

Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών
Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας
Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών

Φωτοσυνθετικά Χαρακτηριστικά
Αντιπροσωπευτικών Φυτικών Ειδών
του Μεσογειακού Οικοσυστήματος

Διδακτορική Διατριβή

Sally Alloh Sumbele

Αθήνα 2010

**ΓΕΩΠΟΝΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΚΗΣ ΒΙΟΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ
ΤΟΜΕΑΣ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ ΦΥΤΩΝ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑΣ ΦΥΤΩΝ**

**ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ
ΑΝΤΙΠΡΟΣΩΠΕΥΤΙΚΩΝ ΦΥΤΙΚΩΝ ΕΙΔΩΝ
ΤΟΥ ΜΕΣΟΓΕΙΑΚΟΥ ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ**

SALLY ALLOH SUMBELE

**ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ
ΑΘΗΝΑ 2010**

‘Η έγκρισις της παρούσης διδακτορικής διατριβής
υπό του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών
δεν υποδηλώνει αποδοχήν
των γνώμεων του συγγραφέως’

[Νόμος 5343/1932, άρθρο 202]

ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΣΥΜΒΟΥΛΕΥΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ

ΓΕΩΡΓΙΟΣ ΚΑΡΑΜΠΟΥΡΝΙΩΤΗΣ – ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ Γ.Π.Α.

ΜΕΛΗ

ΙΩΑΝΝΗΣ ΜΑΝΕΤΑΣ – ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ Π. ΠΑΤΡΩΝ

ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ ΜΠΟΥΡΑΝΗΣ – ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ Γ.Π.Α.

ΕΠΤΑΜΕΛΗΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

ΓΕΩΡΓΙΟΣ ΚΑΡΑΜΠΟΥΡΝΙΩΤΗΣ – ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ Γ.Π.Α.

ΙΩΑΝΝΗΣ ΜΑΝΕΤΑΣ – ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ Π. ΠΑΤΡΩΝ

ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ ΜΠΟΥΡΑΝΗΣ – ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ Γ.Π.Α.

ΓΙΟΛΑ ΠΕΤΡΟΠΟΥΛΟΥ – ΕΠΙΚΟΥΡΗ ΚΑΘΗΓΗΤΡΙΑ Π. ΠΑΤΡΩΝ

ΕΛΙΣΣΑΒΕΤ ΝΤΟΤΣΙΚΑ – ΕΡΕΥΝΗΤΡΙΑ Β', ΙΝΣΤ. ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ ΥΛΙΚΩΝ, Ε.Κ.Ε.Φ.Ε. 'ΔΗΜΟΚΡΙΤΟΣ'

ΓΕΩΡΓΙΟΣ ΛΙΑΚΟΠΟΥΛΟΣ – ΛΕΚΤΟΡΑΣ Γ.Π.Α.

ΣΤΥΛΙΑΝΗ ΧΩΡΙΑΝΟΠΟΥΛΟΥ – ΛΕΚΤΟΡΑΣ Γ.Π.Α.

ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ



Η εκπόνηση της διδακτορικής
διατριβής
έτυχε χορήγησης υποτροφίας
από το Ίδρυμα Κρατικών
Υποτροφιών

Αντί προλόγου

The writing of this dissertation has been one of the most significant challenges I have ever had to face. This study would not have been realized without the financial support I had from The Greek State Scholarship Board (I.K.Y.) for a 4 year PhD program at the Agricultural University of Athens. I am very grateful for that, and I thank all those who contributed in one way or another to this study or provided logistic help.

Financial support from General Secretariat for Research and Technology [Research project “Plants’ functional diversity in xerothermic environments: A study based on advanced technologies”, Scientific and technological cooperation between Greece and Australia], is also acknowledged.

I owe my deepest gratitude to the following people, without whose support and guidance this study would not have been completed.

Professor Karabourniotis who accepted me as a PhD student in his laboratory and was willing to be my supervisor, even though I didn’t have a firm background of plant physiology. I want to thank him for being very supportive and patient with me, for his keen interest in me from the first day I set foot in the lab and throughout the implementation of the project to the writing of this dissertation. His wisdom, knowledge and commitment to the highest level inspired and motivated me. Thank you for your encouragement and profound understanding.

Dr Nikolopoulos for his assistance and guidance with protocols, and methodologies of biochemical analyses. Special thanks to him for always helping me understand the subject under discussion with his metaphoric expressions which I’ll never forget.

Dr Liakopoulos for being such a great inspiration. Thank you for all the training sessions, despite all the odds. Your invaluable contribution in all aspects of this study is highly appreciated.

Dr. Theofanis Constadinidis of the Laboratory of Systematic Botany, for identification of some plant species sampled in this study.

Dr. Fotelli Mariangela for assisting with data processing.

Miss Bresta Panayiota for assisting with the use of statistical software package and for being a friend. I am not exaggerating if I say that surviving the first few years without her linguistic intervention would have been possible.

Miss Chrisavyi Reppa for painstakingly translating my whole thesis from English to Greek and even from Greek to English sometimes, despite commitments with her studies. I extend special gratitude to her for investing a lot of energy and time in doing this.

Dr Elisavet Dotsika, Institute of Material Science, Dimokritos for assisting with stable isotopes determination.

The last and surely the most, I want to thank my parents and brothers who have always supported and encouraged me in all my endeavors. Thank you all for your love to me.

Περιεχόμενα

Αντί προλόγου	vii
Περιεχόμενα	ix
Περίληψη	xi
Abstract	xiii
1. Εισαγωγή	15
1.1. Φωτοσύνθεση	17
1.2. Φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης	18
1.3. Σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης	19
1.3.1. Ο κύκλος C ₃ ή κύκλος του Calvin	20
1.3.2. Ο κύκλος C ₂	22
1.3.3. Ο κύκλος C ₄	23
1.3.4. Μεταβολισμός οξέων τύπου Crassulaceae (CAM)	25
1.4. Η Επίδραση της έντασης της ηλιακής ακτινοβολίας στη φωτοσύνθεση	25
1.5. Επίδραση της συγκέντρωσης του CO ₂ στη φωτοσύνθεση	27
1.6. Επίδραση της θερμοκρασίας στη φωτοσύνθεση	27
1.7. Ο ρόλος των δευτερογενών μεταβολιτών στην άμυνα του φυτού	28
1.7.1. Δευτερογενείς μεταβολίτες	28
1.7.2. Ο ρόλος των φαινολικών ενώσεων	30
1.8. Ο ρόλος του αζώτου στο μεταβολισμό των φυτών	34
1.8.1. Γενικά	34
1.8.2. Αφομοίωση του αζώτου	35
1.8.3. Αναγωγή και αφομοίωση νιτρικών	36
1.8.4. Πρόσληψη αμινοξέων	37
1.8.5. Αζωτούχοι δευτερογενείς μεταβολίτες	38
1.8.6. Η σχέση του αζώτου με τη φωτοσύνθεση	38
1.8.7. Αποδοτικότητα της χρήσης των αποθεμάτων αζώτου	40
1.9. Μεσογειακά οικοσυστήματα	41
1.9.1. Μεσογειακό κλίμα και βλάστηση	41
1.9.2. Μορφολογικές και φυσιολογικές προσαρμογές των φυτών του μεσογειακού κλίματος	42
2. Σκοπός	47
3. Υλικά και Μέθοδοι	49
3.1. Θέσεις μετρήσεων και δειγματοληψίες	51
3.2. Δειγματοληψία	51
3.3. Μέτρηση ρυθμού ανταλλαγής αερίων	52
3.4. Μέτρηση παραμέτρων φθορισμού χλωροφύλλης	53
3.5. Υπολογισμός της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών a και b	54
3.6. Μέτρηση πάχους φύλλου (LTh)	54
3.7. Πυκνότητα φύλλου (LD)	54
3.8. Ειδική φυλλική επιφάνεια (SLA)	54
3.9. Διαφανείς περιοχές ελάσματος (TLA)	55
3.10. Μάζα ανά φυλλική επιφάνεια (LMA)	55
3.11. Υπολογισμός της συνολικής ποσότητας αζώτου στα φύλλα με χρήση της μεθόδου Kjeldahl	55
i) Καύση	55
ii) Απόσταξη	55
iii) Τιτλοδότηση	55
3.12. Υπολογισμός της συγκέντρωσης φαινολικών με τη μέθοδο Folin-Ciocalteu	56
i) Εκχύλιση	56
ii) Αντίδραση	56
3.13. Μέτρηση της συγκέντρωσης συμπυκνωμένων ταννινών με τη μέθοδο της προανθοκυανιδίνης	56
3.14. Υπολογισμός των λόγων N/TP, N/CT και N/(TP+ CT)	57
3.15. Υπολογισμός της A _{max,chl}	57
3.16. Προσδιορισμός των σταθερών ισotόπων άνθρακα και αζώτου	57
3.17 . Στατιστική ανάλυση	57
4. Αποτελέσματα	59
4.1. Κλιματικές συνθήκες στις θέσεις μελέτης	61
4.2. Παράμετροι που μελετήθηκαν	61
a) Μορφολογικές παράμετροι	61

β) Φυσιολογικές παράμετροι.....	61
γ) Βιοχημικές παράμετροι	62
4.3. Προσδιορισμός των μορφολογικών, φυσιολογικών και βιοχημικών παραμέτρων των φύλλων.....	62
4.4. Συσχετίσεις μεταξύ των παραμέτρων.....	63
α) Συσχέτιση A_{max} με διαπνοή και στοματική αγωγιμότητα	63
β) Οι συσχετίσεις μεταξύ της παραμέτρου A_{max} και των λόγων N/TP , $N/(TP+CT)$, N/CT και της παραμέτρου N_m	65
γ) Οι συσχετίσεις μεταξύ T_r και των λόγων N/TP και $N/(TP+CT)$	66
δ) Συσχετίσεις μεταξύ της παραμέτρου PNU_E με TP και τους λόγους N/TP , $N/(TP+CT)$, N/CT	66
ε) Συσχετίσεις μεταξύ της παραμέτρου Y_{441} με τους λόγους N/TP και $N/(TP+CT)$	68
στ) Συσχετίσεις μεταξύ LMA και των λόγων N/TP , $N/(TP+CT)$	69
η) Συσχέτιση μεταξύ των παραμέτρων $\delta^{13}C$ και PNU_E	69
θ) Συσχέτιση $\delta^{15}N$ με N_a και WUE	69
4.5. Διακύμανση των μορφολογικών παραμέτρων μεταξύ των βιομορφών	70
4.6. Διακύμανση των φυσιολογικών παραμέτρων μεταξύ των βιομορφών	70
4.7. Διακύμανση των βιοχημικών παραμέτρων μεταξύ των βιομορφών.....	71
5. Συζήτηση	77
5.1. Συσχετίσεις μεταξύ των χαρακτηριστικών παραμέτρων των φύλλων	79
5.2. Σημασία των λόγων N/TP και $N/(TP+CT)$	81
5.3. Οι διαφορές μορφολογικών, φυσιολογικών και βιοχημικών χαρακτηριστικών μεταξύ των βιομορφών	84
5.4. Συμπεράσματα	86
6. Βιβλιογραφία	87

Περίληψη

Το λεγόμενο «οικονομικό φάσμα των φύλλων» περιλαμβάνει συσχετίσεις μεταξύ κρίσιμων παραμέτρων των φύλλων σε παγκόσμια κλίμακα. Ωστόσο μέχρι σήμερα στο φάσμα αυτό δεν έχουν συμπεριληφθεί παράμετροι και χαρακτηριστικά που σχετίζονται με την άμυνα ή την προστασία των φύλλων. Εκτός αυτού, δεν είναι γνωστό εάν τις συσχετίσεις μεταξύ των παραμέτρων του οικονομικού φάσματος τις ακολουθούν και τα φυτικά είδη του μεσογειακού περιβάλλοντος. Στη διατριβή αυτή τέθηκε σε δοκιμασία η υπόθεση εργασίας σύμφωνα με την οποία τα μεσογειακά φυτά ακολουθούν τις βασικές συσχετίσεις του οικονομικού φάσματος και ότι ορισμένα αμυντικά/προστατευτικά χαρακτηριστικά των φύλλων (όπως π.χ. η συγκέντρωση των ολικών φαινολικών και των συμπυκνωμένων ταννινών, καθώς και ο λόγος του περιεχομένου αζώτου προς τη συγκέντρωση των ολικών φαινολικών, N/TP) ενδεχομένως σχετίζονται με κρίσιμες παραμέτρους του φάσματος αυτού.

Προκειμένου να επαληθευτεί η υπόθεση εργασίας επιλέχτηκαν 30 αντιπροσωπευτικά φυτικά είδη της ελληνικής χλωρίδας από δύο θέσεις δειγματοληψίας στην Πάρνηθα και στη Δομνίστα. Στα είδη αυτά προσδιορίστηκαν κρίσιμες λειτουργικές (φωτοσυνθετική ταχύτητα, ταχύτητα διαπνοής και αναπνοής στο σκοτάδι, περιεχόμενο σε άζωτο, συγκέντρωση ολικών φαινολικών και συμπυκνωμένων ταννινών, οι λόγοι των σταθερών ισοτόπων του άνθρακα και του αζώτου, παράμετροι φθορισμού χλωροφύλλης) και δομικές παράμετροι (πάχος και πυκνότητα φύλλου, ειδική φυλλική μάζα, LMA, επιφάνεια διαφανών περιοχών του ελάσματος ετεροβαρών φύλλων).

Ο υπολογισμός των παραμέτρων και οι συσχετίσεις μεταξύ αυτών επιβεβαίωσαν ότι σε γενικές γραμμές τα επιλεγμένα μεσογειακά είδη ακολουθούν το πρότυπο του οικονομικού φάσματος των φύλλων. Διαπιστώθηκε επίσης ότι ο λόγος N/TP συσχετίζεται θετικά με τη φωτοσυνθετική ικανότητα εκφρασμένη ανά μονάδα μάζας ($A_{max,m}$) ή ανά μονάδα επιφάνειας φύλλου ($A_{max,a}$), και αρνητικά με τη παράμετρο LMA. Οι συσχετίσεις αυτές διαπιστώθηκε ότι ήταν ισχυρότερες εκείνων μεταξύ του περιεχομένου σε άζωτο (N_m) και $A_{max,m}$ ή $A_{max,m}$, γεγονός που υποδηλώνει ότι η φωτοσυνθετική ικανότητα δεν καθορίζεται μόνο από τις ανάγκες σε άζωτο (όπως είναι ήδη γνωστό και από το οικονομικό φάσμα των φύλλων), αλλά και από τις απαιτήσεις για άμυνα ή προστασία των φύλλων. Ο λόγος N/TP παρουσιάζει επίσης σημαντικές διαφορές μεταξύ των βιομορφών, η μέση τιμή του οποίου είναι υψηλότερη στα ποώδη φυτά έναντι αυτής των δένδρων ή των θάμνων.

Τα αποτελέσματα της παρούσης μελέτης έδειξαν ότι ο λόγος N/TP θα πρέπει να θεωρείται πλέον ως μια ζωτικής σημασίας παράμετρος του οικονομικού φάσματος των φύλλων. Ο λόγος αυτός ενδεχομένως αντιπροσωπεύει την τρέχουσα ισορροπία μεταξύ ανάπτυξης και άμυνας/προστασίας των φύλλων, εκτός των ήδη μελετηθέντων ρόλων που του αποδίδονται ως δείκτη της διατροφικής αξίας των φύλλων και του ρυθμού αποδόμησης της βιομάζας. Η ισχυρή επίσης συσχέτιση μεταξύ του λόγου N/TP και της φωτοσυνθετικής ικανότητας, μιας δηλ. παραμέτρου που δεν σχετίζεται ευθέως με τις προσβολές παθογόνων ή τη φυτοφαγία, δείχνει ότι είναι πιθανό ο λόγος αυτός να

-Περίληψη-

αντιπροσωπεύει την ανάγκη προστασίας ζωτικών λειτουργιών έναντι αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης και ότι τα επίπεδα φαινολικών ενός φύλλου ενδεχομένως αντικατοπτρίζουν το κίνδυνο φωτοοξειδωτικών ζημιών που μπορεί να προκληθούν από τους παράγοντες αυτούς.

Abstract

Key leaf properties tend to show predictable relationships with others at a global level, forming the so called “leaf economic spectrum”. Until now however, leaf traits related to protection and defense have not been fully incorporated into this spectrum. Moreover, the relationships between parameters of this spectrum have not been tested in plants thriving in the Mediterranean environment. Here, we tested the hypothesis that plant species of the Mediterranean flora show the same general relationships of the leaf economic spectrum and that parameters related to defence/protection (such as total phenolics and condensed tannins concentration, as well as the nitrogen to total phenolics concentration (N/TP) ratio) could be related to other key traits of leaf economic spectrum.

Functional (photosynthetic capacity, transpiration and dark respiration activity, nitrogen content, total phenolics and condensed tannins concentration, carbon and nitrogen stable isotope ratios, Chlorophyll fluorescence parameters) and structural parameters (leaf thickness and density, leaf mass per area, transparent leaf area in heterobaric leaves) were measured in 30 representative plant species (representing three life forms) from two sites (Parnitha and Domnista) with different climatic conditions.

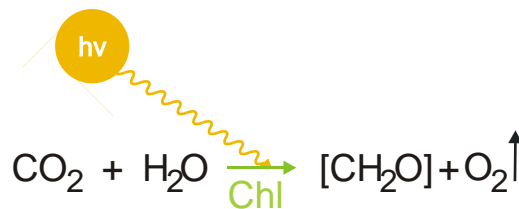
Most of the relationships of the leaf economic spectrum were observed in the present study as well. Moreover, N/TP ratio was positively related with photosynthetic capacity expressed either per area ($A_{\max,a}$) or per dry mass ($A_{\max,m}$) and negatively correlated to leaf mass per area (LMA). These relationships were stronger than that between total leaf nitrogen concentration per dry mass (N_m) and $A_{\max,m}$ or $A_{\max,m}$, indicating that photosynthetic capacity is determined not by nitrogen investments *per se*, but also by the defense/protection demands. Among life forms, herbs showed higher N/TP ratio than trees and shrubs.

The results of the present study showed that N/TP ratio could be considered as an essential component of the leaf economic spectrum, indicating the balance between growth and defense/protection, in addition to its previously proposed roles as an indicator of leaf nutritional value and decomposition rates. The fact that there is a strong relationship between N/TP ratio and photosynthetic capacity, a physiological trait not directly related to herbivory or pathogen attack, indicates that this ratio possibly reflects the need of protection of primary metabolic processes against the side effects of stressful environments and that the levels of leaf phenolics in a certain species may reflect the different risk of photodamage.

1. Εισαγωγή

1.1. Φωτοσύνθεση

Οι αυτότροφοι οργανισμοί παίρνουν την απαραίτητη για αυτούς ενέργεια μέσω της φωτοσύνθεσης. Πρόκειται για μια διαδικασία κατά την οποία, με χρήση διοξειδίου του άνθρακα και νερού και απελευθέρωση οξυγόνου, η φωτεινή ενέργεια από το φως του ήλιου μετατρέπεται σε χημική, με τη μορφή σταθερών οργανικών ενώσεων. Αποτελεί τη πρωταρχική διαδικασία μέσω της οποίας η ενέργεια εισέρχεται στη βιόσφαιρα και από την οποία αποκτούν τελικά την απαραίτητη για αυτούς ενέργεια όλοι οι φυτικοί και ζωικοί οργανισμοί. Στην Εικόνα 1 παρουσιάζεται η απλουστευμένη αντίδραση της φωτοσύνθεσης. Η όλη διαδικασία, ωστόσο, είναι εξαιρετικά πολύπλοκη. Περιλαμβάνει πολυάριθμες, στενά συνδεδεμένες μεταξύ τους φωτοευαίσθητες και θερμοευαίσθητες αντιδράσεις και αφορά στην απορρόφηση πρωτονίων, τη μεταφορά ηλεκτρονίων και το μεταβολισμό του άνθρακα. (Ridge, 2002; Rost et al., 1998).



Εικόνα 1. Η απλουστευμένη αντίδραση της φωτοσύνθεσης.

Λαμβάνοντας υπόψη ότι η πορεία της φωτοσύνθεσης εμφανίζεται ως η αντίστροφη της αντίστοιχης διαδικασίας της αναπνοής, θα πρέπει κατά τη μέτρηση του φωτοσυνθετικού ρυθμού να λαμβάνεται υπόψη και η αναπνοή. Καθώς οι δύο αυτές διαδικασίες συμβαίνουν ταυτόχρονα, αυτό που στην πραγματικότητα μετράται είναι η καθαρή φωτοσύνθεση (net photosynthesis – NP), δηλαδή η ολική φωτοσύνθεση (gross photosynthesis – GP) μείον την αναπνοή (respiration – R), σύμφωνα με την εξίσωση:

$$\text{NP} = \text{GP} - \text{R}$$

Θα ήταν λοιπόν σκόπιμο, κάθε φορά που γίνεται αναφορά στο ρυθμό φωτοσύνθεσης να διευκρινίζεται αν πρόκειται για NP ή GP. Στα φυτά η αναπνοή μειώνει την ταχύτητα της φωτοσύνθεσης, καθώς η απορροφούμενη ποσότητα CO₂ εξισορροπείται από την ποσότητα CO₂ που εκλύεται στο περιβάλλον. Σε επίπεδο οικοσυστήματος το καθαρό κέρδος με τη μορφή βιομάζας σε δεδομένο χρόνο ισούται με την καθαρή φωτοσύνθεση συν την αφομοίωση όλων των άλλων ανόργανων στοιχείων, μείον την αναπνοή (Ridge, 2002).

Στους φωτοσυνθετικούς ευκαρυωτικούς οργανισμούς, η φωτοσύνθεση πραγματοποιείται σε ειδικά υποκυτταρικά οργανίδια, τους χλωροπλάστες. Στη μεμβράνη των θυλακοειδών των χλωροπλάστων απαντώνται μόρια χλωροφύλλης, τα οποία σχηματίζουν σύμπλοκα με πρωτεΐνες. Κατά την πρώτη φάση της φωτοσύνθεσης (φωτεινές αντιδράσεις), η απορρόφηση φωτονίων από τα μόρια της χλωροφύλλης οδηγεί στην φωτοχημική οξειδωση (φωτόλυση) του νερού προς μοριακό οξυγόνο με ταυτόχρονη

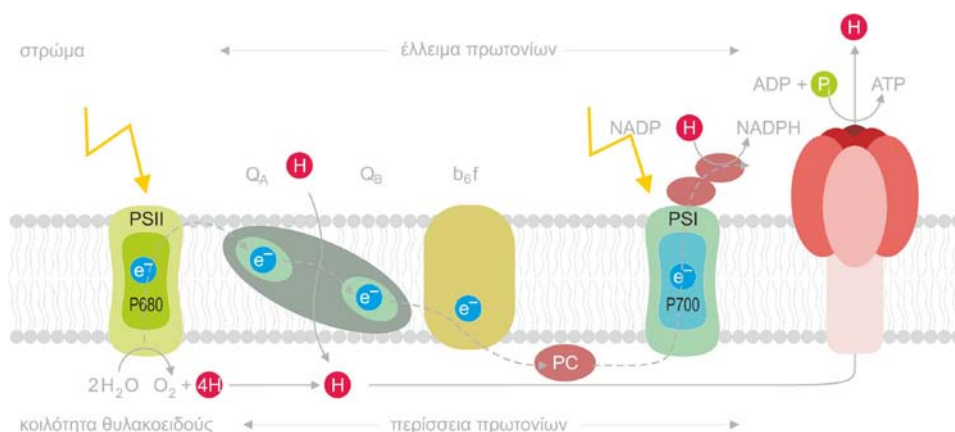
παραγωγή τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP) και ανηγμένου NADPH. Στα τραχειόφυτα απαντώνται δύο μορφές χλωροφυλλών: η χλωροφύλλη *a* και η χλωροφύλλη *b*. Και οι δύο μορφές παρουσιάζουν την ίδια βασική δομή, με μικρές μόνο χημικές διαφοροποιήσεις. Οι χλωροφύλλες φαίνονται πράσινες διότι απορροφούν στην μπλε και κόκκινη περιοχή του ορατού φάσματος. Η αναλογία των δύο μορφών ποικίλει σημαντικά στα ανώτερα φυτά, ωστόσο η χλωροφύλλη *a* εντοπίζεται πάντοτε σε υψηλότερες συγκεντρώσεις έναντι της *b*. Η χλωροφύλλη *a* αποτελεί τη κύρια φωτοσυνθετική χρωστική, και απαντάται σε όλους τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς, πλην των αναερόβιων φωτοσυνθετικών βακτηρίων. Εκτός από τις χλωροφύλλες, υπάρχει και μια άλλη ομάδα βοηθητικών φωτοσυνθετικών χρωστικών, τα καροτενοειδή, τα οποία απορροφούν σε μικρότερα μήκη κύματος (Northington and Schneider, 1996; Rost et al., 1998; Sestak, 1985; Taiz and Zeiger, 2006).

1.2. Φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης

Οι φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης πραγματοποιούνται στα θυλακοειδή των grana και στα θυλακοειδή του στρώματος των χλωροπλαστών. Πρόκειται για δομές που αποτελούνται από επάλληλες σειρές θυλακοειδών μεμβρανών, που περιέχουν φωτοσυνθετικές χρωστικές,. Οι χρωστικές αυτές δημιουργούν σύμπλοκα με πρωτεΐνες και οργανώνονται σε μια μακρομοριακή δομή, το φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό ή αντένα φωτοσυλλογής. Για την ολοκλήρωση των φωτεινών αντιδράσεων λειτουργούν και συνεργάζονται μεταξύ τους δύο φωτοσυστήματα, το φωτοσύστημα I και το φωτοσύστημα II. Κάθε φωτοσύστημα διαθέτει ένα φωτοχημικό κέντρο αντίδρασης το οποίο συνεργάζεται με τον αντίστοιχο φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό. Οι φωτεινές αντιδράσεις περιλαμβάνουν την απορρόφηση φωτονίων από τα μόρια των χρωστικών που βρίσκονται στο φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό. Το quantum ενέργειας που απορροφάται από τις χρωστικές μεταφέρεται σε ένα ειδικό μόριο χλωροφύλλης *a*, το οποίο εντοπίζεται στο φωτοχημικό κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος II (PSII). Αυτό προκαλεί διέγερση των ηλεκτρονίων στο μόριο της χλωροφύλλης *a* και τελικώς διαχωρισμό φορτίου (δηλ. απόσπαση ηλεκτρονίων από το μόριο της χρωστικής). Τα ηλεκτρόνια που αποσπώνται από τη Ch1a, μεταφέρονται από το φωτοσύστημα II (PSII) στο φωτοσύστημα I (PSI) μέσω ενδιάμεσων φορέων, όπως το σύμπλοκο κυτοχρωμάτων bf6 (cyt bf6) (Εικόνα 2). Για κάθε φωτόνιο που απορροφάται, μετακινείται ένα ηλεκτρόνιο. Τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται μέσω οξειδοαναγωγικών ζευγών αποτελούμενων από αναγωγικούς παράγοντες (δότες ηλεκτρονίων) και οξειδωτικούς παράγοντες (δέκτες ηλεκτρονίων). Το φωτοχημικό κέντρο αντίδρασης του PS I διαθέτει ένα ειδικό μόριο χλωροφύλλης *a*, το οποίο παρουσιάζει μέγιστο απορρόφησης στην κόκκινη περιοχή του φάσματος, στα 700nm. Για το λόγο αυτό, το φωτοχημικό κέντρο αντίδρασης του PSI αναφέρεται ως P700. Αντίστοιχα, το φωτοχημικό κέντρο του PSII αναφέρεται ως P680 καθώς διαθέτει ένα ειδικό μόριο χλωροφύλλης *a*, το οποίο παρουσιάζει μέγιστο απορρόφησης στα 680nm. Το ηλεκτρόνιο που αποσπάται από το μόριο της χλωροφύλλης *a* του PSII αντικαθίσταται από ένα άλλο ηλεκτρόνιο, το οποίο παρέχεται από το νερό. Η διάσπαση του νερού καταλήγει στην απελευθέρωση μοριακού οξυγόνου και συμβάλει στην διαμόρφωση συγκέντρωσης πρωτονίων μεταξύ στρώματος και lumen των θυλακοειδών. Στο PSI, η απορρόφηση του φωτός προκαλεί διέγερση και μεταφορά ηλεκτρονίων προς έναν

ενδιάμεσο φορέα, τη φερρεδοξίνη, και κατόπιν τη ρεδουκτάση του NADP⁺, το ένζυμο το οποίο είναι υπεύθυνο για τη σύνθεση του NADPH. Το ηλεκτρόνιο που αποσπάστηκε από το φωτοχημικό κέντρο αντίδρασης του PSI αναπληρώνεται από ένα άλλο ηλεκτρόνιο, το οποίο παρέχεται από το PSII. Η φωτοχημική αλυσίδα αναφέρεται ως μεταφορά ηλεκτρονίων με τη βοήθεια ενδιάμεσων φορέων με δότη το νερό και τελικό δέκτη το NADP μέσω των PSII, PSI.

Συνοψίζοντας, η απορρόφηση φωτεινής ενέργειας και η μεταφορά ηλεκτρονίων προς το NADP⁺ έχει δύο σημαντικές επιπτώσεις: Μόρια νερού διασπώνται μέσω της διαδικασίας της φωτόλυσης, απελευθερώνοντας ηλεκτρόνια, H⁺ στα lumen των θυλακοειδών και οξυγόνο, και παράγεται NADPH. Το οξυγόνο απελευθερώνεται από το φύλλο στην ατμόσφαιρα ως παραπροϊόν και χρησιμοποιείται από αερόβιους οργανισμούς για αναπνοή. Η διαφορά στη συγκέντρωση πρωτονίων, η οποία δημιουργείται κατά τη μεταφορά ηλεκτρονίων (με τη συσσώρευση πρωτονίων στα lumen των θυλακοειδών, βλέπε Εικόνα 2), προκαλεί τη σύνθεση ATP από την συνθάση του ATP. Συνεπώς η ενέργεια η οποία απορροφάται από το φως του ήλιου αποθηκεύεται τελικά στο NADPH (ως αναγωγική δύναμη) και στο μόριο του ATP, μέσω της διαδικασίας της φωτοφωσφορυλίωσης. Το αποτέλεσμα είναι η δημιουργία ATP και NADPH, τα οποία παρέχουν στο φυτό την ενέργεια που είναι απαραίτητη για τις βιοχημικές του αντιδράσεις (Bjorkman and Demmig, 1987; Lawlor, 2001; Ridge, 2002; Northington and Schneider, 1996; Schulze and Cadwell, 1995).



Εικόνα 2. Απλουστευμένη σχηματική απεικόνιση των φωτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης.

1.3. Σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης

Ο χαρακτηρισμός «σκοτεινές αντιδράσεις» δικαιολογείται από το γεγονός ότι η ολοκλήρωσή τους δεν εξαρτάται άμεσα από τη φωτεινή ενέργεια. Συνεπώς οι αντιδράσεις αυτές μπορούν να πραγματοποιηθούν και να ολοκληρωθούν και στο σκοτάδι υπό την προϋπόθεση ότι είναι διαθέσιμα τα ATP και NADPH. Για το λόγο αυτό ονομάζονται και φωτοανεξάρτητες αντιδράσεις, καθώς η φωτεινή ενέργεια δεν είναι απαραίτητη σε όλες τις φάσεις της διαδικασίας (Northington and Schneider, 1996).

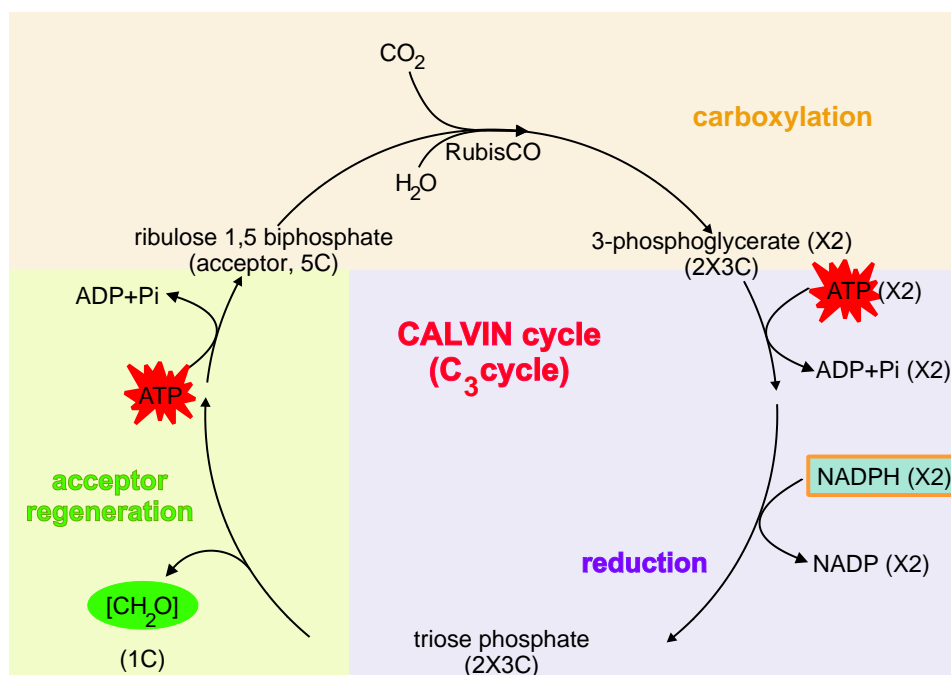
Μέχρι σήμερα έχει διαπιστωθεί ότι υπάρχουν τέσσερις κύριες βιοχημικές παραλλαγές των σκοτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης (Taiz and Zeiger, 2006):

- 1) Ο C₃ κύκλος ή κύκλος του Calvin
- 2) Η C₂ οδός (φωτοαναπνοή)
- 3) Η C₄ οδός ή κύκλος Hatch και Slack
- 4) Ο μεταβολισμός οξέων τύπου Crassulaceae (CAM)

1.3.1. Ο κύκλος C₃ ή κύκλος του Calvin

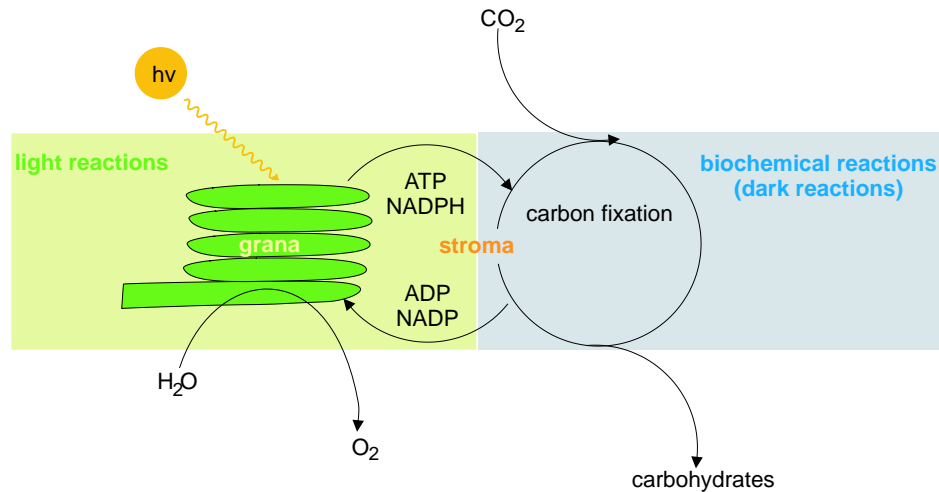
Η αφομοίωση του άνθρακα θεωρείται η πιο σημαντική μεταβολική δραστηριότητα των αυτότροφων οργανισμών, διότι μετατρέπει τον ανόργανο άνθρακα σε οργανικές ενώσεις μέσω μιας σειράς από αντιδράσεις, γνωστές ως κύκλος C₃ (καθώς το πρώτο προϊόν, το PGA, περιέχει τρεις άνθρακες), ή κύκλος του Calvin (προς τιμή του επιστήμονα που τον ανακάλυψε). Οι αντιδράσεις αυτές πραγματοποιούνται στο στρώμα των χλωροπλαστών.

Το CO₂ εισέρχεται στον κύκλο μέσω καρβοξυλίωσης της διφωσφορικής ριβουλόζης (RuBP), ενός μορίου – δέκτη του CO₂ (Εικόνα 3). Η αντίδραση καταλύεται από την RubisCO και έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία δύο μορίων 3-φωσφογλυκερικού οξέος (3-PGA). Στη συνέχεια το PGA ανάγεται προς φωσφορικές τριόζες (3C σάκχαρο). Μέσω της διαδικασίας αυτής το φυτό καταφέρνει να ανάγει ένα μόριο CO₂ και να προσθέσει μια καρβοξυλική μονάδα σε ένα 5C σάκχαρο προς σχηματισμό δύο μορίων 3C σακχάρων. Κατά την πορεία του κύκλου οι τριόζες που παράγονται μπορεί να μετατρέπονται σε άλλους υδατάνθρακες, όπως π.χ. άμυλο. Ένα μέρος των τριοζών χρησιμοποιείται για την αναγέννηση του μορίου-δέκτη, της RuBP. Δημιουργείται λοιπόν ένας βιοχημικός κύκλος η λειτουργία του οποίου έχει ως αποτέλεσμα να αφομοιώνεται CO₂ της ατμόσφαιρας, να παράγονται ως κέρδος μόρια υδατανθράκων και να αναγεννάται ο δέκτης (Huffaker and Miller, 1978; Ridge, 2002; Rost et al., 1998).



Εικόνα 3. Συνοπτική περιγραφή του κύκλου του Calvin.

Για να ολοκληρωθεί ο κύκλος απαιτούνται μεγάλα ποσά ενέργειας, τα οποία παρέχονται από το ATP και το NADPH. Το ATP απαιτείται σε δύο φάσεις του κύκλου: κατά τη μετατροπή του 3-PGA προς φωσφορικές τριόζες, και κατά την αναγέννηση της RuBP. Οι φωτεινές και οι σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης συνδέονται λοιπόν μεταξύ τους: Το φως είναι απαραίτητο για το σχηματισμό του ATP και του NADPH, τα οποία καταναλώνονται κατά τις σκοτεινές αντιδράσεις (Εικόνα 4).



Εικόνα 4. Η σύνδεση των φωτεινών και των σκοτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης.

Η RubisCO παίζει σημαντικό ρόλο στον κύκλο C_3 . Θεωρείται θεμελιώδες ένζυμο, καθώς συμμετέχει στην πρώτη αντίδραση του κύκλου του Calvin, την αφομοίωση του CO_2 . Είναι η αφθονότερη πρωτεΐνη στη βίοςφαιρα, η δε συγκέντρωσή της στα φύλλα ανέρχεται ακόμη και στο 50% της ολικής πρωτεΐνης. Εμφανίζει δράση καρβοξυλάσης αλλά και οξυγονάσης διότι το ενεργό κέντρο του ενζύμου μπορεί να χρησιμοποιήσει ως υποστρώματα τόσο το CO_2 όσο και το O_2 . Υπό κανονικές συνθήκες η δράση της ως οξυγονάσης μπορεί να μειώσει τη δράση της ως καρβοξυλάσης έως και 30%. Το μόριο της RubisCO είναι υψηλού M.B. στα ανώτερα φυτά κωδικοποιείται από γονίδια τόσο του χλωροπλάστη, όσο και του πυρήνα. Αποτελείται από 8 μεγάλες και 8 μικρές υπομονάδες, απαιτείται δε η παρουσία ενός chaperone (συνοδού πρωτεΐνης) προκειμένου να σχηματιστεί το ολοένζυμο με τη συνένωση όλων των υπομονάδων μέσα στο χλωροπλάστη (Ridge, 2002).

Κατά τη διάρκεια λειτουργίας του κύκλου του Calvin παράγονται υδατάνθρακες τριών ατόμων άνθρακα οι οποίες αποτελούν πρόδρομα μόρια για την βιοσύνθεση σημαντικών υδατανθράκων όπως η σακχαρόζη και το άμυλο. Η σακχαρόζη αποτελεί τον βασικό υδατάνθρακα ο οποίος μπορεί να μεταφέρεται μέσω του ηθμού σε ολόκληρο το φυτό. Το άμυλο είναι ένα δυσδιάλυτο υδατανθρακικό πολυμερές, το οποίο απαντάται σε όλα σχεδόν τα φυτά. Συντίθεται στους χλωροπλάστες, ενώ η σακχαρόζη στο κυτταρόπλασμα.

Η όλη πορεία αφομοίωσης του άνθρακα προϋποθέτει την ύπαρξη ρυθμιστικών μηχανισμών σε διαφορετικά στάδια της διαδικασίας έτσι ώστε να υπάρξει συντονισμός μεταξύ των φωτεινών αντιδράσεων και του κύκλου C_3 . Προκειμένου να επιταχυνθεί ο κύκλος C_3 , όταν επικρατούν συνθήκες αυξημένης φωτεινής ακτινοβολίας, ή για την έναρξη της λειτουργίας του κατά την ανατολή, απαιτούνται υψηλές συγκεντρώσεις ενεργών

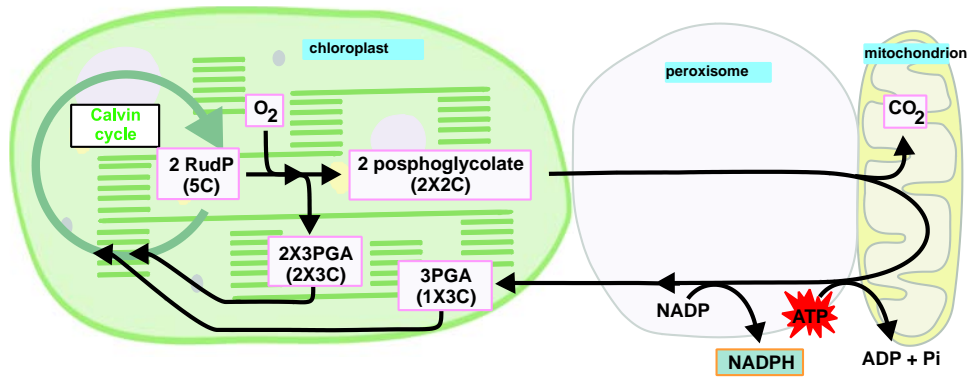
ενζύμων και ενδιάμεσων μεταβολιτών. Ο περιοριστικός παράγοντας για τη λειτουργία του κύκλου C_3 σε συνθήκες σκίασης είναι η ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας, ωστόσο σε συνθήκες άπλετου φωτισμού οι περιοριστικοί παράγοντες είναι το διοξείδιο του άνθρακα και η δραστηριότητα των επί μέρους ενζύμων. Τα φυτά που αναπτύσσονται σε άπλετο φως παρουσιάζουν υψηλότερες ταχύτητες του C_3 κύκλου και υψηλότερες συγκεντρώσεις των απαραίτητων για τον κύκλο ενζύμων από ότι τα φυτά που αναπτύσσονται υπό σκιά. Η δραστηριότητα της RubisCO αποτελεί ένα σημαντικό παράγοντα ρύθμισης και λειτουργίας του κύκλου του Calvin. Το ένζυμο επηρεάζεται από τις επί μέρους συγκεντρώσεις CO_2 και O_2 , τη θερμοκρασία αλλά και την ύπαρξη φωτισμού. Η RubisCO αποτελεί φωτοεπαγώμενο ένζυμο δηλ. απενεργοποιείται στο σκοτάδι και ενεργοποιείται στο φως. Στην ενεργοποίηση του μηχανισμού συμμετέχει μια πρωτεΐνη χαμηλού MW, η ακτιβάση της RubisCO. Οι συγκεντρώσεις του CO_2 και του O_2 επηρεάζουν τη σχετική δραστηριότητα της RubisCO ως καρβοξυλάσης και ως οξυγενάσης. Σε υψηλές θερμοκρασίες η RubisCO παρουσιάζει περιορισμένη δραστηριότητα καρβοξυλάσης και αυξημένη οξυγονάσης λόγω της μειωμένης διαλυτότητας του CO_2 σε σχέση με αυτήν του O_2 αλλά και γιατί η RubisCO παρουσιάζει μειωμένη συγγένεια προς το CO_2 σε σύγκριση με το O_2 . Η υπερθέρμανση του πλανήτη έχει σημαντικές επιπτώσεις στη δραστηριότητα της RubisCO. Υψηλές συγκεντρώσεις CO_2 ευνοούν την καρβοξυλίωση και τη δέσμευση του άνθρακα, ενώ οι υψηλές θερμοκρασίες όχι. (Bjorkman, 1981; Ridge, 2002).

