, M. (2009) Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling. *Trends PlantSci.* 14, 219–228
- Trobacher, C.P. (2009) Ethylene and programmed cell death in plants. *Botany* 87, 757–769
- VanGestel, N.C. et al. (2005) Continuous light may induce photosynthetic down regulation in onion - Consequences for growth and biomass partitioning. *Physiol. Plant* 125, 235–246
- Volk GM, Mitchell CA (1993) Use of continuous lighting during the rice life cycle to increase grain yield for a CELSS. *Horticultural Science* 28 , 443-591
- Voskobojnik LK, Fedorenko TS, Kljuka VI (1981) Formirovanie i razvitie generativnyh organov podsolnechnika v uslovijah iskusstvennogo klimata.Selekcija i Semenovodstvo 6 , 21-23 (Abstract)
- Velez-Ramirez A.I., van Ieperens W., Vreugdenhil D., Millenaar F.F. (2011).Plants under continuous light. *Trends in Plant Science* 16, 310-318

- Vézina F, Trudel MJ, Gosselin A (1991) Influence du mode d'utilisation de l'éclairage d'appoint sur la productivité et la physiologie de la tomate se serre. *Canadian Journal of Plant Science* 71 , 923-932 (Abstract)
- VNIIZH (1978) Metodika vyraschivaniya zernovyh kul'tur dlja selekcii na ustanovkah uskorenogo vyraschivaniya rastenij (UVR). Izdatel'stvo. VNIIZH, Shortandy (Abstract)
- Warrington IJ, Norton RA (1991) An evaluation of plant growth and development under various daily quantum integrals. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 116 , 544-551
- Weise, S.E. et al. (2006) Carbon balance and circadian regulation of hydrolytic and phosphorolytic break down of transitory starch. *Plant Physiol.* 141, 879–886
- Wheeler RM (2006) Potato and human exploration of space: some observations from NASA-sponsored controlled environment studies. *Potato Research* 49 , 67-90
- Wheeler RM, Tibbitts TW (1986a) Utilization of potatoes for life support systems in space. I. Cultivar-photoperiod interaction. *American Journal of Potato Research* 63, 315-323
- Wheeler RM, Tibbitts TW (1986b) Growth and tuberization of potato (*Solanum tuberosum* L.) under continuous light. *Plant Physiology* 80 , 801-804
- Wheeler RM, Tibbitts TW (1987) Utilization of potatoes for life support systems in space. III. Productivity at successive harvest dates under 12-h and 24-h photoperiods. *American Journal of Potato Research* 64 , 311-320
- Wheeler RM, Tibbitts TW (1989) Utilization of potatoes for life support systems in space. IV. Effects of CO₂. *American Journal of Potato Research* 66 , 25-34
- Wheeler RM, Tibbitts TW, Fitzpatrick AH (1991) Carbon dioxide effects on potato growth under different photoperiods and irradiance. *Crop Science* 31, 1209-1213
- Withrow, A.P. and Withrow, R.B. (1949) Photoperiodic chlorosis in tomato. *Plant Physiol.* 24, 657–663
- Yabuta, Y. et al. (2007) Light regulation of ascorbate biosynthesis is dependent on the photosynthetic electron transport chain but independent of sugars in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* 58, 2661–2671

- Yamashino, T. et al. (2008) Involvement of Arabidopsis clock-associated pseudo-response regulators in diurnal oscillations of gene expression in the presence of environmental time cues. *Plant Cell Physiol.* 49, 1839–1850
- Yanagi T, Yachi T, Okuda N, Okamoto K (2006) Light quality of continuous illuminating at night to induce floral initiation of *Fragaria chiloensis* L. CH- 24-1. *Scientia Horticulturae* 109, 309-314
- Yandell BS, Najar A, Wheeler RM, Tibbitts TW (1988) Use of response surface methodology to model the effects of light, carbon dioxide, and temperature on the growth of potato. *Crop Science* 28, 811-818
- Young A.J. (1991). The photoprotective role of carotenoids in higher plants. *Physiologia Plantarum* 83, 702-708.
- Zhukov VI, Romanovskaja RN (1980) Prodolzhitel'nost dnja pri uskorennom vyraschivanii jarovoj pshenicy. *Nauchno-tehnicheskij Bjuleten' Sibirskogo NII Rastenievodstva i Selekcii* 5-6, 74-77 (Abstract)
- Zhurbickij ZI, Vartapetjan SM (1956) Vlijanie letnego poljarnogo dnja na assimiljaciju i klubneobrazovanie u kartofelja. *Fiziologia Rasteniy* 3, 62-64 (Abstract)