1.3.2. Ο κύκλος C_2

Η φωτοαναπνοή αποτελεί μια φωτο-εξαρτώμενη αντίδραση, η οποία πραγματοποιείται κατά την οξυγόνωση της RuBP από τη RubisCO. Αναφέρεται και ως κύκλος C_2 ή οξειδωτικός φωτοσυνθετικός κύκλος του άνθρακα. Περιλαμβάνει την απορρόφηση O_2 , τη απελευθέρωση CO_2 και την μερική ανάκτηση του άνθρακα, ο οποίος χάνεται κατά την φωτοαναπνοή. Επομένως από πλευράς ανταλλαγής αερίων ο κύκλος C_2 παρουσιάζει ομοιότητες με τη διαδικασία της κυτταρικής αναπνοής.

Ένα μόριο οξυγόνου αντιδρά με το αρχικό μόριο-δέκτη του κύκλου του Calvin RuBP, προς σχηματισμό 2-φωσφογλυκολικού and 3-φωσφογλυκερινικού οξέος. Το 2-φωσφογλυκολικό που σχηματίζεται με οξυγόνωση στους χλωροπλάστες, υπόκειται σε μια σειρά από αντιδράσεις στα υπεροξεισώματα αλλά και στα μιτοχόνδρια, μεταξύ των οποίων μια NADPH-εξαρτώμενη οξείδωση και μια φωσφορυλίωση από το ATP. Μετά τη φωσφορυλίωση, το παραγόμενο 3-PGA εισέρχεται στους χλωροπλάστες και παίρνει μέρος στο C_3 κύκλο. Κατά τη διαδικασία αυτή δεν απελευθερώνεται ενέργεια. Αντίθετα, καταναλώνεται ATP. Τα δύο μόρια φωσφογλυκολικού (4-C), τα οποία προκύπτουν κατά την οξυγόνωση της RuBP, μετατρέπονται σε ένα μόριο 3-PGA (3-C) και ένα μόριο CO_2 (1-C). Σε συνθήκες συγκεντρώσεις O_2 και CO_2 του ατμοσφαιρικού αέρα, η οξυγόνωση της RubisCO μειώνει την δέσμευση του καθαρού άνθρακα κατά 25-50%. Παρά το γεγονός ότι ο C_2 κύκλος εμφανίζεται ως μια σπάταλη διαδικασία κατανάλωσης ATP και απώλειας άνθρακα, φαίνεται ότι αποτελεί ένα μηχανισμό ασφαλείας σε περιπτώσεις υπερσυσσώρευσης ενέργειας. Προστατεύει το φυτό από φαινόμενα φωτοπαρεμπόδισης, ιδιαίτερα σε συνθήκες έντονης ηλιοφάνειας, υψηλών θερμοκρασιών και χαμηλής συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα (Ridge, 2002; Taiz and Zeiger, 2006).

-Εισαγωγή-



Εικόνα 5. Οι βασικές αντιδράσεις του κύκλου C₂ (φωτοαναπνοή), οι οποίες πραγματοποιούνται σε τρία διαφορετικά υποκυτταρικά οργανίδια.

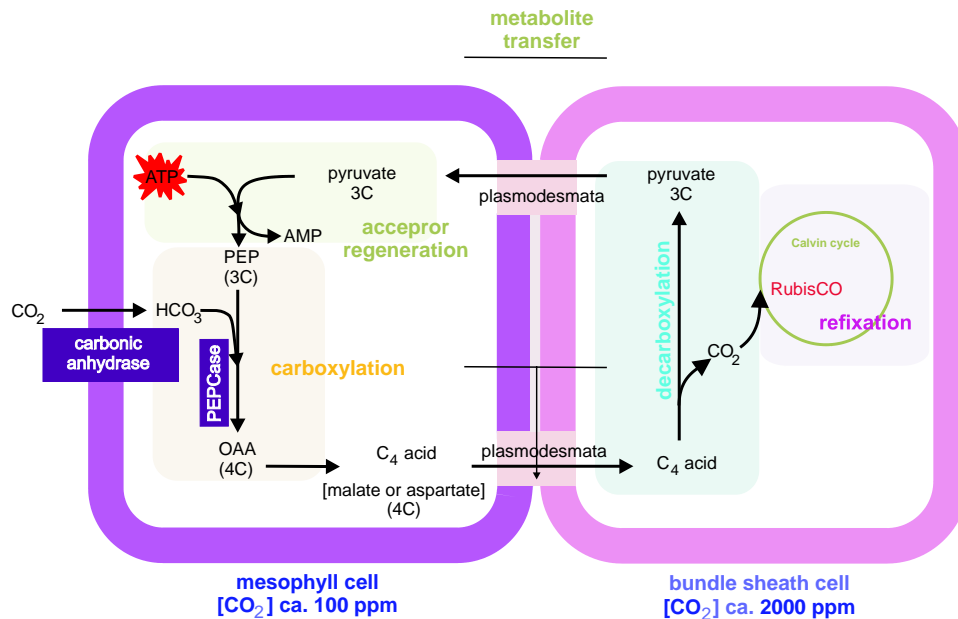
Φαίνεται ότι ο C₂ κύκλος είναι προϊόν της αναπόφευκτης αδυναμίας της RubisCO να διακρίνει τα δύο υποστρώματα CO₂ και O₂. Στη διάρκεια της εξέλιξης ο κύκλος προσαρμόστηκε κατάλληλα, ώστε να λειτουργεί ως βαλβίδα εκτόνωσης του πλεονάσματος ενέργειας και να ελαχιστοποιηθούν οι απώλειες άνθρακα, οι οποίες ωστόσο παραμένουν υψηλές. Σε ορισμένους φυτικούς οργανισμούς λειτουργούν πρόσθετοι μηχανισμοί, οι οποίοι λειτουργούν ως αντλίες CO₂ και συσσωρεύουν διοξείδιο του άνθρακα στις θέσεις όπου εντοπίζεται η RubisCO, αυξάνοντας έτσι τοπικά την αναλογία CO₂/O₂. Με τον τρόπο αυτό βελτιώνεται η απόδοση της RubisCO και μειώνονται οι απώλειες άνθρακα. Παραδείγματα οργανισμών που διαθέτουν αυτούς τους μηχανισμούς εξελικτικής προσαρμογής είναι τα C₄ και CAM φυτά, ορισμένα φύκη και τα κυανοβακτήρια. Η λειτουργία των βιοχημικών αυτών βοηθητικών μηχανισμών μεταβάλλει την συνήθη αναλογία σταθερών ισotόπων του άνθρακα ¹²C (σε αφθονία) και ¹³C (απαντάται σπανιότερα) στους φυτικούς ιστούς. Τα C₄ φυτά ενσωματώνουν σε πρώτη φάση το διοξείδιο του άνθρακα σε μια ενδιάμεση 4-C ένωση και κατόπιν το καθιστούν διαθέσιμο στη RubisCO. Υπάρχει μια ακόμη ομάδα φυτών που διαθέτουν παρόμοιο μηχανισμό συσσώρευσης διοξειδίου του άνθρακα. Ο μηχανισμός αυτός ονομάζεται μεταβολισμός οξέων τύπου Crassulaceae (CAM), διότι η ύπαρξή του διαπιστώθηκε αρχικά σε είδη της οικογένειας Crassulaceae.

1.3.3. Ο κύκλος C₄

Η σχέση δομής – λειτουργίας είναι ζωτικής σημασίας στα C₄ φυτά, διότι στις περισσότερες περιπτώσεις τα βιοχημικά στάδια αφομοίωσης CO₂ είναι τοπικά διαχωρισμένα. Τα περισσότερα C₄ φυτά χαρακτηρίζονται από μια ιδιαίτερη ανατομία φύλλων (ανατομία τύπου Kranz). Τα κύτταρα του κολεού της δέσμης, τα οποία περιβάλλουν τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες, διαθέτουν παχύτερα κυτταρικά τοιχώματα, συνήθως με εναπόθεση φελλίνης και περιέχουν περισσότερους και μεγαλύτερους χλωροπλάστες σε σύγκριση με τα κύτταρα του μεσόφυλλου. Στα περισσότερα είδη της ομάδας αυτής οι χλωροπλάστες των κυττάρων του κολεού περιέχουν σχετικά λιγότερα grana, γεγονός το οποίο καθιστά το PSII λιγότερο αποτελεσματικό (Ridge, 2002). Στα C₄ φυτά η καρβοξυλίωση πραγματοποιείται σε δύο τοπικά διαχωρισμένα στάδια. Το CO₂ εισέρχεται μέσω των στομάτων στο μεσόφυλλο και μετατρέπεται αμέσως σε ανθρακικό οξύ από το ένζυμο αφυδατάση των ανθρακικών. Στη συνέχεια αντιδρά με μια 3-C ένωση, το φωσφοενολοπυροσταφυλικό (PEP), προς σχηματισμό μιας 4-C ένωσης, του οξαλοξικού οξέος (OAA) (Ridge, 2002). Η καρβοξυλίωση

-Εισαγωγή-

καταλύεται από την καρβοξυλάση του φωσφοένολπυροσταφυλικού. Το OAA ανάγεται προς μηλικό ή ασπαραγινικό οξύ (δύο 4-C οξέα), ανάλογα με το φυτικό είδος. Το 4-C οξύ μεταφέρεται μέσω των πλασμοδεσμών στα κύτταρα του κολεού. Αυτό είναι το πρώτο στάδιο μεταφοράς. Στον κολεό πραγματοποιείται αποκαρβοξυλίωση του οξέος και το CO₂ επαναδεσμεύεται από τη RubisCO στον C₃ κύκλο, ενώ το 4-C οξύ μετατρέπεται σε ένα 3-C οξύ. Κατά το δεύτερο στάδιο μεταφοράς, το 3-C οξύ μεταφέρεται στο μεσόφυλλο, και αναγεννάται το PEP. Τα C₄ φυτά χρειάζονται περισσότερη ενέργεια για την ενσωμάτωση ενός μορίου CO₂ σε έναν υδατάνθρακα (5ATP + 2NADPH).



Εικόνα 6. Η ενσωμάτωση του CO₂ στον κύκλο C₄ στο μεσόφυλλο και στα κύτταρα του κολεού της δέσμης.

Τα C₄ φυτά αποτελούν μόλις το 1% των γνωστών αγγειόσπερμων. Τα περισσότερα είναι πόες και ζιζάνια των τροπικών και υποτροπικών περιοχών, ενώ ορισμένα εξ αυτών αποτελούν σημαντικά καλλιεργούμενα φυτά όπως το καλαμπόκι και το σακχαροκάλαμο. Παρά την πρόσθετη δαπάνη ενέργειας, τα C₄ φυτά λειτουργούν αποδοτικότερα έναντι των αντίστοιχων C₃ διότι περιορίζουν αποτελεσματικά τη λειτουργία της φωτοαναπνοής.

Ο πρόσθετος μηχανισμός τον οποίο διαθέτουν τα C₄ είδη, τα βοηθά να επιβιώνουν σε ζεστά, με μεγάλη ηλιοφάνεια ενδαιτήματα, στα οποία η διαθεσιμότητα του νερού είναι περιορισμένη. Η υψηλή συγγένεια της καρβοξυλάσης των PEP για το CO₂ επιτρέπει στα φυτά αυτά να λειτουργούν αποδοτικά έστω και με μισόκλειστα στομάτια, περιορίζοντας τις απώλειες νερού. Παρόλα αυτά, τα C₄ είδη επιτυγχάνουν αξιόλογες φωτοσυνθετικές ταχύτητες, ενώ η ταχύτητα διαπνοής τους παρουσιάζει εντυπωσιακές διαφορές σε σχέση με αυτή των C₃ ειδών.

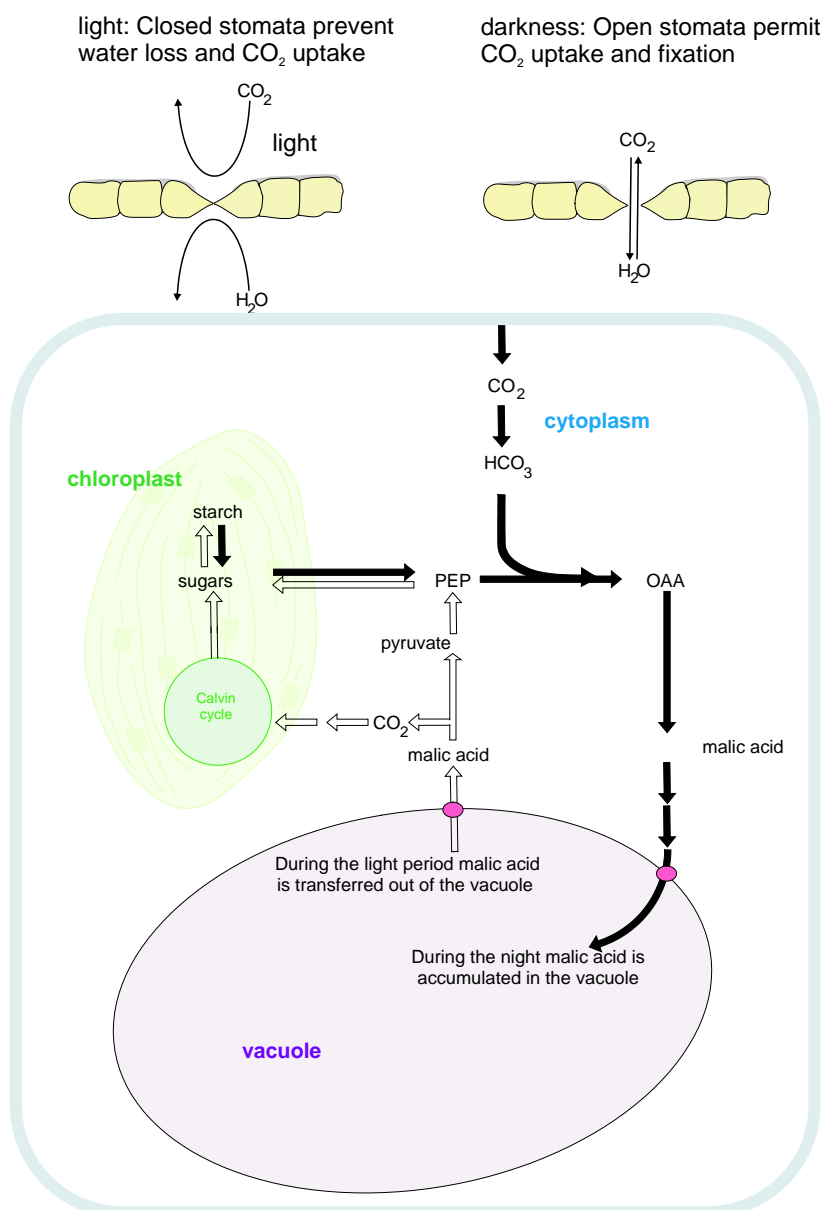
1.3.4. Μεταβολισμός οξέων τύπου Crassulaceae (CAM)

Ο μηχανισμός τύπου CAM απαντάται σε παχύφυτα, φυτά με σαρκώδη φύλλα και βλαστούς, όπως ο κάκτοι. Ο μηχανισμός στα φυτά αυτά παρουσιάζει ομοιότητες με αυτόν των C_4 φυτών, οι δύο καρβοξυλιώσεις όμως είναι χρονικά και όχι τοπικά διαχωρισμένες. Το CO_2 εισέρχεται στα φύλλα κατά τη διάρκεια της νύχτας, όταν τα στόματα είναι ανοιχτά και δεσμεύεται και πάλι από την καρβοξυλάση του PEP προς σχηματισμό μηλικού οξέος. Αυτή η C_4 ένωση αποθηκεύεται στα χυμοτόπια κατά τη διάρκεια της νύχτας. Η έντονη συσσώρευση μηλικού ευθύνεται για την έντονα όξινη γεύση των φύλλων των φυτών CAM κατά τη διάρκεια της νύχτας, η οποία εξαφανίζεται το πρωί. Το μηλικό οξύ απελευθερώνεται στο κυτταρόπλασμα κατά τη διάρκεια της ημέρας, όπου και αποκαρβοξυλιώνεται. Το παραγόμενο CO_2 δεσμεύεται από τη RubisCO και εισέρχεται στον κύκλο C_3 . Τα στόματα παραμένουν κλειστά την ημέρα. Τα φυτά αυτά διαθέτουν σκληρή εφυμενίδα, η οποία συμβάλλει στην ελαχιστοποίηση των απωλειών νερού ή CO_2 από τα φύλλα. Πρόκειται για έναν πολύ αποτελεσματικό μηχανισμό αφομοίωσης CO_2 σε συνθήκες έντονης έλλειψης νερού. Σε ορισμένα φυτά CAM ο μηχανισμός αφομοίωσης CO_2 είναι αρκετά ευέλικτος καθώς μπορεί, ανάλογα με τη διαθεσιμότητα του νερού και τη θερμοκρασία, να λειτουργεί είτε ως CAM είτε ως C_3 . Στα φυτά τύπου CAM, το πυροσταφυλικό που παράγεται στο φως χρησιμοποιείται στη σύνθεση υδατανθράκων, οι οποίοι αποθηκεύονται και κατά τη διάρκεια της νύχτας υδρολύονται ώστε να παραχθεί PEP, το μόριο δέκτης των CO_2 . Συνεπώς η συγκέντρωση των αποθηκευμένων υδατανθράκων αυξάνεται την ημέρα και μειώνεται τη νύχτα, ανάλογα με τη συγκέντρωση του μηλικού οξέος. Η μεταφορά του μηλικού οξέος από το κυτταρόπλασμα προς τα χυμοτόπια απαιτεί ενέργεια και πραγματοποιείται μέσω ενός ενεργού μεταφορέα, ο οποίος είναι συνδεδεμένος με μια αντλία πρωτονίων. Ο μηχανισμός των CAM φυτών είναι επομένως περισσότερο «ακριβός» ενεργειακά σε σχέση με τον κύκλο C_4 . Η ποσότητα του μηλικού οξέος που μπορεί να αποθηκευτεί αποτελεί τον περιοριστικό παράγοντα για την λειτουργία της φωτοσύνθεσης. Για τον λόγο αυτό τα φυτά CAM παρουσιάζουν χαμηλούς ρυθμούς ανάπτυξης. Ωστόσο εκμεταλλεύονται στο έπακρο τα λιγοστά αποθέματα νερού καθώς έχουν αναπτύξει μια στρατηγική επιβίωσης σε ιδιαίτερα ξηρές συνθήκες, στις οποίες το άνοιγμα των στοματίων κατά τη διάρκεια της ημέρας ισοδυναμεί με αυτοκτονία. Το 8% περίπου των αγγειόσπερμων παρουσιάζουν μεταβολισμό τύπου CAM. Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν τα παχύφυτα της ερήμου, οι ορχιδέες (επίφυτα του θόλου σε τροπικά δάση) και ορισμένα δένδρα των τροπικών δασών.

1.4. Η Επίδραση της έντασης της ηλιακής ακτινοβολίας στη φωτοσύνθεση

Η ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας κάτω από την οποία αναπτύσσονται τα φυτά επηρεάζει τόσο τη δομή, όσο και τη λειτουργία των φύλλων τους. Φύλλα τα οποία αναπτύσσονται σε άπλετο ηλιακό φως διαθέτουν περισσότερες στοιβάδες κυττάρων του δρυφακτοειδούς παρεγχύματος, περισσότερες και ισχυρότερες ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και παχύτερες επιδερμικές στοιβάδες έναντι αυτών που αναπτύσσονται υπό σκιά. Τα χαρακτηριστικά αυτά συμβάλλουν στην αύξηση του LMA των φύλλων τόσο σε ποώδη, όσο και σε δενδρώδη είδη (Evans, 1998). Ωστόσο η ανατομία των φύλλων φωτός ενδέχεται να ελαττώνει το ρυθμό αφομοίωσης του CO_2 , αφού μειώνεται η ταχύτητα διάχυσης στους

-Εισαγωγή-



Εικόνα 7. Συνοπτική παρουσία του φωτοσυνθετικού μεταβολισμού των φυτών CAM.

μεσοκυττάριους χώρους προς τις θέσεις καρβοξυλίωσης.

Όταν η ένταση φωτεινής ακτινοβολίας δεν αποτελεί τον περιοριστικό παράγοντα, ο ρυθμός της καθαρής αφομοίωσης του CO₂ εξαρτάται από παράγοντες όπως η θερμοκρασία και οι μερικές πιέσεις CO₂ και O₂ στις θέσεις καρβοξυλίωσης (Evans, 1996). Σε συνθήκες χαμηλής έντασης φωτισμού, η καθαρή φωτοσύνθεση αυξάνεται γραμμικά με την αύξηση της φωτοσυνθετικής ροής φωτονίων (**Photosynthetic Photon Flux Density – PPF**). Σε υψηλές εντάσεις PPF παρατηρείται κορεσμός και η κλίση της καμπύλης μειώνεται. Στις συνθήκες αυτές άλλοι παράγοντες αναδεικνύονται ως περιοριστικοί, όπως η συγκέντρωση CO₂. Για μια συγκεκριμένη τιμή χαμηλής φωτοσυνθετικής ροής φωτονίων, η καθαρή φωτοσύνθεση παίρνει μηδενικές τιμές Αυτό σημαίνει ότι η ταχύτητα της ολικής φωτοσύνθεσης ισούται με αυτήν της αναπνοής (GP=R), ή ότι η απορροφούμενη ποσότητα CO₂ είναι ίση με την εκλυόμενη ποσότητα CO₂. Το σημείο αυτό ονομάζεται σημείο

αντιστάθμισης φωτισμού. Για μικρότερες τιμές PPFD η αναπνευστική δραστηριότητα υπερσχύει της ολικής φωτοσύνθεσης (παρατηρείται δηλ. καθαρή έκλυση CO₂). Το σημείο αντιστάθμισης φωτισμού των σκιοφύτων είναι χαμηλότερο εκείνου φυτών που αναπτύσσονται σε άπλετο φως. Κατά συνέπεια τα σκιοφύτα επιτυγχάνουν καθαρή φωτοσύνθεση σε χαμηλότερης έντασης PPFD και άρα απορροφούν το φως πολύ πιο αποδοτικά, λόγω των ιδιαίτερων ανατομικών και βιοχημικών χαρακτηριστικών τους. Στα σκιοφύτα το σημείο κορεσμού επιτυγχάνεται σε χαμηλότερη τιμή PPFD και ο ρυθμός καθαρής φωτοσύνθεσης είναι χαμηλότερος σε υψηλότερες εντάσεις φωτισμού, σε σύγκριση με φυτά που αναπτύσσονται σε άπλετο φως. Οι διαφορές αυτές παρατηρούνται όχι μόνο μεταξύ φύλλων διαφορετικών ειδών (σκιοφύτα-ηλιόφυτα), αλλά και μεταξύ των φύλλων του ίδιου είδους, τα οποία εγκλιματίστηκαν σε διαφορετικό καθεστώς φωτισμού. Η PPFD στην οποία αναπτύσσονται τα φυτά επηρεάζει όχι μόνο την ανατομία τους αλλά και τον βιοχημικό τους εξοπλισμό, π.χ. δραστηριότητα της RubisCO και ο ρυθμός της φωτοσυνθετικής μεταφοράς ηλεκτρονίων αυξάνονται, αυξανόμενης της έντασης PPFD (Niinemets et al., 1998; Hand et al., 1993; Hikosaka and Terashima, 1995; Larcher, 2003; Dennis, 1992; Terashima and Hikosaka, 1995; Mohr and Schopfer, 1995).

1.5. Επίδραση της συγκέντρωσης του CO₂ στη φωτοσύνθεση

Σε συνθήκες φωτοκορεσμού και σταθερής συγκέντρωσης O₂, υπάρχει μια ορισμένη τιμή της συγκέντρωσης του CO₂ για την οποία NP=0. Η τιμή αυτή ονομάζεται σημείο αντιστάθμισης CO₂. Δηλ. στις συνθήκες αυτές δεν παρατηρείται καθαρή απορρόφηση ή έκλυση CO₂ και η ολική φωτοσύνθεση ισούται με το άθροισμα της αναπνοής και της φωτοαναπνοής (GP=R+PR). Χαμηλές τιμές του σημείου αντιστάθμισης CO₂ υποδεικνύουν ότι το φυτό αφομοιώνει το CO₂ πολύ αποτελεσματικά. Τα C₄ και τα CAM φυτά παρουσιάζουν χαμηλό σημείο αντιστάθμισης διότι διαθέτουν μηχανισμό συσσώρευσης του CO₂, ο οποίος τους επιτρέπει να διαχειρίζονται το CO₂ αποτελεσματικά. Τα C₃ φυτά παρουσιάζουν υψηλές τιμές του σημείου αντιστάθμισης, καθώς δεν διαθέτουν ανάλογο βιοχημικό εξάρτημα. (Ehleringer et al., 2004; Larcher, 2003; Usuda and Shimogawara, 1998). Ωστόσο τα C₃ φυτά σε συνθήκες αυξημένης συγκέντρωσης CO₂ πλεονεκτούν έναντι των C₄.

1.6. Επίδραση της θερμοκρασίας στη φωτοσύνθεση

Η θερμοκρασία αποτελεί ένα περιβαλλοντικό παράγοντα ο οποίος παρουσιάζει έντονες διακυμάνσεις και επηρεάζει όχι μόνο την ανάπτυξη αλλά και την επιβίωση των φυτικών οργανισμών. Αποτελεί, από κοινού με τη διαθεσιμότητα νερού, τον σημαντικότερο περιοριστικό παράγοντα ανάπτυξης των φυτικών ειδών σε πλανητικό επίπεδο. Οι ακραίες θερμοκρασίες προκαλούν βλάβες στη φωτοσυνθετική μηχανή, καθώς διαταράσσουν τη λειτουργία των μεμβρανών και των ενζύμων. Τόσο οι χαμηλές, όσο και οι υψηλές θερμοκρασίες, σε συνδυασμό με υψηλές εντάσεις φωτισμού, διαταράσσουν τη φωτοσυνθετική λειτουργία καθώς παρατηρούνται φαινόμενα φωτοπαρεμπόδισης και φωτοοξειδωσης. Οι τιμές βεβαίως θερμοκρασίας που θεωρούνται ακραίες εξαρτώνται από το είδος του φυτικού οργανισμού και την ικανότητα προσαρμογής ή εγκλιματισμού. Για παράδειγμα, θερμοκρασίες της τάξης των 10°C θεωρούνται εξαιρετικά χαμηλές για τα τροπικά φυτά. (Larcher, 2003).

1.7. Ο ρόλος των δευτερογενών μεταβολιτών στην άμυνα του φυτού

1.7.1. Δευτερογενείς μεταβολίτες

Τα φυτά αλληλεπιδρούν με μια πληθώρα διαφορετικών οργανισμών, όπως φυτοφάγα ζώα, παθογόνους μικροοργανισμούς, αλλά και γειτονικά φυτά. Ένα από τα χαρακτηριστικά των ανώτερων φυτών είναι ότι, σε αντίθεση με τα ζώα, δεν διαθέτουν την ικανότητα να μετακινούνται. Αναπτύσσονται λοιπόν στα φυσικά τους ενδιαίτηματα αντιμέτωπα με πολυάριθμους πιθανούς εχθρούς, αφού οι ιστοί τους αποτελούν κύρια πηγή τροφής για αναρίθμητους ετερότροφους οργανισμούς, από παθογόνους ως και φυτοφάγους (Bennett and Wallsgrrove, 1994; Heldt and Heldt, 1997; Ellis, 1997). Προκειμένου να διασφαλίσουν την επιβίωση τους, θα πρέπει να διαθέτουν αποτελεσματικούς αμυντικούς μηχανισμούς. Ένα πολύ σημαντικό στοιχείο της εξέλιξης των φυτών είναι η ανάπτυξη της ικανότητας επιβίωσης παρά τη παρουσία πολυάριθμων βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων που συνιστούν μόνιμη απειλή για αυτά. Η άμυνα την οποία αναπτύσσουν εμφανίζεται σε διαφορετικά επίπεδα τόσο στο χώρο (κατασκευή φραγμάτων σε εξειδικευμένα κύτταρα), όσο και στο χρόνο (προυπάρχοντες αμυντικοί μηχανισμοί ή εντάσσονται νέοι). Η άμυνα π.χ. εμφανίζει εξειδικευμένη χωροθέτηση με τη δημιουργία π.χ. φυσικών (μηχανικών) εμποδίων, όπως η ύπαρξη σκληροεχυματικού ιστού, ακανθών, ενισχυμένου φλοιού και σκληρών καρπών ή περικαρπίου. Επιφανειακοί ιστοί, όπως η εφυμενίδα και η επιδερμίδα, λειτουργούν ως φυσικά φράγματα, παρεμποδίζοντας την είσοδο μυκήτων και βακτηρίων. Σε βιοχημικό επίπεδο, τα φυτά διαθέτουν μια ομάδα οργανικών ενώσεων, γνωστών ως δευτερογενών μεταβολιτών, οι οποίες παρεμβάλλουν ένα τοξικό ή απωθητικό χημικό φράγμα έναντι φυτοφάγων και παθογόνων (Palo and Robbins, 1991; Rosenthal & Berenbaum, 1991) . Οι μεταβολίτες αυτοί προέρχονται από πρόδρομα μόρια του πρωτογενούς μεταβολισμού, είναι δε πολυάριθμοι και παρουσιάζουν εξαιρετικό πολυμορφισμό . Ελάχιστες ωστόσο από τις ενώσεις αυτές έχουν καθολική διάδοση μεταξύ των φυτικών ειδών (Bennett and Wallsgrrove, 2009; Heldt and Heldt, 1997). Οι δευτερογενείς μεταβολίτες δεν φαίνεται να εμπλέκονται άμεσα σε διαδικασίες αύξησης και ανάπτυξης του φυτού. Οι περισσότερες γνώσεις σχετικά με τις ενώσεις αυτές κατά το παρελθόν οδήγησαν σε αντιλήψεις σύμφωνα με τις οποίες επρόκειτο για παραπροϊόντα του μεταβολισμού ή τελικά προϊόντα χωρίς συγκεκριμένη λειτουργική σημασία για την επιβίωση του φυτού. Στις αντιλήψεις αυτές οφείλεται και ο χαρακτηρισμός «δευτερογενείς μεταβολίτες» (Bennett and Wallsgrrove, 1994; Waterman and Mole, 1994; Heldt and Heldt, 1997). Τα νεότερα ωστόσο πειραματικά δεδομένα έθεσαν τον προβληματισμό ότι ενδεχομένως οι ουσίες αυτές παίζουν κάποιο ρόλο για τον οργανισμό ο οποίος τους παρήγαγε. Θεωρείται πλέον βέβαιο ότι οι ουσίες αυτές παίζουν ζωτικής σημασίας ρόλους, και ότι ο χαρακτηρισμός «δευτερογενής» είναι άστοχος. Ορισμένοι εξ αυτών χρησιμοποιούνται ως αποθήκες ενέργειας, ή αζώτου, αλλά και ως πρόδρομες ενώσεις για την παραγωγή σημαντικών οργανικών ενώσεων του πρωτογενούς μεταβολισμού. Εντατικές ωστόσο έρευνες των τελευταίων ετών έδειξαν ότι ο σημαντικότερος ρόλος τους αφορά τις αλληλεπιδράσεις των φυτικών οργανισμών με άλλους οργανισμούς σε οικολογικό επίπεδο (Waterman and Mole, 1994). Συγκεκριμένα, συμβάλλουν στην άμυνα εναντίων

φυτοφάγων, καθώς είναι είτε τοξικές για αυτά, είτε καθιστούν τους φυτικούς ιστούς λιγότερο εύπεπτους και εύγεστους και κατά συνέπεια λιγότερο ελκυστικούς ως τροφή (Foley and McArthur, 1994). Έχουν επίσης σημαντική συμβολή στην προστασία των φυτικών ιστών έναντι παθογόνων μικροοργανισμών, στην επικοινωνία (προσέλκυση επικονιαστών), στη διασπορά των σπερμάτων (προσέλκυση καταναλωτών), συμμετέχουν σε μηχανισμούς ανταγωνισμού μεταξύ φυτών, λειτουργούν ως σήματα για την επικοινωνία των φυτών μεταξύ τους αλλά και με συμβιωτικούς οργανισμούς και προστατεύουν τους φυτικούς ιστούς από την υπεριώδη ακτινοβολία (Wink, 1999; Luckner, 1990; Ellis, 1997). Η χημική ταυτότητα του κάθε φυτού ανά πάσα χρονική στιγμή και σε οποιονδήποτε τόπο καθορίζεται από τα κληρονομούμενα γενετικά του χαρακτηριστικά, τα οποία είναι αποτέλεσμα μιας συνεχούς βελτίωσης των αμυντικών του προϊόντων με σκοπό την επιβίωσή του ανάμεσα σε ταχέως εξελισσόμενους πληθυσμούς μικροοργανισμών και φυτοφάγων. Η έκφραση των γενετικών αυτών χαρακτηριστών εξαρτάται από το στάδιο ανάπτυξης του φυτού και το περιβάλλον στο οποίο αυτό αναπτύσσεται. Η εξαιρετική ποικιλομορφία στη δομή των δευτερογενών μεταβολιτών μεταξύ των ειδών οφείλεται ενδεχομένως στην διαρκή επιλογή του περισσότερο αποδοτικού συνδυασμού μηχανισμών άμυνας και επικοινωνίας μεταξύ ενός τεράστιου αριθμού χημικών ενώσεων που μπορούν εν δυνάμει να παραχθούν. Τα καλλιεργούμενα φυτά ουσιαστικά αποτελούν προϊόντα γενετικής επιλογής ώστε να περιέχουν πολύ μικρές ποσότητες των ουσιών αυτών και συνεπώς είναι περισσότερο ευαίσθητα σε ασθένειες και επιθέσεις από φυτοφάγα έναντι των προγόνων τους.

Τα μεταβολικά μονοπάτια μέσω των οποίων προκύπτουν οι δευτερογενείς μεταβολίτες παράγουν συγκεκριμένες πρόδρομες δομικές μονάδες, οι οποίες αφ' ενός μεν αποτελούν την αφετηρία για τη βιοσύνθεση των πολυαριθμών δευτερογενών μεταβολιτών αφ' ετέρου δε προσδιορίζουν και τη βιοσυνθετική προέλευση της κάθε επι μέρους ένωσης. Οι δευτερογενείς μεταβολίτες μπορούν λοιπόν να καταταχθούν, με βάση τη χημική τους δομή και τη βιοσυνθετική τους προέλευση, σε τρεις κύριες ομάδες: Τα τερπενοειδή (τερπένια), τις φαινολικές ενώσεις και τις αζωτούχες ενώσεις. Τα τερπένια αποτελούν τη πολυπληθέστερη ομάδα δευτερογενών μεταβολιτών και βιοσυντίθενται από πρωτογενείς μεταβολίτες με δύο τουλάχιστον τρόπους: την οδό του μεβλονικού οξέος και την οδό της φωσφο-μεθυλερυθριτόλης (MEP). Η βασική μονάδα (πυροφωσφορικό ισοπεντενύλιο ή πυροφωσφορικό διμεθυλαλλύλιο) από την οποία προκύπτουν απαρτίζεται από 5 άτομα άνθρακα. Διαδραματίζουν αμυντικούς ρόλους, ορισμένα ωστόσο μέλη της ομάδας αυτής συμμετέχουν και σε διαδικασίες ανάπτυξης και αύξησης. Οι φαινολικές ενώσεις, προέρχονται από τη φαινολαλανίνη, συντίθενται μέσω της μεταβολικής οδού του σικιμικού οξέος ή αυτής του μαλονικού οξέος. Η βασική μονάδα από την οποία προκύπτουν τα μέλη της ομάδας είναι το μόριο της φαινόλης. Η ομάδα των αζωτούχων ενώσεων περιλαμβάνει ενώσεις με αμυντικούς ρόλους ενάντια φυτοφάγων, όπως π.χ. τα αλκαλοειδή και τα κυανογόνα γλυκοσίδια. Προέρχονται κυρίως από αμινοξέα μέσω εναλλακτικών μεταβολικών μονοπατιών. Ο περιορισμένος αριθμός των κύριων βιοσυνθετικών μονοπατιών μέσω των οποίων προκύπτουν οι δευτερογενείς μεταβολίτες υποδεικνύει ότι οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ πρωτογενούς και δευτερογενούς μεταβολισμού στους φυτικούς οργανισμούς είναι περιορισμένες. Το μεγαλύτερο μέρος του φωτοσυνθετικά αφομοιούμενου άνθρακα ο οποίος

χρησιμοποιείται για την παραγωγή δευτερογενών μεταβολιτών μεταφέρεται κυρίως μέσω του ακετυλο-CoA, της L-φαινυλαλανίνης ή άλλων αμινοξέων. Ένζυμα όπως η καρβοξυλάση του ακετυλο-CoA αλλά και αντιδράσεις όπως αυτές της οδού του σικιμικού οξέος παίζουν σημαντικό ρόλο τόσο στον πρωτογενή όσο και στο δευτερογενή μεταβολισμό (Ellis, 1997; Hall, 2001; Rost et al., 1998; Seigler, 1998; Taiz & Zeiger, 2006).

1.7.2. Ο ρόλος των φαινολικών ενώσεων

Η βασική δομική μονάδα των ενώσεων αυτών είναι μια φαινολική ομάδα, η οποία φέρει μια ενεργή ομάδα υδροξυλίου στον αρωματικό της δακτύλιο. Οι φαινολικές ενώσεις αποτελούν την περισσότερο μελετημένη ομάδα δευτερογενών μεταβολιτών, κυρίως λόγω του σημαντικού ρόλου που διαδραματίζουν στις οικολογικές αλληλεπιδράσεις. Είναι ευρέως διαδεδομένες στους φυτικούς ιστούς και όργανα (Harborne, 1997; Waterman and Mole, 1994). Πρόκειται για μια πολυάριθμη (10.000 περίπου μέλη) χημικά ετερογενή ομάδα, που περιλαμβάνει από απλά φαινορικά οξέα έως και πολύπλοκα πολυμερή. Ορισμένες φαινολικές ενώσεις (π.χ. ταννίνες) απαντώνται σε σχετικά υψηλές συγκεντρώσεις στα φυτά (Hartley and Jones, 1997). Παρουσιάζουν ένα ευρύ φάσμα φυσικοχημικών ιδιοτήτων, ορισμένες φαινολικές ενώσεις είναι διαλυτές σε οργανικούς διαλύτες, άλλες είναι υδατοδιαλυτές, ενώ άλλες αδιάλυτα πολυμερή υψηλού μοριακού βάρους. Οι ρόλοι τους ποικίλουν, ανάλογα με την χημική τους δομή, και συνοπτικά περιλαμβάνουν την προστασία έναντι βιοτικών (παθογόνων, φυτοφάγα) και αβιοτικών (υπεριώδης ακτινοβολία, μηχανική καταπόνηση) παραγόντων καταπόνησης, την προσέλκυση επικονιαστών και διασπορέων σπερμάτων, την εξουδετέρωση ανταγωνιστών (αλληλοπάθεια), κ.α. (Jones and Hartley, 1999). Οι κύριες οδοί βιοσύνθεσης των φαινολικών ενώσεων, όπως ήδη προαναφέρθηκε είναι δύο: τα μεταβολικά μονοπάτια του σικιμικού οξέος και του μαλονικού οξέος (Hopkins, 1999; Taiz & Zeiger, 2006).

Η πλειοψηφία των φαινολικών ενώσεων προκύπτει μέσω αρωματικών αμινοξέων (φαινυλαλανίνη, τυροσίνη και τρυπτοφάνη) τελικά προϊόντα της οδού του σικιμικού οξέος του πρωτογενούς μεταβολισμού. Πρόδρομες ενώσεις για τη σύνθεση των αμινοξέων αυτών αποτελούν το φωσφοενολοπυροσταφυλικό οξύ που παράγεται κατά τη γλυκόλυση και η 4-φωσφο-ερυθρόζη από τον κύκλο των φωσφοπεντοζών, δηλαδή ενδιάμεσοι μεταβολίτες οι οποίοι μετατρέπονται σε αρωματικά αμινοξέα μέσω μιας σειράς αντιδράσεων. Η μεταβολική οδός του σικιμικού οξέος απαντάται σε φυτά, βακτήρια και μύκητες, όχι όμως και στα ζώα. Το σικιμικό οξύ αποτελεί βασικό ενδιάμεσο μεταβολίτη, προϊόν συμπύκνωσης δύο ενδιάμεσων υδατανθράκων από τη γλυκόλυση και τον κύκλο των φωσφοροπεντοζών. Οι περισσότερες φαινολικές ουσίες προέρχονται από το αρωματικό αμινοξύ, τη φαινυλαλανίνη, από την οποία παράγεται μέσω απαμίνωσης το κινναμικό οξύ. Η αντίδραση αυτή καταλύεται από το ένζυμο λυάση της φαινυλαλανίνης-αμμωνίας (PAL). Πρόκειται για ένα ένζυμο-κλειδί, το οποίο ρυθμίζει αποτελεσματικά την εκτροπή του άνθρακα από τον πρωτογενή μεταβολισμό προς σχηματισμό φαινολικών ενώσεων και αποτελεί το περισσότερο μελετημένο ένζυμο του δευτερογενούς μεταβολισμού. Με προσθήκη μιας υδροξυλομάδας ή και άλλων υποκαταστατών προκύπτουν φαινολικές ενώσεις όπως το trans-κινναμικό οξύ, το p-κουμαρικό οξύ, αλλά και παράγωγα αυτών, όπως το καφεϊκό οξύ. Οι απλές αυτές φαινολικές ενώσεις ονομάζονται φαινυλο προπανοειδή, διότι περιέχουν ένα βενζοϊκό

δακτύλιο και μια πλευρική αλυσίδα τριών ατόμων άνθρακα. Αποτελούν βασικές δομικές μονάδες για το σχηματισμό πολύπλοκων φαινολικών ενώσεων ή παραγώγων αυτών, όπως οι κουμαρίνες, οι λιγνίνες, οι ταννίνες και τα φλαβονοειδή (Hopkins, 1999; Taiz & Zeiger, 2006).

Τα φλαβονοειδή αποτελούν μια από τις μεγαλύτερες υποομάδες φαινολικών ενώσεων. Η βασική τους δομή περιλαμβάνει 15 άτομα άνθρακα: δύο αρωματικούς δακτυλίους, οι οποίοι ενώνονται μεταξύ τους μέσω μιας γέφυρας τριών ανθράκων. Παράγονται μέσω της συνεργασίας δύο μεταβολικών οδών, του σικιμικού και του μαλονικού οξέος. Κατατάσσονται σε δύο επιμέρους κατηγορίες, βάσει του βαθμού οξειδωσης της 3-C γέφυρας: α. τις ανθοκυάνες και β. τις φλαβονόλες, τις φλαβόνες και τις ισοφλαβόνες. Ο σκελετός των φλαβονοειδών δέχεται ποικιλία υποκαταστατών, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνονται και μόρια σακχάρων, τα οποία αυξάνουν τη διαλυτότητα του μορίου που προκύπτει (γλυκοσίδιο) στο νερό. Η πλειοψηφία των φλαβονοειδών στους φυτικούς ιστούς απαντάται με τη μορφή γλυκοσιδίων. Άλλοι ωστόσο υποκαταστάτες, όπως μεθυλαιθέρες ή τροποποιημένα ισοπεντύλια, καθιστούν το μόριο υδρόφοβο (λιπόφιλο). Οι ρόλοι των φλαβονοειδών περιλαμβάνουν την προστασία έναντι βιοτικών ή αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης, την επικοινωνία, αλλά και το χρωματισμό φυτικών οργάνων, όπως των φύλλων, των ανθέων και των καρπών (Gould and Lister, 2005).

Στη τελευταία περίπτωση φαινολικές ενώσεις με ικανότητα απορρόφησης της ορατής ή υπεριώδους ακτινοβολίας προσελκύουν ζώα μέσω παραγωγής οπτικών σημάτων. Το χαρακτηριστικό αυτό τις καθιστά πολύ σημαντικές για την αλληλεπίδραση φυτών-ζώων, κατά την οποία τα ζώα διασφαλίζουν την επιτυχή επικονίαση και διασπορά των σπερμάτων των φυτών. Οι ανθοκυανίνες αποτελούν τη μεγαλύτερη ομάδα φλαβονοειδών που λειτουργούν ως χρωστικές. Πρόκειται για γλυκοσίδια (το άγλυκο τμήμα ονομάζεται ανθοκυανιδίνη), τα οποία φέρουν σάκχαρα στην θέση 3 του αρωματικού δακτυλίου ή και σε άλλες θέσεις. Ευθύνονται για το κόκκινο, μοβ, ροζ και μπλε χρωματισμό φυτικών οργάνων (Ellis, 1997). Το φάσμα απορρόφησης (και επομένως και το χρώμα) του μορίου των ανθοκυανινών εξαρτάται από τον τύπο των υποκαταστατών του δακτυλίου Β της ανθοκυανιδίνης, τον αριθμό των υδροξυλικών και μεθυλικών ομάδων, τη παρουσία αρωματικών οξέων εστεροποιημένων στην κύρια αλυσίδα, το pH και τη παρουσία μεταλλικών κατιόντων στο χυμοτόπιο, μέσα στο οποίο είναι αποθηκευμένες οι ενώσεις αυτές. Αύξηση του αριθμού των υδροξυλίων συνεπάγεται μετατόπιση του φάσματος απορρόφησης σε μεγαλύτερα μήκη κύματος, με αποτέλεσμα εντονότερο μπλε χρώμα. Η αντικατάσταση μιας υδροξυλομάδας από ένα μεθύλιο μετατοπίζει αντίθετα το φάσμα απορρόφησης σε μικρότερα μήκη κύματος, με αποτέλεσμα ένα βαθύτερο κόκκινο χρώμα. (Hopkins, 1999; Taiz & Zeiger, 2006).

Οι φλαβόνες και οι φλαβονόλες, υποομάδες των φλαβονοειδών, απορροφούν ακτινοβολία σε μικρότερα μήκη κύματος από τις ανθοκυανίνες. Τα χρώματα τα οποία παράγονται από τις ενώσεις αυτές γίνονται αντιληπτά μόνο από έντομα όπως οι μέλισσες, τα οποία αντιλαμβάνονται μήκη κύματος ακόμα και στην περιοχή της υπεριώδους ακτινοβολίας, περιοχή την οποία το ανθρώπινο μάτι δεν αντιλαμβάνεται. Οι φλαβονόλες σχηματίζουν συμμετρικά σχήματα στα άνθη, όπως ρίγες, κηλίδες και ομόκεντρους κύκλους.

Τα σχήματα αυτά, τα οποία ονομάζονται οδηγοί νέκταρος, βοηθούν τα έντομα να εντοπίσουν τη γύρη και το νέκταρ. Οι ενώσεις αυτές απαντώνται και στα επιδερμικά στρώματα των φύλλων και άλλων οργάνων όλων των φυτών. Στη περίπτωση αυτή προστατεύουν επίσης από την UV-B υπεριώδη ακτινοβολία (280-320 nm), καθώς το φάσμα απορρόφησής τους είναι ιδιαίτερα ισχυρό στην UV-B περιοχή, ενώ ταυτόχρονα επιτρέπουν στα φωτοσυνθετικά ενεργά μήκη κύματος να διαπερνούν ανεπηρέαστα. Έχει παρατηρηθεί αύξηση της συγκέντρωσης των φλαβονών και φλαβονολών όταν τα πειραματόφυτα εκτίθενται σε αυξημένα επίπεδα UV-B ακτινοβολίας (Jones and Hartley, 1999).

Οι ισοφλαβόνες αποτελούν μια ακόμα υπομονάδα φλαβονοειδών, οι οποίες φέρουν έναν από τους αρωματικούς δακτυλίους τους σε διαφορετική θέση. Απαντώνται κυρίως στα ψυχανθή και οι λειτουργίες τους ποικίλουν. Ορισμένες δρουν ως εντομοκτόνα ενώ άλλες παρουσιάζουν αντι-οιστρογονική δράση. Προκαλούν στειρότητα στα φυτοφάγα τα οποία τρέφονται με τα φυτά αυτά. Η τρισδιάστατη δομή τους είναι κατάλληλη ώστε να δεσμεύονται επιτυχώς στους υποδοχείς οιστρογόνων. Συμμετέχουν επίσης στην επαγόμενη άμυνα των φυτικών ιστών έναντι παθογόνων, αφού η σύνθεσή τους επάγεται μετά την αντίληψη της προσβολής και εμποδίζουν την εξάπλωση του παθογόνου στους φυτικούς ιστούς. Στη περίπτωση αυτή χαρακτηρίζονται ως φυτοαλεξίνες (Taiz & Zeiger, 2006).

Οι ταννίνες αποτελούν μια ομάδα φαινολικών πολυμερών με αμυντικές ιδιότητες και περιλαμβάνουν δύο υποομάδες: τις συμπυκνωμένες και τις υδρολυόμενες ταννίνες. Οι συμπυκνωμένες ταννίνες αποτελούν πολυμερή φλαβονοειδών που ενώνονται με ισχυρούς ομοιοπολικούς δεσμούς μεταξύ ανθράκων. Παρουσιάζουν ευρεία εξάπλωση μεταξύ των δενδρωδών φυτικών ειδών. Οι δεσμοί αυτοί δεν διασπώνται με ήπια υδρόλυση, μπορούν όμως να οξειδωθούν παρουσία ισχυρών οξέων προς ανθοκυανιδίνες και για αυτό οι ενώσεις αυτές είναι γνωστές και ως προ-ανθοκυανιδίνες. Οι υδρολυόμενες ταννίνες αποτελούν ετερογενή πολυμερή τα οποία περιλαμβάνουν φαινολικά οξέα όπως το γαλλικό οξύ, εστεροποιημένα με απλά σάκχαρα όπως η γλυκόζη. Το μοριακό βάρος των πολυμερών αυτών είναι μικρότερο αυτού των συμπυκνωμένων ταννινών ενώ υδρολύονται με σχετική ευκολία. Τα φαινολικά οξέα που αποτελούν τις δομικές μονάδες είναι παράγωγα της φαινυλαανίνης, μπορούν όμως να προκύψουν κατευθείαν από το μονοπάτι του σικιμικού οξέος (Jones and Hartley, 1999). Οι ταννίνες συμπεριφέρονται ως τοξίνες οι οποίες μειώνουν σημαντικά την ανάπτυξη και τη διάρκεια ζωής των φυτοφάγων τα οποία τρέφονται συστηματικά με φυτικούς ιστούς που περιέχουν τις ουσίες αυτές. Η τοξικότητά τους οφείλεται στην ικανότητά τους να συνδέονται μη εκλεκτικά με πρωτεΐνες, με δημιουργία δεσμών υδρογόνου μεταξύ υδροξυλομάδων της ταννίνης και των ηλεκτρωνητικών θέσεων των πρωτεϊνών, σχηματίζοντας σύμπλοκα ταννίνης-πρωτεΐνης μέσα στον πεπτικό σωλήνα των φυτοφάγων ζώων. Επιπρόσθετα, οι ταννίνες, αλλά και άλλες φαινολικές ενώσεις, μπορούν να σχηματίζουν ομοιοπολικούς δεσμούς με διάφορες διατροφικές πρωτεΐνες. Στα φύλλα των περισσότερων φυτών εντοπίζονται ένζυμα, τα οποία οξειδώνουν ταχέως τις ταννίνες προς κινόνες μέσα στο πεπτικό σωλήνα των ζώων (Felton et al, 1989). Οι κινόνες αυτές είναι ιδιαίτερα ηλεκτρονιόφιλα μόρια, τα οποία δημιουργούν άμεσα δεσμούς με πυρηνόφιλες $-NH_2$ ή SH ομάδες πρωτεϊνών προς σχηματισμό συμπλόκων ταννινών-πρωτεϊνών (Appel, 1993). Η δημιουργία των συμπλόκων αυτών έχει αρνητική

επίπτωση στη διατροφή των φυτοφάγων, διότι δεν μπορούν πλέον να μεταβολίσουν τις πρωτεΐνες αυτές. Εκτός αυτού οι ταννίνες παρεμποδίζουν τη δράση πεπτικών ενζύμων των φυτοφάγων και κατ' επέκταση τη πέψη των φυτικών τροφών. Τα ζώα ωστόσο, τα οποία τρέφονται με φυτικά μέρη πλούσια σε ταννίνες, έχουν αναπτύξει μηχανισμούς προσαρμογής, ώστε να μπορούν να απομακρύνουν τις ουσίες αυτές από τον οργανισμό τους μετά την πέψη. Εκτός από τη δράση τους ως τοξίνες, λειτουργούν και ως απωθητικά γεύσης για μια ευρεία ομάδα ζώων, όπως τα βοοειδή, τους πίθηκους και τα ελάφια. Αυτό μπορεί να σχετίζεται με την στυπτικότητα των ουσιών αυτών – μια έντονη, δυσάρεστη αίσθηση– γνωστό χαρακτηριστικό των ταννινών το οποίο απαντάται συχνά σε ανώριμους καρπούς. Παίζουν επίσης σημαντικό ρόλο στην άμυνα εναντίον φυτοπαθογόνων μικροοργανισμών. Το νεκρό τμήμα του ξύλου πολλών δένδρων (εγκάρδιο ξύλο) έχει υψηλή περιεκτικότητα σε ταννίνες, οι οποίες προστατεύουν από μολύνσεις από μύκητες και βακτήρια και καθυστερούν τη σήψη (Hopkins, 1999; Taiz & Zeiger, 2006).

Το γεγονός ότι υψηλές συγκεντρώσεις ταννινών μειώνουν την διατροφική αξία των φυτικών τροφών οδήγησε μέσω της βελτίωσης στη δημιουργία καλλιεργούμενων φυτών των οποίων τα εδώδιμα μέρη παρουσιάζουν χαμηλή περιεκτικότητα σε ταννίνες. Ωστόσο και παρά την τοξικότητά τους οι ταννίνες θεωρούνται ευεργετικές για την υγεία του ανθρώπου όταν καταναλώνονται σε μικρές ποσότητες. Η στυπτικότητα των ενώσεων αυτών γίνεται αντιληπτή στην κατανάλωση ορισμένων καρπών, όπως τα σταφύλια, τα βατόμουρα, τα μήλα αλλά και διάφορα ποτά και αφεψήματα όπως το τσάι και το κόκκινο κρασί, στα οποία προσδίδουν γεύση και άρωμα. Η στυπτικότητα επομένως είναι επιθυμητή σε ορισμένες περιπτώσεις. Οι ταννίνες π.χ. που περιέχονται στο κόκκινο κρασί εμποδίζουν το σχηματισμό ενός μορίου-σήματος, το οποίο είναι υπεύθυνο για την απόφραξη των αρτηριών. Η κατανάλωση επομένως κόκκινου κρασιού σε λογικές ποσότητες προφυλάσσει από εκδήλωση καρδιακών νόσων (Hall, 2001; Taiz & Zeiger, 2006).

Μια άλλη ενδιαμέση υποομάδα φαινολικών ουσιών με αμυντικό προορισμό είναι οι οι φουρανοκουμαρίνες (κουμαρίνες ενωμένες με έναν φουρανικό δακτύλιο) οι οποίες μπορούν να μετατραπούν σε τοξικές ενώσεις, μετά από διέγερση με ηλιακή υπεριώδη Α ακτινοβολία στην περιοχή των 320-400nm. Οι ενώσεις αυτές δρουν ως τοξίνες έναντι φυτοφάγων εντόμων και μυκήτων. Στη διεγερμένη κατάσταση ενσωματώνονται στη διπλή έλικα του DNA, σχηματίζοντας δεσμούς με τις πυριμιδίνες, την κυτοσίνη και τη θυμίνη, παρεμποδίζοντας τη μεταγραφή και την επιδιόρθωση, οδηγώντας τελικά το κύτταρο στο θάνατο. Οι φουρανοκουμαρίνες είναι διαδεδομένες μεταξύ των μελών της οικογένειας Umbelliferae, όπως το σέλινο και ο μαϊντανός. Η συγκέντρωση των ουσιών αυτών στο σέλινο αυξάνεται εντυπωσιακά (κατά 100 φορές) όταν το φυτό καταπονείται ή έχει υποστεί προσβολή. Ωστόσο, ορισμένα έντομα έχουν προσαρμοστεί κατάλληλα ώστε να παρακάμπτουν τη τοξικότητα των φουρανοκουμαρινών προκαλώντας συστροφή των φύλλων ώστε να μην εκτίθεται η επιφάνειά τους στο άπλετο ηλιακό φως. Η κουμαρίνη μετατρέπεται από ορισμένους μύκητες σε άλλα τοξικά προϊόντα, τα οποία μπορούν να προκαλέσουν το θάνατο από αιμορραγία στα βοοειδή, καθώς εμποδίζουν τη δράση της βιταμίνης K, η οποία είναι υπεύθυνη για την πήξη του αίματος (Hopkins, 1999; Taiz & Zeiger, 2006).

Η λιγνίνη αποτελεί μια από τις αφθονότερες οργανικές ενώσεις στη φύση και πρόκειται για ένα έντονα διακλαδισμένο πολυμερές που απαρτίζεται από φαινολικά μονομερή. Συνδέεται ομοιοπολικά με την κυτταρίνη και με άλλους πολυσακχαρίτες του κυτταρικού τοιχώματος, εντοπίζεται στο κυτταρικό τοίχωμα στηρικτικών και μεταφορικών ιστών, όπως το σκληρότερο, οι τραχειίδες, τα αγγεία του ξύλου. Συνήθως εναποτίθεται στο παχύ δευτερογενές τοίχωμα, μπορεί ωστόσο και να ανιχνευθεί και στο πρωτογενές κυτταρικό τοίχωμα ακόμα και στο μεσοτοίχιο (Fahn, 1990; Esau 1965). Η λιγνίνη απαρτίζεται από 3 διαφορετικές προπανοειδείς αλκοόλες: την κονιφεριλική, την κουμαριλική και την σιναπλική αλκοόλη, οι οποίες συντίθενται από τη φαιουλαανίνη μέσω διάφορων κινναμικών παραγώγων (Ellis, 1997). Η λιγνίνη προσφέρει μηχανική στήριξη στους ιστούς, λόγω της μηχανικής της ακαμψίας, επιτρέποντας τη δημιουργία ισχυρότατων δομών, αλλά και ανθεκτικότητα στην άσκηση θετικών ή αρνητικών πιέσεων όπως π.χ. στα αγγεία του ξύλου, χωρίς να υπάρχει κίνδυνος κατάρρευσης των ιστών (Jones and Hartley, 1999). Παρότι ο βασικός της ρόλος είναι στηρικτικός, εμπλέκεται και σε προστατευτικούς μηχανισμούς. Η φυσική της σκληρότητα και η χημική της σταθερότητα αποτελεί αποτρεπτικό παράγοντα για τα φυτοφάγα, αφού καθιστά τους φυτικούς ιστούς σχετικά δύσπεπτους. Η σύνθεση και εναπόθεση λιγνίνης αποτελεί έναν επί μέρους μηχανισμό επαγόμενης άμυνας και αποτελεί αντίδραση των ιστών σε μόλυνση ή τραυματισμό (Hopkins, 1999; Taiz & Zeiger, 2006).

1.8. Ο ρόλος του αζώτου στο μεταβολισμό των φυτών

1.8.1. Γενικά

Τα θρεπτικά συστατικά βρίσκονται στο έδαφος σε διαφορετικές μορφές (Marschner 1995). Η διαθεσιμότητά τους εξαρτάται από πολυάριθμους παράγοντες: τη σύσταση των μητρικών πετρωμάτων, το κλίμα, τη βλάστηση αλλά και τον τρόπο διαχείρισης των θρεπτικών πόρων από τους οργανισμούς (Schulze et al., 2005). Το άζωτο χαρακτηρίζεται ως μακροστοιχείο, απαραίτητο για την ομαλή διεξαγωγή του μεταβολισμού των φυτών. Η ζωτική σημασία του αζώτου για το φυτικό μεταβολισμό αντανακλάται από το γεγονός ότι αποτελεί συστατικό πολυάριθμων σημαντικών μορίων. Αποτελεί ουσιώδες συστατικό των πρωτεϊνών, των νουκλεϊνικών οξέων, ορισμένων ορμονών, της χλωροφύλλης και άλλων σημαντικών μεταβολιτών του πρωτογενούς και δευτερογενούς μεταβολισμού των φυτών. Αποτελεί συνήθως έναν από τους πιο βασικούς περιοριστικούς παράγοντες για την ανάπτυξη τόσο των άγριων, όσο και των καλλιεργούμενων φυτών. Παρότι το αφθονότερο στοιχείο της ατμόσφαιρας, το αέριο άζωτο είναι αδρανές και συνεπώς δεν είναι άμεσα διαθέσιμο για τα φυτά. Μέσω της ανακύκλωσης της οργανικής ύλης ή μέσω της αναγωγής του μοριακού αζώτου με κατανάλωση ενέργειας μετατρέπεται στις διαθέσιμες μορφές του, ιόντα αμμωνίου (NH_4^+), νιτρικά ιόντα (NO_3^-) ή ακόμα και στην οργανική του μορφή (R-NH_2). Στη φύση, η μετατροπή του αερίου αζώτου σε διαθέσιμη μορφή γίνεται είτε στην ατμόσφαιρα, με ενέργεια που παράγεται από τις ηλεκτρικές εκκενώσεις, είτε στο έδαφος από ελεύθερα ή συμβιωτικά αζωτοδεσμευτικά βακτήρια, τα οποία συμβιών στις ρίζες των ψυχανθών, ή και από ορισμένα κυανοβακτήρια σε αναερόβιες συνθήκες (Marschner 1995; Schulze et al., 2005). Το άζωτο απορροφάται από το έδαφος με τη μορφή ανόργανων ιόντων (νιτρικά ή

/και αμμωνιακά ιόντα), μέσω των ριζών και στη συνέχεια μεταφέρεται στα υπέργεια όργανα. Τα φυτικά είδη παρουσιάζουν διαφορετικές προτιμήσεις σχετικά με τη μορφή του αζώτου που μπορούν να απορροφήσουν, ανάλογα με τις μορφές αζώτου που είναι διαθέσιμες στο έδαφος. Σε πλούσια από άποψη θρεπτικών στοιχείων εδάφη, τα φυτά απορροφούν νιτρικά, ενώ σε φτωχά εδάφη αμμωνιακά ιόντα (Lambers et al, 2008; Larcher, 2003; Marschner, 1995).

1.8.2. Αφομοίωση του αζώτου

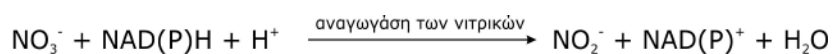
Λόγω της τοξικότητας τους τα ιόντα αμμωνίου δεν αποθηκεύονται στα κύτταρα της ρίζας αλλά ενσωματώνονται ταχέως σε οργανικές ενώσεις προς σχηματισμό αμινοξέων αμέσως μετά τη πρόσληψή τους από τα ριζικά τριχίδια. (Schenk, 1998; Mauseth, 2009). Τα νιτρικά ιόντα ανάλογα με το φυτικό είδος, είτε ανάγονται στις ρίζες, (στα περισσότερα δενδρώδη είδη) είτε μεταφέρονται στα φύλλα μέσω των αγγείων του ξύλου, όπου ανάγονται παρουσία φωτός (Lambers et al, 2008; Pessaraki, 2002; Martin-Luca et al 2000). Σε γενικές γραμμές τα νιτρικά αποθηκεύονται στις ρίζες, στα φύλλα και στα αποθηκευτικά όργανα του φυτού. Η συσσώρευσή τους στα χυμοτόπια έχει μεγάλη σημασία για τη διατήρηση της ισορροπίας κατιόντων-ανιόντων, για την ωσμωρύθμιση αλλά και την ποιότητα των φυτικών ζωοτροφών και των φυτικής προέλευσης τροφίμων (Roberts and Pang, 1992). Όταν η αναγωγή και η αφομοίωση των νιτρικών πραγματοποιείται στις ρίζες απαιτεί υψηλότερα ποσά ενέργειας συγκριτικά με την αφομοίωση που πραγματοποιείται στα φύλλα (15% της ολικής ενέργειας του φυτού έναντι του 2% στα φύλλα). Λόγω του μικρότερου κόστους που συνεπάγεται η πρόσληψη και αφομοίωση αμμωνίου, θα περίμενε κανείς ταχύτερο ρυθμό ανάπτυξης στα φυτά που αφομοιώνουν τη μορφή αυτή αζώτου. Αντιθέτως όμως, τα φυτά αυτά παρουσιάζουν ισχνότερο ρυθμό ανάπτυξης σε σχέση με τα φυτά που χρησιμοποιούν νιτρικά. Η ενέργεια που απαιτείται για την πρόσληψη των νιτρικών στις ρίζες προκύπτει από την αναπνευστική λειτουργία ενώ για την αναγωγή τους στα φύλλα παρέχεται απευθείας από τη φωτοσύνθεση. Υπό συνθήκες ανεπαρκούς φωτισμού ή κατά την καρποφορία των φυτών παρατηρείται ανταγωνισμός μεταξύ αναγωγής του CO₂ και νιτρικών όσον αφορά στην ενέργεια που απαιτείται, ενώ κάτω από άπλετο φως η αναγωγή των νιτρικών στα φύλλα μπορεί να συμβάλει ακόμα και στην εκτόνωση της περίσσειας ενέργειας διέγερσης, μειώνοντας έτσι την πιθανότητα πρόκλησης φαινομένων φωτοαναστολής. Κατά συνέπεια ο μεταβολισμός του άνθρακα και του αζώτου είναι στενά συνδεδεμένοι (Jones, 2003; Schulze et al, 2005; Touraine, 2004).

Το άζωτο αποτελεί συστατικό πολλών ενώσεων σε κυτταρικό επίπεδο, όπως αμινοξέα, πρωτεΐνες, νουκλεϊκά οξέα και δευτερογενείς αζωτούχοι μεταβολίτες. Το άζωτο των φύλλων συμμετέχει στη βιοσύνθεση των πρωτεϊνών της φωτοσυνθετικής μηχανής, ειδικά της RubisCO, η οποία καταλύει την αφομοίωση του διοξειδίου του άνθρακα στα φύλλα κατά τη φωτοσύνθεση. Προκειμένου να ενσωματωθεί το άζωτο στις οργανικές αυτές ενώσεις απαιτείται ενέργεια και σκελετοί άνθρακα, οι οποίες παρέχονται από το μεταβολισμό του άνθρακα. Ωστόσο η διαδικασία αυτή εξαρτάται από τη φωτοσυνθετική λειτουργία και ελέγχεται από τη διαθεσιμότητα της χλωροφύλλης (το μόριο της οποίας όπως ήδη αναφέρθηκε περιέχει άζωτο). Η παροχή αζώτου και η αύξηση σε βιομάζα είναι λοιπόν στενά συνδεδεμένες μεταξύ τους, γεγονός το οποίο εκφράζεται ως αποδοτικότητα της χρήσης του

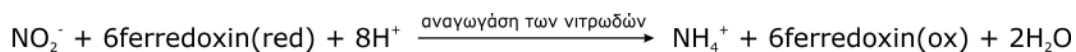
αζώτου στην παραγωγή των φωτοσυνθετικών προϊόντων. Η μη αποδοτική πρόσληψή του προκαλεί μεταβολικές διαταραχές και κατά συνέπεια ανωμαλίες στην ανάπτυξη του φυτού, στη διαφοροποίηση και την αναπαραγωγή. Τα φυτά αυτά δεν έχουν κανονική ανάπτυξη, παρουσιάζουν αυξημένη σύνθεση λιγνίνης, μικρά κύτταρα με παχιά τοιχώματα και εισέρχονται νωρίτερα σε αναπαραγωγική φάση και σε φάση γήρανσης (Schulze et al, 2005; Wright et al, 2004).

1.8.3. Αναγωγή και αφομοίωση νιτρικών

Η αναγωγή των νιτρικών ολοκληρώνεται σε δύο στάδια. Στο πρώτο στάδιο ανάγονται σε νιτρώδη με τη βοήθεια της αναγωγάσης των νιτρικών. Κατά την αντίδραση αυτή, η οποία πραγματοποιείται στο κυτταρόπλασμα, καταναλώνεται ανηγμένο NAD(P)H το οποίο προέρχεται από τον μεταβολισμό.



Στο δεύτερο στάδιο τα παραγόμενα νιτρώδη ανάγονται προς αμμωνιακά ιόντα από την αναγωγάση των νιτρώδων. Η αντίδραση αυτή πραγματοποιείται στους χλωροπλάστες. Ως δότης ηλεκτρονίων στους φωτοσυνθετικούς ιστούς λειτουργεί η ανηγμένη φερρεδοξίνη, η οποία παράγεται κατά τη φωτοσύνθεση (Mohr and Schopfer, 1995; Heldt and Heldt, 2005; Pessaraki, 2002)



Το ενζυμικό σύμπλοκο της αναγωγάσης των νιτρικών των ανώτερων φυτών είναι ένα διμερές, οι υπομονάδες του οποίου μπορούν να λειτουργούν ανεξάρτητα. Περιλαμβάνει επίσης τρεις προσθετικές ομάδες: το φλαβινο-αδενινο-δινουκλεοτίδιο (FAD), το κυτόχρωμα 557 (Cyt_c) και ένα συμπαράγοντα μολυβδενίου (MoCo). Από την άλλη πλευρά η αναγωγάση των νιτρώδων αποτελείται από ένα πολυπεπτιδικό μονομερές που περιλαμβάνει μια προσθετική ομάδα σιδηροαίμης. Η αναγωγάση των νιτρικών εντοπίζεται στο κυτταρόπλασμα ενώ η αναγωγάση των νιτρώδων στους χλωροπλάστες (στα φύλλα) και στα προπλαστίδια (στις ρίζες και σε άλλους μη πράσινους ιστούς) (Marschner, 1995; Baker and Pilbeam, 2006; Schenk, 1998). Στα πράσινα φύλλα το ρόλο του δότη ηλεκτρονίων έχει η ανηγμένη φερρεδοξίνη, η οποία παράγεται με τη βοήθεια της ηλιακής ακτινοβολίας από το φωτοσύστημα I (Mauseth, 2009). Η ενεργότητα της αναγωγάσης των νιτρικών είναι εξαιρετικά μειωμένη σε ιστούς που παρουσιάζουν έλλειψη μολυβδαινίου. Η καταλυτική δραστηριότητα του ενζύμου παρουσιάζει σε γενικές γραμμές υψηλή απόδοση και επάγεται από παράγοντες όπως το φως, την παρουσία νιτρικών και ορισμένες φυτορμόνες. Η ενεργότητα του ενζύμου παρουσιάζεται μειωμένη σε γερασμένα φύλλα σε σύγκριση με νεότερα, κυρίως λόγω της μη αποδοτικής χρήσης του μεταγραφώματος της αναγωγάσης των νιτρικών, το οποίο είναι υπεύθυνο για τη σύνθεση της πρωτεΐνης του ενζύμου. Η ενεργότητα του ενζύμου είναι μέγιστη όταν τα φύλλα φτάνουν στο σημείο πλήρους έκπτυξης. Από το σημείο αυτό και μετά η ενεργότητα της αναγωγάσης των νιτρικών φθίνει ταχύτατα. Συνεπώς η ενεργότητα του ενζύμου στα πλήρως εκπτυγμένα φύλλα παραμένει χαμηλή ενώ η συγκέντρωση των νιτρικών υψηλή, καθώς δεν μπορούν να αξιοποιηθούν από τους μεταβολικούς μηχανισμούς των φυτών (Schenk, 1998). Στις ρίζες, η ενεργότητα της

αναγωγής των νιτρικών παρουσιάζεται υψηλή στα αναπτυσσόμενα κύτταρα της ζώνης κυτταρικών διαιρέσεων και μειώνεται σημαντικά προς τη βάση της ρίζας. Το ποσοστό των νιτρικών που ανάγεται στις ρίζες ή στους βλαστούς εξαρτάται από παράγοντες όπως η συγκέντρωση των διαθέσιμων νιτρικών, τη διαθεσιμότητα του νερού, το φως, την ηλικία του φυτού και το φυτικό είδος (Gissel-Nielsen and Jensen, 1999; Bose and Hemantaranjan, 2005; Lambers et al., 2008). Στα ποώδη, αλλά και στα περισσότερα φυλλοβόλα είδη των εύκρατων κλιμάτων το μεγαλύτερο ποσοστό των νιτρικών ανάγεται στα φύλλα. (Larcher, 2003; Marschner, 1995; Mengel and Kirkby, 2001). Όταν η διαθέσιμη ποσότητα νιτρικών είναι περιορισμένη, η αναγωγή τους πραγματοποιείται κυρίως στις ρίζες. Το είδος του οργάνου στο οποίο ανάγονται τα νιτρικά ενδέχεται να σχετίζεται και με την προσαρμοστική ικανότητα των φυτικών ειδών σε συνθήκες ανεπαρκούς ή έντονου φωτισμού. Η αναγωγή των νιτρικών στα φύλλα παρουσιάζει μέγιστη ενεργότητα κατά τις μεσημεριανές ώρες, όταν παρατηρείται και αντίστοιχη μέγιστη ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας (Lambers et al., 2008). Το ποσοστό των νιτρικών που ανάγεται στις ρίζες επηρεάζεται επίσης από το ρυθμό αφομοίωσης και το είδος των συνοδών κατιόντων. Όταν πρόκειται για κατιόντα καλίου, η μετακίνηση προς άλλες θέσεις τόσο των κατιόντων, όσο και των νιτρικών είναι ταχύτατη και επομένως ο ρυθμός αναγωγής των νιτρικών στις ρίζες παρουσιάζεται μειωμένος. Όταν πρόκειται για κατιόντα ασβεστίου ή νατρίου, το ποσοστό της αναγωγής που πραγματοποιείται στις ρίζες είναι αυξημένο (Marschner, 1995; Forster and Jeschke, 1993; Givens et al., 2008).

Εκτός από την επαγωγή της σύνθεσης της αναγωγής των νιτρικών, τα νιτρικά ιόντα ενδέχεται να δρουν, από κοινού με την ηλιακή ακτινοβολία, ως σήματα για την αλλαγή της κατανομής του αφομοιούμενου κατά τη φωτοσύνθεση άνθρακα σε διαφορετικά μεταβολικά μονοπάτια. Στα πράσινα φύλλα παρατηρείται ισχυρή συσχέτιση μεταξύ της έντασης της φωτεινής ακτινοβολίας και του ρυθμού αναγωγής των νιτρικών. Ο ρυθμός αυτός ακολουθεί ένα συγκεκριμένο πρότυπο ημερήσιων αυξομειώσεων που πιθανόν να σχετίζονται με την αυξομείωση των επιπέδων των υδρογονανθράκων και την αντίστοιχη παροχή αναγωγικών ισοδύναμων και σκελετών άνθρακα. Η ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας επηρεάζει την ενεργότητα ενζύμων που εμπλέκονται στη κατανομή του άνθρακα ή ευθέως την ενεργότητα της αναγωγής των νιτρικών μέσω φωσφορυλίωσης του ενζύμου. Κατά τη μετάβαση από το φως στο σκοτάδι η αναγωγή καθίσταται ανενεργή μέσα σε μερικά λεπτά και έτσι αποφεύγεται συσσώρευση των νιτρικών. Σε είδη τα οποία αποθηκεύουν νιτρικά, παρατηρείται αυξημένη συγκέντρωση αυτών στο μίσχο σε σύγκριση με το έλασμα των φύλλων (Huber et al., 1996; Kaiser and Huber, 1994; Pons and Pearcy, 1994; Foyer et al., 2000).

1.8.4. Πρόσληψη αμινοξέων

Τα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια του εδάφους έχουν την ικανότητα να δεσμεύουν και αμινοξέα είτε μέσω της αποικοδόμησης της οργανικής ύλης, ή μέσω άμεσης απορρόφησης από το υδατικό διάλυμα (Wallenda et al. 2000). Στα δάση των μεγάλων γεωγραφικών πλατών και του αρκτικού κύκλου, τα οποία χαρακτηρίζονται από σημαντική έλλειψη διαθέσιμου αζώτου, οι πρωτεΐνες που περιέχονται στη νεκρή οργανική ύλη διασπώνται προς αμινοξέα τα οποία αποτελούν τη μοναδική πηγή αζώτου, αφού τα νιτρικά και αμμωνιακά

ιόντα πρακτικά απουσιάζουν από το έδαφος. Η απορρόφηση των αμινοξέων πραγματοποιείται από μικόρριζες, οι οποίες εκκρίνουν μια πρωτεάση που διασπά τις πρωτεΐνες (Schulze et al, 2005). Οι ρίζες μπορούν να απορροφούν ένα ευρύ φάσμα αμινοξέων. Σύμφωνα με τους Nordin et al. 2001, η απορόφηση αμινοξέων συνεχίζεται ακόμα και παρουσία νιτρικών και αμμωνιακών ιόντων. Τα περισσότερα φυτά έχουν την ικανότητα να αφομοιώνουν άζωτο σε οποιαδήποτε μορφή, αρκεί να διαθέτουν τους ανάλογους προσαρμοστικούς μηχανισμούς (Atkin 1996; Schulze et al. 1994). Τα πιο σημαντικά αφομοιούμενα αμινοξέα είναι το γλουταμινικό και το ασπαραγγινικό αλλά και τα αμινίδια αυτών γλουταμίνη και ασπαραγίνη. Σε συνθήκες ανεπάρκειας αζώτου, η περίσσεια υδατανθράκων επάγει την αφομοίωση αμινοξέων, ενώ όταν υπάρχει διαθέσιμο άζωτο αφομοιώνονται κυρίως αμινίδια (Taiz and Zeiger, 2006).

1.8.5. Αζωτούχοι δευτερογενείς μεταβολίτες

Στα φυσικά τους ενδιαιτήματα τα φυτά υποβάλλονται σε συχνές προσβολές από φυτοφάγους και παθογόνους οργανισμούς. Οι μηχανισμοί προστασίας που έχουν αναπτύξει έναντι βιοτικών παραγόντων καταπόνησης περιλαμβάνουν πληθώρα ενώσεων όπως φαινολικά και τερπένια, όπως έχει ήδη αναφερθεί, αλλά και ορισμένες αζωτούχες ενώσεις, οι οποίες απαντώνται σε περιορισμένο αριθμό φυτικών ειδών (Taiz and Zeiger, 2006), οι οποίες δε φαίνεται να εμπλέκονται άμεσα στην ανάπτυξη των φυτικών οργανισμών ούτε και στη διαδικασία της φωτοσύνθεσης. Παραδείγματα αζωτούχων δευτερογενών μεταβολιτών αποτελούν τα αλκαλοειδή, τα κυανογόνα γλυκοσίδια, τα θειογλυκοσίδια, τα μη πρωτεϊνικά αμινοξέα και οι παρεμποδιστές των πρωτεϊνικών, οι οποίες παρουσιάζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον λόγω της τοξικότητάς τους για τον ανθρώπινο οργανισμό, αλλά και των θεραπευτικών τους ιδιοτήτων. Η βιοσύνθεση αζωτούχων δευτερογενών μεταβολιτών πραγματοποιείται κυρίως μέσω αμινοξέων. Οι μεταβολίτες αυτοί παρουσιάζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον και σημαντικές εφαρμογές (π.χ. στη παρασκευή φαρμάκων, στην κοσμητολογία, στη γεωργία και στη βιομηχανία τροφίμων, κ.ά.)

1.8.6. Η σχέση του αζώτου με τη φωτοσύνθεση

Βασική παράμετρος για τη μελέτη των σχέσεων αζώτου και φωτοσύνθεσης αποτελεί η μέγιστη φωτοσυνθετική ικανότητα (A_{max}), η οποία ορίζεται ως ο φωτοσυνθετικός ρυθμός όπως αυτός μετράται σε συνθήκες άπλετου φωτισμού, βέλτιστης θερμοκρασίας, σχετικά υψηλής υγρασίας και κανονικής για τον φυσικό αέρα συγκέντρωσης CO_2 . Η μέτρηση της μέγιστης φωτοσυνθετικής ικανότητας παρέχει πληροφορίες για το μέγιστο ρυθμό αφομοίωσης CO_2 υπό φυσιολογικές συνθήκες, αλλά και για το μέγιστο δυνατό όφελος που προσδίδει μια δεδομένη επένδυση σε N στη φωτοσυνθετική μηχανή (Field & Mooney, 1986, Marschner, 1995; Taiz and Zeiger, 2006).

Το άζωτο, όπως έχει ήδη αναφερθεί, αποτελεί έναν από τους σημαντικότερους περιοριστικούς παράγοντες για την ανάπτυξη των φυτών. Η απαιτούμενη περιεκτικότητα σε άζωτο κυμαίνεται ανάλογα με το φυτικό είδος, το στάδιο ανάπτυξης και το υπό μελέτη όργανο, μεταξύ 2 και 5 % της ξηρής βιομάζας (Marschner, 1995, Field and Mooney, 1986). Όπως και άλλα απαραίτητα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία, το άζωτο επενδύεται στην κατασκευή των φύλλων, τα οποία με τη σειρά τους παράγουν φωτοσυνθετικά προϊόντα που

αποτελούν τη βάση για τη μεταβολική δραστηριότητα και την ανάπτυξη των φυτών (Wright et al, 2004). Σε εδάφη που παρουσιάζουν έλλειψη αζώτου παρατηρούνται φαινόμενα παρεμπόδισης της ανάπτυξης και της παραγωγικότητας των φυτών. Η έλλειψη ωστόσο του στοιχείου μπορεί να παρουσιάζεται όχι μόνον ως γενικευμένη, αλλά και τοπική, λόγω του ανταγωνισμού μεταξύ των διαφορετικών ιστών και οργάνων και της διαφορετικής μεταβολικής ζήτησης. Σε συνθήκες έλλειψης αζώτου, το στοιχείο αποτελεί τον καθοριστικό παράγοντα ο οποίος διαμορφώνει την παρατηρούμενη φωτοσυνθετική ικανότητα (Evans, 1983; Field & Mooney, 1986; Millard, 1988; Stitt and Schulze, 1994; Warren and Adams, 2006).

Σε μεταβολικό επίπεδο παρατηρείται σημαντική αλληλοσυσχέτιση μεταξύ αζώτου και φωτοσύνθεσης, καθώς η τελευταία παρέχει την απαραίτητη ενέργεια αλλά και τους σκελετούς άνθρακα για την αφομοίωση των απαραίτητων επιπλέον ποσοτήτων αζώτου, το δε άζωτο αποτελεί βασικό συστατικό σημαντικών ενώσεων και ενζύμων τα οποία παίζουν σημαντικό ρόλο στη φωτοσύνθεση, όπως η RubisCO (η οποία καταλύει τη βασική αντίδραση καρβοξυλίωσης στους χλωροπλάστες) και η αφυδατάση των ανθρακικών (η οποία καταλύει τις αντιδράσεις ενυδάτωσης και αφυδάτωσης του CO₂). Τα δύο αυτά ένζυμα έχουν συμπληρωματική δράση: το πρώτο δεσμεύει το CO₂ ενώ το άλλο συμμετέχει στη διαδικασία μεταφοράς του στις θέσεις καρβοξυλίωσης. Εκτός αυτών, αζωτούχες ενώσεις εμπλέκονται σε όλες τις βιοχημικές και φωτοχημικές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης. Τυπικά παραδείγματα αποτελούν η χλωροφύλλη (περιέχει 6% άζωτο), οι πρωτεΐνες οι οποίες σχηματίζουν σύμπλοκα με τη χλωροφύλλη (6% άζωτο), πρωτεΐνες-μεταφορείς ηλεκτρονίων, αλλά και η συνθετάση του ATP. Οι πρωτεΐνες που καταλύουν τη δέσμευση του CO₂ και την αναγέννηση του δέκτη του CO₂ αποτελούνται κατά 16% από άζωτο. Παρότι δεν είναι γνωστή η ακριβής περιεκτικότητα σε άζωτο για πολλές από τις ενώσεις αυτές, το ποσοστό της συνολικής ποσότητας του αζώτου που επενδύεται στους φωτοσυνθετικούς μηχανισμούς είναι σημαντικό. Περίπου το 75% του αζώτου των φύλλων στα C₃ φυτά εμπλέκεται στη φωτοσύνθεση. Το γεγονός αυτό δικαιολογεί και την ισχυρή θετική συσχέτιση μεταξύ των δύο παραμέτρων. Υψηλή φωτοσυνθετική ικανότητα προϋποθέτει υψηλή συγκέντρωση αζώτου ανά μονάδα μάζας στα φύλλα για οποιαδήποτε τιμή μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA), μειώνεται δε όσο αυξάνεται η LMA για δεδομένη τιμή συγκέντρωσης αζώτου ανά μάζα (Reich et al., 1997). Η παράμετρος LMA παρουσιάζεται αντιστρόφως ανάλογη της συγκέντρωσης του αζώτου. Τα αείφυλλα σκληρόφυλλα παρουσιάζουν τις υψηλότερες τιμές LMA και τις χαμηλότερες τιμές A_{max}, όπως αυτές μετρώνται τόσο με βάση την επιφάνεια όσο και με βάση τη μάζα, σε σύγκριση με μονοετή ή και φυλλοβόλα είδη. Φύλλα με υψηλή αναλογία μάζας ανά φυλλική επιφάνεια παρουσιάζουν χαμηλότερες τιμές A_{max,m} για δεδομένη τιμή συγκέντρωσης αζώτου, ενδεχομένως επειδή η διάχυση του CO₂ από τα στόματα προς τους χλωροπλάστες καθίσταται δυσκολότερη. Οι παράμετροι αυτοί επηρεάζουν επίσης και τις σχέσεις φυτών-φυτοφάγων. Υψηλές συγκεντρώσεις αζώτου ανά μάζα και χαμηλό LMA ευνοούν την κατανάλωση των φυτικών ιστών και οργάνων από φυτοφάγα ζώα.

Η θετική συσχέτιση μεταξύ A_{max} και αζώτου παρατηρείται ανεξάρτητα του τρόπου αναγωγής της A_{max} (ανά μονάδα μάζας ή ανά μονάδα επιφάνειας) (Poorter and Evans,

1998; Wright et al., 2004; Warren and Adams, 2006; Evans, 1989). Ωστόσο η συσχέτιση αυτή στις περισσότερες των περιπτώσεων γίνεται ισχυρότερη όταν η A_{max} εκφράζεται ανά μονάδα μάζας. Ο τρόπος έκφρασης της A_{max} προσδίδει διαφορετική έμφαση στους μηχανισμούς οι οποίοι εμπλέκονται. Η σχέση $A_{max,r,a}$ – αζώτου αποτελεί μια περισσότερο λειτουργική βάση αναφοράς για παραμέτρους όπως η απορρόφηση και αξιοποίηση της φωτεινής ακτινοβολίας και οι ανταλλαγές αερίων, ενώ η ανάλυση με βάση τη μάζα παρέχει σημαντικές πληροφορίες σχετικά με την επένδυση του άνθρακα, τη παραγωγή βιομάζας και την κατανομή του αζώτου στα φύλλα. Η ανάλυση τόσο με βάση την επιφάνεια του ελάσματος, όσο και το βάρος επιτρέπει την καλύτερη κατανόηση των λειτουργικών και οικολογικών ρυθμιστικών μηχανισμών που διέπουν την φωτοσυνθετική ικανότητα και την συγκέντρωση του αζώτου. Η μετατροπή των τιμών της A_{max} και της συγκέντρωσης αζώτου ανά μάζα σε τιμές ανά επιφάνεια μπορεί να γίνει με πολλαπλασιασμό αυτών με την αντίστοιχη τιμή LMA του φύλλου (Cowan, 1986; Evans, 1989; Field & Mooney, 1986). (Evans, 1989; Rundel and Yoder, 2000; Lambers et al., 2008; Reich et al., 2003).

Η γραμμικότητα της σχέσης A_{max} – Αζώτου και η περιορισμένη παρατηρούμενη διασπορά δείχνει πως τα αποθέματα αζώτου αποτελούν βασικό περιοριστικό παράγοντα για τη φωτοσύνθεση, και δεν επηρεάζεται σημαντικά από παράγοντες όπως ο οικότυπος, ο τύπος ανάπτυξης και οι διαφορές που παρατηρούνται μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους (Evans, 1983). Η σχέση A_{max} και συγκέντρωσης αζώτου των φύλλων παρουσιάζεται γραμμική και ισχυρή, ανεξάρτητα βιομορφών και λειτουργικών ομάδων φυτών, ωστόσο μπορεί να σημειωθούν και ορισμένες παρεκκλίσεις, ιδιαίτερα όταν η A_{max} υπολογίζεται με βάση τη φυλλική επιφάνεια. Π.χ. για δεδομένη συγκέντρωση αζώτου, οι τιμές της A_{max} είναι μεγαλύτερες στα C_4 φυτά σε σύγκριση με τα C_3 . Σε ενδιαίτηματα φτωχά σε άζωτο η φυσική επιλογή μάλλον ευνοεί τα C_4 φυτά, ενώ τα C_3 τείνουν να συνωστίζονται πολύ κοντά το ένα στο άλλο εκατέρωθεν μιας ευθείας γραμμής, ανεξαρτήτως είδους, τύπου ανάπτυξης ή συνθηκών ανάπτυξης. Παρεκκλίσεις μπορεί να παρατηρηθούν και σε ορισμένες περιπτώσεις φυτικών ειδών τα οποία συσσωρεύουν αζωτούχους δευτερογενείς μεταβολίτες (Field and Mooney, 1986; Reich et al., 1995; Lambers et al., 1998; Schulze et al., 1994; Schulze et al., 2005; Wright et al., 2004). Ας σημειωθεί ότι η γραμμική σχέση A_{max} και συγκέντρωσης αζώτου των φύλλων περιλαμβάνεται στο λεγόμενο «οικονομικό φάσμα των φύλλων». Το φάσμα αυτό αφορά στην ύπαρξη μεγάλης κλίμακας συσχετίσεων (ακόμη και σε πλανητικό επίπεδο) μεταξύ μορφολογικών, φυσιολογικών και βιοχημικών παραμέτρων ανεξαρτήτως φυτικών ειδών και οικοσυστήματος από το οποίο προέρχονται αυτά.

1.8.7. Αποδοτικότητα της χρήσης των αποθεμάτων αζώτου

Ο υπολογισμός του λόγου A_{max}/N , ο οποίος χαρακτηρίζεται ως αποδοτικότητα της χρήσης των αποθεμάτων αζώτου στην παραγωγή φωτοσυνθετικού έργου (PPNUE), επιτρέπει την καλύτερη αξιολόγηση των τιμών της A_{max} που λαμβάνονται για δεδομένες τιμές της συγκέντρωσης αζώτου και κάνει δυνατή την σύγκριση μεταξύ διαφορετικών ειδών. Η PPNUE εξαρτάται ευθέως από την A_{max} για μια σειρά από αιτίες. Πρώτον, η φωτοσυνθετική ικανότητα σχετίζεται με τη διάρκεια ζωής των φύλλων η οποία εκτός των άλλων εξαρτάται και από δομικές παραμέτρους, όπως το πάχος του κυτταρικού τοιχώματος, που παρεμποδίζουν την διάχυση του CO_2 προς τα κύτταρα. Για το λόγο αυτό, η PPNUE

παίρνει χαμηλές τιμές στην περίπτωση αείφυλλων ειδών. Δεύτερον, η τιμές της PNUΕ επηρεάζονται από την κατανομή του αζώτου. Υψηλές τιμές της A_{max} απαιτούν επένδυση σημαντικών ποσοτήτων αζώτου για τη βιοσύνθεση της RubisCO. Το 30% του συνολικού αζώτου στα φύλλα επενδύεται στην RubisCO αν και αυτό δεν σημαίνει ότι το σύνολο της πρωτεΐνης είναι λειτουργικά ενεργό. Μια επί πλέον ποσότητα αζώτου απαιτείται για την προστασία της φωτοσυνθετικής μηχανής σε συνθήκες φωτοπαρεμπόδισης. Σε συνθήκες έλλειψης αζώτου, ένα μέρος του μπορεί να επανακινητοποιηθεί για την κάλυψη τρεχουσών αναγκών ανάπτυξης ή για την εξασφάλιση της μακροβιότητας των φύλλων (Hikosaka et al., 1998; Field & Mooney, 1986; Hikosaka and Terashima, 1995; Poorter and Evans, 1998; Warren and Adams, 2004). Τα C_4 φυτά έχουν παρουσιάζουν υψηλότερες τιμές PNUΕ σε σύγκριση με τα C_3 φυτά. Οι παρατηρούμενες διαφορές στην PNUΕ μεταξύ των δύο αυτών λειτουργικών ομάδων είναι αποτέλεσμα πληθώρας παραγόντων, όπως στον περιορισμό της φωτοαναπνοής, την αποτελεσματικότερη καταλυτική απόδοση της RubisCO, αλλά και στην έλλειψη φωτοαναπνευστικών ενζύμων στα C_4 φυτά (Hikosaka et al., 1998; Lambers et al., 1998; Field & Mooney, 1986).

1.9. Μεσογειακά οικοσυστήματα

1.9.1. Μεσογειακό κλίμα και βλάστηση

Το μεσογειακό κλίμα χαρακτηρίζεται από ήπιους χειμώνες με σχετικά υψηλή βροχόπτωση και ζεστά, άνυδρα καλοκαίρια (συνθήκες οι οποίες ευνοούν την εκδήλωση πυρκαγιών). Παρόμοιες κλιματικές συνθήκες επικρατούν σε πέντε απομακρυσμένες μεταξύ τους περιοχές του πλανήτη: τη λεκάνη της Μεσογείου, την δυτική και νότια Αυστραλία, την κεντρική Χιλή, το Ακρωτήριο της Καλής Ελπίδας στην Αφρική και την Καλιφόρνια (Bennett and Maxter, 2001; Baskin and Baskin, 2007). Η μέση ετήσια θερμοκρασία κυμαίνεται συνήθως μεταξύ 14°C και 18°C και η μέση μηνιαία θερμοκρασία δεν πέφτει ποτέ κάτω από το σημείο τήξης του νερού. Οι χιονοπτώσεις είναι σπάνιες, με εξαίρεση περιοχές με μεγάλο υψόμετρο. Η μέση ετήσια βροχόπτωση παρουσιάζει μεγάλες διακυμάνσεις: κυμαίνεται μεταξύ 600-750mm μπορεί όμως να είναι και εξαιρετικά χαμηλή (350-400mm). Σε υγρές περιοχές μπορεί να φτάσει ή και να υπερβεί τα 1000 mm. Δεν είναι όμως η μέση ετήσια βροχόπτωση αλλά η ετήσια κατανομή της ο παράγοντας ο οποίος καθορίζει τη διαμόρφωση και τη διατήρηση των μεσογειακών οικοσυστημάτων. Βροχοπτώσεις σημειώνονται κυρίως την άνοιξη, το φθινόπωρο και τον χειμώνα. Η μακρά καλοκαιρινή άνυδρη περίοδος είναι το πιο χαρακτηριστικό στοιχείο του μεσογειακού κλίματος. Κατά τη διάρκεια της περιόδου αυτής τα φυτά υποβάλλονται σε έντονη υδατική καταπόνηση και γίνονται ιδιαίτερα εύφλεκτα, γεγονός που αυξάνει τον κίνδυνο εκδήλωσης πυρκαγιών. Η άνυδρη αυτή περίοδος διαρκεί συνήθως δύο έως τρεις μήνες και το ύψος των μέσων μηνιαίων κατακρημνίσεων δεν ξεπερνά τα 20mm (Dallman, 1998; Pignatti et al., 2002; Paula and Pausas, 2006).

Ιδιαίτερο χαρακτηριστικό των περιοχών με μεσογειακό κλίμα είναι η ύπαρξη θαμνώνων, όπου κυριαρχούν αείφυλλα σκληρόφυλλα είδη. Στη λεκάνη της Μεσογείου οι θαμνώνες αυτοί χαρακτηρίζονται ως μακία βλάστηση (μακί) – πυκνοί θαμνώδεις σχηματισμοί – (Bennett and Maxted, 2001), ή «γκαρίγκ» – αραιότεροι συγκριτικά θαμνώνες-, στην

Καλιφόρνια «σαπαράλ», στη Χιλή «ματοράλ», στη νότια Αφρική «φίνμπος» και στη νοτιοδυτική Αυστραλία kwongan ή heathlands. Στα οικοσυστήματα αυτά, ιδιαίτερα σε εδάφη πλούσια σε θρεπτικά συστατικά απαντώνται συχνά δάση. Τόσο στη Μεσόγειο όσο και στην Καλιφόρνια υπάρχουν μεγάλες εκτάσεις με βελανιδιές (*Quercus* sp.). Άλλοτε σχηματίζουν κλειστούς θόλους που βαθμιαία μετατρέπονται σε θαμνότοπους, όπως τα δάση βελανιδιάς στην Καλιφόρνια και τα μακί στην Ευρώπη, και άλλοτε ανοιχτές σαβάννες με φυλλοβόλες βελανιδιές, οι οποίες απαντώνται συχνά και στις δύο περιοχές ή και αείφυλλα δάση ευκαλύπτων, τα ονομαζόμενα mallees ευρέως διαδεδομένα στις ημιάγονες περιοχές της δυτικής και της νότιας Αυστραλίας. Η λεκάνη της Μεσογείου χαρακτηρίζεται από την ύπαρξη αείφυλλων πλατύφυλλων δασών όπου επικρατούν υψηλόκορμα θαμνώδη είδη ή δένδρα με μερικώς σκληροποιημένα φύλλα. Κυρίαρχα είδη είναι η αείφυλλη δρυς *Quercus ilex*, η οποία κατά τόπους αντικαθίσταται από τα είδη *Q. rotundifolia*, *Q. coccifera*, *Q. calliprinus* ή *Q. suber*. Οι ψηλοί αυτοί θαμνώνες έχουν συνήθως ύψος 2-5m, αλλά μπορεί να φτάσουν και τα 9m. Συνήθως παρεμβάλλονται και περιορισμένες εκτάσεις με φυτά ισχνότερης ανάπτυξης: χαμηλού ύψους θάμνους (χαμαίφυτα, ύψους 20-50cm) ή πολυετείς και μονοετείς πόες, φυτά τα οποία φύονται κυρίως μετά από πυρκαγιές. Οι ξηροφυτικοί φυλλοβόλοι θάμνοι κυριαρχούν κατά μήκος των άγονων και ξηρών ακτογραμμών της Καλιφόρνιας και της Χιλής. Παρόμοιες από άποψη σύστασης βιοκοινότητες απαντώνται και στην λεκάνη της Μεσογείου και περιλαμβάνουν χαμηλού ύψους αείφυλλους και πολυετείς ξηροφυτικούς θάμνους, οι οποίοι στην Ελλάδα και στην ανατολική λεκάνη της Μεσογείου ονομάζονται φρύγανα. Η μόνη από τις πέντε περιοχές με μεσογειακό κλίμα όπου δεν απαντώνται ανάλογα δάση και πολυετείς θάμνοι είναι το Ακρωτήριο της Καλής Ελπίδας στην Αφρική. Τα μεσογειακά οικοσυστήματα καλύπτουν μόλις το 1,2% της επιφάνειας της Γης ενώ το 73% των περιοχών αυτών βρίσκεται στην Μεσόγειο. Η λεκάνη της Μεσογείου εκτείνεται από την ανατολική Ευρώπη και τη βόρεια Αφρική ως το Ισραήλ και τις γειτονικές περιοχές της Μέσης Ανατολής στην Ασία. Το μεγαλύτερο μέρος των περιοχών με χαρακτηριστική μεσογειακή βλάστηση και κλίμα βρίσκεται στην Ισπανία, την Τουρκία, το Μαρόκο και την Ιταλία. Το 10% των περιοχών με θαμνώνες και δάση μεσογειακού τύπου βρίσκεται στην Αυστραλία και την Καλιφόρνια ενώ το αντίστοιχο ποσοστό ανέρχεται μόλις στο 3% στο Ακρωτήριο της Καλής Ελπίδας στην Αφρική. (Dallman, 1998; Pignatti et al., 2002; Rundel, 1998).

1.9.2. Μορφολογικές και φυσιολογικές προσαρμογές των φυτών του μεσογειακού κλίματος

Η παρουσία αείφυλλων φυτών αποτελεί ιδιαίτερο χαρακτηριστικό των περιοχών με μεσογειακό κλίμα. Τα πλατύφυλλα αείφυλλα είδη όχι μόνο επιβιώνουν αλλά και κυριαρχούν στις πέντε αυτές περιοχές. Η ιδιαιτερότητα των αείφυλλων ειδών των μεσογειακών οικοσυστημάτων είναι ότι τα φύλλα τους παρουσιάζουν σκληρομορφικά χαρακτηριστικά (Baskin and Baskin, 2007; Paula and Pausas, 2006; Read and Sanson, 2003). Τα φύλλα των ειδών αυτών παρουσιάζουν σχετικά χαμηλή φωτοσυνθετική ικανότητα, υψηλή περιεκτικότητα σε αποθηκευμένο άνθρακα, χαμηλή συγκέντρωση αζώτου, μικρή αναλογία επιφάνειας / όγκου, σκληρά κυτταρικά τοιχώματα και σκληρή, άκαμπτη εφυμενίδα, εκτεταμένο αγγειακό σύστημα, τάση να θρυμματίζονται κατά την αναδίπλωση και

δερματώδη υφή. Τα περισσότερα σκληρόφυλλα είδη της Μεσογείου διαθέτουν μικρά, αδιαίρετα φύλλα, με σχετικά μεγάλη διάρκεια ζωής που ξεπερνά συνήθως τα δύο χρόνια. Στη περίπτωση των φύλλων της αριάς και της ελιάς φτάνει κατά μέσο όρο τα τρία χρόνια, ενώ στο πουρνάρι τα 5 – 6 χρόνια. Εκτός των χαρακτηριστικών αυτών, τα φύλλα τους διαθέτουν αγγεία ανθεκτικά στις αρνητικές πιέσεις που επικρατούν σε συνθήκες έλλειψης νερού (Cunningham et al., 1999; Niinemets, 2001; Lamont et al., 2002). Η ανάπτυξη, η ανθοφορία και η καρποφορία τους είναι περιορισμένες, λόγω της ξηρασίας. Από την άλλη πλευρά οι πολύ χαμηλές θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια του χειμώνα αποτελούν μία σημαντική καταπόνηση με σοβαρές επιπτώσεις στην ανάπτυξη αλλά και στην επιβίωση. Οι αείφυλλοι θάμνοι ωστόσο παρουσιάζονται κατά κανόνα εύρωστοι καθ' όλη τη διάρκεια του έτους, παρά τον ιδιαίτερο ετήσιο ρυθμό ανάπτυξης που παρουσιάζουν λόγω των περιβαλλοντικών περιορισμών στους οποίους υποβάλλεται η φωτοσυνθετική λειτουργία τους. Η στρατηγική την οποίαν ακολουθούν τα είδη αυτά (στρατηγική της αποφυγής με εξοικονόμηση νερού) περιλαμβάνει μια σειρά μηχανισμών με κυριότερο τον εξαιρετικά αποτελεσματικό έλεγχο της λειτουργίας των στοματίων τους (Woodward, 2009). Η στρατηγική αυτή συνδυάζεται και με σχετικά χαμηλούς ρυθμούς ανάπτυξης που εναρμονίζονται με την πρόσληψη και κατανομή των θρεπτικών συστατικών τους και τους επιτρέπει να αναπτύσσονται σε φτωχά εδάφη. Σε γενικές γραμμές τα αείφυλλα είδη επικρατούν σε φτωχά από άποψη θρεπτικών συστατικών και διαθεσιμότητας νερού ενδιαιτήματα. Η εξισορρόπηση κέρδους από τη φωτοσύνθεση και κόστους συντήρησης των μη φωτοσυνθετικών ιστών κάτω από δυσμενείς περιβαλλοντικές συνθήκες μπορεί να επιτευχθεί μόνο με ελαχιστοποίηση του ποσοστού των προϊόντων της φωτοσύνθεσης που διατίθενται για την ανάπτυξη των φύλλων και ταυτόχρονη αύξηση της διάρκειας ζωής τους. Τα χαρακτηριστικά αυτά έχουν θεωρηθεί από πολλούς συγγραφείς ως στοιχεία προσαρμογής των ειδών προκειμένου να κατορθώνουν να επιβιώνουν στο Μεσογειακό κλίμα με τις έντονες εποχιακές διαταραχές. Τα σκληρά φύλλα των αείφυλλων αυτών ειδών έχουν και ένα ακόμα πλεονέκτημα: αποτρέπουν τα φυτοφάγα ζώα καθώς είναι δύσπεπτα και περιέχουν δευτερογενείς μεταβολίτες. Δεν αποτελεί λοιπόν έκπληξη το γεγονός ότι τα είδη αυτά επικρατούν στα μεσογειακά οικοσυστήματα. Παρά τις ελλειπίες γνώσεις σχετικά με τις οικοφυσιολογικές λειτουργίες τους, είναι γνωστό ότι τα σκληρόφυλλα μεσογειακού τύπου παρουσιάζουν διαφορές σε σχέση με τα αντίστοιχα είδη των τροπικών κλιμάτων (Blondel and Aronson, 1999; Archibold, 1995).

Ευρεία διάδοση στις περιοχές μεσογειακού κλίματος έχουν επίσης οι ημιφυλλοβόλοι και φυλλοβόλοι θάμνοι, οι οποίοι απορρίπτουν τα φύλλα τους κατά τις άνυδρες περιόδους του έτους. Το χαρακτηριστικό της απόρριψης των φύλλων αναπτύχθηκε ως απάντηση στις εποχιακές διακυμάνσεις της διαθεσιμότητας νερού. Επομένως η φωτοσυνθετική συνεισφορά των φύλλων των ειδών αυτών είναι χρονικά περιορισμένη, ωστόσο στις περισσότερες περιπτώσεις ο βλαστός παραμένει φωτοσυνθετικά ενεργός καθόλη τη διάρκεια του έτους και αντικαθιστά την λειτουργία των φύλλων. Στην περιοχή της Μεσογείου απαντώνται ωστόσο και πολλοί άλλοι τύποι φύλλων εκτός από τα σκληρόφυλλα, με χαρακτηριστικούς εκπροσώπους τα παχύφυλλα, και τις βελόνες. Υπάρχουν και άφυλλα είδη, κυρίως στις ξηρότερες περιοχές, η φωτοσυνθετική λειτουργία των οποίων επιτελείται επίσης από τους

βλαστούς. Άλλη χαρακτηριστική βιομορφή της μεσογειακής χλωρίδας είναι τα είδη που σχηματίζουν βολβούς. Πρόκειται για γεώφυτα τα οποία φέρουν σαρκώδη, υπόγεια αποθηκευτικά όργανα, τα μόνα μέρη του φυτικού οργανισμού τα οποία επιβιώνουν κατά τις ξηρές καλοκαιρινές περιόδους. Τα είδη αυτά ακολουθούν τη στρατηγική της διαφυγής, αφού κατά τη δυσμενή περίοδο παραμένουν σε ληθαργική κατάσταση.

Με βάση τον τύπο του ριζικού τους συστήματος τα μεσογειακά είδη μπορούν να διαχωριστούν σε δύο τύπους: τα βαθύρριζα είδη, οι ρίζες των οποίων εισχωρούν σε βάθος μεγαλύτερο των 2m, και τα επιπολαιόρριζα, οι ρίζες των οποίων φτάνουν σε βάθος μικρότερο των 2m. Οι βελανιδιές των μεσογειακών κλιμάτων είναι χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι βαθύρριζων ειδών. Έχουν αναφερθεί περιπτώσεις βελανιδιών στην Καλιφόρνια οι ρίζες των οποίων φτάνουν σε βάθος τα 24,2m (*Quercus wislizenii* και *Quercus douglassii*). Στη Λεκάνη της Μεσογείου τα αντίστοιχα βάρη εισχώρησης των ριζών είναι μικρότερα (*Pinus halepensis*, 4.5m; *Arbutus unedo*, 3.5m) όπως και στα Αυστραλιανά mallee (*Casuarina sp.*, > 2.4m; *Banksia sp.* 5m). Τα βαθύρριζα είδη χαρακτηρίζονται επίσης και ως φρεατόφυτα επειδή οι ρίζες τους σε πολλές περιπτώσεις προσεγγίζουν τον υδροφόρο ορίζοντα. Οι ρίζες που εισχωρούν βαθιά στο έδαφος προσδίδουν μεγαλύτερη αντοχή στην υδατική καταπόνηση και επιτρέπουν την επιβίωση των φυτών κατά την άνυδρη περίοδο του καλοκαιριού.

Τα μεσογειακά οικοσυστήματα ανταγωνίζονται τα τροπικά από άποψη βιοποικιλότητας. Μόνο στη λεκάνη της Μεσογείου απαντώνται 25000 φυτικά είδη, τα μισά των οποίων είναι ενδημικά (Pignatti and Pignatti, 1999; Thompson, 2005). Τα φυτικά είδη της περιοχής αυτής αντιμετωπίζουν το παρατεταμένο, άνυδρο καλοκαίρι εφαρμόζοντας είτε τη στρατηγική της αποφυγής ή αυτήν της ανθεκτικότητας. Η βιοποικιλότητα είναι πλούσια σε ορισμένα τμήματα της Μεσογειακής Λεκάνης. Η χλωρίδα της Ελλάδας σύμφωνα με εκτιμήσεις περιλαμβάνει 5880 είδη και ποσοστό ενδημισμού περίπου 20% (Τρίγκας 2009). Τα μονοετή φυτικά είδη υπερέρχουν των γεωφύτων τόσο αριθμητικά όσο και από άποψη βιομάζας. Είναι επικρατή είδη της μεσογειακής χλωρίδας και αποτελούν το 50% της κυρίαρχης βλάστησης. Υπάρχουν δύο τύποι μονοετών φυτών. Τα είδη του πρώτου τύπου φέρουν έναν σχετικά μικρό αριθμό μεγάλων σπερμάτων, τα αποθέματα των οποίων διασφαλίζουν την επιβίωση των φυτών κατά την άνυδρη περίοδο. Τα σπέρματα αυτά αυτά χαρακτηρίζονται από σύντομη διάρκεια ζωής που συνήθως δεν ξεπερνά μια ξηρή περίοδο. Ο δεύτερος τύπος φυτών φέρει σπέρματα με ανθεκτικά περιβλήματα, τα οποία παρέχουν ισχυρή προστασία κατά τη δυσμενή περίοδο μέχρι οι συνθήκες να γίνουν ευνοϊκές για τη βλάστησή τους, αλλά και κατά τη διάρκεια των πυρκαγιών. Και οι δύο τύποι μονοετών φυτών απαντώνται σε μεγάλους αριθμούς στα μεσογειακά ενδιαιτήματα. Ένας άλλος αποτελεσματικός προσαρμοστικός μηχανισμός είναι η ύπαρξη μιας πυκνής στρώσης τριχώματος στην επιφάνεια των φύλλων, ιδιαίτερα στην αποαξονική τους επιφάνεια, η οποία παρέχει προστασία έναντι των υψηλών εντάσεων ορατού και υπεριώδους ακτινοβολίας και βελτιώνει το θερμικό ισοζύγιο του ελάσματος (Karabourniotis et al 1992; Καραμπουρνιώτης 2003; Blondel and Aronson, 1999; Dallman, 1998; Pignatti et al., 2002; Archibold, 1995).

Οι ανθρώπινες δραστηριότητες έχουν σημαντικές επιπτώσεις στην βιοποικιλότητα, το

-Εισαγωγή-

εδafικό ανάγλυφο και τις λειτουργίες των οικοσυστημάτων. Οι πυρκαγιές θεωρούνται φυσική καταστροφή στην Καλιφόρνια, την Αυστραλία και τη Νότια Αφρική ωστόσο, τουλάχιστον στην περιοχή της Μεσογείου, είναι μάλλον αποτέλεσμα ανθρωπογενών δραστηριοτήτων (Joffre et al., 1999).

2. Σκοπός

Η σύνθεση και η συσσώρευση των δευτερογενών μεταβολιτών, και το πρότυπο κατανομής τους μέσα στο φυτικό οργανισμό έχει προ πολλού προσελκύσει το ενδιαφέρον των οικοφυσιολόγων και έχει αποτελέσει το αντικείμενο πολλών θεωριών (βλ. εισαγωγή). Κοινό χαρακτηριστικό των θεωριών αυτών αποτελεί η διαπίστωση, ή σε πολλές περιπτώσεις η *de facto* αποδοχή, ότι η κύρια λειτουργία των δευτερογενών μεταβολιτών είναι η αμυντική θωράκιση των φυτικών ιστών και οργάνων. Οι απόψεις αυτές επεκτείνονται και στις τρεις ομάδες δευτερογενών μεταβολιτών, συμπεριλαμβανομένων και των φαινολικών ενώσεων, την πολυπληθέστερη και αφθονότερη ομάδα. Η πλέον πρόσφατη ωστόσο θεωρία, βασιζόμενη σε πειραματικά δεδομένα, διατυπώνει την άποψη ότι ο κύριος ρόλος των φαινολικών ουσιών ενδεχομένως αφορά στην προστασία έναντι αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης και όχι στην άμυνα έναντι φυτοφάγων και /ή παθογόνων. Σύμφωνα με την άποψη αυτή οι φαινολικές ενώσεις συμπεριφέρονται ως αντιοξειδωτικά και παρέχουν προστασία έναντι φωτοοξειδωτικών ζημιών.

Τα μεσογειακά οικοσυστήματα χαρακτηρίζονται από δύο περιόδους καταπόνησης: Τη χειμερινή, κατά την οποία επικρατούν χαμηλές θερμοκρασίες οι οποίες μπορεί να συνδυαστούν άλλους παράγοντες καταπόνησης όπως η υψηλή ένταση ηλιακής ακτινοβολίας, και η θερινή κατά την οποία επικρατεί ο συνδυασμός έλλειψης νερού, υψηλών θερμοκρασιών και υψηλών εντάσεων ηλιακής ακτινοβολίας (Dallman, 1988; Pignatti et al., 2002). Ανεξαρτήτως χρονικής περιόδου, οι κλιματικές συνθήκες που προαναφέρθηκαν δημιουργούν τις προϋποθέσεις έντονης οξειδωτικής καταπόνησης και καταστροφικών ζημιών της φωτοσυνθετικής μηχανής. Εάν η συνεισφορά των φαινολικών συστατικών στην αντιμετώπιση της οξειδωτικής καταπόνησης είναι σημαντική, η συγκέντρωση των ουσιών αυτών θα πρέπει να συσχετίζεται με κρίσιμες λειτουργικές παραμέτρους των φύλλων, όπως της A_{max} , ανεξάρτητα από το είδος του φυτού. Δεδομένου ότι η παράμετρος αυτή σχετίζεται θετικά με τη συγκέντρωση του αζώτου των φύλλων, τίθεται το ερώτημα με ποιόν τρόπο αλληλεπιδρούν η συγκέντρωση των φαινολικών συστατικών με εκείνη του αζώτου. Πέραν αυτών, δεν υπάρχουν δεδομένα στη διεθνή βιβλιογραφία για τη συμπεριφορά των φυτικών ειδών του μεσογειακού περιβάλλοντος σε σχέση με το οικονομικό φάσμα των φύλλων (βλ. εισαγωγή). Είναι λοιπόν απαραίτητο να μελετηθεί και να αποσαφηνιστεί η σχέση μεταξύ δομικών και λειτουργικών χαρακτηριστικών αντιπροσωπευτικών ειδών της μεσογειακής χλωρίδας.

Η μελέτη αυτή αποσκοπεί:

- 1) Στην αποσαφήνιση της σχέσης μεταξύ δομικών και λειτουργικών χαρακτηριστικών των φύλλων αντιπροσωπευτικών ειδών της μεσογειακής χλωρίδας που αντιπροσωπεύουν διαφορετικές βιομορφές και στην επιβεβαίωση της συμπεριφοράς τους σε σχέση με το ήδη γνωστό οικονομικό φάσμα των φύλλων.
- 2) Στη διερεύνηση πιθανής σχέσης μεταξύ αζώτου, φαινολικών συστατικών

-
- 3) και λειτουργικών παραμέτρων των φύλλων, κυρίως της φωτοσυνθετικής και διαπνευστικής δραστηριότητας.
 - 4) Στον εντοπισμό πιθανών διαφορών που παρουσιάζουν τα φύλλα διαφορετικών βιομορφών μεσογειακού τύπου, όσον αφορά σε συγκεκριμένα δομικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά των φύλλων και ιδιαίτερα της φωτοσυνθετικής τους απόδοσης
-

Για την επίτευξη των παραπάνω στόχων:

-
- 1) Επιλέχθηκαν 30 αντιπροσωπευτικά είδη της ελληνικής χλωρίδας από δύο περιοχές δειγματοληψίας στις οποίες επικρατούν διαφορετικές κλιματικές συνθήκες.
 - 2) Σε όλα τα είδη που επιλέχθηκαν υπολογίστηκε ο καθαρός ρυθμός αφομοίωσης διοξειδίου του άνθρακα (A_{max}) αλλά και σχετικοί με αυτόν ρυθμοί, όπως η αναπνοή στο σκοτάδι (R_d), η στοματική αγωγιμότητα (g_s) και ο ρυθμός διαπνοής (T_r) σε συνθήκες πεδίου. Προσδιορίστηκε επίσης η αποτελεσματικότητα της χρήσης του νερού (WUE) και η αποδοτικότητα της χρήσης των αποθεμάτων αζώτου σε σχέση με την παραγωγή φωτοσυνθετικού έργου (PNUΕ) των ειδών τα οποία μελετήθηκαν
 - 3) Προσδιορίστηκε η συγκέντρωση της χλωροφύλλης, φαινολικών, αζώτου και ταννινών σε όλα τα φυτικά δείγματα.
 - 4) Προσδιορίστηκαν οι ακόλουθες δομικές παράμετροι των φύλλων: Επιφάνεια (%) των διαφανών περιοχών του (TLA), Ειδική φυλλική επιφάνεια (SLA), μάζα ανά φυλλική επιφάνεια (LMA), πάχος φύλλου (LTh) και πυκνότητα φύλλου (LD).
-

3. Υλικά και Μέθοδοι

3.1. Θέσεις μετρήσεων και δειγματοληψίες

Όλες οι δειγματοληψίες και οι επί τόπου μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε δύο τοποθεσίες: Στους πρόποδες του όρους Πάρνηθα στην Αττική και στη δασική περιοχή της Δομνίστας στην Ευρυτανία. Η Πάρνηθα είναι μια οροσειρά βόρεια της Αθήνας, η υψηλότερη στην περιοχή της Αττικής, με υψόμετρο που φτάνει τα 1.413 m. Παρά τη καταστροφική πυρκαϊά του 2007, παραμένει ένας κατάφυτος ορεινός όγκος: στα μεγαλύτερα υψόμετρα κυριαρχεί το δάσος κεφαληνιακής ελάτης (*Abies cephalonica*) ενώ χαμηλότερα καλύπτεται από πευκοδάσος, μακία βλάστηση και φρύγανα. Στο όρος απαντώνται τα ακόλουθα ενδιαιτήματα: Βραχώδεις περιοχές / τμήματα της ακτογραμμής (5% βουνοπλαγιές που ανήκουν στην ενδοχώρα), δάσος (55% ενδημικό δάσος κωνοφόρων), λιβάδια (5% στέπες και ξηρά ασβεστολιθικά εδάφη), θαμνώνες (41% σκληρόφυλλοι θαμνώνες, γκαρίγκ και μακί). Σε ύψος 485 m από την επιφάνεια της θάλασσας υπάρχει τελεφερίκ, γύρω από το οποίο, σε απόσταση περίπου 50 έως 200 m, πραγματοποιήθηκε η δειγματοληψία.

Στη Δομνίστα, περιοχή με ένα εξαιρετικής ομορφιάς ελατοδάσος, σπάνια αρωματικά φυτά και σκιερά πλατάνια, η δειγματοληψία πραγματοποιήθηκε στα παρακάτω υψόμετρα: (38°45'N, 21°51'E), 914m (38°45'N, 21°51'E), 1010m (38°45'N, 21°50'E), 1303m (38°44'N, 21°50'E), and 1145m (38°45'N, 21°50'E).

3.2. Δειγματοληψία

Πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις σε ώριμα φύλλα πλήρους έκπτυξης, 30 μεσογειακών φυτικών ειδών, τα οποία φύονται στα φυσικά τους ενδιαιτήματα, στην Πάρνηθα και στη Δομνίστα (Πίνακας 1). Επιλέχθηκαν τυχαία πέντε φύλλα νότιας έκθεσης από δύο ή τρία φυτά του κάθε είδους. Η συλλογή φύλλων από 12 φυτικά είδη έγινε το φθινόπωρο του 2006 στην Πάρνηθα, από 6 είδη την άνοιξη του 2007 στην Πάρνηθα, 9 είδη το καλοκαίρι του 2007 στη Δομνίστα και τέλος από 5 φυτικά είδη το καλοκαίρι του 2008 στην Πάρνηθα.

Πίνακας 1. Χαρακτηριστικά των περιοχών μετρήσεων.

Τοποθεσία	Περιγραφή	Συντεταγμένες (Lat; Lon)	Υψόμετρο μετ. Σταθμού (m.a.s.l.)	Υψόμετρο (m.a.s.l.)	T _{min} (°C)	T _{max} (°C)	Βροχόπτωση (mm)
Δομνίστα	Πυκνό δάσος φυλλοβόλων, επικρατούν τα <i>Quercus frainetto</i> και <i>Castanea sativa</i>	N38° 54' 00"; E21° 48' 00"	690	1,000	4.5	18	1255
Πάρνηθα	Μακκία βλάστηση (επικρατούν τα <i>Quercus coccifera</i> και <i>Pistacia lentiscus</i>) συστάδες πεύκων (<i>Pinus halepensis</i>) και φυλλοβόλων (<i>Quercus macrolepis</i>).	N38° 06' 05"; E23° 46' 48"	235	200-400	16.5	27.8	446

Πρόκειται για φύλλα αντιπροσωπευτικά διαφορετικών φυσικών ενδιαιτημάτων, τύπων ανάπτυξης και τύπων φύλλων (Πίνακας 2). Από τα 30 είδη που μελετήθηκαν τα 12 ήταν δένδρα, τα 9 θάμνοι και τα 9 ποώδη. 24 από τα είδη τα οποία μελετήθηκαν έφεραν

ετεροβαρή φύλλα και 8 ομοβαρή φύλλα. Σε σχέση με τη βιομορφή τους επρόκειτο για δένδρα, θάμνους ή διετείς/ πολυετείς πόες.

Πίνακας 2. Τα φυτικά είδη, οι βιομορφές στις οποίες ανήκουν, τα φαινολογικά χαρακτηριστικά, ο τύπος φύλλων και η θέση δειγματοληψίας .

	Φυτικό είδος	Βιομορφή	Θέση/Εποχή/Ετος συλλογής	φαινολογικά χαρακτηριστικά	Τύπος φύλλων
1	<i>Pistachia terebinthus</i>	δένδρο	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	αιθαλές	Ετεροβαρές
2	<i>Quercus ithaburensis</i>	δένδρο	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
3	<i>Platanus orientalis</i>	δένδρο	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
4	<i>Pyrus amygdaliformis</i>	δένδρο	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
5	<i>Castanea sativa</i>	δένδρο	Δομνίστα, καλοκαίρι 07	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
6	<i>Quercus frainetto</i>	δένδρο	Δομνίστα, καλοκαίρι 07	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
7	<i>Ostrya carpinifolia</i>	δένδρο	Δομνίστα, καλοκαίρι 07	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
8	<i>Juglans regia</i>	δένδρο	Δομνίστα, καλοκαίρι 07	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
9	<i>Platanus</i> sp.	δένδρο	Δομνίστα, καλοκαίρι 07	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
10	<i>Cercis siliquastrum</i>	δένδρο	Πάρνηθα, καλοκαίρι 08	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
11	<i>Pistachia lentiscus</i>	δένδρο	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	αιθαλές	Ομοβαρές
12	<i>Olea europaea</i>	δένδρο	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	αιθαλές	Ομοβαρές
13	<i>Rubus fruticosus</i>	θάμνος	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	ημιφυλλοβόλο	Ετεροβαρές
14	<i>Styrax officinalis</i>	θάμνος	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
15					
16	<i>Clematis vitalba</i> .	θάμνος	Δομνίστα, καλοκαίρι 07	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
17	<i>Quercus coccifera</i>	θάμνος	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	αιθαλές	Ετεροβαρές
18	<i>Phlomis fruticosa</i>	θάμνος	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	αιθαλές	Ετεροβαρές
19	<i>Rubus 'silver'</i>	θάμνος	Δομνίστα, καλοκαίρι 07		Ετεροβαρές
20	<i>Cionura erecta</i>	θάμνος	Πάρνηθα, καλοκαίρι 08	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
21	<i>Arbutus unedo</i>	θάμνος	Πάρνηθα, καλοκαίρι 08	αιθαλές	Ετεροβαρές
22	<i>Smilax aspera</i>	θάμνος	Πάρνηθα, Φθινόπωρο 06	αιθαλές	Ομοβαρές
23	<i>Malva sylvestris</i>	πόα	Πάρνηθα, Άνοιξη 07	διετές/ πολυετές	Ετεροβαρές
24	<i>Bituminaria bituminosa</i>	πόα	Πάρνηθα, Άνοιξη 07	πολυετές	Ετεροβαρές
25	<i>Thapsia garganica</i>	πόα	Πάρνηθα, Άνοιξη 07	πολυετές	Ετεροβαρές
26	<i>Fragaria vesca</i> .	πόα	Δομνίστα, καλοκαίρι 07	φυλλοβόλο	Ετεροβαρές
27	<i>Ballota acetabulosa</i>	πόα	Πάρνηθα, καλοκαίρι 08	αιθαλές	Ετεροβαρές
28	<i>Securigera securidaca</i>	πόα	Πάρνηθα, Άνοιξη 07	μονοετής πόα	Ομοβαρές
29					
30	<i>Echinops</i> sp.	πόα	Πάρνηθα, Άνοιξη 07		Ομοβαρές
31	<i>Lotus orithopodioides</i>	πόα	Πάρνηθα, Άνοιξη 07	μονοετές	Ομοβαρές
32	<i>Anchusa</i> sp.	πόα	Πάρνηθα, καλοκαίρι 08	πολυετές	Ομοβαρές

3.3. Μέτρηση ρυθμού ανταλλαγής αερίων

Η μέτρηση του ρυθμού ανταλλαγής αερίων από τα φύλλα πραγματοποιήθηκε επί τόπου σε ώριμα φύλλα πλήρους έκπτυξης υγιών φυτών τα οποία αναπτύχθηκαν σε συνθήκες άπλετου φωτισμού, με χρήση φορητού οργάνου μέτρησης φωτοσύνθεσης LCpro+ (ADC Bioscientific Ltd, England). Ο φωτισμός του φύλλου στο θάλαμο του οργάνου, εμβαδού 6,25cm² πραγματοποιείται από πηγή LED, είναι δε εξοπλισμένο με ένα μικρο-αναλυτή αερίων υπερύθρου. Οι μετρήσεις διεξήχθησαν κατά τις πρωινές (8-9 π.μ.). Ο ρυθμός

ανταλλαγής αερίων υπολογίστηκε με απευθείας μέτρηση του καθαρού ρυθμού αφομοίωσης του CO₂ ανά φυλλική επιφάνεια ($A_{\max,a}$) σε συνθήκες άπλετου φωτισμού (PAR 1840 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ή έκλυσης CO₂ στο σκοτάδι (R_d).

Μέσω της $A_{\max,a}$ και τις αντίστοιχες τιμές LMA, υπολογίστηκε η $A_{\max,m}$ ως ποσότητα CO₂ που δεσμεύεται στη μονάδα του χρόνου και ανά ξηρή βιομάζα των φύλλων. Υπολογίστηκε επίσης ο ρυθμός διαπνοής (T_r) και η στοματική αγωγιμότητα (g_s) τόσο στο φως όσο και στο σκοτάδι με απευθείας μέτρηση. Η αποδοτικότητα της χρήσης των αποθεμάτων αζώτου ως προς την παραγωγή φωτοσυνθετικού έργου (PNUE) υπολογίστηκε ως ο λόγος $A_{\max,a} / N_a$.

3.4. Μέτρηση παραμέτρων φθορισμού χλωροφύλλης

Οι παράμετροι του φθορισμού χλωροφύλλης μετρήθηκαν *in vivo* σε φύλλα εγκλιματισμένα στο σκοτάδι (ώστε να ληφθεί η θεμελιώδης φωτοχημική ικανότητα) και σε φύλλα εγκλιματισμένα σε φυσικό ή τεχνητό λευκό φως διαφόρων εντάσεων (ώστε να ληφθούν καμπύλες απόκρισης των φωτοχημικών παραμέτρων στις διάφορες εντάσεις προσπίπτουσας ακτινοβολίας) κατά τη διάρκεια της φωτοπεριόδου (συγκεκριμένα μεταξύ 8 π.μ. και 11:30 π.μ.) με τη χρήση φορητού φθορισμομέτρου παλμικής διαμόρφωσης σήματος (PAM-2100, Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany). Κάθε φύλλο εγκλιματιζόταν για τουλάχιστον 20 min πριν την διεξαγωγή των μετρήσεων με τη χρήση ειδικών υποδοχέων. Οι μετρήσεις του φθορισμού λαμβάνονταν την ίδια ημέρα και στα ίδια φύλλα στα οποία είχαν ληφθεί και οι μετρήσεις ανταλλαγής αερίων. Οι μετρήσεις λαμβάνονταν στο κέντρο του ημίσεως του φύλλου μεταξύ της κεντρικής νέυρωσης και του επάρματος του ελάσματος ώριμων φύλλων. Κατά την εφαρμογή της ακτινοβολίας μέτρησης (655nm, PPFD < 0.15 $\mu\text{mole quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) καταγραφόταν ο φθορισμός βάσης (F_o), ακριβώς πριν την εφαρμογή παλμού κορεσμού (λευκού φωτός, περίπου 10,000 $\mu\text{mole quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ και διάρκειας 0.8 s). Κατά την διάρκεια του παλμού κορεσμού, λαμβανόταν ο μέγιστος φθορισμός (F_m). Η θεμελιώδης φωτοχημική ικανότητα της φωτοχημείας του PS II (Φ_{PSIIo}) υπολογίστηκε ως $(F_m - F_o) / F_m$. Στην περίπτωση των φύλλων εγκλιματισμένων στο φως (είτε φυσικό είτε τεχνητό φως), λαμβάνονταν οι παράμετροι της απόδοσης φθορισμού F_s' και F_m' και η τρέχουσα φωτονιακή απόδοση της φωτοχημείας του PS II (Φ_{PSII}) υπολογίστηκε ως $(F_m' - F_s') / F_m'$. Επιπρόσθετα, τα ακόλουθα δεδομένα καταγράφονταν αυτόματα από το όργανο: ο χρόνος λήψης των μετρήσεων, ο αριθμός των μετρήσεων ανά καμπύλη απόκριση στην ένταση του φωτός, η θερμοκρασία του φύλλου, η φωτονιακή πυκνότητα της προσπίπτουσας ακτινοβολίας (PAR) και οι τιμές των διάφορων παραμέτρων απόδοσης του φθορισμού (F) όπως αναφέρθηκαν παραπάνω. Ο φαινόμενος ρυθμός ροής ηλεκτρονίων υπολογίστηκε σύμφωνα με την εξίσωση $ETR = \Phi_{PSII} \times PAR \times 0,84 \times 0,5$ (όπου 0,84 είναι η υποτιθέμενη απορροφητικότητα του φύλλου ενώ ο συντελεστής 0,5 αφορά στην κατά 50% επί της προσπίπτουσας ακτινοβολίας κατανομή των απορροφώμενων φωτονίων στο PS II). Η ανάλυση της απόσβεσης του φθορισμού χλωροφύλλης (όπως περιγράφεται από τους συντελεστές απόσβεσης qP για την φωτοχημική απόσβεση και qN για την μη-φωτοχημική απόσβεση) διενεργήθηκε αυτόματα χρησιμοποιώντας την ρουτίνα ανάλυσης του οργάνου (συνεπώς δεν ελήφθηκε υπ' όψη η απόσβεση του φθορισμού βάσης (F_o') υπό συνθήκες φωτισμού).

Οι παράμετροι της φωτονιακής απόδοσης του PS II και του ETR υπό PAR έντασης 441

$\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ χρησιμοποιήθηκαν για την διεξαγωγή συσχετίσεων.

3.5. Υπολογισμός της συγκέντρωσης των χλωροφυλλών a και b

Μετά τη συλλογή τους, τα φύλλα τοποθετήθηκαν σε πλαστικές σακούλες, σφραγίστηκαν και μεταφέρθηκαν αμέσως στο εργαστήριο μέσα σε φορητό ψυγείο. Από τα φύλλα αυτά αποκόπηκαν με τη βοήθεια φυλλοτρυπητήρα δίσκοι γνωστής διαμέτρου. Η διαδικασία πραγματοποιήθηκε κάτω από αμυδρό φωτισμό, καθώς οι χρωστικές είναι φωτοευαίσθητα και θερμοευαίσθητα μόρια. Οι δίσκοι αλέστηκαν σε γουδι με 80% ακετόνη, παρουσία μικρής ποσότητας άνυδρου ανθρακικού ασβεστίου και καθαρής άμμου θαλάσσης. Ακολούθησε φυγοκέντρηση στα 4000 g για 10 λεπτά. Παραλήφθηκε ο υπερκείμενο και μετρήθηκε η απορρόφηση στα 720nm, 663nm και 646nm σε φασματοφωτόμετρο διπλής δέσμης Shimadzu UV-160A. Η συγκεντρώσεις των χλωροφυλλών a και b έγινε σύμφωνα με τις εξισώσεις (Lichtenthaler and Wellburn (1983):

$$\text{Chl}_a = 12.21 * A_{663} - 2.81 * A_{646}$$

$$\text{Chl}_b = 20.13 * A_{646} - 5.03 * A_{663}$$

3.6. Μέτρηση πάχους φύλλου (LTh)

Πραγματοποιήθηκαν εγκάρσιες τομές φύλλου σε νωπά δείγματα και παρατηρήθηκαν σε οπτικό μικροσκόπιο Zeiss Axiolab (Carl Zeiss, Jena, Germany). Η παρατήρηση έγινε σε μεγέθυνση 40x ή 10x, ανάλογα με το πάχος των φύλλων. Το πάχος των φύλλων μετρήθηκε με τη βοήθεια ενός βαθμολογημένου προσοφθάλμιου φακού. Για κάθε δείγμα οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε τρεις διαφορετικές θέσεις κατά μήκος της εγκάρσιας τομής. Το πάχος του κάθε φύλλου, εκφρασμένο σε μm προέκυψε από το μέσο όρο των μετρήσεων αυτών. Σε δείγματα τα οποία έφεραν τρίχες, όπως τα φύλλα του είδους *Tussilago farfara*, δεν συνυπολογίστηκε το πάχος του στρώματος των τριχών στο πάχος του φύλλου. Πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις σε πέντε φύλλα ανά φυτικό είδος.

3.7. Πυκνότητα φύλλου (LD)

Η πυκνότητα φύλλου (LD) σε g cm^{-3} υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Witkowski και Lamont (1991) ως το πηλίκο της μάζας ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) προς το πάχος αυτού (LTh).

3.8. Ειδική φυλλική επιφάνεια (SLA)

Φωτογραφήθηκε η αποαξονική επιφάνεια νωπών ώριμων φύλλων με τη βοήθεια ψηφιακής φωτογραφικής μηχανής Sony. Οι φωτογραφίες υπέστησαν κατάλληλη επεξεργασία με το λογισμικό Corel Photo paint 12 και μετρήθηκε η επιφάνεια του ελάσματος με τη βοήθεια του λογισμικού Image Pro Plus (έκδοση 3.01, Media Cybernetics, Silver Spring, MD). Στη συνέχεια τα φύλλα αφυδατώθηκαν στους 70°C για 48 τουλάχιστον ώρες και μετρήθηκε το ξηρό βάρος. Η ειδική φυλλική επιφάνεια κάθε φύλλου (SLA), εκφρασμένη σε cm^2/g , υπολογίστηκε διαιρώντας την επιφάνεια του ελάσματος κάθε φύλλου (cm^2) με την ξηρή μάζα αυτού (g). Πραγματοποιήθηκαν πέντε επαναλήψεις ανά φυτικό είδος.

3.9. Διαφανείς περιοχές ελάσματος (TLA)

Το ποσοστό των διαφανών περιοχών του ελάσματος υπολογίστηκε με τη βοήθεια ψηφιακού προγράμματος ανάλυσης εικόνας Matlab R12. Για το σκοπό αυτό άθικτα νωπά φύλλα φωτογραφήθηκαν σε διελαύνον φως σε κοινό οπτικό μικροσκόπιο με μεγέθυνση 4x. Λαμβάνονταν τρεις φωτογραφίες ανά δείγμα, η καλύτερη εκ των οποίων χρησιμοποιούνταν για περαιτέρω ανάλυση. Το ποσοστό των διαφανών περιοχών του ελάσματος υπολογίστηκε με βάση έναν προκαθορισμένο αλγόριθμο (Nikolopoulos et al 2000). Το ποσοστό των διαφανών περιοχών (TLA) υπολογίστηκε μόνο για τα ετεροβαρή φύλλα, στα οποία παρατηρούνται διαφανείς περιοχές στην επιφάνεια του ελάσματος τους και όχι στα ομοβαρή φύλλα, τα οποία δεν φέρουν τέτοιες περιοχές. Πραγματοποιήθηκαν 5 επαναλήψεις για κάθε φυτικό είδος.

3.10. Μάζα ανά φυλλική επιφάνεια (LMA)

Η μάζα ανά φυλλική επιφάνεια (LMA) υπολογίστηκε ως ο λόγος του ξηρού βάρους των φύλλων προς την αντίστοιχη φυλλική τους επιφάνεια, εκφρασμένος σε $g\ m^{-2}$.

3.11. Υπολογισμός της συνολικής ποσότητας αζώτου στα φύλλα με χρήση της μεθόδου Kjeldahl

i) Καύση

Φύλλα από το ίδιο φυτό αφυδατώθηκαν στους 70°C για 48 τουλάχιστον ώρες. Στη συνέχεια αλέστηκαν με τη βοήθεια αναλυτικού μύλου (A 10, Janke &Kunkel, IKA Labortechnik). Δείγματα τα οποία έφεραν τρίχες και δεν ήταν εύκολη η μετατροπή τους σε σκόνη αλέστηκαν σε γουδί. Από κάθε δείγμα ελήφθησαν 50 mg ξηρής ουσίας και τοποθετήθηκαν σε φιάλη micro-kjeldahl, και αναμείχθησαν με την ίδια ποσότητα καταλύτη (1 g θειικού χαλκού ($CuSO_4$), 8 g θειικού καλίου (K_2SO_4) και 1 g διοξειδίου του σεληνίου (Se_2O_2)) και 1ml διαλύματος θειικού οξέος (H_2SO_4) 95-97%. Οι φιάλες θερμανθηκαν στους 410 °C για 20 λεπτά σε θερμαντικό στοιχείο (tecator, 2006 Digestor) μέχρι το δείγμα να αλλάξει χρώμα και από μαύρο να αποκτήσει το πράσινο χρώμα του μήλου.

ii) Απόσταξη

Μετά την ψύξη, το προϊόν της καύσης τοποθετήθηκε σε ογκομετρική φιάλη με 10 ml περίπου απιονισμένου νερού, το οποίο χρησιμοποιήθηκε για την πλύση της κάθε φιάλης micro-kjeldahl και προστέθηκαν 10 ml διαλύματος υδροξειδίου του νατρίου 40%. Το διάλυμα, όγκου 20 ml περίπου, αποστάχθηκε σε αποστακτήρα Tecator, Kjeltex System 1002 Distilling Unit. Η συλλογή του αποστάγματος πραγματοποιήθηκε όταν το διάλυμα απόσταξης μέσα στην κωνική φιάλη η οποία περιείχε το μέσο δέσμευσης (διάλυμα αποτελούμενο από 20ml H_3BO_3 2% και 3 σταγόνες δείκτη Conway) αποκτούσε ροζ χρώμα.

iii) Τιτλοδότηση

Η τιτλοδότηση του διαλύματος απόσταξης πραγματοποιήθηκε με HCl N/28. Το σημείο εξουδετέρωσης ορίστηκε μέσω αλλαγής του χρώματος του διαλύματος σε ροζ. Με βάση τα στοιχεία που προέκυψαν από την τιτλοδότηση των διαλυμάτων που προέκυψαν κατόπιν

ανάμιξής τους με διαλύμα 0,04% $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ και διαλύμα 250ml 4% (v/v) H_2SO_4 με HCl σε διάφορες συγκεντρώσεις, χαράχθηκαν τρεις καμπύλες αναφοράς. Ο όγκος του HCl που χρησιμοποιήθηκε κατά την τιτλοδότηση χρησιμοποιήθηκε για τη χάραξη της τελικής καμπύλης αναφοράς ($r^2 = 0.998$). Από την εξίσωση παλινδρόμησης της τελικής καμπύλης αναφοράς ($15.189x - 1.3739$) και τον όγκο του HCl υπολογίστηκε η ποσότητα του αζώτου σε κάθε δείγμα και ακολούθως η συγκέντρωσή του ανά μάζα φύλλου (N_m , mmol/g). Η συγκέντρωση του αζώτου ανά επιφάνεια ελάσματος (N_a) υπολογίστηκε ως ο λόγος N_m/SLA .

3.12. Υπολογισμός της συγκέντρωσης φαινολικών με τη μέθοδο Folin-Ciocalteu

i) Εκχύλιση

Ζυγίστηκαν 50mg κονιορτοποιημένου δείγματος και τοποθετήθηκαν σε δοκιμαστικούς σωλήνες. Στη συνέχεια προστέθηκαν 6ml διαλύματος μεθανόλης 50% σε κάθε δοκιμαστικό σωλήνα και τοποθετήθηκαν σε υδατόλουτρο στους 40°C για μία ώρα (με ανάδευση κάθε 10 min). Κατόπιν τα δείγματα φυγοκεντρήθηκαν για 10 min στα 4000g και παραλήφθηκε το υπερκείμενο στο οποίο προσδιορίστηκε η συγκέντρωση φαινολικών συστατικών και ταννινών.

ii) Αντιδραση

Αναμίχθηκαν 50ml από το υπερκείμενο με 3950ml απιονισμένο νερό, 250ml αντιδραστήριο Folin-Ciocalteu. Το μίγμα επώαστηκε για 8 λεπτά σε θερμοκρασία δωματίου και κατόπιν προστέθηκαν 750ml διαλύματος Na_2CO_3 . Το τυφλό διάλυμα περιείχε 50ml διαλύματος μεθανόλης 50% στη θέση του υπερκείμενου. Ακολούθησε ομογενοποίηση των μιγμάτων με αναδευτήρα Vortex και επώασή τους για 2 ώρες σε θερμοκρασία δωματίου. Τέλος μετρήθηκε η απορρόφηση με φασματοφωτόμετρο Shimadzu UV 160 στα 760nm και κατασκευάστηκε πρότυπη καμπύλη με χρήση διαφόρων συγκεντρώσεων ταννικού οξέος (Sigma). Η συγκέντρωση των φαινολικών ενώσεων εκφράστηκε σε mg ισοδύναμου ταννικού οξέος ανά gr ξηρής ουσίας του φυτικού δείγματος (Waterman & Mole 1994).

3.13. Μέτρηση της συγκέντρωσης συμπυκνωμένων ταννινών με τη μέθοδο της προανθοκυανιδίνης

Το αντιδραστήριο βουτανόλης παρασκευάστηκε ως εξής: σε ογκομετρικό σωλήνα 1lt προστέθηκαν 50ml συμπυκνωμένου HCl και 0.7g $\text{FeSO}_4 \cdot 6-7\text{H}_2\text{O}$. Ο όγκος 1lt συμπληρώθηκε με βουτανόλη. 7ml του αντιδραστηρίου βουτανόλης και 500ml του υπερκείμενου (βλ. 3.11.i) αναμίχθηκαν σε δοκιμαστικούς σωλήνες. Στο τυφλό διάλυμα τα 500ml του υπερκείμενου αντικαταστάθηκαν από 500ml διαλύματος μεθανόλης 50%. Τα δείγματα ομογενοποιήθηκαν με αναδευτήρα Vortex και κατόπιν επώαστηκαν σε υδατόλουτρο στους 95°C για 40 min – 1 h. Στη συνέχεια τα δείγματα αφήθηκαν να κρυώσουν και ακολούθησε μέτρηση απορρόφησης στα 550nm. Το περιεχόμενο σε ταννίνες εκφράστηκε σε mg ταννινών ανά g ξηρού βάρους δείγματος (Waterman & Mole 1994).

3.14. Υπολογισμός των λόγων N/TP, N/CT και N/(TP+ CT)

Ο υπολογισμός των λόγων N/TP, N/CT and N/(TP+ CT) έγινε με βάση τα στοιχεία που προέκυψαν από τις βιοχημικές αναλύσεις των φυλλικών δειγμάτων σχετικά με την συγκέντρωση του αζώτου ανά μάζα (N), τα ολικά φαινολικά (TP) και τις συμπυκνωμένες ταννίνες (CT).

3.15. Υπολογισμός της $A_{max,chl}$

Τα στοιχεία που προέκυψαν από τις μετρήσεις αερίων της καθαρής φωτοσυνθετικής ικανότητας ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας ($A_{max,a}$) και της συνολικής συγκέντρωσης χλωροφύλλης ανά μονάδα επιφάνειας χρησιμοποιήθηκαν στον υπολογισμό της παραμέτρου $A_{max,chl}$.

3.16. Προσδιορισμός των σταθερών ισοτόπων άνθρακα και αζώτου

Τα δείγματα αφυδατώθηκαν σε κλίβανο στους 60°C για 72 ώρες και στη συνέχεια λειοτριβήθηκαν προς λεπτή σκόνη. Ο προσδιορισμός των σταθερών ισοτόπων άνθρακα και αζώτου έγινε στην μονάδα σταθερών ισοτόπων (Ινστιτούτο επιστήμης Υλικών) του Εθνικού Κέντρου Έρευνας Φυσικών Επιστημών Δημόκριτος το οποίο είναι πιστοποιημένο σύμφωνα με το EN ISO/IEC 17025:2005. Η ανάλυση πραγματοποιήθηκε σε φασματοόμετρο μάζας ThermoScientific Delta V Plus μετά από καύση στους 1020 °C (συσκευή Flash Elemental Analyzer). Οι λόγοι των ισοτόπων εκφράστηκαν για τον άνθρακα ως $\delta^{13}C$ ως προς το PDB (ανθρακικό άλας θαλάσσιας προέλευσης) και για το άζωτο ως $\delta^{15}N$ ως προς την ‰ σύσταση αερίου N_2 σύμφωνα με την εξίσωση:

$$X = (R_{\text{δείγματος}} - R_{\text{προτύπου}}) / R_{\text{προτύπου}} \cdot 1000$$

όπου X είναι η τιμή $\delta^{13}C$ ή $\delta^{15}N$ και $R = {}^{13}C/{}^{12}C$ και ${}^{15}N/{}^{14}N$ αντίστοιχα. Επαναλαμβανόμενες μετρήσεις διεξήχθησαν για όλα τα δείγματα. Η αναλυτική ακρίβεια ήταν 0,1‰ για το $\delta^{13}C$ και 0,2‰ για το $\delta^{15}N$.

3.17. Στατιστική ανάλυση

Για την επισήμανση διαφορών μεταξύ των μέσων όρων όλων των παραμέτρων για όλα τα φυτικά είδη, τα οποία κατατάχθηκαν σε τρεις βασικές βιομορφές: δένδρα, θάμνοι και πόες, πραγματοποιήθηκε ανάλυση διακύμανσης (ANOVA). Οι πολλαπλές συγκρίσεις των μέσων όρων έγιναν σύμφωνα με το κριτήριο Tukey-Kramer HSD ($P < 0.05$) (Jmp 7.0, SAS Institute Inc, Cary NC). Πραγματοποιήθηκε επίσης ανάλυση παλινδρόμησης (regression analysis) προκειμένου να προσδιοριστεί η σχέση μεταξύ δύο μεταβλητών, τη δυναμική της καμπύλης και να καταγραφούν οι συντελεστές προσδιορισμού (r^2), όπως και η στατιστική σημαντικότητα των συντελεστών συσχέτισης. Η ανάλυση παλινδρόμησης έγινε με χρήση του λογισμικού Statgraphics Plus v. 4, (StatPoint Technologies, Inc., Warrenton, VA). Οι συσχετίσεις παραστάθηκαν με γραφήματα διασποράς με χρήση του Microsoft Excel v. 12.

4. Αποτελέσματα

4.1. Κλιματικές συνθήκες στις θέσεις μελέτης

Είναι γνωστό ότι οι κλιματικές συνθήκες, σε συνδυασμό με άλλους παράγοντες, καθορίζουν τις εξελικτικές προσαρμογές αλλά και την κατανομή των φυτικών ειδών στα οικοσυστήματα. Για το λόγο αυτό επιλέξαμε δύο περιοχές μελέτης με διαφορετικές κλιματικές συνθήκες, την Δομνίστα και την Πάρνηθα (βλ. Πίνακα 1, Κεφ. 2) και κατά συνέπεια διαφορετική κατανομή φυτικών ειδών. Στην Δομνίστα επικρατεί ένας πυκνός δασικός σχηματισμός και η περιοχή χαρακτηρίζεται από υψηλές βροχοπτώσεις και maximum ετήσια θερμοκρασία ελαφρώς υψηλότερη έναντι της minimum ετήσιας της Πάρνηθας, στοιχεία τα οποία υποδηλώνουν ότι πρόκειται για μια περιοχή με ψυχρότερο και υγρότερο κλίμα. Η κατανομή των φυτικών ειδών στην Πάρνηθα περιορίζεται από την συνδυαστική δράση της παρατεταμένης ξηρής περιόδου και των υψηλότερων μέσων ετήσιων θερμοκρασιών, με αποτέλεσμα η βλάστηση στην περιοχή να αποτελείται κατά κύριο λόγο από φρύγανα και μακκί.

Η παρούσα μελέτη επικεντρώθηκε στην εκτίμηση βασικών μορφολογικών, φυσιολογικών και βιοχημικών παραμέτρων των φύλλων 30 φυτικών ειδών, αλλά και τις σχέσεις μεταξύ των παραμέτρων αυτών. Τα είδη κατατάχθηκαν σε τρεις βασικές βιομορφές (δένδρα, θάμνοι και πόες) και υπολογίστηκε ο μέσος όρος κάθε παραμέτρου για την κάθε βιομορφή. Όλες οι συσχετίσεις, συμπεριλαμβανομένων και των μη σημαντικών, παρουσιάζονται στον Πίνακα 6, ενώ οι σημαντικότερες συσχετίσεις παραστάθηκαν γραφικά.

4.2. Παράμετροι που μελετήθηκαν

α) Μορφολογικές παράμετροι

Στην μελέτη αυτή εκτιμήθηκαν οι ακόλουθες μορφολογικοί παράμετροι:

- 1) Ειδική φυλλική επιφάνεια (SLA) και μάζα ανά φυλλική επιφάνεια (LMA)
- 2) Πάχος φύλλου (LT)
- 3) Πυκνότητα φύλλου (LD)
- 4) Επιφάνεια (%) των διαφανών περιοχών του ελάσματος (TLA)

β) Φυσιολογικές παράμετροι

- 1) Οι φυσιολογικές παράμετροι που μελετήθηκαν είναι οι ακόλουθες:
 - 2) Μέγιστη φωτοσυνθετική ικανότητα ανά επιφάνεια ($A_{max,a}$)
 - 3) Μέγιστη φωτοσυνθετική ικανότητα ανά μάζα ($A_{max,m}$)
 - 4) Μέγιστη φωτοσυνθετική ικανότητα ανά χλωροφύλλη ($A_{max,Chl}$)
 - 5) Ρυθμός διαπνοής (T_r)
 - 6) Στοματική αγωγιμότητα (g_s)
 - 7) Ρυθμός αναπνοής στο σκοτάδι (R_d)
 - 8) Αποτελεσματικότητα χρήσης νερού ($WUE = A_{max,a}/T_r$)
 - 9) Αποδοτικότητα χρήσης των αποθεμάτων αζώτου στην παραγωγή φωτοσυνθετικού έργου ($PNUE = A_{max,a}/N_a$)
 - 10) Ταχύτητα ροής ηλεκτρονίων (ETR)
 - 11) Κβαντική απόδοση του φωτοσυστήματος II (Y)
-

c) Βιοχημικές παράμετροι

Προσδιορίστηκαν οι ακόλουθες βιοχημικές παράμετροι:

- 1) Συνολικό περιεχόμενο άζωτο ανά επιφάνεια (N_a)
- 2) Συνολικό περιεχόμενο άζωτο ανά μάζα (N_m)
- 3) Συγκέντρωση ολικών φαινολικών (TP)
- 4) Συγκέντρωση συμπυκνωμένων ταννινών (CT)
- 5) Ο λόγος συνολικού αζώτου/ φαινολικά (N/TP)
- 6) Ο λόγος συνολικού αζώτου/ συμπυκνωμένες ταννίνες (N/CT)
- 7) Ο λόγος συνολικού αζώτου/ φαινολικά + συμπυκνωμένες ταννίνες ($N/(TP+CT)$)
- 8) Συνολική συγκέντρωση χλωροφυλλών (Chl)
- 9) Ο λόγος σταθερών ισοτόπων άνθρακα ($\delta^{13}C$)
- 10) Ο λόγος σταθερών ισοτόπων αζώτου ($\delta^{15}N$)

4.3. Προσδιορισμός των μορφολογικών, φυσιολογικών και βιοχημικών παραμέτρων των φύλλων.

Από τα στοιχεία που προέκυψαν από την μελέτη, υπολογίστηκαν οι μέσοι όροι και τα τυπικά σφάλματα κάθε παραμέτρου για τα 30 συνολικά είδη που μελετήθηκαν. Παρατηρήθηκαν σημαντικές διακυμάνσεις στις τιμές των μορφολογικών, φυσιολογικών και βιοχημικών παραμέτρων μεταξύ των υπό μελέτη ειδών.

Σχετικά με τις μορφολογικές παραμέτρους που εκτιμήθηκαν, οι τιμές για τη μέση SLA κυμάνθηκαν από $87.03 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ στο *Arbutus unedo* έως $241.45 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ στο *Securigera securidaca*. Η μέση τιμή LMA κυμάνθηκε από 41.90 g m^{-2} στο *Securigera securidaca* έως 115.81 g m^{-2} στο *Arbutus unedo*, ενώ το μέσο πάχος των φύλλων από $85 \mu\text{m}$ στο *Ballota acetabulosa* έως $558.33 \mu\text{m}$ στο *Anchusa sp.* Οι μέσες τιμές πυκνότητας των φύλλων από 157.69 mg m^{-3} στο *Anchusa sp.* έως 635.38 mg m^{-3} στο *Fragaria vesca*, και για τη μέση TLA από 2.87% στο *Castanea sativa* έως 35.46% στο *Quercus coccifera* (Πίνακας 3).

Στον Πίνακα 4 παρουσιάζονται οι μέσοι όροι των φυσιολογικών παραμέτρων για όλα τα φυτικά δείγματα. Παρατηρούνται τιμές για τη μέση $A_{\max,a}$ από $2.56 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ στο *Rubus fruticosus* έως $37.75 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ στο *Bituminaria bituminosa*. Η μέση $A_{\max,m}$ κυμάνθηκε από $38.43 \text{ nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ στο *Arbutus unedo* έως $653.46 \text{ nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ στο *Malva sylvestris*. Η μικρότερη μέση τιμή T_r ($0.59 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) παρατηρήθηκε στο *Rubus fruticosus* και η μεγαλύτερη ($8.28 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) στο *Bituminaria bituminosa*, γεγονός το οποίο τονίζει την ισχυρή συσχέτιση μεταξύ $A_{\max,a}$ και T_r (Πίνακας 3). Σχετικά με την g_s , η μικρότερη μέση τιμή ($0.01 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) καταγράφηκε στο *Rubus fruticosus* και η υψηλότερη ($0.78 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) στα είδη *Bituminaria bituminosa* και *Anchusa sp.* Οι μέσες τιμές για το ρυθμό αναπνοής στο σκοτάδι (R_d) κυμάνθηκαν από $-1.34 \mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ στο *Pistachia lentiscus* έως $-0.14 \mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ στο *Ballota acetabulosa*, ενώ οι μέσες τιμές για την αποτελεσματικότητα χρήσης νερού (WUE), από $2.29 \mu\text{mol CO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$ στο *Platanus orientalis* έως $7.08 \mu\text{mol CO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$ στο *Smilax aspera*. Η διακύμανση της μέσης τιμής της αποδοτικότητας χρήσης των αποθεμάτων αζώτου στην παραγωγή

φωτοσυνθετικού έργου (PNUE) ήταν από 2.63 mmol s⁻¹ g⁻¹ στο *Quercus ithaburensis* έως 17.76 mmol s⁻¹ g⁻¹ στο *Phlomis fruticosa* και της A_{max, Chl}, από 6.54 μmol CO₂ g⁻¹ Chl s⁻¹ στο *Smilax aspera* έως 107.2 μmol CO₂ g⁻¹ Chl s⁻¹ στο *Malva sylvestris*.

Στον Πίνακα 5, στον οποίο παρουσιάζονται οι μέσες τιμές των βιοχημικών παραμέτρων, οι χαμηλότερες και υψηλότερες τιμές για περισσότερες της μιας παραμέτρους παρατηρήθηκαν στα είδη *Arbutus unedo* και *Malva sylvestris* αντίστοιχα. Ειδικότερα: η μέση τιμή της N_m ήταν 0.39 mmol g⁻¹ στο *Arbutus unedo* και 1.54 mmol g⁻¹ στο *Malva sylvestris*, αυτές του λόγου N/TP και του λόγου N/(TP+CT) 0.10 mmol mg⁻¹ και 0.09 mmol mg⁻¹ στο *Arbutus unedo* ενώ στο *Malva sylvestris* 2.61 mmol mg⁻¹ και 2.54 mmol mg⁻¹ αντίστοιχα. Ο λόγος N/CT κυμάνθηκε από 1.21 mmol mg⁻¹ στο *Arbutus unedo* έως 92.13 mmol mg⁻¹ στο *Malva sylvestris*. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι δεν υπολογίσθηκε η μέση τιμή του λόγου N/CT για το *Olea europaea* καθώς δεν ανιχνεύθηκαν συμπυκνωμένες ταννίνες στα φύλλα του είδους αυτού. Κατά συνέπεια, το είδος *Olea europaea* παρουσίασε την χαμηλότερη μέση περιεκτικότητα σε συμπυκνωμένες ταννίνες, το *Smilax aspera* αντιθέτως, έδωσε την μέγιστη τιμή μέσης συγκέντρωσης: 10.29 mg ταννινών ανά g ξηρού βάρους.

Το *Rubus fruticosus* παρουσίασε τη μικρότερη μέση N_a με 23.82 mmol m⁻², ενώ το *Platanus orientalis* την υψηλότερη με 90.55 mmol m⁻². Σχετικά με τα ολικά φαινολικά (TP), το εύρος των μέσων τιμών ήταν από 13.93 mg ταννικού οξέος ανά g ξηρού βάρους στο *Pyrus amygdaliformis* έως 126.09 mg ταννικού οξέος ανά g ξηρού βάρους στο *Castanea sativa*. Η χαμηλότερη μέση τιμή συνολικής συγκέντρωσης χλωροφυλλών παρατηρήθηκε στο είδος *Fragaria vesca* και η υψηλότερη στο *Bituminaria bituminosa*. Η μέση τιμή του λόγου σταθερών ισωτόπων άνθρακα (δ¹³C) κυμάνθηκε από -30.87‰ στο *Ostrya carpinifolium* έως -26.21‰ στο *Platanus orientalis*. Τέλος, η μέση τιμή του λόγου σταθερών ισωτόπων αζώτου (δ¹⁵N) κυμάνθηκε μεταξύ -0.55‰ στο *Quercus frainetto* και 22.85‰ στο *Styrax officinalis*.

4.4. Συσχετίσεις μεταξύ των παραμέτρων

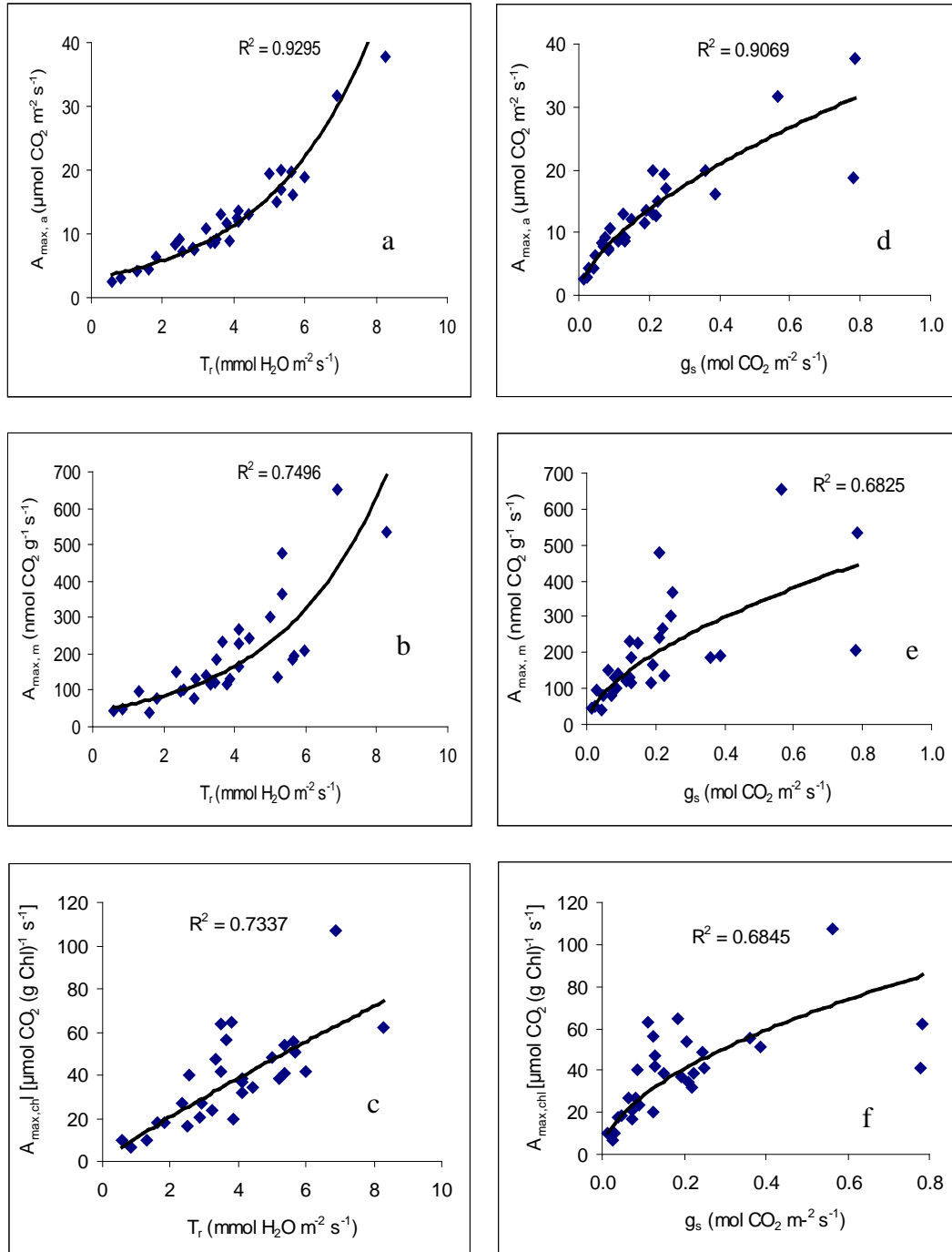
α) Συσχέτιση A_{max} με διαπνοή και στοματική αγωγιμότητα

Η ανάλυση παλινδρόμησης στα 30 είδη που μελετήθηκαν έδειξε ότι οι παράμετροι A_{max,a}, A_{max,m} και A_{max,Chl} συσχετίζονται σημαντικά (P<0.01) με τις παραμέτρους T_r και g_s (Εικόνα 8 και Πίνακας 6). Ο ρυθμός διαπνοής και η στοματική αγωγιμότητα παρουσιάζουν μια χαρακτηριστική μη-γραμμική αύξηση με αύξηση της A_{max,m}. Αυξημένη A_{max} χαρακτηρίζεται επομένως και από υψηλότερους ρυθμούς διαπνοής και στοματική αγωγιμότητα, και αντίστροφα. Συνεπώς, στο είδος *Bituminaria bituminosa*, το οποίο εμφάνισε την υψηλότερη τιμή ρυθμού διαπνοής και στοματικής αγωγιμότητας, παρατηρήθηκε και η υψηλότερη τιμή A_{max,a}. Στα είδη *Anchusa sp.* και *Bituminaria bituminosa* οι τιμές της στοματικής αγωγιμότητας, σε συνδυασμό με υψηλές τιμές A_{max,Chl} παρουσίασαν σημαντική απόκλιση σε σχέση με τις τιμές των υπολοίπων ειδών (εικόνα 8 f). Η υψηλότερη τιμή A_{max,Chl} παρατηρήθηκε ωστόσο στο *Malva sylvestris*, η στοματική αγωγιμότητα του οποίου αποκλίνει επίσης σημαντικά, είναι παρόλα αυτά χαμηλότερη από αυτή των *Anchusa sp.* και *Bituminaria bituminosa*.

Συνοψίζοντας, η παράμετρος A_{max} συσχετίζεται ισχυρά και θετικά τόσο με τον ρυθμό

-Αποτελέσματα-

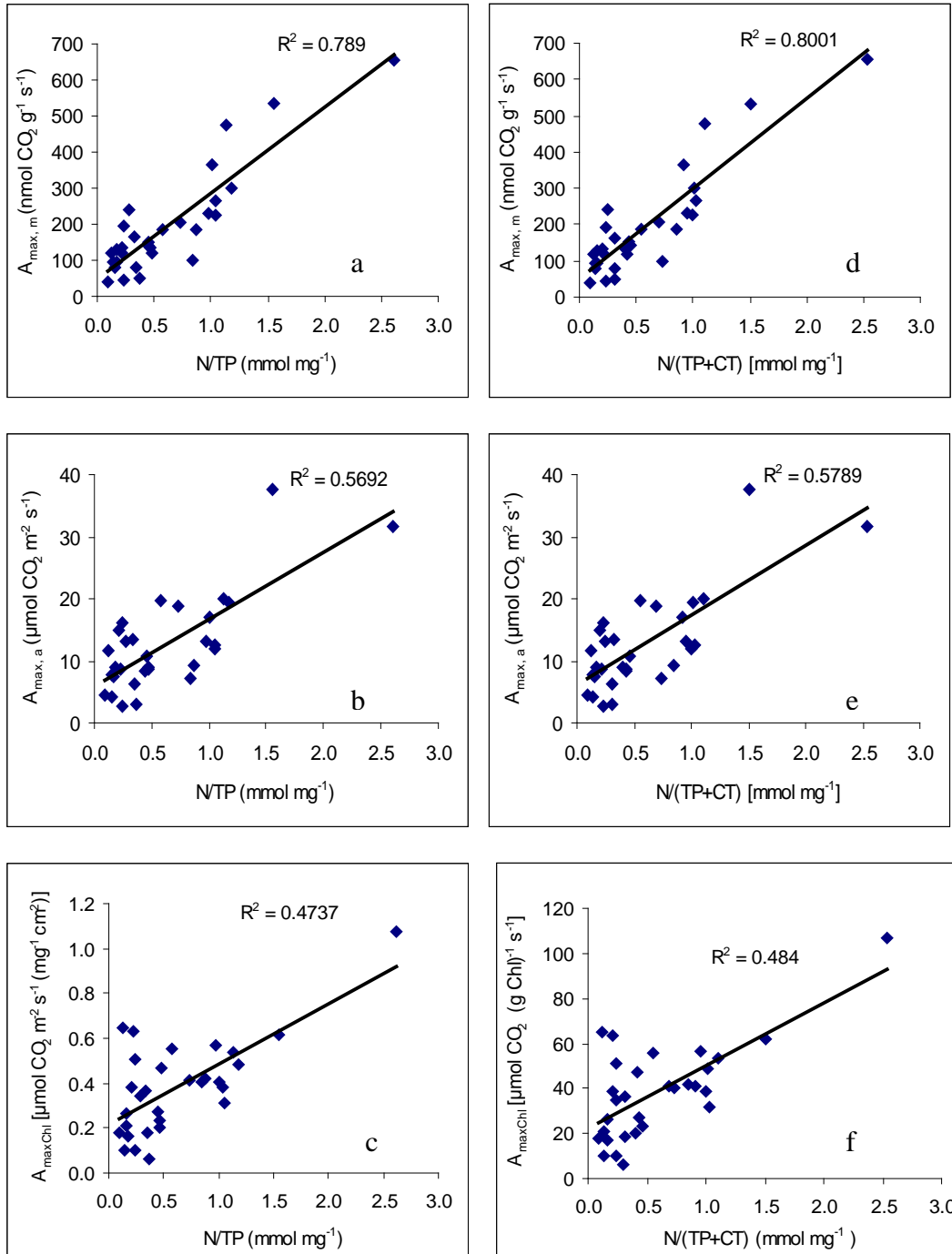
διαπνοής (Εικόνες 8a, b & c), όσο και με τη στοματική αγωγιμότητα (Εικόνες 8d, e & f), ανεξάρτητα του τρόπου έκφρασης (ανά μάζα, ανά επιφάνεια, ή με βάση την περιεκτικότητα σε χλωροφύλλη). Ισχυρότερη συσχέτιση παρατηρήθηκε ωστόσο όταν η μέγιστη φωτοσυνθετική ικανότητα εκφράζεται ανά επιφάνεια από ότι ανά μάζα ή με βάση την περιεκτικότητα σε χλωροφύλλη.



Εικόνα 8. Συσχετίσεις μεταξύ των παραμέτρων $A_{\max,a}$, $A_{\max,m}$, $A_{\max,Chl}$ με το ρυθμό διαπνοής (a, b & c) και τη στοματική αγωγιμότητα (d, e & f) αντίστοιχα.

β) Οι συσχετίσεις μεταξύ της παραμέτρου A_{max} και των λόγων N/TP , $N/(TP+CT)$, N/CT και της παραμέτρου N_m

Ένας σημαντικός αριθμός βιοχημικών παραμέτρων παρουσίασε ισχυρή συσχέτιση με την A_{max} . Όπως φαίνεται και στις Εικόνες 9 και 10, ισχυρή γραμμική συσχέτιση ($P < 0.01$) παρατηρείται μεταξύ A_{max} (ανεξαρτήτως του τρόπου έκφρασης της παραμέτρου) και των λόγων N/TP , $N/(TP+CT)$ και N/CT όπως και της $A_{max,m}$ με την N_m (Πίνακας 6).



Εικόνα 9. Συσχετίσεις της μέγιστης φωτοσυνθετικής ικανότητας ανά επιφάνεια, ανά μάζα και ανά συγκέντρωση χλωροφύλλης με τους λόγους N/TP (a, b & c) και $N/(TP+CT)$ (d, e & f).

Η συσχέτιση A_{max} - N/TP εμφανίζεται ισχυρότερη και με υψηλότερη τιμή του συντελεστή προσδιορισμού ($r^2=0,789$) όταν η A_{max} εκφράζεται ανά μάζα έναντι των συσχετίσεων στις οποίες η A_{max} εκφράζεται ανά επιφάνεια ($r^2 = 0.569$) ή με βάση την περιεκτικότητα σε χλωροφύλλη ($r^2 = 0.474$) (Πίνακας 6, Εικόνες 9a, b & c). Το ίδιο ισχύει και για τη συσχέτιση A_{max} - N/(TP+CT). Όταν η A_{max} εκφράζεται ανά μονάδα μάζας, η συσχέτιση εμφανίζεται ισχυρότερη (Εικόνες 9d, e & f). Οι μέσες τιμές των λόγων N/TP και N/(TP+CT) ήταν σε όλα τα είδη μικρότερες του 1,2, με εξαίρεση τα *Malva sylvestris* και *Bituminaria bituminosa*, τα οποία παρουσίασαν σημαντική απόκλιση στις μέσες τιμές N/TP και N/(TP+CT) (τιμές μεγαλύτερες του 1,5) αλλά και της $A_{max,a}$ (βλ. Πίνακα 5). Ο συντελεστής συσχέτισης μεταξύ A_{max} και N/(TP+CT) ήταν υψηλότερος σε σύγκριση με αυτόν μεταξύ A_{max} -N/TP, γεγονός το οποίο υποδηλώνει μια ισχυρότερη σχέση μεταξύ των δύο πρώτων παραμέτρων.

Γραμμική συσχέτιση ($P<0.01$) παρατηρείται επίσης μεταξύ A_{max} (ανεξαρτήτως του τρόπου έκφρασης της παραμέτρου) και του λόγου N/CT (Εικόνα 10a, b & c). Η περιεκτικότητα σε ταννίνες στα ορισμένα μελετηθέντα είδη παρουσιάστηκε χαμηλή. Για το λόγο αυτό οι τιμές N/CT στα είδη με χαμηλή περιεκτικότητα σε ταννίνες ήταν μικρότερες από 6 και στη γραφική παράσταση φαίνονται συγκεντρωμένες σε μια μικρή περιοχή κοντά στον άξονα ψ, παρά τις διαφορετικές τιμές A_{max} . Ορισμένα είδη, και συγκεκριμένα τα *Malva sylvestris*, *Bituminaria bituminosa* και *Securigera securidaca* παρουσίασαν υψηλές τιμές τόσο του N/CT όσο και της φωτοσυνθετικής ικανότητας ανά επιφάνεια, ανά μάζα και ανά συγκέντρωση χλωροφύλλης.

γ) Οι συσχετίσεις μεταξύ T_r και των λόγων N/TP και N/(TP+CT)

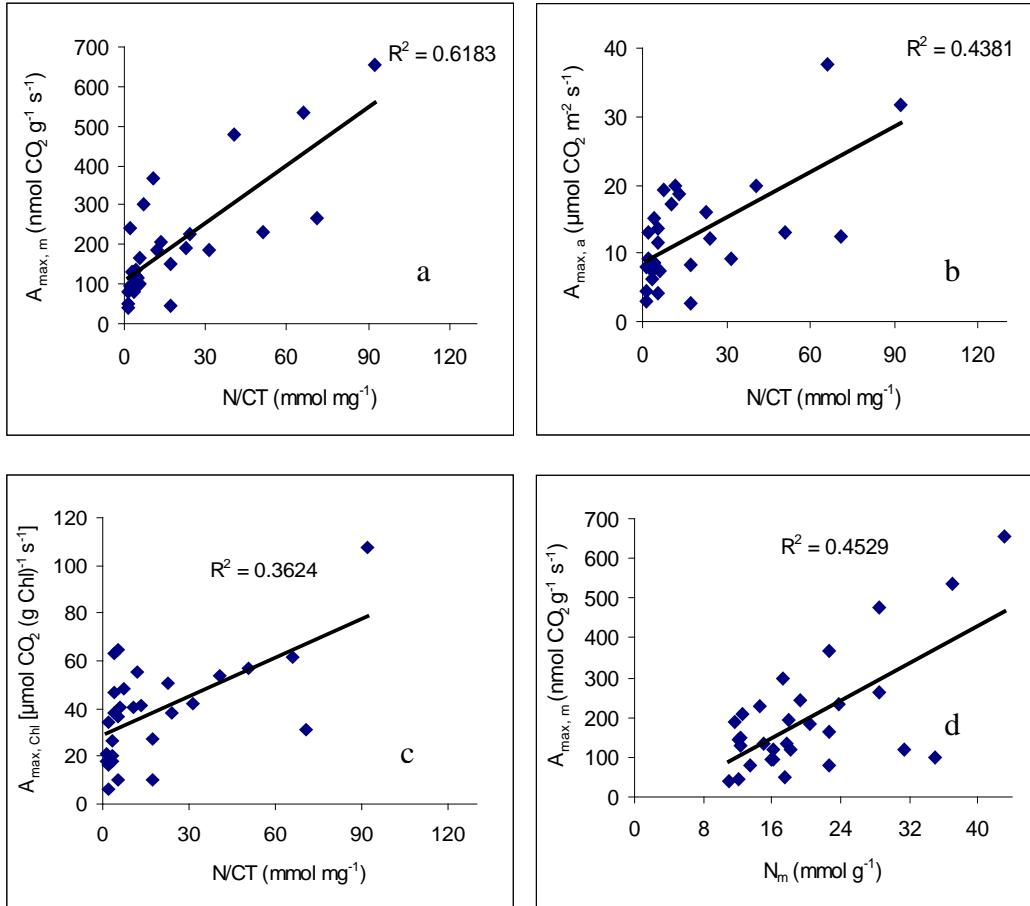
Οι γραμμικές συσχετίσεις μεταξύ ρυθμού διαπνοής και των λόγων N/TP και N/(TP+CT) (Πίνακας 6) ήταν σημαντικές και θετικές ($P<0.01$), επομένως είδη με υψηλούς ρυθμούς διαπνοής παρουσιάζουν και υψηλότερους λόγους N/TP και N/(TP+CT) και αντίστροφα. Τα είδη *Malva sylvestris* και *Bituminaria bituminosa* παρουσίασαν τους υψηλότερους ρυθμούς διαπνοής και επομένως και τις υψηλότερες τιμές N/TP και N/(TP+CT) (Εικόνες 11a & b). Συγκριτικά, ο λόγος N/(TP+CT) παρουσίασε ελαφρά ισχυρότερη συσχέτιση από τον N/TP.

δ) Συσχετίσεις μεταξύ της παραμέτρου PNUΕ με TP και τους λόγους N/TP, N/(TP+CT), N/CT

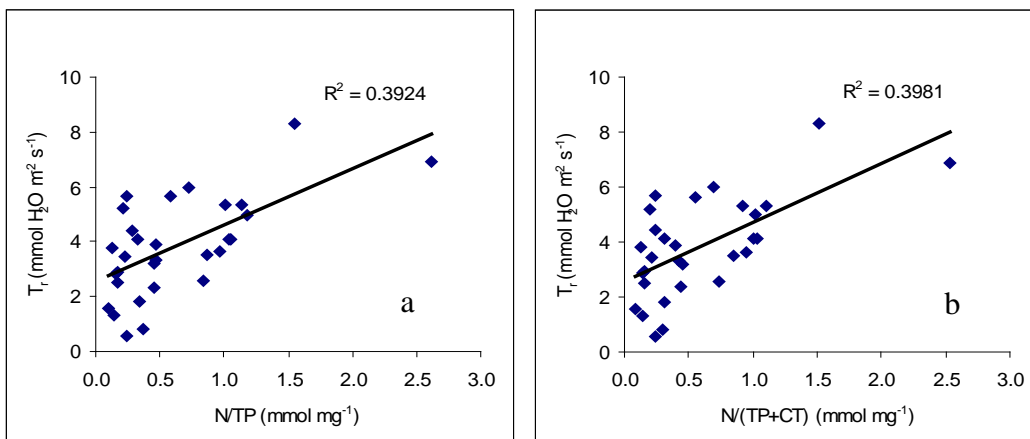
Η συσχέτιση μεταξύ PNUΕ και N/TP, N/(TP+CT), N/CT ήταν σημαντική, θετική ($P<0.01$) και μη-γραμμική (Πίνακας 6). Αρχικά η PNUΕ αυξάνεται σχεδόν γραμμικά με αύξηση των τιμών των λόγων μέχρι ένα σημείο κορεσμού, πέρα από το οποίο παραμένει σχεδόν σταθερή και ανεξάρτητη της αύξησης των λόγων (Εικόνες 12a, b & c). Συγκριτικά, ο συντελεστής συσχέτισης μεταξύ PNUΕ και N/(TP+CT) είναι ελαφρά υψηλότερος έναντι αυτού μεταξύ PNUΕ-N/TP. Ορισμένα φυτικά είδη εμφάνισαν πολύ χαμηλές τιμές N/CT, οι οποίες φαίνονται στην Εικόνα 12c συγκεντρωμένες κοντά στον άξονα ψ, ανεξάρτητα από την αύξηση της PNUΕ. Η PNUΕ εμφανίζει επίσης σημαντική, μη-γραμμική αρνητική συσχέτιση ($P<0.01$) με την συγκέντρωση σε ολικά φαινολικά (Πίνακας 6, Εικόνα 12 d).

Συνοψίζοντας, χαμηλές συγκεντρώσεις ολικών φαινολικών συνδέονται με υψηλή PNUΕ (Εικόνα 12d).

-Αποτελέσματα-

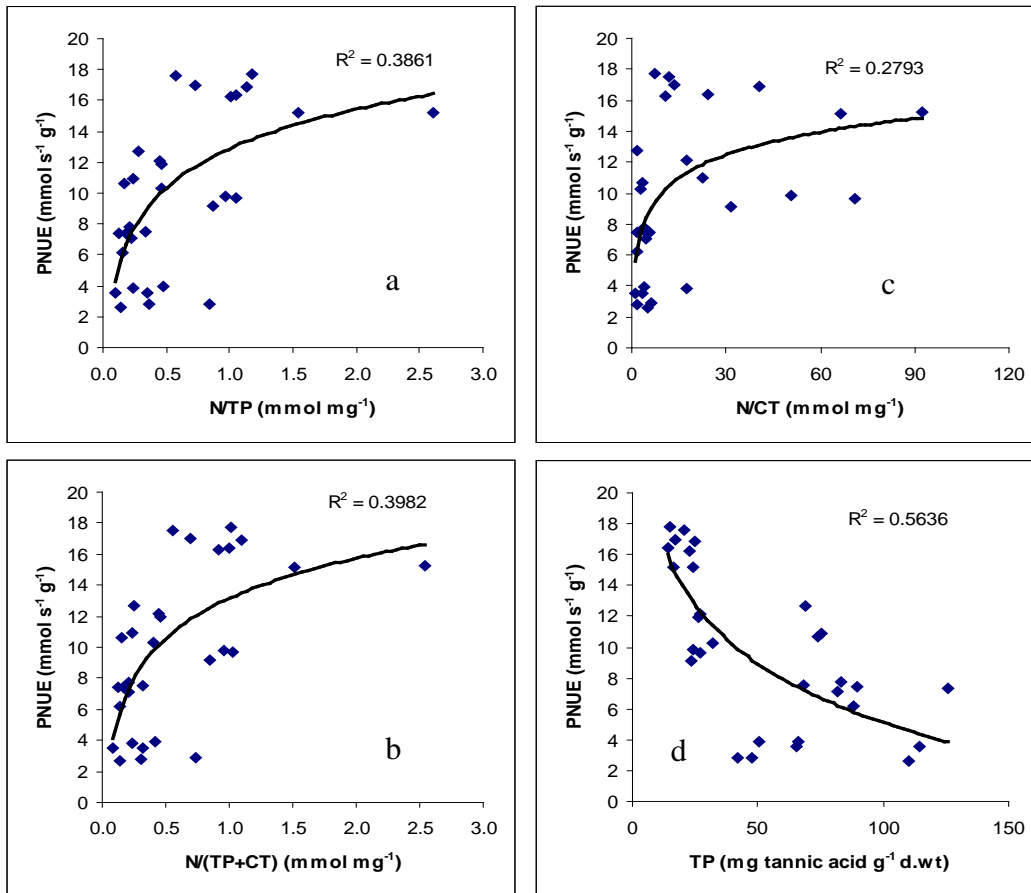


Εικόνα 10. Οι συσχετίσεις μεταξύ μέγιστης φωτοσυνθετικής ικανότητας ανά επιφάνεια, ανά μάζα και ανά συγκέντρωση χλωροφύλλης, με τον λόγο N/CT (a, b & c) αντίστοιχα, και της μέγιστης φωτοσυνθετικής ικανότητας ανά μάζα με την N_m (d).



Εικόνα 11. Οι συσχετίσεις μεταξύ ρυθμού διαπνοής και (a) N/TP και (b) N/(TP+CT)

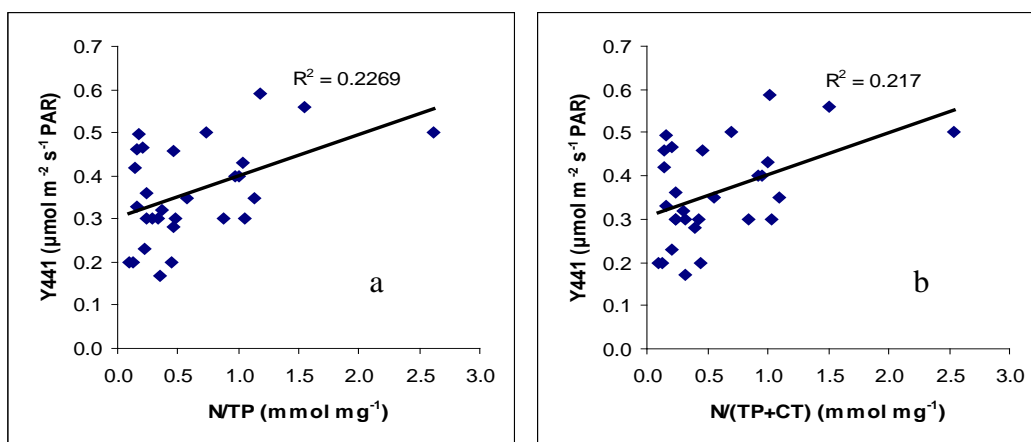
-Αποτελέσματα-



Εικόνα 12. Η σχέση μεταξύ της αποδοτικότητας της χρήσης των αποθεμάτων αζώτου στην παραγωγή φωτοσυνθετικού έργου και (α) N/TP, (β) N/(TP+CT), (γ) N/CT, (δ) TP.

ε) Συσχετίσεις μεταξύ της παραμέτρου Y441 με τους λόγους N/TP και N/(TP+CT)

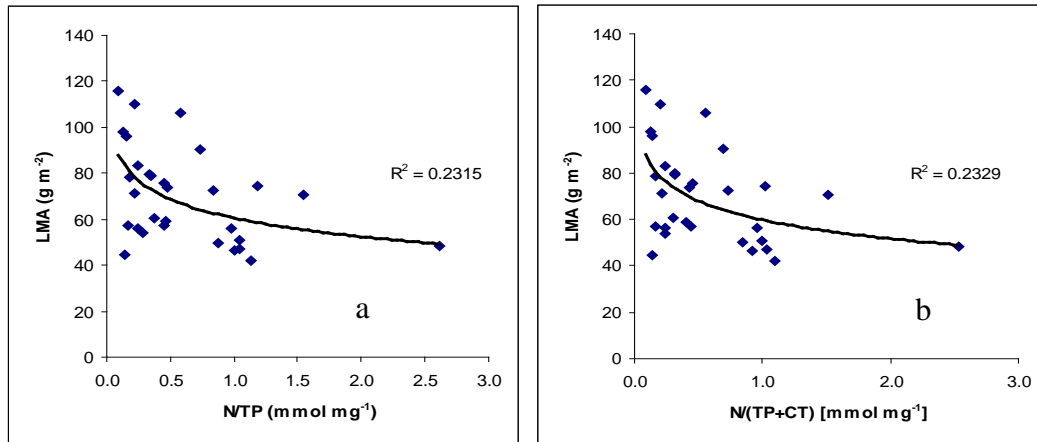
Η συσχέτιση μεταξύ κβαντικής φωτοσυνθετικής απόδοσης του φωτοσυστήματος II (σε συνθήκες έντασης φωτισμού 441 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) και των λόγων N/TP, N/(TP+CT) εμφανίζεται ασθενής, αλλά θετική ($P < 0.01$ και $P < 0.05$ αντίστοιχα) (Πίνακας 6, Εικόνες 13α & β).



Εικόνα 13. Η συσχέτιση μεταξύ κβαντικής φωτοσυνθετικής απόδοσης του φωτοσυστήματος II και των λόγων (α) N/TP, (β) N/(TP+CT) σε συνθήκες έντασης φωτισμού 441 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR.

στ) Συσχετίσεις μεταξύ LMA και των λόγων N/TP, N/(TP+CT)

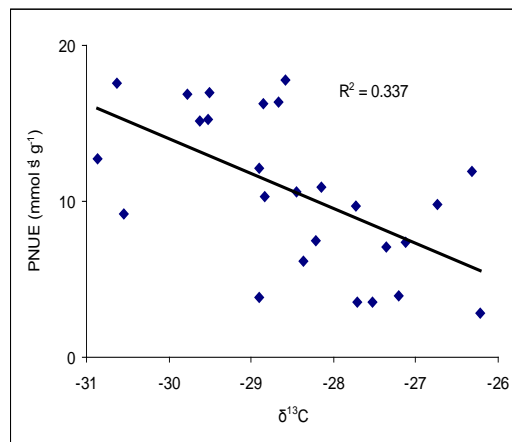
Η παράμετρος LMA εμφανίζει ασθενείς αρνητικές συσχετίσεις με τους λόγους N/TP και N/(TP+CT), με $P < 0.01$ (Πίνακας 6, Εικόνα 14a & b).



Εικόνα 14. Συσχετίσεις μεταξύ της παραμέτρου LMA και των λόγων N/TP, N/(TP+CT).

η) Συσχέτιση μεταξύ των παραμέτρων δ¹³C και PNUΕ

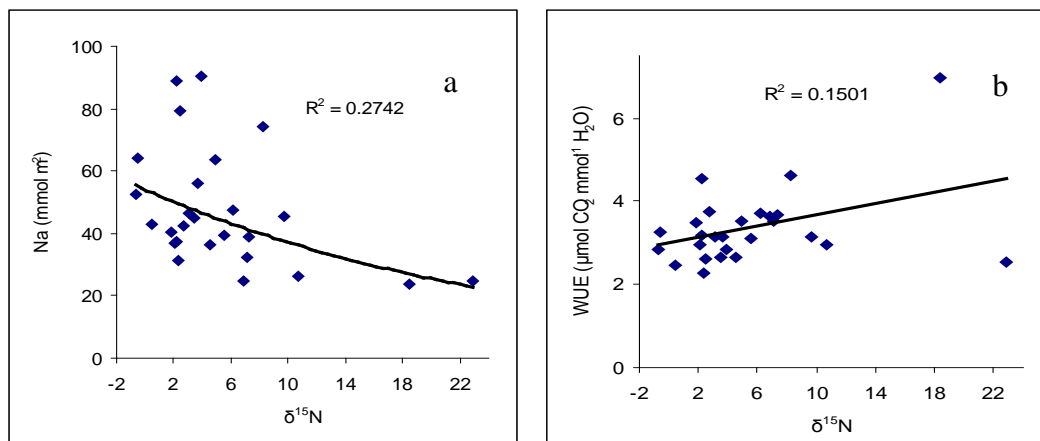
Ο λόγος των σταθερών ισotόπων άνθρακα (δ¹³C) παρουσιάζει σημαντική αρνητική συσχέτιση ($P < 0.01$) με την PNUΕ (Πίνακας 6). Η σχέση είναι ασθενής και γραμμική. Ο λόγος δ¹³C αυξάνεται με μείωση της PNUΕ (Εικόνα 15).



Εικόνα 15. Συσχέτιση μεταξύ δ¹³C και PNUΕ.

θ) Συσχέτιση δ¹⁵N με N_a και WUE

Ο λόγος των σταθερών ισotόπων αζώτου (δ¹⁵N) παρουσιάζει σημαντική, αρνητική, μη-γραμμική συσχέτιση ($P < 0.01$) με την συνολική περιεκτικότητα αζώτου ανά επιφάνεια (N_a) και θετική συσχέτιση ($P < 0.10$) με την αποτελεσματικότητα της χρήσης νερού (WUE) (Πίνακας 6). Αύξηση της τιμής του λόγου δ¹⁵N συνεπάγεται αύξηση της WUE αλλά μείωση της N_a (Εικόνα 16).



Εικόνα 16. Συσχετίσεις μεταξύ της παραμέτρου $\delta^{15}\text{N}$ και των παραμέτρων (a) N_a , (b) WUE

4.5. Διακύμανση των μορφολογικών παραμέτρων μεταξύ των βιομορφών

Δεν παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφοροποιήσεις σε καμία από τις μορφολογικές παραμέτρους μεταξύ των δένδρων, των θάμνων και των ποοδών, παρά τις μικρές διαφορές που παρουσίασαν οι μέσες τιμές των παραμέτρων μεταξύ των βιομορφών (Πίνακας 7). Η υψηλότερες μέσες τιμές LMA και LD παρατηρήθηκαν στα δένδρα και οι χαμηλότερες στις πόες. Οσον αφορά στην παράμετρο TLA, εξετάστηκαν μόνο τα είδη με ετεροβαρή τύπο φύλλων, τα οποία στο σύνολο των ειδών ήταν: 10 δένδρα, 8 θάμνοι και 3 πόες. Η υψηλότερη μέση τιμή TLA παρατηρήθηκε στους θάμνους και η χαμηλότερη στις πόες.

4.6. Διακύμανση των φυσιολογικών παραμέτρων μεταξύ των βιομορφών

Η μέση καθαρή φωτοσυνθετική ικανότητα παρουσίασε διαφορές μεταξύ των βιομορφών. Η μέση A_{max} ήταν γενικά υψηλότερη και κατά μέσο όρο διπλάσια στις πόες σε σύγκριση με τα δένδρα και τους θάμνους (Πίνακας 8). Η μέση A_{max} στις πόες διέφερε σημαντικά από τις αντίστοιχες των δένδρων και των θάμνων, ενώ οι μέσες τιμές για τις δύο τελευταίες βιομορφές δεν παρουσίασαν σημαντική διαφοροποίηση. Η μέση $A_{\text{max},a}$ ήταν ελαφρά υψηλότερη για τα δένδρα σε σύγκριση με τους θάμνους, αντίθετα η $A_{\text{max},m}$ ήταν ελαφρώς υψηλότερη στους θάμνους.

Οι μέσες τιμές της $A_{\text{max},\text{Chl}}$, του ρυθμού διαπνοής, της στοματικής αγωγιμότητας και της αποδοτικότητας χρήσης των αποθεμάτων αζώτου στην παραγωγή φωτοσυνθετικού έργου ήταν παρομοίως υψηλότερες στις πόες συγκριτικά με τα δένδρα και τους θάμνους. Οι μέσες τιμές των παραμέτρων αυτών στις πόες διέφεραν σημαντικά από αυτές των δένδρων και των θάμνων, ενώ δεν παρουσιάστηκαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των δύο τελευταίων βιομορφών.

Οι μέσες τιμές των παραμέτρων R_d , ETR, WUE και γ παρουσίαζαν μικρές διαφορές μεταξύ των τριών βιομορφών, δεν διέφεραν ωστόσο σημαντικά μεταξύ τους (Πίνακας 8). Η υψηλότερη μέση R_d εμφανίζεται στα δένδρα και η χαμηλότερη στους θάμνους, οι οποίοι αντίθετα παρουσιάζουν μέγιστες τιμές WUE και ETR ενώ τα δένδρα τις μικρότερες. Τέλος, η υψηλότερη κβαντική απόδοση του PSII απαντάται στις πόες και η χαμηλότερη στα δένδρα.

4.7. Διακύμανση των βιοχημικών παραμέτρων μεταξύ των βιομορφών

Οι τρεις βιομορφές παρουσιάζουν διαφορές σχετικά με τις μέσες τιμές των λόγων N/TP και N/(TP+CT), με τις υψηλότερες να απαντώνται στις πόες. Οι μέσες τιμές των παραμέτρων αυτών ήταν σημαντικά υψηλότερες στις πόες σε σχέση με τα δένδρα όχι όμως και με τους θάμνους. Η διαφορά στις μέσες τιμές N/TP και N/(TP+CT) δεν ήταν στατιστικά σημαντική ούτε μεταξύ δένδρων και θάμνων, οι δε μικρότερες τιμές παρατηρήθηκαν στα δένδρα.

Όλες οι υπόλοιπες παράμετροι δεν παρουσίασαν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των βιομορφών, αν και γενικά υπήρχαν μικρές διαφοροποιήσεις στις μέσες τιμές τους (Πίνακας 9). Η υψηλότερη συνολική περιεκτικότητα αζώτου εκφρασμένη με βάση την επιφάνεια παρατηρήθηκε στα δένδρα, με βάση δε τη μάζα στις πόες, ενώ οι θάμνοι παρουσίασαν γενικά τη χαμηλότερη περιεκτικότητα σε συνολικό άζωτο. Οι υψηλότερες συγκεντρώσεις φαινολικών και ταννινών παρατηρήθηκαν στα δένδρα. Όλα αυτά συνεπάγονται σημαντικές διαφοροποιήσεις στις τιμές των λόγων N/TP και N/TP+CT μεταξύ των βιομορφών. Οι υψηλότερες τιμές N/CT, CHI και $\delta^{13}\text{C}$ παρατηρήθηκαν στις πόες και οι χαμηλότερες στα δένδρα, ενώ ο λόγος $\delta^{15}\text{N}$ ήταν υψηλότερος στους θάμνους και μικρότερος στις πόες.

Πίνακας 3. Σύνοψη των μορφολογικών παραμέτρων (μέση τιμή ± τυπικό σφάλμα) για το σύνολο των 30 μελετηθέντων φυτικών ειδών

	Φυτικό είδος	τύπος φύλλου	SLA (cm ² g ⁻¹)	LMA (g m ⁻²)	πάχος φύλλου (LT) (μm)	πυκνότητα φύλλου (mg m ⁻³)	TLA (%)
1	<i>Anchusa sp.</i>	ομοβαρές	114.02 ± 9.59	90.62± 8.81	558.33± 3.19	157.69± 14.99	na
2	<i>Arbutus unedo</i>	ετεροβαρές	87.03± 3.83	115.81± 5.18	307.22± 4.67	373.27± 15.62	9.20± 0.39
3	<i>Ballota acetabulosa</i>	ομοβαρές	201.32± 7.21	49.93± 1.80	85.00± 2.03	583.95± 19.28	na
4	<i>Bituminaria bituminosa</i>	ετεροβαρές	149.30± 19.78	70.67± 7.02	301.33± 12.89	234.52± 23.30	9.33± 0.62
5	<i>Castanea sativa</i>	ετεροβαρές	102.47± 3.87	98.13± 3.56	231.33± 14.89	424.18± 15.40	2.87± 0.72
6	<i>Cercis siliquastrum</i>	ετεροβαρές	141.40± 14.41	73.52± 6.92	215.56± 9.69	343.78± 28.86	11.76± 0.67
7	<i>Cionura erecta</i>	ετεροβαρές	179.30± 8.56	56.29± 2.72	169.44± 4.82	331.37± 14.37	7.13± 0.35
8	<i>Clematis vitalba</i>	ετεροβαρές	219.76± 22.33	47.27± 4.67	215.56± 4.01	219.28± 21.66	6.02± 0.49
9	<i>Echinops sp.</i>	ομοβαρές	103.85± 15.88	106.03± 16.57	229.33± 5.42	462.34± 72.26	na
10	<i>Fragaria vesca</i>	ετεροβαρές	151.56± 19.72	70.99± 9.74	111.72± 4.33	635.38± 87.20	6.74± 0.20
11	<i>Juglans regia</i>	ετεροβαρές	126.98± 4.12	79.11± 2.79	127.78± 10.56	619.15± 21.87	16.07± 1.52
12	<i>Lotus ormithopodioides</i>	ομοβαρές	217.05± 10.15	46.50± 2.32	221.33± 9.10	210.11± 10.46	na
13	<i>Malva sylvestris</i>	ομοβαρές	206.84± 6.21	48.51± 1.35	232.00± 15.58	209.08± 5.81	na
14	<i>Olea europaea</i>	ετεροβαρές	133.57± 4.63	75.60± 2.65	426.79± 9.01	177.13± 6.20	na
15	<i>Ostrya carpinifolium</i>	ετεροβαρές	187.05± 9.99	54.05± 2.76	201.11± 9.76	268.77± 13.74	11.23± 0.48
16	<i>Phlomis fruticosa</i>	ετεροβαρές	159.86± 13.07	74.36± 3.37	148.60± 18.57	341.50± 14.73	8.14± 0.21
17	<i>Pistacia lentiscus</i>	ομοβαρές	104.62± 2.68	96.11± 2.54	398.36± 14.16	241.25± 6.37	na
18	<i>Pistacia terebinthus</i>	ετεροβαρές	91.76± 3.02	109.89± 3.50	292.38± 3.75	375.87± 11.97	19.30± 1.68
19	<i>Platanus orientalis</i>	ετεροβαρές	171.12± 5.65	59.03± 2.24	203.33± 12.21	292.12± 16.62	10.71± 0.50
20	<i>Platanus orientalis</i>	ετεροβαρές	138.49± 4.38	72.52± 2.42	196.11± 6.69	369.77± 12.32	14.69± 0.61
21	<i>Pyrus amygdaliformis</i>	ετεροβαρές	198.77± 5.93	50.70± 1.64	224.61± 6.35	227.46± 11.13	28.13± 1.42
22	<i>Quercus coccifera</i>	ετεροβαρές	129.36± 5.75	78.56± 3.54	392.24± 14.38	201.45± 10.15	35.46± 1.13
23	<i>Quercus frainetto</i>	ετεροβαρές	126.01± 4.89	79.83± 3.22	172.22± 9.80	463.52± 18.71	13.33± 0.80
24	<i>Quercus ithaburensis</i>	ετεροβαρές	99.22± 2.60	44.68± 1.33	202.00± 6.46	221.18± 6.56	15.93± 0.67
25	<i>Rubus fruticosus</i>	ετεροβαρές	180.98± 8.17	56.19± 2.60	154.53± 6.49	363.62± 16.85	15.68± 0.84
26	<i>Rubus sp.</i>	ετεροβαρές	122.85± 8.53	83.21± 6.56	213.33± 5.09	390.06± 30.77	11.85± 0.69
27	<i>Securigera securidaca</i>	ομοβαρές	241.45± 12.11	41.90± 2.43	231.33± 20.86	181.14± 10.53	na
28	<i>Smilax aspera</i>	ομοβαρές	165.69± 2.13	60.44± 0.79	172.78± 3.29	350.65± 5.09	na
29	<i>Styrax officinalis</i>	ετεροβαρές	176.40± 13.96	56.99± 1.52	156.59± 3.28	363.92± 11.88	22.66± 0.86
30	<i>Thapsia garganica</i>	ετεροβαρές	178.20± 11.40	57.00± 3.48	262.67± 6.09	217.01± 4.07	6.66± 0.87

na = μη διαθέσιμο (τα ομοβαρή φύλλα δεν διαθέτουν διαφανείς περιοχές στο έλασμα τους)

Πίνακας 4. Σύνοψη των φυσιολογικών παραμέτρων (μέση τιμή ± τυπικό σφάλμα) για το σύνολο των 30 μελετηθέντων φυτικών ειδών (nd = δεν προσδιορίστηκε)

Φυτικό είδος	A _{max,a}	A _{max,m}	A _{max,chl}	WUE	PNUE	R _d	g _s	T _r	ETR 441	Yield 441
	μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	nmolCO ₂ g ⁻¹ s ⁻¹	μmol CO ₂ g chl ⁻¹ s ⁻¹	μmol CO ₂ mmol ⁻¹ H ₂ O	mmol s ⁻¹ g ⁻¹	μmolO ₂ m ⁻² s ⁻¹	molCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹	μmol m ⁻² s ⁻¹ PAR	μmol m ⁻² s ⁻¹ PAR
<i>Anchusa sp.</i>	18.75 ± 0.11	206.93±1.26	41.3±	3.12±0.06	16.96±0.10	-0.15±	0.78±0.05	5.98±0.14	101.8	0.5
<i>Arbutus unedo</i>	4.45±1.58	38.43±13.66	17.9±	2.65±0.64	3.52±1.25	-0.39±0.05	0.04±0.01	1.59±0.20	41.5	0.2
<i>Ballota acetabulosa</i>	9.28±1.08	185.94±21.61	41.8±	2.66±0.19	9.15±1.06	-0.14±0.08	0.13±0.01	3.50±0.14	58.5	0.3
<i>Bituminaria bituminosa</i>	37.75±3.47	534.19±49.12	61.9±	4.54±0.16	15.18±1.40	-0.82±0.24	0.78±0.12	8.28±0.55	113	0.56
<i>Castanea sativa</i>	11.56±2.31	117.84±23.53	64.9±	3.14±0.19	7.38±1.47	-0.61±0.25	0.19±0.07	3.80±0.95	43	0.2
<i>Cercis siliquastrum</i>	8.69±0.72	118.13±9.86	46.9±	2.61±0.05	3.92±0.33	-0.93±0.22	0.13±0.03	3.33±0.37	58.9	0.3
<i>Cionura erecta</i>	13.08±0.14	232.44±2.55	56.6±	3.71±0.47	9.84±0.11	-1.19±0.40	0.13±0.02	3.64±0.49	75.5	0.4
<i>Clematis vitalba</i>	12.54±1.22	265.33±25.85	31.5±	3.13±0.04	9.66±0.94	-0.36±0.26	0.22±0.03	4.10±0.32	47.5	0.3
<i>Echinops sp.</i>	19.80±2.76	186.74±26.04	55.4±	3.49±0.22	17.56±2.45	-0.67±0.14	0.36±0.10	5.64±0.75	65	0.35
<i>Fragaria vesca</i>	8.53±0.04	120.15±0.54	63.3±	2.48±0.09	7.08±0.03	-0.16±0.05	0.11±0.01	3.46±0.11	42.6	0.23
<i>Juglans regia</i>	6.30±1.06	79.70±13.35	18.2±	3.52±0.15	3.53±0.59	-0.66±0.06	0.05±0.01	1.80±0.24	31	0.17
<i>Lotus omithopodioides</i>	17.05±1.97	366.62±42.29	40.8±	3.19±0.17	16.27±1.88	-0.51±0.08	0.25±0.03	5.34±0.33	81.4	0.4
<i>Malva sylvestris</i>	31.70±3.59	653.46±73.95	107.2±	4.63±0.24	15.21±1.72	-0.88±0.11	0.56±0.10	6.89±1.03	95	0.5
<i>Olea europaea</i>	10.75±0.51	141.69±6.76	23.4±	3.54±0.13	11.91±0.57	-0.96±0.09	0.09±0.01	3.21±0.22	93	0.459
<i>Ostrya carpinifolium</i>	13.05±0.60	241.40±11.16	34.5±	2.95±0.14	12.70±0.59	nd	0.21±0.03	4.43±0.21	49.6	0.3
<i>Phlomis fruticosa</i>	19.32±1.94	299.77±29.77	48.5±	3.67±0.24	17.76±1.79	-0.93±0.27	0.24±0.02	5.00±0.20	142	0.589
<i>Pistacia lentiscus</i>	7.91±3.70	79.94±37.45	20.7±	3.15±0.47	6.18±2.90	-1.34±0.17	0.07±0.03	2.86±1.58	95.5	0.46
<i>Pistacia terebinthus</i>	14.99±0.58	134.15±5.23	38.5±	2.89±0.14	7.78±0.30	-0.87±0.29	0.23±0.02	5.20±0.14	102	0.466
<i>Platanus orientalis</i>	8.98±	132.66±	20.0±	2.29±	10.28±0.00	-0.30±	0.13±	3.88±	47	0.28
<i>Platanus orientalis</i>	7.26±0.55	100.16±7.57	40.3±	2.85±0.17	2.86±0.22	-0.62±0.15	0.08±0.01	2.56±0.31	nd	nd
<i>Pyrus amygdaliformis</i>	12.00±1.40	226.32±26.31	38.6±	2.95±0.15	16.40±1.91	-0.33±0.01	0.15±0.01	4.12±0.69	83	0.43
<i>Quercus coccifera</i>	9.10±0.47	95.04±20.58	16.7±	2.93±0.75	7.41±0.38	-0.67±0.16	0.07±0.01	2.49±0.32	119.5	0.495
<i>Quercus frainetto</i>	13.49±0.62	164.29±7.61	36.7±	3.27±0.06	7.49±0.35	nd	0.19±0.01	4.12±0.12	52.5	0.3
<i>Quercus ithaburensis</i>	4.26±0.60	95.83±13.48	10.0±	3.33±0.45	2.63±0.37	-0.61±0.18	0.03±0.00	1.30±0.11	91.5	0.42
<i>Rubus fruticosus</i>	2.56±0.50	44.26±8.67	9.9±	6.97±1.91	3.83±0.75	-0.44±0.07	0.01±	0.59±0.25	61.5	0.36
<i>Rubus sp.</i>	16.02±1.15	192.57±13.81	50.9±	2.83±0.13	10.94±0.78	-0.78±0.44	0.39±0.01	5.67±0.17	59.7	0.3
<i>Securiger a securidaca</i>	19.96±5.25	476.32±125.19	53.6±	3.74±0.26	16.88±4.44	-1.00±0.23	0.21±0.06	5.34±1.37	65	0.35
<i>Smilax aspera</i>	2.98±0.90	49.39±14.89	6.5±	7.08±2.93	2.81±0.85	-0.23±0.12	0.02±0.01	0.82±0.25	54	0.319
<i>Styrax officinalis</i>	7.39±0.69	129.64±12.16	26.6±	2.54±0.20	10.64±1.00	-0.19±0.05	0.08±0.01	2.91±0.36	92	0.33
<i>Thapsia garganica</i>	8.33±0.98	150.70±18.08	26.9±	3.63±0.87	12.13±1.42	-0.82±0.02	0.06±0.01	2.35±0.53	44.8	0.2

Πίνακας 5. Σύνοψη των βιοχημικών παραμέτρων (μέση τιμή ± τυπικό σφάλμα) για το σύνολο των 30 μελετηθέντων φυτικών ειδών.

Plant Species	N _m (mmol g ⁻¹)	N _a (mmol m ⁻²)	TP mg tannic acid g ⁻¹ .d.wt	CT mg tannins g ⁻¹ d.wt	N/TP	N/CT	N/(TP+CT)	Chl conc. (μg cm ⁻²)	δ ¹³ C ‰	δ ¹⁵ N ‰
<i>Anchusa sp.</i>	0.45±0.01	39.49±0.0001	17.27±0.63	0.95±0.08	0.73	13.25	0.69	24.90±0.75	-29.50±0.05	5.52±0.78
<i>Arbutus unedo</i>	0.39±0.01	45.16±0.0001	114.22±2.65	9.12±0.12	0.10	1.21	0.09	45.42±0.11	-27.70±0.02	3.48±0.78
<i>Ballota acetabulosa</i>	0.73±0.02	36.25±0.0001	23.44±0.53	0.65±0.07	0.87	31.45	0.85	22.22±0.42	-30.55±0.18	4.54±0.90
<i>Bituminaria bituminosa</i>	1.33±0.04	88.82±0.0004	23.99±0.17	0.56±0.08	1.55	66.21	1.51	60.97±0.68	-29.63±0.15	2.24±0.43
<i>Castanea sativa</i>	0.57±0.01	55.97±0.0001	126.09±2.47	3.05±0.08	0.13	5.26	0.12	17.82±0.38	-27.13±0.06	3.61±0.47
<i>Cercis siliquastrum</i>	1.12±0.04	79.11±0.0004	65.84±2.79	8.11±0.46	0.48	3.86	0.42	18.50±0.53	-27.21±0.03	2.47±0.38
<i>Cionura erecta</i>	0.85±0.04	47.48±0.0002	24.50±0.48	0.47±0.02	0.97	50.94	0.95	23.10±0.61	-26.73±0.03	6.17±0.37
<i>Clematis vitalba</i>	1.02±0.03	46.36±0.0002	27.25±1.34	0.40±0.06	1.05	70.94	1.03	39.85±0.19	-27.73±0.74	3.10±0.82
<i>Echinops sp.</i>	0.42±0.01	40.26±0.0002	20.29±1.11	0.99±0.07	0.58	11.82	0.55	35.73±0.55	-30.63±0.17	1.85±1.09
<i>Fragaria vesca</i>	0.65±0.01	42.99±0.0002	82.00±2.14	4.29±0.37	0.22	4.26	0.21	13.48±0.38	-27.36±0.09	0.45±0.27
<i>Juglans regia</i>	0.81±0.01	63.82±0.0001	65.22±4.68	6.79±0.61	0.35	3.34	0.32	34.62±0.12	-27.53±0.28	4.91±0.53
<i>Lotus orithopodioides</i>	0.81±0.01	37.42±0.0001	22.66±2.64	2.17±0.46	1.00	10.48	0.92	41.77±0.41	-28.84±0.26	2.22±1.54
<i>Malva sylvestris</i>	1.54±0.02	74.43±0.0001	16.52±2.57	0.47±0.08	2.61	92.13	2.54	29.58±1.07	-29.53±0.03	8.22±0.77
<i>Olea europaea</i>	0.43±0.01	32.21±0.0001	26.39±0.39	0.00±	0.46	n.d.	n.d.	45.96±0.23	-26.32±0.38	7.11±3.90
<i>Ostrya carpinifolium</i>	0.69±0.01	36.69±0.0001	68.79±1.32	10.14±0.46	0.28	1.90	0.24	37.84±0.21	-30.87±0.23	2.12±0.93
<i>Phlomis fruticosa</i>	0.62±0.02	38.86±0.0002	14.75±0.20	2.38±0.05	1.18	7.31	1.02	39.83±0.50	-28.59±0.01	7.29±0.43
<i>Pistacia lentiscus</i>	0.48±0.01	45.69±0.0001	87.90±1.24	8.87±0.15	0.15	1.51	0.14	38.13±0.21	-28.36±0.04	9.68±0.67
<i>Pistacia terebinthus</i>	0.63±0.02	68.84±0.0002	83.07±2.56	4.31±0.31	0.21	4.10	0.20	38.97±0.48	n.d.	n.d.
<i>Platanus orientalis</i>	0.53±0.07	31.18±0.0004	32.15±2.02	4.95±0.06	0.46	3.02	0.40	44.97±0.22	-28.83±0.07	2.33±0.61
<i>Platanus orientalis</i>	1.25±0.03	90.55±0.0002	41.82±2.31	5.93±0.46	0.84	5.92	0.74	18.01±0.25	-26.21±0.10	3.88±0.78
<i>Pyrus amygdaliformis</i>	0.52±0.01	26.15±0.0001	13.93±0.33	0.61±0.03	1.04	23.97	1.00	31.12±0.54	-28.67±0.02	10.72±1.33
<i>Quercus coccifera</i>	0.57±0.01	43.87±0.0001	89.92±5.28	8.07±0.19	0.18	1.97	0.16	54.48±0.22	n.d.	n.d.
<i>Quercus frainetto</i>	0.81±0.02	64.32±0.0002	67.92±0.69	4.02±0.46	0.33	5.65	0.32	36.81±0.23	-28.21±0.20	-0.55±0.29
<i>Quercus ithaburensis</i>	0.57±0.01	57.89±0.0001	110.50±4.59	3.02±0.23	0.15	5.32	0.14	42.59±0.12	n.d.	n.d.
<i>Rubus fruticosus</i>	0.43±0.01	23.82±0.0001	50.63±1.47	0.70±0.02	0.24	17.34	0.24	25.85±0.12	-28.90±0.02	18.40±0.62
<i>Rubus sp.</i>	0.64±0.05	52.34±0.0004	75.44±2.87	0.79±0.05	0.24	22.71	0.24	31.50±0.32	-28.15±0.17	-0.69±0.37
<i>Securigera securidaca</i>	1.02±0.02	42.23±0.0001	25.19±0.64	0.71±0.07	1.13	40.34	1.10	37.26±0.54	-29.77±0.39	2.69±0.79
<i>Smilax aspera</i>	0.63±0.01	37.86±0.0001	47.65±1.17	10.29±0.59	0.37	1.71	0.30	45.52±0.07	n.d.	n.d.
<i>Styrax officinalis</i>	0.44±0.01	24.79±0.0001	73.82±1.76	3.81±0.19	0.17	3.21	0.16	27.75±0.34	-28.45±0.10	22.85±1.94
<i>Thapsia garganica</i>	0.44±0.02	24.54±0.0001	27.28±0.70	0.71±0.08	0.45	17.30	0.44	30.95±0.29	-28.91±0.31	6.84±3.61

Πίνακας 6. Συντελεστές συσχέτισης μεταξύ των φυσιολογικών, βιοχημικών και μορφολογικών παραμέτρων των 30 φυτικών ειδών που μελετήθηκαν.

	T_r	g_s	R_d	WUE	PNUE	ETR441	Y441	LT	LMA	N_a	N_m	TP	N/TP	CT	N/CT	N/TP+CT	Chl conc.	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$
A_{maxa}	.96***	.95***	.33*			.45**	.55***	.20ns	-.03ns	.38**	.56***	-.54***	.57***	-.47***	.66***	.76***	.25ns	-.43**	-.40**
A_{maxm}	.87***	.83***	.26ns			.36*	.46**	.02ns	-.42**	.26ns	.67***	-.66***	.79***	-.58***	.79***	.90***	.19ns	-.43**	-.16ns
$A_{maxaChl}$.86***	.83***	.24ns	-.39**	.63***	.13ns	.20ns	-.09ns	-.02ns	.41**	.60***	-.38**	.47***	-.45**	.60***	.70***		-.15ns	-.29ns
T_r		.97***	.21ns		.79***	.37**	.47**	.22ns	.04ns	.32*	.45**	-.50***	.63***	-.46**	.55***	.63***	.13ns	-.45**	-.48**
g_s			.04ns	-.32*	.77***	.38**	.49***	.40**	.11ns	.33*	.41**	-.46**	.58***	-.42**	.52***	.58***	.13ns	.08ns	-.27ns
R_d				.03ns	.10ns	.33*	.35*	.32*	.16ns	.40**	.27ns	-.01ns	.18ns	-.04ns	.20ns	.18ns	.16ns	.20ns	-.11ns
WUE					-.12ns	.04ns	.18ns	-.11ns	-.22ns	-.08ns	.09ns	-.22ns	.19ns	-.07ns	.23ns	.19ns	.17ns	-.18ns	.39*
PNUE						.43**	.47**	.22ns	-.17ns	-.26ns	.07ns	-.75***	.62***	-.58***	.53***	.63***	.15ns	.58***	-.05ns
ETR441							.95***	.43**	.04ns	.11ns	.07ns	-.22ns	.35*	-.20ns	.14ns	.34*	.37*	-.15ns	.36*
Y441								.44**	-.04ns	.16ns	.20ns	-.44**	.48***	-.26ns	.30ns	.47**	.39**	-.22ns	.22ns
LT									.42**	-.01ns	-.21ns	.004ns	-.04ns	.01ns	.03ns	-.03ns	.41**	.01ns	-.01ns
LMA										.23ns	-.37**	.45**	-.48***	.32*	-.45**	-.48***	-.04ns	.22ns	-.22ns
N_a												.17ns	.29ns	.14ns	-.24ns	.29ns	-.02ns	.28ns	-.52***
N_m												-.29ns	.73***	-.11ns	.67***	.73***	-.05ns	.04ns	-.37*
TP														-.90***	.62***	-.66***	-.90***	-.04ns	.36*
N/TP														-.54***	.83***	.99***	.05ns	.26ns	-.04ns
CT															-.88***	-.58***	.15ns	.15ns	-.12ns
N/CT (no Olea)																.86***	.07ns	-.18ns	-.02ns
N/TP+CT																	.05ns	-.27ns	-.04ns
Chl conc.																		-.27ns	-.14ns
$\delta^{13}C$																			-.001ns

* $0.10 \geq P > 0.05$ ** $0.05 \geq P > 0.01$ *** $0.01 \geq P > 0.001$ ns not significant, κόκκινο: συνάρτηση δύναμης, μπλε: εκθετική, πράσινο: λογαριθμική

Πίνακας 7. Μέσες τιμές και τυπικά σφάλματα των μορφολογικών παραμέτρων των τριών βιομορφών στις οποίες κατατάχθηκαν τα 30 μελετηθέντα είδη.

βιομορφή	αριθμός ειδών	LMA	LT	LD	TLA
Δένδρα	11	72.46 ± 6.39 ^a	226.66±30.80 ^a	343.90±39.80 ^a	14.40±2.47 ^a
Θάμνοι	11	70.47±6.39 ^a	219.42±30.80 ^a	341.85±39.80 ^a	14.52±2.76 ^a
Πόες	8	66.53±7.50 ^a	268.51±36.12 ^a	288.41±46.67 ^a	7.58±4.51 ^a

Μέσες τιμές της κάθε παραμέτρου οι οποίες παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους αναπαριστώνται με διαφορετικά γράμματα.

Το ίδιο γράμμα χρησιμοποιείται στην περίπτωση στατιστικά μη σημαντικών διαφορών (ανάλυση διακύμανσης, P≤0.05)

Πίνακας 8. Μέσες τιμές και τυπικά σφάλματα των φυσιολογικών παραμέτρων των τριών βιομορφών στις οποίες κατατάχθηκαν τα 30 μελετηθέντα είδη. Μέσες τιμές της κάθε παραμέτρου οι οποίες παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους αναπαριστώνται με διαφορετικά γράμματα. Το ίδιο γράμμα χρησιμοποιείται στην περίπτωση στατιστικά μη σημαντικών διαφορών (ανάλυση διακύμανσης, P≤0.05)

Βιομορφή	αριθμός ειδών	A _{max, a}	A _{max, m}	A _{max, chl}	R _d	T _r	g _s	WUE	PNUE	Yield	ETR
Δένδρα	11	10.12 ± 1.95 ^b	141.11±36.46 ^b	0.34±0.06 ^b	0.65±0.15 ^a	3.43±0.34 ^b	0.13±0.02 ^b	3.03±0.33 ^a	7.90±1.27 ^b	0.33±0.04 ^a	65.15±8.87 ^a
Θάμνοι	11	9.51±1.95 ^b	146.61±36.46 ^b	0.30±0.06 ^b	0.60±0.19 ^a	3.01±0.39 ^b	0.12±0.02 ^b	3.76±0.3 ^a	8.34±1.27 ^b	0.36±0.03 ^a	77.02±8.46 ^a
Πόες	8	20.23±2.28 ^a	336.89±42.75 ^a	0.56±0.07 ^a	0.62±0.12 ^a	5.41±0.60 ^a	0.39±0.06 ^a	3.60±0.4 ^a	14.66±1.49 ^a	0.38±0.04 ^a	76.08±9.92 ^a

Πίνακας 9. Μέσες τιμές και τυπικά σφάλματα των βιοχημικών παραμέτρων των τριών βιομορφών στις οποίες κατατάχθηκαν τα 30 μελετηθέντα είδη..

Βιομορφή	αριθμός ειδών	N _a	N _m	TP	CT	N/TP	N/CT	N/(TP+CT)	Chl	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N
Δένδρα	11	55.16 ± 5.35 ^a	0.72±0.02 ^a	63.79±9.36 ^a	4.63±0.95 ^a	0.43±0.15 ^b	6.23±7.05 ^a	0.40±0.14 ^b	33.39±3.46 ^a	27.89±0.39 ^a	4.07±1.71 ^a
Θάμνοι	11	40.22±5.35 ^a	0.61±0.02 ^a	57.23±9.36 ^a	4.14±0.95 ^a	0.50±0.15 ^{ab}	19.12±6.72 ^a	0.47±0.14 ^{ab}	33.92±3.46 ^a	28.35±0.39 ^a	8.31±1.71 ^a
Πόες	8	48.77±6.28 ^a	0.83±0.02 ^a	29.40±10.98 ^a	1.36±1.12 ^a	1.03±0.18 ^a	31.97±7.88 ^a	1.00±0.17 ^a	36.89±4.06 ^a	29.27±0.42 ^a	3.75±1.81 ^a

Μέσες τιμές της κάθε παραμέτρου οι οποίες παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους αναπαριστώνται με διαφορετικά γράμματα. Το ίδιο

γράμμα χρησιμοποιείται στην περίπτωση στατιστικά μη σημαντικών διαφορών (ανάλυση διακύμανσης, P≤0.05)

5. Συζήτηση

5.1. Συσχετίσεις μεταξύ των χαρακτηριστικών παραμέτρων των φύλλων

Τα αποτελέσματα της παρούσας συμφωνούν με αποτελέσματα προηγούμενων μελετών οι οποίες αναφέρονται σε συσχετίσεις μεταξύ κρίσιμων παραμέτρων διαφορετικών φυτικών ειδών. Πράγματι, δείχνουν ότι υπάρχει σημαντική συσχέτιση μεταξύ A_{max} και g_s (Farquhar and Sharkey, 1982), μεταξύ A_{max} και N (Ripullone et al, 2003; Field and Mooney, 1986; Evans, 1989; Reich et al, 1994; Mulkey et al. 1996; Quilici and Medina 1998; Reich et al. 1999), και αρνητική συσχέτιση μεταξύ $A_{max,m}$ και LMA (Gulias et al, 2003; Prior et al, 2003) (βλ. Πίνακα 6). Οι Reich et al. (1999), παρατήρησαν ότι ανεξάρτητα του βιοσυστήματος στο οποίο διαβιούν διαφορετικά είδη, οι παράμετροι N_m , LMA, g_s και $A_{max,m}$ των φύλλων σχετίζονται θετικά μεταξύ τους, παρά τις διαφορετικές κλιματικές συνθήκες και την διαφορετική εξελικτική πορεία των επί μέρους φυτικών ειδών. Οι περισσότερες από τις συσχετίσεις λοιπόν αυτές είναι γνωστές προ πολλών ετών και συνιστούν το λεγόμενο οικονομικό φάσμα των φύλλων. Το φάσμα αυτό αφορά στην ύπαρξη μεγάλης κλίμακας συσχετίσεων (ακόμη και σε πλανητικό επίπεδο) μεταξύ μορφολογικών, φυσιολογικών και βιοχημικών παραμέτρων ανεξαρτήτως φυτικών ειδών και οικοσυστήματος από το οποίο προέρχονται αυτά (Wright et al, 2004; Evans, 1989; Rundel and Yoder, 2008; Lambers et al., 2008; Reich et al., 2003). Το οικονομικό φάσμα των φύλλων περιλαμβάνει διαβάθμιση των χαρακτηριστικών των φύλλων από είδη με φύλλα «φθηνής» κατασκευής και υψηλής συγκέντρωσης θρεπτικών συστατικών, προς είδη με φύλλα «πολυδάπανης» κατασκευής και χαμηλής συγκέντρωσης θρεπτικών (Wright et al, 2004; Poorter and Garnier, 1999; Reich et al, 2003).

Εκ των συσχετίσεων που παρουσιάζονται στον Πίνακα 6 ενδιαφέρον παρουσιάζουν αυτές μεταξύ PNUΕ, στοματικής αγωγιμότητας και ρυθμού διαπνοής. Υψηλές τιμές PNUΕ αποτελούν ένδειξη ότι η φωτοσύνθεση πραγματοποιείται κάτω από συνθήκες χαμηλής πρόσληψης αζώτου και κατά συνέπεια τα φυτά επιδεικνύουν καθυστέρηση στην ανάπτυξη τους. Σύμφωνα με τους Warren και Adams (2006), η χαμηλή στοματική αγωγιμότητα και η αυξημένη WUE, προκαλούν μείωση της PNUΕ, γεγονός το οποίο αποτελεί ένδειξη της αρνητικής σχέσης μεταξύ WUE και PNUΕ. Η αρνητική αυτή σχέση έχει επιβεβαιωθεί από τους Field et al (1983). Στη παρούσα μελέτη δεν παρατηρήθηκε σημαντική αρνητική συσχέτιση μεταξύ WUE και PNUΕ. Σύμφωνα επίσης με τα αποτελέσματα της εργασίας αυτής η σχέση $\delta^{13}C$ και PNUΕ είναι ισχυρή. Η παράμετρος $\delta^{13}C$ χρησιμοποιείται ευρέως για τον έμμεσο υπολογισμό της WUE σε φύλλα, σε επίπεδο οικοσυστημάτων και από διαφορετικές περιοχές έρευνας (Bonal et al, 2000; Evans 2001; Ponton et al, 2006). Οι Farquhar et al (1989) έδειξαν ότι υπάρχει μια αξιοσημείωτα γραμμική σχέση μεταξύ $\delta^{13}C$ και WUE κάτω από ελεγχόμενες συνθήκες για διάφορα είδη και γενότυπους, αν και ορισμένοι ερευνητές υποστηρίζουν ότι σε συνθήκες φυσικού περιβάλλοντος η επεξήγηση των τιμών $\delta^{13}C$ δεν είναι θέμα μιας απλής ερμηνείας, καθώς η αλληλεπίδραση του παράγοντα αυτού με την απόδοση του φυτού και τους περιβαλλοντικούς παράγοντες είναι σύνθετη (Seibt et al, 2008; Hall et al 1994; Brugnoli and Farquhar 2000; Maguas and Griffiths 2003). Οι Werner and Maguas (2010) αναφέρουν ωστόσο ότι ο λόγος $\delta^{13}C$ πιθανόν να επηρεάζεται από άλλα λειτουργικά χαρακτηριστικά του φυτού και/ ή μεταβολές στις περιβαλλοντικές συνθήκες, υπόθεση η οποία ενισχύει τα αποτελέσματα και της δικής μας μελέτης. Τα αποτελέσματα της

έρευνάς τους έδειξαν ότι η παράμετρος $\delta^{13}\text{C}$ ενδεχομένως να επηρεάζεται και από την συγκέντρωση αζώτου στα φύλλα και από την LMA, μέσω της επίδρασης της τελευταίας στην εσωτερική αγωγιμότητα του CO_2 , δεν παρατηρήθηκε όμως στατιστικά σημαντική σχέση ανάμεσα στο ηλικίο $\delta^{13}\text{C}$ και των άλλων δύο παραμέτρων. Σε συμφωνία επίσης με τα ευρήματα των Holscher et al. (2006), οι φυσιολογικές παράμετροι φαίνεται να σχετίζονται περισσότερο με τις βιοχημικές και λιγότερο με τις μορφολογικές παραμέτρους.

Τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας έδειξαν ότι η παράμετρος $\delta^{15}\text{N}$ συσχετίζεται με τη διαπνοή και το περιεχόμενο σε άζωτο των φύλλων. Προηγούμενες μελέτες έχουν δείξει ότι οι τιμές της παραμέτρου σχετίζονται με τον κύκλο του αζώτου σε επίπεδο οικοσυστημάτων (Hogberg and Alexander, 1995; Roggy et al 1999; Ometto et al 2006). Υπάρχουν αναφορές για ισχυρή συσχέτιση μεταξύ $\delta^{15}\text{N}$ και διαθεσιμότητας νερού (Austin and Sala, 1999; Handley et al 1999; Stock and Evans, 2006; Craine et al 2009) καθώς και με την επάρκεια σε θρεπτικά συστατικά (Swarp et al 2004; Liu et al 2007). Ωστόσο οι Stock and Evans (2006) ανέφεραν ότι οι μεταβολές στη παράμετρο $\delta^{15}\text{N}$ δεν σχετίζονται με τη διαπνοή, τη χρήση διαφορετικών μορφών αζώτου ή την απονιτροποίηση. Από την άλλη πλευρά υπάρχουν δεδομένα που υποστηρίζουν ότι φυτά με μυκορριζικές συμβιώσεις παρουσιάζουν χαμηλότερες τιμές $\delta^{15}\text{N}$ έναντι αυτών που δεν συμβιών με μυκορριζες. Το φαινόμενο αυτό ενδεχομένως συνδέεται με την ικανότητα των μυκορριζών να μεταφέρουν άζωτο στο φυτό ξενιστή (Hobbie et al 2004). Στη παρούσα μελέτη παρόλο που δεν παρατηρήθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές στη παράμετρο $\delta^{15}\text{N}$ μεταξύ των διαφορετικών βιομορφών, εντούτοις οι θάμνοι παρουσίασαν σχεδόν διπλάσια τιμή της παραμέτρου έναντι των άλλων δύο βιομορφών. Η διαφορά αυτή μπορεί να αντικατοπτρίζει διαφορές ως προς την ικανότητα σχηματισμού μυκορριζών. Η O Evans (2001) υποστήριξε την άποψη ότι οι ισοτοπικές διαφορές μεταξύ των φυτικών ειδών μπορεί να οφείλονται σε διαφορετικές ανάγκες αζώτου, διαφορετικούς μηχανισμούς πρόσληψης ή διαφορετική ανατομία της ρίζας. Μια πρόσφατη μελέτη η οποία περιελάμβανε μετρήσεις της παραμέτρου σε μεγάλο αριθμό φυτικών ειδών από διαφορετικά οικοσυστήματα του πλανήτη διαπίστωσε θετική συσχέτιση μεταξύ $\delta^{15}\text{N}$ των φύλλων και περιεχομένου αζώτου Craine et al 2009. Ωστόσο στη παρούσα εργασία διαπιστώθηκε η αντίθετη τάση.

Το σημαντικότερο αποτέλεσμα της παρούσας μελέτης αφορά στην εμπλοκή των φαινολικών ουσιών σε κρίσιμες συσχετίσεις παραμέτρων. Η εμπλοκή αυτή, όπως φαίνεται και από τον Πίνακα 6 γίνεται εμφανής όταν τα φαινολικά εκφραστούν ανά μονάδα περιεχομένου αζώτου ή με το αντίστροφο του ηλικίου αυτού. Πράγματι οι λόγοι N/TP και N/TP+CT παρουσιάζουν ισχυρή θετική συσχέτιση με την φωτοσυνθετική ικανότητα (εκφρασμένη είτε ανά μάζα, επιφάνεια ή συγκέντρωση χλωροφύλλης), το ρυθμό διαπνοής και την αποδοτικότητα χρήσης των αποθεμάτων αζώτου στην παραγωγή φωτοσυνθετικού έργου και αρνητική συσχέτιση με την LMA, με ορισμένες δηλαδή από τις βασικές παραμέτρους του λεγόμενου «οικονομικού φάσματος» των φύλλων. Οι συσχετίσεις είναι ισχυρότερες εκείνων στις οποίες χρησιμοποιούνται μόνον οι συγκεντρώσεις αζώτου (N) ή μόνον η συγκέντρωση φαινολικών (TP ή TP+CT). Κατά συνέπεια οι λόγοι N/TP , N/TP+CT και N/CT σχετίζονται με κρίσιμες παραμέτρους του οικονομικού φάσματος των φύλλων και ως εκ τούτου θα μπορούσαν να προστεθούν στις ήδη γνωστές. Είναι σημαντικό ότι για

πρώτη φορά αναφέρεται εμπλοκή παραμέτρων που σχετίζονται με την άμυνα και προστασία των φυτικών ιστών στο οικονομικό φάσμα των φύλλων. Ανάλογα αποτελέσματα παρουσιάστηκαν σε πρόσφατη μελέτη που διεξήχθη σε 32 συνυπάρχοντα αγγειόσπερμα στην Ιαπωνία, σύμφωνα με την οποία ο λόγος N/CT σχετίζεται αρνητικά με την LMA και θετικά με τις $A_{max,m}$ και $A_{max,a}$ (Ishida et al 2008). Ωστόσο, και παρά τη σημασία τους, δεν έγινε στην συζήτηση της εν λόγω μελέτης ικανοποιητική αναφορά στην σχέση των αποτελεσμάτων αυτών με το φάσμα οικονομίας των φύλλων. Αρκετοί επίσης συγγραφείς έχουν κατά καιρούς αναφέρει τον λόγο N/TP στις εργασίες τους (Laine and Henttonen 1987; Cunningham et al. 1999), χωρίς ωστόσο να αναφερθούν στην πιθανή σημασία του λόγου αυτού.

Ενδιαφέρον επίσης παρουσιάζει η στατιστικά σημαντική, αρνητική συσχέτιση μεταξύ LMA και N/TP. Η συσχέτιση αυτή γίνεται ισχυρότερη στην περίπτωση που συμπεριληφθούν και τα είδη της χλωρίδας της Αυστραλίας (βλ. παρακάτω). Η LMA χρησιμοποιείται ευρέως ως δείκτης σκληροφυλλίας, καθώς αποτελεί μέτρο της συνδυασμένης επίδρασης της πυκνότητας και του πάχους στα φύλλα (Groom and Lamont, 1997; Salleo et al, 1997; Lamont et al, 2002; Filella and Penuelas, 2003; Read and Sanson, 2003; Paula and Pausas, 2006). Διακυμάνσεις της LMA είναι αποτέλεσμα της διακύμανσης είτε της πυκνότητας ή του πάχους των φύλλων ή και των δύο. Είδη με χαμηλές τιμές LMA τείνουν να έχουν υψηλότερη $A_{max,m}$, ως αποτέλεσμα της αποτελεσματικότερης δέσμευσης φωτεινής ακτινοβολίας ανά μονάδα μάζας του φύλλου (Wright et al, 2001).

Οι ενεργές παράμετροι των φωτοχημικών αντιδράσεων του φωτοσυστήματος II, συγκεκριμένα η Y441 και η ETR, συσχετίζονται με τους λόγους N/TP, N/CT ή N/(TP+CT). Το γεγονός αυτό υποδεικνύει πιθανή σχέση μεταξύ της απόδοσης των φύλλων κατά τις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης και της ισορροπίας μεταξύ «επένδυσης» στην αύξηση και στην άμυνα του φύλλου. Η συσχέτιση της A_{max} με οποιονδήποτε από τους λόγους N/TP, N/CT και N/(TP+CT) ήταν συγκριτικά ισχυρότερη. Ενώ λοιπόν η ισορροπία ανάπτυξης και άμυνας σχετίζεται ισχυρά με την τρέχουσα φωτοσυνθετική δραστηριότητα, η σχέση της με την απόδοση των φωτοχημικών αντιδράσεων, οι οποίες εκφράζονται από τις παραμέτρους Y441 και ETR είναι σχετικά ασθενής. Το αποτέλεσμα αυτό ενδεχομένως υποδεικνύει ότι οι λόγοι N/TP, N/CT και N/(TP+CT) σχετίζονται περισσότερο με τη δέσμευση CO₂ μέσω των στοματίων, παρά με τη λειτουργία των φωτοσυστημάτων. Εξάλλου, η φωτοχημική ροή ηλεκτρονίων δεν έχει ως μοναδικό αποδέκτη την αφομοίωση CO₂, αλλά καταναλώνεται και από άλλες διεργασίες όπως ο κύκλος C₂ και ο κύκλος νερού-νερού.

5.2. Σημασία των λόγων N/TP και N/(TP+CT)

Τα αποτελέσματα της μελέτης αυτής συμφωνούν με εκείνα προηγούμενων μελετών. Το πρίσμα ωστόσο κάτω από το οποίο αναλύονται διαφέρει. Οι λόγοι N/TP και N/TP+CT ενδεχομένως αντικατοπτρίζουν την ισορροπία μεταξύ ανάπτυξης (N) και άμυνας/προστασίας (TP ή TP+CT), σύμφωνα με τις υποθέσεις ισορροπίας άνθρακα/θρεπτικών (CNB) και ισορροπίας ανάπτυξης/διαφοροποίησης (GDB) (Bryant et al, 1983; Herms and Mattson 1992; Appel, 1993; Castells et al, 2002). Η υπόθεση της ισορροπίας άνθρακα/θρεπτικών (C/N) στηρίζεται στο ότι η μέτρια ανεπάρκεια θρεπτικών περιορίζει την ανάπτυξη περισσότερο από ότι τη φωτοσύνθεση. Κατά συνέπεια, τα φυτά που

αντιμετωπίζουν καταστάσεις μειωμένης διαθεσιμότητας θρεπτικών έχουν περίσσεια φωτοσυνθετικού προϊόντος το οποίο στις δεδομένες συνθήκες δεν μπορεί να επενδυθεί σε αναπτυξιακές διαδικασίες. Επομένως το φωτοσυνθετικό αυτό πλεόνασμα με τη μορφή π.χ. υδατανθράκων συσσωρεύεται και συνεπώς ο λόγος C/N στη βιομάζα αυξάνεται. Η θεωρία GDB αποτελεί ουσιαστικά γενίκευση της προηγούμενης και υποστηρίζει ότι οποιοσδήποτε περιβαλλοντικός παράγοντας παρεμποδίζει την ανάπτυξη περισσότερο από ότι τη φωτοσύνθεση, αυξάνει τις πηγές που είναι διαθέσιμες για το δευτερογενή μεταβολισμό. Οι λόγοι αυτοί μπορεί επίσης να αντιπροσωπεύουν και το κόστος επένδυσης για την άμυνα του φυτού, σύμφωνα με την θεωρία βέλτιστης άμυνας (ODT). Η θεωρία αυτή δέχεται ότι η επένδυση σε δευτερογενείς μεταβολίτες αποτελεί διαδικασία υψηλού κόστους για το φυτό, καθώς αποσπά πόρους απαραίτητους για την ανάπτυξη. Η φυτοφαγία θεωρείται ως η πρωταρχική πίεση που καθορίζει ποσοτικά την επένδυση σε άμυνα ανάμεσα στα φυτικά είδη, αλλά και ανάμεσα στους ιστούς του ίδιου ατόμου. Η θεωρία αναφέρει ότι η φυτοφαγία, ως επιλεκτική πίεση, ευνοεί φυτά με χαμηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης σε σχέση με τους καταναλωτές και με τη βέλτιστη δυνατή επένδυση σε αμυντικά μέσα, με δεδομένο ότι η ανάπτυξη θυσιάζεται ως ένα βαθμό για χάρη της άμυνας. Έτσι, φυτά που αναπτύσσονται σε παρόμοιες συνθήκες αβιοτικού περιβάλλοντος είναι δυνατόν να παρουσιάσουν διαφορετικούς ρυθμούς ανάπτυξης, ανάλογα με την πίεση της φυτοφαγίας που αντιμετωπίζουν. Όργανα και ιστοί που αντικαθίστανται εύκολα ή που δεν είναι ζωτικής σημασίας για την επιβίωση των ατόμων θα πρέπει να εμφανίζουν χαμηλά επίπεδα αμυντικών μεταβολιτών. Εκτός αυτών, οι λόγοι N/TP και N/TP+CT ενδεχομένως αντικατοπτρίζουν και τον ανταγωνισμό μεταξύ των μεταβολικών οδών της πρωτεϊνοσύνθεσης και της σύνθεσης φαινολικών ενώσεων για την κοινή πρόδρομη ένωση, την L-φαιτυλαανίνη (Jones and Hartley, 1999).

Το γεγονός ότι η αναλογία N/TP συσχετίζεται ισχυρά με την φωτοσυνθετική ικανότητα, τη διαπνοή και την αποδοτικότητα της χρήσης αζώτου στην παραγωγή φωτοσυνθετικού έργου, φυσιολογικές διαδικασίες οι οποίες δεν συνδέονται άμεσα με την άμυνα έναντι φυτοφάγων και παθογόνων οργανισμών, ενδεχομένως αντικατοπτρίζει την ισορροπία μεταξύ της ανάγκης για ανάπτυξη και της ανάγκης προστασίας των πρωτογενών μεταβολικών μηχανισμών του φυτού έναντι αβιοτικών (και όχι βιοτικών) παραγόντων καταπόνησης. Πράγματι, το ηλικίο N/TP πιθανόν να αντικατοπτρίζει την ισορροπία μεταξύ ανάπτυξης (N) και προστασίας από αβιοτικούς παράγοντες καταπόνησης, οι οποίοι εμφανίζονται συχνά σε άγονες περιοχές, όπως η ξηρασία, οι υψηλές θερμοκρασίες και οι υψηλές αντάσεις υπερϊώδους/ ορατής ακτινοβολίας (TP). Με ποιόν όμως τρόπο συνδέονται τα δύο μέλη του κλάσματος με τη φωτοσύνθεση;

Όσον αφορά τον αριθμητή, δηλ. το περιεχόμενο σε άζωτο των φύλλων, η σχέση δικαιολογείται επειδή το υψηλότερο ποσοστό αζώτου των φύλλων επενδύεται στη φωτοσυνθετική μηχανή και για το λόγο αυτό παρατηρείται γραμμική συσχέτιση μεταξύ N και A_{max} (Hikosaka, 2004; Evans, 1989). Όσον αφορά στον παρονομαστή, δηλ στη συγκέντρωση των φαινολικών ουσιών των φύλλων, η παρούσα μελέτη υιοθετεί την άποψη των Close and McArthur (2002) ότι η αύξηση των ολικών φαινολικών στους φυτικούς ιστούς συνδέεται άμεσα με την προστασία από οξειδωτικές βλάβες που προκαλούν οι

ελεύθερες ρίζες οξειγόνου (ROS) στη φωτοσυνθετική συσκευή. Εάν η υπόθεση αυτή είναι σωστή, εξάγεται το συμπέρασμα ότι οι διαδικασίες του πρωτογενούς και του δευτερογενούς μεταβολισμού δεν λειτουργούν ανταγωνιστικά μεταξύ τους, όπως για παράδειγμα η σύνθεση και συσσώρευση φαινολικών και η διαδικασία της φωτοσύνθεσης, αλλά σε συνεργασία. Στο συμπέρασμα αυτό κατέληξαν και οι Fritz et al (2006).

Πολυάριθμοι παράγοντες καταπόνησης προκαλούν οξειδωτικές βλάβες στα φυτικά κύτταρα (Smirnoff and Stewart, 1985). Μια αναπόφευκτη συνέπεια της έλλειψης νερού είναι η παραγωγή ελεύθερων ριζών οξειγόνου (ROS) στα οργανίδια του κυττάρου που διαχειρίζονται την ενέργεια, όπως οι χλωροπλάστες, τα μιτοχόνδρια και τα υπεροξυσώματα (Cruz De Carvalho 2008). Εάν η καταπόνηση είναι παρατεταμένη, η παραγωγή ROS είναι τέτοια ώστε το αντιοξειδωτικό σύστημα να μην επαρκεί, με αποτέλεσμα την πρόκληση εκτεταμένων βλαβών στα κύτταρα και τελικά το θάνατο (Jaleel et al 2009; Chaves et al 2002; Cruz De Carvalho 2008). Η εύρυθμη λειτουργία των μηχανισμών προστασίας ενάντια στις οξειδωτικές βλάβες και επιδιόρθωσης των οξειδωτικών ζημιών αποτελεί λοιπόν προτεραιότητα για φυτά που αντιμετωπίζουν συνθήκες έλλειψης νερού. Είναι λοιπόν αναμενόμενο, είδη τα οποία ευδοκιμούν σε ξηρές περιοχές (όπου εκτός από την περιορισμένη διαθεσιμότητα νερού επικρατούν συνήθως συνθήκες υψηλής έντασης φωτεινής ακτινοβολίας και υψηλές θερμοκρασίες), να διαθέτουν ισχυρούς μηχανισμούς αδρανοποίησης των ROS. Υπάρχουν πλέον ενδείξεις ότι οι φαινολικές ενώσεις προστατεύουν τους φυτικούς ιστούς από οξειδωτικές βλάβες (Jaleel et al 2009; Close and McArthur 2002). Οι Agati et al (2009) ανακάλυψαν πρόσφατα ότι η φωτοεπαγόμενη παραγωγή ROS είναι αντιστρόφως ανάλογη της συγκέντρωσης των φλαβονοειδών στα κύτταρα του μεσόφυλλου φύλλων φωτός. Φλαβονοειδή εντοπίζονται στους χλωροπλάστες, πιθανότατα συνδεδεμένα με τον χλωροπλαστικό φάκελο. Ωστόσο, το μεγαλύτερο ποσοστό των φαινολικών συστατικών του κυττάρου εντοπίζεται στο χυμοτόπιο της επιδερμίδας και πιθανότατα εξασκεί μόνο έμμεση αντιοξειδωτική δράση δρώντας ως οπτικό φίλτρο. Η παρουσία φλαβονοειδών συνδεδεμένων με τον πυρήνα (Polster et al 2006) ή περιπυρηνικών φλαβονοειδών (Karabourniotis et al 1998) μπορεί να σχετίζεται επίσης με την προστασία του οργανιδίου αυτού από οξειδωτικές βλάβες. Η παρατήρηση αυτή στηρίζει την υπόθεση ότι τα ολικά φαινολικά συμβάλλουν στην προστασία του φυτού από αβιοτικές καταπονήσεις, όπως η μεγάλη ένταση υπεριώδους/ ορατή ακτινοβολία.

Δεδομένου ότι η φωτοσυνθετική ταχύτητα σχετίζεται με την στοματική αγωγιμότητα, το κλείσιμο των στοματίων καθιστά τα φυτά ευπαθή σε φαινόμενα φωτοαναστολής, με αποτέλεσμα την μείωση της κβαντικής απόδοσης (Muraoka et al, 2000) και της A_{max} (Gratani and Varone, 2004). Χαμηλές τιμές του N/TP δείχνουν ότι υπάρχει αυξημένη ανάγκη προστασίας σε βάρος της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας και κατά συνέπεια, της ανάπτυξης. Πράγματι, οι περισσότεροι παράγοντες καταπόνησεων καταστέλλουν την έκφραση γονιδίων που ευθύνονται για τη σύνθεση συστατικών της φωτοσυνθετικής μηχανής (Roberts and Paul, 2006) και επάγουν την έκφραση γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν ένζυμα απαραίτητα για τη σύνθεση φαινολικών (Leyva et al 1995; Oh et al 2009; Keles and Oncel 2002). Η σχέση A_{max} και N/TP αποκαλύπτει ότι τα επίπεδα φαινολικών στα φύλλα ορισμένων ειδών αποτελούν ένδειξη του κινδύνου φωτοαναστολής,

όπως προτείνουν οι Close και McArthur (2002).

Πολυάριθμες υποθέσεις αναφορικά με τη σχέση φυτών και φυτοφάγων οργανισμών προϋποθέτουν ότι τα φυτά δεν μπορούν να ανακαταλείμουν τα φωτοσυνθετικά προϊόντα που διαθέτουν συγχρόνως προς την κατεύθυνση της ανάπτυξης ή της άμυνας. Πειραματικά δεδομένα δείχνουν ωστόσο ότι τουλάχιστον σε ορισμένες περιπτώσεις η εποχιακή συσσώρευση φαινολικών δεν παρεμποδίζεται σημαντικά από την ανάπτυξη των φύλλων και των βλαστών και ότι η συνολική ποσότητα αυξάνεται σταθερά κατά τα στάδια ταχείας ανάπτυξης των φύλλων (Riipi et al 2002).

Τα αποτελέσματα της παρούσης εργασίας δεν έρχονται κατ'ανάγκη σε αντιπαράθεση με την αντίληψη ότι η συγκέντρωση των ολικών φαινολικών αποτελεί μέτρο της αμυντικής ικανότητας των φυτών έναντι φυτοφάγων και παθογόνων οργανισμών. Είναι γεγονός ότι οι δευτερογενείς αυτοί μεταβολίτες παίζουν σε ορισμένες περιπτώσεις αμυντικό ή αλληλοπαθητικό ρόλο, καθώς πρόκειται για τοξικές ενώσεις. Από την άλλη πλευρά η διαμόρφωση ενός συγκεκριμένου λόγου N/TP σε ένα φυτικό είδος μπορεί να έχει σημαντικές έμμεσες επιπτώσεις στη διαμόρφωση και του αμυντικού δυναμικού των φύλλων έναντι φυτοφάγων και παθογόνων οργανισμών. Υπάρχουν δεδομένα που υποστηρίζουν ότι ο λόγος αυτός αντιπροσωπεύει την θρεπτική αξία του φύλλου και επομένως επηρεάζει έμμεσα τις προσβολές (Bryant et al 1987; Lindroth and Bloomer 1991). Η έλλειψη νερού και θρεπτικών συστατικών και η αυξημένη συγκέντρωση CO₂ επηρεάζουν αρνητικά το λόγο και ως εκ τούτου και τη θρέψη των εντόμων εχθρών (Inbar et al 2001; Mcelrone et al 2005). Η σημασία των λόγων N/TP και N/TP+CT γίνεται επίσης εμφανέστερη από το γεγονός ότι αποτελούν ενδείξεις του δυναμικού αποδόμησης της οργανικής ύλης και της ανακύκλωσης θρεπτικών συστατικών στο έδαφος (Aerts and Chapin 2000; Schweitzer et al 2008; Madritch et al 2006).

Στο σημείο αυτό θα πρέπει να τονιστεί ότι η παρούσα μελέτη αποτελεί τμήμα ενός ευρύτερου ερευνητικού προγράμματος στο οποίο μελετήθηκαν 60 φυτικά είδη, από αντιδιαμετρικά περιβάλλοντα (από ερημικές περιοχές και αλπικές περιοχές έως εύκρατου τύπου δάση) από την Ελλάδα (30 είδη, αυτά της παρούσας μελέτης) και την Αυστραλία (30 είδη). Η συννένωση των δεδομένων από τις δύο χώρες αφενός μεν επιβεβαίωσε, αφετέρου ανέδειξε και άλλες συσχετίσεις πέραν αυτών της παρούσας μελέτης. Η ανάδειξη συσχετίσεων όπως αυτής μεταξύ A_{max} και N/TP απαιτεί τον προσδιορισμό των ολικών φαινολικών σε έναν μεγάλο αριθμό φυτικών ειδών από διαφορετικά περιβάλλοντα, προϋπόθεση την οποίαν ελάχιστες εργασίες στη διεθνή βιβλιογραφία εκπλήρωσαν. Είναι ενδεικτικό ότι η σχέση αυτή δεν είναι σημαντική εάν συμπεριληφθούν μόνο τα φυτικά είδη της Αυστραλιανής χλωρίδας.

5.3. Οι διαφορές μορφολογικών, φυσιολογικών και βιοχημικών χαρακτηριστικών μεταξύ των βιομορφών

Οι περισσότερες διαφορές των μέσων τιμών των παραμέτρων μεταξύ των διαφορετικών βιομορφών ήταν αναμενόμενες και έχουν αναφερθεί στη διεθνή βιβλιογραφία. Τα περισσότερα φυσιολογικά χαρακτηριστικά των ποοδών διέφεραν σημαντικά από αυτά των δένδρων και θάμνων. Γενικώς τα αποτελέσματα είναι συμβατά και με το οικονομικό φάσμα

των φύλλων, το οποίο όπως αναφέρθηκε, περιλαμβάνει διαβάθμιση των χαρακτηριστικών των φύλλων από είδη με φύλλα «φθηνής» κατασκευής και υψηλής συγκέντρωσης θρεπτικών συστατικών (πόες), προς είδη με φύλλα «πολυδάπανης» κατασκευής και χαμηλής συγκέντρωσης θρεπτικών (δένδρα και θάμνοι) (Wright et al, 2004; Poorter and Garnier, 1999; Reich et al, 2003).

Οι πόες επέδειξαν την υψηλότερη φωτοσυνθετική ικανότητα ανά επιφάνεια, ανά μάζα και ανά συγκέντρωση χλωροφύλλης, τον υψηλότερο ρυθμό διαπνοής, στοματική αγωγιμότητα και PNUΕ. Οι χαμηλότεροι ρυθμοί διαπνοής (και επομένως και φωτοσύνθεσης) στα δένδρα και τους θάμνους θα μπορούσε να αποδοθεί στο ασφαλές αγγειακό σύστημα με χαρακτηριστικά μικρά σε μήκος, στενά αγγεία με παχιά τοιχώματα, τα οποία είναι ανθεκτικά στις εμβολές. Φυτά με τέτοιου τύπου αγγεία ευδοκίμουν σε περιοχές με μικρή διαθεσιμότητα νερού και υψηλές απαιτήσεις σε εξάτμιση. Το κέρδος σε άνθρακα από την φωτοσύνθεση πιθανόν να είναι περιορισμένο στην περίπτωση των φυτών αυτών (Hubbard et al. 1999; Hacke and Sperry 2001) καθώς η δομή τους δυσχεραίνει την μεταφορά νερού προς τα φύλλα. Το γεγονός ότι στις πόες, οι οποίες έχουν αποδοτικό (αλλά ανασφαλές) σύστημα αγγείων με μικρή αντίσταση, το νερό κινείται 10 φορές πιο γρήγορα μέσα στον φυτικό οργανισμό (Schulze et al, 2005) δικαιολογεί τον υψηλό ρυθμό φωτοσύνθεσης και διαπνοής και την υψηλή στοματική αγωγιμότητα που παρατηρήθηκαν στην έρευνα αυτή.

Οι βιομορφές που μελετήθηκαν δεν διέφεραν σημαντικά όσον αφορά στα μορφολογικά τους χαρακτηριστικά. Παρά τις μη στατιστικά σημαντικές διαφορές, η παράμετρος LMA ήταν υψηλότερη στα δέντρα και χαμηλότερη στις πόες. Αυτό συμβαδίζει με προηγούμενες παρατηρήσεις που έγιναν σε μορφολογικά χαρακτηριστικά φυτών διαφορετικών βιομορφών (Wright et al, 2004; Niinemets 2001; Witkowski and Lamont 1991; Groom and Lamont 1997). Σύμφωνα επίσης με τους Alessio et al (2004), υψηλό LMA και χαμηλό $\delta^{13}\text{C}$ στα φύλλα υποδεικνύουν μια πυκνή δομή μεσοφύλλου και με ισχυρούς περιορισμούς στη διάχυση του CO_2 . Σε αυτή την εργασία, τα δέντρα είχαν υψηλότερο LMA και χαμηλότερο $\delta^{13}\text{C}$ παρόλο που δεν παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές ανάμεσα στους μέσους όρους μεταξύ των βιομορφών.

Ενδιαφέρον παρουσιάζει το γεγονός ότι ενώ οι μέσες τιμές αζώτου και φαινολικών δεν διέφεραν σημαντικά μεταξύ των βιομορφών, τα πηλικά N/TP and N/TP+CT παρουσίασαν μεγάλη διακύμανση. Οι υψηλότερες τιμές N/TP και N/TP+CT βρέθηκαν στις πόες και οι χαμηλότερες στα δένδρα. Επομένως επαληθεύτηκε η άποψη που διατυπώθηκε στην παρούσα εργασία ότι οι λόγοι αυτοί αποτελούν κρίσιμες παραμέτρους του οικονομικού φάσματος των φύλλων και μπορούν περαιτέρω να χρησιμοποιηθούν και ως αξιόπιστοι δείκτες. Τα δένδρα είναι υποχρεωμένα να καταναίμουν ένα σημαντικό ποσοστό του φωτοσυνθετικού προϊόντος στην ανάπτυξη, συντήρηση και προστασία του βλαστού και της ρίζας (Ryan and Yoder 1997; Magnani et al 2000; Sperry et al 2008). Τα μορφολογικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά των πολυετών φυτών που αναπτύσσονται στο μεσογειακό περιβάλλον είναι τέτοια, ώστε να βοηθούν τους φυτικούς οργανισμούς να ανταποκριθούν στις αβιοτικές καταπονήσεις, μειώνοντας τις δυσμενείς επιπτώσεις και/ ή επιδιορθώνοντας τους ιστούς και τα κύτταρα τα οποία έχουν υποστεί βλάβες (Lange, 1988, Kypris et al, 1995; Werner, 2000; Chaves et al, 2002; Munne-Bosch et al, 2003; Levizou et al, 2004).

Η πλέον δυσμενής περίοδος του έτους για την ανάπτυξη των φυτών στις μεσογειακές και γενικά στις άγονες περιοχές είναι η ξηρή θερινή περίοδος (Mooney, 1983), η οποία χαρακτηρίζεται από υψηλή ακτινοβολία, υψηλές θερμοκρασίες και σε ακραίες περιπτώσεις από παντελή έλλειψη κατακριμνήσεων. Αντίθετα ο βιολογικός κύκλος των ετήσιων ποοδών φυτικών ειδών ολοκληρώνεται μέσα στην ευνοϊκή περίοδο ανάπτυξης (Orshan, 1989). Τα σκληρόφυλλα και τα ημι-φυλλοβόλα είδη διατηρούν χαμηλούς φωτοσυνθετικούς ρυθμούς κατά τους καλοκαιρινούς μήνες, αυτό μπορεί δε να οδηγήσει σε φαινόμενα φωτοαναστολής (Harley et al, 1987; Chaves et al, 2002). Οι πόες έχουν σύντομη περίοδο ανάπτυξης με υψηλούς φωτοσυνθετικούς ρυθμούς. Σκληρόφυλλα και ημι-φυλλοβόλα είδη του ίδιου ενδιαίτηματος παρουσιάζουν χαμηλές τιμές A_{max} κατά την ίδια περίοδο, οι τιμές δε αυξάνονται αργότερα μέσα στο έτος (Levizou et al, 2004).

5.4. Συμπεράσματα

Πολυάριθμες εργασίες που έχουν πραγματοποιηθεί έχουν δείξει τις συσχετίσεις μεταξύ δομικών και λειτουργικών παραμέτρων των φύλλων διαφορετικών φυτικών ειδών (Wright et al, 2004; Evans, 1989; Rundel and Yoder, 2008; Lambers et al., 2008; Reich et al., 2003), ωστόσο η παρούσα εργασία παρουσιάζει για πρώτη φορά τις σχέσεις αυτές σε φυτικά είδη της περιοχής της Μεσογείου και επίσης τονίζει τη σημασία των λόγων N/TP , $N/TP+CT$ και N/CT ως ζωτικής σημασίας παραμέτρων του οικονομικού φάσματος των φύλλων. Τα πειράματα έδειξαν ότι η φωτοσυνθετική ικανότητα εξαρτάται από την ισοροπία μεταξύ περιεχομένου αζώτου και φαινολικών, ανεξάρτητα θέσης δειγματοληψίας, κλιματικών συνθηκών, βιομορφής ή φυτικού είδους. Το γεγονός αυτό δείχνει ότι οι φαινολικές ενώσεις δεν εμπλέκονται μόνο στην άμυνα έναντι παθογόνων και φυτοφάγων, αλλά και στη προστασία της φωτοσυνθετικής συσκευής από φωτοοξειδώσεις λόγω της παρουσίας παραγόντων καταπόνησης. Δεδομένου ότι η εργασία αυτή αποτελεί τη πρώτη σχετική αναφορά, είναι αυτονόητο ότι χρειάζονται περαιτέρω προσπάθειες ώστε να επιβεβαιωθούν τα αποτελέσματα αυτά, τόσο μεταξύ διαφορετικών ειδών με μεγαλύτερης κλίμακας δειγματοληγίες, όσο και εντός του ίδιου είδους.

6. Βιβλιογραφία

-Βιβλιογραφία-

- Aerts, R. and Chapin, F. S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in ecological research* 30: 1-67.
- Agati, G., Stefano, G., Biricolti, S. and Tattini, M. 2009. Mesophyll distribution of 'antioxidant' flavonoid glycosides in *Ligustrum vulgare* leaves under contrasting sunlight irradiance. *Annals of Botany* 104 (5): 853-861.
- Alessio, G. A., De Lillis, M., Brugnoli, E. and Lauteri, M. 2004. Water sources and water-use efficiency in Mediterranean coastal dune vegetation. *Plant Biology* 6: 350-357.
- Aplada E., 2003: "*Vegetation zones and ecological evaluation of the core of Parnitha National Park*". M.Sc. thesis, Department of Biology, University of Patras. (In Greek)
- Appel, H. M. 1993. The role of phenolics in ecological systems: The importance of oxidation. *Journal of Chemical Ecology* 19: 1521-1552.
- Archibold, O.W. 1995. *Ecology of World Vegetation*. Chapman and Hall.
- Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 601-639.
- Atkin, O. K., Botman, B. and Lambers, H. 1996. The causes of inherently slow growth in alpine plants: an analysis based on the underlying carbon economies of alpine and lowland *Poa* species. *Functional Ecology* 10: 698-707.
- Austin, A. T. and Sala, O. 1999. Foliar $\delta^{15}\text{N}$ is negatively correlated with rainfall along the IGBP transect in Australia. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 293-295.
- Baker, A. V. and Pilbeam, D. J. 2006. *Handbook of plant nutrition*. CRC Press.
- Baskin, C. C. and Baskin, J. M. 2007. *Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego.
- Bennett, S. J. and Maxted, N. 2001. Ecogeographic environment of the Mediterranean. In: *Plant genetic resources of legumes in the Mediterranean*. Current plant science and biotechnology in agriculture. Kluwer Academic Publishers, pp 33-50.
- Bennett, R. N. and Wallsgroove, R. M. 1994. Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytologist* 127: 617-633.
- Bisba, A., Petropoulou Y. and Manetas, Y. 1997. The transiently pubescent young leaves of plane (*Platanus orientalis*) are deficient in photodissipative capacity. *Physiologia Plantarum* 101: 373-378.
- Bjorkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. *Physiological Plant Ecology I. Responses to the physical environment*. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series. Lange, O., Nobel, P. S., Osmond, C. B. and Zeigler, H. Berlin, Springer-Verlag. 12A: 57-107.
- Bjorkman, O. and Demmig, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170 (4): 489-504.
- Blondel, J. and Aronson, J. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press.
- Bonal, D., Sabatier, D., Montpied, P., Tremeaux, D. and Guehl, J. M. 2000. Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* 124: 454-468.
- Bose, B. and Hemantaranjan, A. 2005. *Developments in physiology, biochemistry and molecular biology of plants*. New India Publishing Agency.
- Brugnoli, E. and Farquhar, G. D. 2000. Photosynthetic fractionation of carbon isotopes. In: Leegood, R. C., Sharkey, T. D. and von Caemmerer, S. (eds.). *Photosynthesis: physiology and metabolism*. Advances in photosynthesis, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp 399-434.
- Bryant, J. P., Chapin F. S. III and Klein, D.R. 1983. Carbon/Nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.

-Βιβλιογραφία-

- Castells, E., Roumet, C., Penuelas, J. and Roy, J. 2002. Intraspecific variability of phenolics concentrations and their responses to elevated CO₂ in two Mediterranean perennial grasses. *Environmental and Experimental Botany* 47: 205-216.
- Chacon, P. and Armesto, J. J. 2006. Do carbon-based defences reduce foliar damage? Habitat-related effects on tree seedling performance in a temperate rainforest of Chiloe island, Chile. *Oecologia* 146: 555-565.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osorio, M. L., Carvalho, I., Faria, T. and Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89: 907-916.
- Close, D. C. and McArthur, C. 2002. Rethinking the role of many plant phenolics –protection from photodamage not herbivores? *Oikos* 99: 166-172.
- Correia, O., Catarino, F., Tenhunen, J. D. and Lange, O. L. 1987. Regulation of water use by four species of *Cistus* in the scrub vegetation of the Serra da Arrabida, Portugal. In: Plant response to stress. (eds. Tenhunen, J. D., Catarino, F., Lange, O. L., Oechel, W. C.) pp 247-258, NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Cowan, I. R. 1986. Economics of carbon fixation in higher plants. In: On the economy of plant form and function, T. J. Givnish (ed). Cambridge University Press, Cambridge, pp 133-170.
- Craine, J. M., Elmore, A. J., Marcos, P. M., and Wright, I. J. 2009. Global Patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations and nitrogen availability. *New Phytologist* 183: 980-992.
- Cruz de Carvalho, M. H. 2008. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. *Plant signaling and behavior* 3 (3): 156-165.
- Cunningham, S. A., Summerhayes, B. and Westoby, M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological monographs* 69: 569-588.
- Dallman, P. R. 1998. Plant life in the world's Mediterranean climates. Oxford University Press.
- Dang, Q.L., Lieffers, V.J., Rothwell, R.L., MacDonald, S.E., 1991. Diurnal variation and interrelations of ecophysiological parameters in the three petland woody species under different weather and soil moisture conditions. *Oecologia* 88, 317-324.
- Demmig-Adams, B. and Adams III W. W. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43: 599-626.
- Dennis, D. T. 1992. Plant physiology, biochemistry and molecular biology. Harlow Longman.
- Ehleringer, J. R., Cerling, T. E., Dearing, M. D., Vogelmann, T. C. and Critchley, C. 2004. A history of atmospheric CO₂ and its effects on plants, animals, and ecosystems. *Ecological studies* 177. Springer New York.
- Ellis, B. E. 1997. Metabolism of defence and communication. In: Plant Metabolism. 2nd Ed. Denis, D. T., Turpin, D.H., Lefebvre, D.D. and Layzell, D.B. (eds). Addison Wesley Longman Limited, pp148-165.
- Ellsworth, D.S., Reich, P.B., 1992. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Functional Ecology* 6, 423-435.
- Evans, J. R. 1983. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum*). *Plant physiology* 72: 297-302.
- Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78: 9-19.
- Evans, J. R. 1996. Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition. *Advances in photosynthesis* 5. Photosynthesis and the environment. Baker, N. R. (ed). Kluwer Academic Publishers.

-Βιβλιογραφία-

- Evans, J. R. 1998. Photosynthetic characteristics of fast- and slow- growing species. Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms ecological consequences. Lambers, Poorter, & Van Vuuren. Backhuys Publishers, Leiden. Pp 101-119.
- Evans, R. D. 2001. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 121-126.
- Farquhar, G. D. and Sharkey, T. D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317-345.
- Farquhar, G. D., Hubick, K. T., Condon, A. G and Richards, R. A. 1989. Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. In: *Stable isotopes in ecological research*. Eds: Rundel, P. W., Ehleringer, J. R., Nagy, K. H. pp 21-40. Springer-Verlag: Berlin.
- Felton, G. W., Donato, K., Del Vecchio, R. J., and Duffey, S. S. 1989. Activation of plant foliar oxidases by insect feeding reduces nutritive quality of foliage for noctuid herbivores. *Journal of Chemical Ecology* 15: 2667-2694.
- Field, C. B., Merino, J. and Mooney, H. A. 1983. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia* 60: 384-389.
- Field, C.B. and Mooney, H. A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: *On the economy of plant form and function*, T. J. Givnish (ed). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25-55.
- Filella, I. and Penuelas, J. 2003. Partitioning of water and nitrogen in co-occurring Mediterranean woody shrub species of different evolutionary history. *Oecologia* 137: 51-61.
- Flexas, J. and Medrano, H. 2002. Energy dissipation in C₃ plants under drought. *Functional Plant Biology* 29: 1209-1215.
- Foley, W. J. and McArthur, C. 1994. The effects and costs of allelochemicals for mammalian herbivores: an ecological perspective. In 'The digestive system in mammals: Food, Form and Function'. (Eds D. J. Chivers and P. Langers), pp 370-391. Cambridge University Press, Cambridge.
- Forster, J. C. and Jeschke, W. D. 1993. Effects of potassium withdrawal on nitrate transport and on the contribution of the root to nitrate reduction in the whole plant. *Journal of Plant Physiology* 141:322-328.
- Foyer, C. H., Ferrario-Mery, S. and Huber, S. C. 2000. Regulation of carbon fluxes in the cytosol: coordination of sucrose synthesis, nitrate reduction and organic acid and amino acid biosynthesis. *Photosynthesis: physiology and metabolism*. *Advances in photosynthesis* 9. Leegood, R. C., Sharkey, T. D. and Von Caemmerer, S. (eds). Kluwer Academic Publishers, pp 177-203.
- Fritz, C., Palacios-Rojas, N., Feil, R. and Stitt, M. 2006. Regulation of secondary metabolism by the carbon-nitrogen status in tobacco: nitrate inhibits large sectors of phenylpropanoid metabolism. *The plant Journal* 46: 533-548.
- Gissel-Nielsen, G. and Jensen, A. 1999. Plant nutrition: molecular biology and genetics In: *Proceedings of the Sixth International Symposium on Genetics and Molecular Biology of Nutrition*. Kluwer Academic Publishers.
- Givens, D. I., Baxter, S., Minihane, A. M. and Shaw, E. 2008. Health benefits of organic food: effects of the environment. Wallingford, UK; Cambridge, MA: CABI.
- Gould, S. K., Kuhn, D. N. Lee, D. W. and Oberbauer S. F. 1995. Why leaves are sometimes red. *Nature* 378: 241-242.
- Gould, S. K., Neill, S. O. and Vogelmann, T. C. 2002. A unified explanation for anthocyanins in leaves? *Advances in Botanical Research* 37: 167-192.
- Gould, S. K. and Lister, C. 2005. Flavonoid functions in plants. *Flavonoids: Chemistry, Biochemistry and applications*. Andersen and Markham (ed). CRC Taylor and Francis group. Pp 397- 442.

-Βιβλιογραφία-

- Gower, S. T., Reich, P. B. and Son, Y. 1993. Canopy dynamics and aboveground production of five tree species with different leaf longevities. *Tree Physiology* 12: 327-345.
- Grammatikopoulos, G., Kyparissis, A. and Manetas, Y. 1995. Seasonal and diurnal gas exchange characteristics and water relations of the drought semi-deciduous shrub *Phlomis fruticosa* L. under Mediterranean field conditions. *Flora* 190: 71-78.
- Gratani, L. and Varone, L. 2004. Leaf key traits of *Erica arborea* L., *Erica multiflora* L. and *Rosmarinus officinalis* L. co-occurring in the Mediterranean maquis. *Flora* 199: 58-69.
- Groom, P.K. and Lamont, B. B. 1997. Xerophytic implications of increased sclerophylly: interactions with water and light in *Hakea psilorrhyncha* seedlings. *New Phytologist* 136: 231-237.
- Gulias, J., Flexas, J., Mus, M., Cifre, J., Lefi, E. and Medrano, H. 2003. Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in Balearic endemic and non-endemic Mediterranean species. *Annals of Botany – London* 92: 215-222.
- Hacke, U. G. and Sperry, J. S. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 4 (2): 97-115.
- Hall, A. E. 2001. *Crop responses to environment*. CRC Press LLC.
- Hall, A. E., Thiaw, S. and Krieg, D. R. 1994. Consistency of genotypic ranking for carbon isotope discrimination by cowpea grown in tropical and subtropical zones. *Field crops research* 36 (2): 125-131.
- Hamilton, J. G., Zangerl, A. R., De Lucia, E. H. and Berenbaum, M. R. 2001. The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall. *Ecology Letters* 4: 86-95.
- Hand, D.W., Wilson, J. W. and Acock, B. 1993. Effects of Light and CO₂ on Net Photosynthesis Rates of Stands of Aubergine and Amaranthus. *Annals of Botany* 71: 209-216.
- Handley, L. L., Austin, A.T., Robinson, D., Scrimgeour, C. M., Raven, J. A., Heaton, THE, Schimdt, S. and Stewart, G. R. 1999. The ¹⁵N natural abundance (δ¹⁵N) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 185-199.
- Harborne, J. B. 1997. Plant Secondary Metabolism. In: Crawley, M. J. (ed) *Plant Ecology*. 2nd ed. Blackwell Science. Oxford, pp 132-155.
- Harley, P. C., Tenhunen, J. D., Beyschlag, W. and Lange, O.L. 1987. Seasonal changes in net photosynthesis rates and photosynthetic capacity in leaves of *Cistus salvifolius*, a European Mediterranean semi-deciduous shrub. *Oecologia* 74: 380-388.
- Hartley, S. E. and Jones, C. G. 1997. Plant chemistry and herbivory or why the world is green. In: Crawley, M. J. (ed) *Plant Ecology*. 2nd ed. Blackwell Science. Oxford, pp 284-324.
- Haukioja, E., Ossipov, V., Koricheva, J., Honkanen, T., Larsson, S. and Lempa, K. 1998. Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: cause of variable responses of woody plants to fertilization? *Chemoecology* 8: 133-139, Birkhauser, Basel.
- Heldt, H-W. and Heldt, F. 1997. *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. Oxford University Press, New York.
- Heldt, H-W and Heldt, F. 2005. *Plant Biochemistry*. 3rd Ed. Elsevier Academic Press.
- Hendrickson, L., Forster, B., Furbank, R. T. and Chow, W. S. 2004. Processes contributing to photoprotection of grapevine leaves illuminated at low temperature. *Physiologia Plantarum* 121: 272-281.
- Herms, D.A. and Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or to defend. *Quarterly review of Biology* 67: 283-335.
- Hikosaka, K. and Terashima, I. 1995. A model for the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant Cell and Environment* 18: 605-618.
- Hikosaka, K., Hanba, Y. T., Hirose, T. and Terashima, I. 1998. Photosynthesis nitrogen-use efficiency in leaves of woody and herbaceous species. *Functional ecology* 12: 896-905. *British Ecological*

- Society.
- Hobbie, E. A., Jumpponen, A and Trappe, J. 2005. Foliar and fungal 15N:14N ratio reflect development of mycorrhizae and nitrogen supply during primary succession: testing analytical models. *Oecologia* 146: 258-268.
- Hogberg, P., Alexander, I. J. 1995. Roles of root symbioses in African woodland and forest: evidence from 15N abundance and foliar analysis. *Journal of Ecology* 83: 217-224.
- Hopkins, W. G. 1999. *Introduction to Plant Physiology*. 2nd Ed. John Wiley & Sons Inc.
- Holscher, D., Leuschner, C., Bohman, K., Hagermeier, M., Juhbandt, J. and Tjitrosemito, S. 2006. Leaf gas exchange of trees in old-growth and young secondary forest stands in Sulawesi, Indonesia. *Trees* 20: 278-285.
- Hubbard, R. M., Bond, B. J. and Ryan, M. G. 1999. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology* 19: 165-172.
- Huber, S. C., McMichael, R. W., Bachmann, M., Huber, J. L., Schannon, J. C., Kang, K-K. and Paul, M. J. 1996. Regulation of leaf sucrose-phosphate synthase and nitrate reductase by reversible protein phosphorylation. In: Shewry, P.R., Halford, N. G. and Hooley, R. (eds). *Protein phosphorylation in plants*, pp 20-34. Clarendon Press, Oxford.
- Huffaker, R. C. and Miller, B. L. 1978. *Basic Life Sciences: Photosynthetic carbon assimilation*. (Siegelman, H. W. and Hind, G., eds). Vol. 11, pp 139-152. Plenum Press, New York.
- Hughes, N. M., Neufeld, H. S. and Burkey, K.O. 2005. Functional role of anthocyanins in high-light winter leaves of the evergreen herb *Galax urceolata*. *New Phytologist* 168: 575-587.
- Iason, G. 2005. The role of plant secondary metabolites in mammalian herbivory: ecological perspectives. Symposium on 'Plants as animal foods: a case of catch 22'*. *Proceedings of the nutrition society* 64: 123-131.
- Ishida, A., nakano, T., Yazaki, K., matsuki, S., Koike, N., Lauenstein, D. L., Shimizu, M. and Yamashita, N. 2008. Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought tolerant angiosperms. *Oecologia* 156: 193-202.
- Jaleel, C. A., Riadh, K., Gopi, R., Manivannan, P., Ines, J., Al-Juburi, H. J., Chang-Xing, Z., (...), Panneerselvam, R. 2009. Antioxidant defense responses: Physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. *Acta Physiologiae Plantarum* 31 (3): 427- 436.
- Joffre, R., Rambal, S. and Damesin, C. 1999. Functional attributes in mediterranean-type ecosystems. In: *Handbook of functional plant ecology*, pp 347-380.
- Jones, C. G. and Hartley, S. E. 1999. A protein competition model of phenolic allocation. *Oikos* 86: 27-44.
- Jones, J. B. 2003. *Agronomic handbook: management of crops, soils and their fertility*. CRC Press.
- Kaiser, W. M. and Huber, S. C. 1994. Post-translational regulation of nitrate reductase in higher plants. *Plant physiology* 106: 817-821.
- Karabourniotis, G. and Bornman, J. F. 1999. Penetration of UV-A, UV-B and blue light through the leaf trichome layers of two xeromorphic plants, olive and oak, measured by optical fibre microprobes. *Physiologia Plantarum* 105: 655-661.
- Karabourniotis, G., Bornman, J. F. and Liakoura V. 1999. Different leaf surface characteristics of three grape cultivars affect leaf optical properties as measured with fibre optics: possible implication in stress tolerance. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 47-53.
- Karabourniotis, G., Kofidis, G., Fasseas, C., Liakoura, V. and Drossopoulos, I. 1998. Polyphenol deposition in leaf hairs of *Olea europaea* (Oleaceae) and *Quercus ilex* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85 (7): 1007-1012.
- Karabourniotis, G., Kotsabassidis, D. and Manetas, Y. 1995. Trichome density and its protective potential against ultraviolet-B radiation-damage during leaf development. *Canadian Journal of Botany* 73: 376-383.

-Βιβλιογραφία-

- Karabourniotis, G., Papadopoulos, K., Papamarkou, M. and Manetas, Y. 1992. Ultraviolet-B radiation absorbing capacity of leaf hairs. *Physiologia Plantarum* 86: 414-418.
- Keles, Y. and Oncel, I. 2002. Response of antioxidative system to temperature and water stress combinations in wheat seedlings. *Plant science* 163: 783-790.
- Kocacinar, F. and Sage, R. F. 2003. Photosynthetic pathway alters xylem structure and hydraulic function in herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment* 26: 2015-2026.
- Kocacinar, F. and Sage, R. F. 2004. Photosynthetic pathway alters hydraulic structure and function in woody plants. *Oecologia* 139: 214-223.
- Koricheva, J. 1999. Interpreting phenotype variation in plant allelochemistry: problems with the use of concentrations. *Oecologia* 119: 467-473.
- Koricheva, J., Larsson, S., Haukioja, J. and Keinanen, E. V. 1998. Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: Hypothesis testing by means of meta-analysis. *Oikos* 83: 212-226.
- Kyparissis, A., Petropoulou, Y. and Manetas, Y. 1995. Summer survival of leaves in a soft-leaved plant (*Phlomis fruticosa* L., Labiatae) under Mediterranean field conditions: avoidance of photoinhibitory damage through decreased chlorophyll contents. *Journal of Experimental Botany* 46: 1825-1831.
- Laine, K. M. and Henttonen, H. 1987. Phenolics/Nitrogen ratio in the blueberry *Vaccinium myrtillus* in relation to temperature and microtine density in Finnish Lapland. *Oikos* 50: 389-395.
- Lambers, H. and Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for ecological causes and consequences. *Advances in ecological research* 23: 187-261.
- Lambers, H., Stuart Chapin III, F. and Pons, T. L. 2008. *Plant Physiological Ecology*. 2nd Ed. Springer-Verlag, New York.
- Lamont, B. B., Groom, P. K. and Cowling, R. M. 2002. High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. *Functional Ecology* 16: 403-412.
- Lange, O. L. 1988. Ecophysiology of photosynthesis: performance of poikilohydric lichens and homoiohydric Mediterranean sclerophylls. *Journal of Ecology* 76: 915-937.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. 4th Ed. Springer, New York.
- Lawlor, D. W. 2001. *Photosynthesis*. 3rd Ed. BIOS Scientific Publishers Ltd.
- Levizou, E, Drilias, P. and Kyparissis, A. 2004. Exceptional photosynthetic performance of *Capparis spinosa* L. under adverse conditions of Mediterranean summer.
- Leyva, A., Jarillo, J. A., Salinas, J. and Martinez-Zapater, J. M. 1995. Low temperature induces the accumulation of phenylalanine ammonia-lyase and chalcone synthase mRNAs of *Arabidopsis thaliana* in a light-dependent manner. *Plant Physiology* 108: 39-46.
- Liakopoulos, G., Nikolopoulos, D., Klouvatou, A., Vekkos, K-A., Manetas, Y. and Karabourniotis G. 2006. The photoprotective role of epidermal anthocyanins and surface pubescence in young leaves of grapevine *Vitis vinifera*. *Annals of Botany* 98: 257-265.
- Liu, X. H., Zhao, L. J., Menassie, G., Gao, D. Y., Qin, D. H., Ren, J. W. 2007. Foliar d¹³C and d¹⁵N values of C₃ plants in the Ethiopia Rift Valley and their environmental controls. *China Scientific Bulletin* 52 (9): 1265-1273.
- Lichtenthaler, H. K. and Wellburn, A. R. 1983. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 11: 591-592.
- Lloyd, J., Syvertsen, J. P., Kriedemann, P. E. and Farquhar, G. D. 1992. Low conductances for CO₂ diffusion from stomata to sites of carboxylation in leaves of woody species. *Plant Cell Environ* 15: 873-899.
- Luckner, M. 1990. *Secondary metabolism in micro-organisms, plants and animals*. Springer, Heidelberg.

- Madritch, M. D., Donaldson, J. R. and Lindroth, R. L. 2006. Genetic identity of *Populus tremuloides* litter influences decomposition and nutrient release in a mixed forest stand. *Ecosystems* 9: 528-537.
- Magnani, F., Mencuccini, M and Grace, J. 2000. Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant, Cell and Environment* 23: 251-263.
- Maguas, C and Griffiths, H. 2003. Applications of stable isotopes in plant ecology. *Progress in Botany* 64: 472-505.
- Manetas, Y. 2003. The importance of being hairy: the adverse effects of hair removal on stem photosynthesis of *Verbascum speciosum* are due to solar UV-B radiation. *New Phytologist* 158: 503-508.
- Manetas, Y., Drinia, A. and Petropoulou, Y. 2002. High contents of anthocyanins in young leaves are correlated with low pools of xanthophyll cycle components and low risk of photoinhibition. *Photosynthetica* 40: 349-354.
- Manetas, Y., Petropoulou, Y., Psaras, G. K. and Drinia, A. 2003. Exposed red (anthocyanic) leaves of *Quercus coccifera* display shade characteristics. *Functional Plant Biology* 30: 265-270.
- Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd Ed. Academic Press, London.
- Martins-Lucao, M. A., Cruz, C. and Correia, P. M. 2000. New approaches to enhanced ammonium assimilation in plants. In: Martins-Lucao, M. A., Lips, S. H. (eds). Nitrogen in a sustainable ecosystem - from the cell to the plant. Leiden, the Netherlands: Backhuy, 349-360.
- Matsuki, M. 1996. Regulation of plant phenolics synthesis: from biochemistry to ecology and evolution. *Australian Journal of Botany* 44: 613-634.
- Matt, P., Krapp, A., Haake, V., Mock, H-P. and Stitt, M. 2002. Decreased Rubisco activity leads to dramatic changes of nitrate metabolism, amino acid metabolism and the levels of phenylpropanoids and nicotine in tobacco antisense RBCS transformants. *The Plant Journal* 30: 663-677.
- Mauseth, J. D. 2009. Botany: an introduction to plant biology. 4th Ed. Jones and Bartlett Publishers.
- McDonald, A. J. S. and Davies, W. J. 1996. Keeping in touch: responses of the whole plant to deficits to water and nitrogen supply. *Advances in Botanical Research* 22: 229-300.
- McElrone, A. J., Reid, C. D., Hoyer, K. A., Hart, E. and Jackson, R. B. 2005. Elevated CO₂ reduces disease incidence and severity of a red maple fungal pathogen via changes in host physiology and leaf chemistry. *Global Change Biology* 11: 1828-1836.
- Mengel, K. and Kirkby, E. A. 2001. Principles of plant nutrition. Kluwer Academic Publishers.
- Millard, P. 1988. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant Cell and Environment* 11: 1-8.
- Mohr, H. and Schopfer, P. 1995. Plant Physiology. Springer Berlin.
- Mooney, H.A. 1983. Carbon-gaining capacity and allocation patterns of Mediterranean-climate plants. In: Kruger, F.J., Mitchell, D. T., Jarvis, J. U. M. (ed.): Mediterranean-type Ecosystems. The Role of Nutrients. Pp. 103-119. Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York.
- Mulkey, S. S., Kitajima, K. and Wright, S. J. 1996. Plant physiological ecology of tropical forest canopies. *Trends Ecol Evol* 11: 408-412.
- Munne-Bosch, S., Jubany-Mari, T. and Alegre, L. 2003. Enhanced photo- and antioxidative protection, and hydrogen peroxide accumulation in drought-stressed *Cistus clusii* and *Cistus albidus* plants. *Tree Physiology* 23: 1-12.
- Muraoka, H., Tang, Y., Terashima, I., Koizumi, H. and Washitani, I. 2000. Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. *Plant Cell and Environment* 23: 235-250.
- Muzika, R-M. 1993. Terpenes and phenolics in response to nitrogen fertilization: a test of the carbon/nutrient balance hypothesis. *Chemoecology* 4: 3-7, Birkhauser, Basel.

-Βιβλιογραφία-

- Nardini, A., Salleo, S., Lo Gullo, M. A. and Pitt, F. 2000. Different responses to drought and freeze stress of *Quercus ilex* L. growing along a latitudinal gradient. *Plant Ecology* 148: 139-147.
- Niinemets, U. 2001. Global scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82: 453-469.
- Niinemets, U., Kull, O. and Tenhunen, J. D. 1998. An analysis of light effect on foliar morphology, physiology and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* 18(10): 681-696.
- Nikolopoulos, D. Liakopoulos, G. Drossopoulos, I and Karabourniotis, G. 2002. The relationship between anatomy and photosynthetic performance of heterobaric leaves. *Plant Physiology* 129: 235-243.
- Nordin, A., Hogberg, P. and Nasholm, T. 2001. Soil Nitrogen form and plant nitrogen uptake along a boreal forest productivity gradient. *Oecologia* 129: 125-132.
- Northington, D. K. and Schneider, E. L. 1996. *The Botanical World*. 2nd Ed. Wm. C. Brown Publishers.
- Ntedifou, M. and Manetas, Y. 1996. Optical properties of hairs during the early growth stages of leaf development in *Platanus orientalis*. *Australian Journal of Plant Physiology* 23: 535-538.
- Nunes, M. A., Ramalho, J. D. C. and da Silva, R. P. 1992. Seasonal changes in some photosynthetic properties of *Ceratonia siliqua* (carob tree) leaves under natural conditions. *Physiology Plant* 86: 381-387.
- Oh, M.-M., Trick, H. N. and Rajashekar, C. B. 2009. Secondary metabolism and antioxidants are involved in environmental adaption and stress tolerance in Lettuce. *Journal of Plant Physiology* 166: 180-191.
- Ometto, J. P., Ehleringer, H. B., Domingues, J. R., Berry, T. F., Ishida, J. A., Martinelli, L. A. 2006. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forest of the amazon basin, Brazil. *Biogeochemistry* 79: 251-274.
- Orshan, G. 1989. *Plant pheno-morphological studies in Mediterranean-type ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Ort, D. R. and Baker, N. R. 2002. A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis? *Current Opinion in Plant Biology* 5: 193-198.
- Palo, R. T. and Robbins, C. T. 1991. *Plant chemical defenses against mammalian herbivores*. CRC Press, Inc., Boca Raton.
- Paula, S. and Pausas, J. G. 2006. Leaf traits and resprouting ability in the Mediterranean basin. *Functional Ecology* 20: 941-947.
- Pearcy, R. W. and Bjorkman, O. 1983. Physiological effects. In: Lemon, E. R. (ed.), *CO₂ and Plants, the response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide*, pp 65-105, Westview Press, Colorado.
- Pessarakli, M. 2002. *Handbook of plant and crop physiology*. 2nd Ed. CRC Press.
- Pignatti, E. and Pignatti, S. 1999. Biodiversity in Mediterranean ecosystems. *Biodiversity in ecosystems: principles and case studies of different complexity levels*. Kratochwill, A. (ed). Kluwer Academic Publishers, pp 59-73.
- Pignatti, E., Pignatti, S., and Ladd, P. G. 2002. Comparison of ecosystems in the Mediterranean Basin and Western Australia. *Plant Ecology* 163, pp 177-186.
- Polster, J., Dithmar, H., Burgmeister, R., Friedemann, G. and Feutch, W. 2006. Flavonoids in plant nuclei: detection by laser microdissection and pressure catapulting (LMPC), in vivo staining, and UV-visible spectroscopic titration. *Physiologia Plantarum* 128: 163-174.
- Pons, T. L. and Pearcy, R. W. 1994. Nitrogen reallocation and photosynthetic acclimation in response to partial shading in soybean plants. *Physiologia Plantarum* 92 (4): 636-644.
- Pons, T. L., Van der Werf, A. and Lambers, H. 1994. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of inherently slow- and fast-growing species: possible explanations for observed differences. In:

-Βιβλιογραφία-

- Roy, J. and Garnier, E. (Eds). A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions. SPB Academic. The Hague, pp 61-67.
- Ponton, S., Flanagan, L. B., Alstad, K. P., Johnson, B. G., Morgenstern, K., Kljun, N., Black, T. A and Barr, A. G. 2006. Comparison of ecosystem water-use efficiency among Douglas-fir forest, aspen forest and grassland using eddy covariance and carbon isotope techniques. *Global Change Biology* 12: 294-310.
- Poorter, H. and Evans, J. R. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of plants that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116: pp 27-37, Springer-Verlag.
- Poorter, H and Garnier, E. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its component. In: Handbook of functional plant ecology (Pugnaire F. I. and Valladares, F. eds) pp 81-120, Marcel Dekker, New York.
- Poorter, H. 1993. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetation* 104/105: 77-97. Rozema, J., Lambers, H., van de Geijn, S. C. and Cambridge, M. L. (eds.). Carbon and Biosphere. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- Prior, L. D., Eamus, D. and Bowman, D. M. J. S. 2003. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology* 17: 504-515.
- Quilici, A and Medina, E. 1998. Photosynthesis-nitrogen relationships in pioneer plants of disturbed tropical montane forest sites. *Photosynthetica* 35 (4): 525-534.
- Read, J. and Sanson, G. D. 2003. Characterizing sclerophylly: the mechanical properties of a diverse range of leaf types. *New Phytologist* 160: 81-99.
- Reich, P. B., Uhl, C., Walters, M. B. and Ellsworth, D.S. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia* 86: 16-24.
- Reich, P. B., Walters, M. B., Ellsworth, D. S. and Uhl, C. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities. *Oecologia* 97: 62-72.
- Reich, P. B., Walters, M. B. and Ellsworth, D. S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 94: pp 13730-13734.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M. B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J. C. and Bowman, W. D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80 (6): 1955-1969.
- Reich, P. B., Koike, T., Gower, S. T. and Schoettle, A. W. 1995. Causes and consequences of variation in conifer leaf life-span. In: *Ecophysiology of coniferous forests*, W. K. Smith and T. M. Hinckley (eds). Academic Press, San Diego, pp 225-254.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M. and Walters, M. B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Science* 164(3): 143-164.
- Ridge, I. 2002. *Plants*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- Riipi, M., Ossipov, V., Lempa, K., Haukioja, J., Koricheva, J., Ossipova, S., Pihlaja, K. 2002. Seasonal changes in birch leaf chemistry: are there trade-offs between leaf growth and accumulation of phenolics? *Oecologia* 130: 380-390.
- Ripullone, F., Grassi, G., Lauteri, M. and Borghetti, M. 2003. Photosynthesis-nitrogen relationships: interpretation of different patterns between *Pseudotsuga menziesii* and *Populus x euroamericana* in a mini-stand experiment. *Tree Physiology* 23: 137-144.
- Roberts, J. K. M. and Pang, M. K. L. 1992. Estimation of ammonium ion distribution between cytoplasm and vacuole using nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Plant Physiology* 100: 1571-1574.
- Roberts, M. R. and Paul, N. D. 2006. Seduced by the dark side: interacting molecular ecological perspectives on the influence of light on plant defence against pests and pathogens. *New Phytologist* 170: 677-699.

-Βιβλιογραφία-

- Roggy, J.C., Prevost, M. F., Gourbiere, F., Casabianca, H., Garbave, J. and Domenach, A. M. 1999. Leaf natural ¹⁵N abundance and total nitrogen concentration as potential indicators of plant Nitrogen nutrition in legumes and pioneer species in a rainforest of French Guiana. *Oecologia* 120: 171-182.
- Rosenthal, G. A. and Berenbaum, M. R. 1991. *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*, Academic Press, New York.
- Rost, T. L., Barbour, M. G., Stocking, C. R. and Murphy, T. M. 1998. *Plant Biology*. Wadsworth Publishing Company.
- Rundel, P. W. 1998. Landscape disturbance in Mediterranean-Type ecosystems: An Overview. In: *Landscape disturbance and biodiversity in Mediterranean-type ecosystems*. Ecological Studies, 136. Rundel, P. W., Montenegro, G., and Jaksic, F. M. (eds). Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, pp 3-22.
- Rundel, P. W. and Yoder, B. J. 2008. Ecophysiology of Pinus. In: *Ecology and biogeography of Pinus*. Richardson, D. M. (ed). Cambridge University Press.
- Ryan, M. G. and Yoder, B. J. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience* 47: 235-242.
- Salleo, S., Nardini, A. and Lo Gullo, M. A. 1997. Is sclerophylly of Mediterranean evergreens an adaptation to drought? *New Phytologist* 135: 603-612.
- Sanches, M. C., Ribeiro, S. P., Dalvi, V. C., Barbosa da Silva Junior M., Caldas de Sousa H. and Pires de Lemos-Filho, J. 2010. Differential leaf traits of a neotropical tree *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythydaceae): comparing saplings and emergent trees. *Trees* 24: 79-88.
- Schenke, M. K. 1998. Nitrogen use in vegetable crops in temperate climates. *Horticultural reviews* 22. Janick, J. (Ed). John Wiley & Sons, Inc. pp 185 – 223.
- Schulze, E. –D. and Cadwell, M. M. 1995. *Ecophysiology of photosynthesis*. New York, Springer.
- Schulze, E. –D., Kelliher F. M., Korner, C., Lloyd, J. and Lenning, P. 1994. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. *Annual Review Ecology System* 25: 629-660.
- Schulze, E. –D., Beck, E. and Muller-Hohenstein, K. 2005. *Plant Ecology*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.
- Schweitzer, J. A., Madrich, M. D., Bailey, J. K., LeRoy, G. J., Fischer, D. G., Rehill, B. J. Lindroth, R. L., Hagerman, A. E., Wooley, S. C., Hart, S. C. and Whitham, T. G. 2008. From genes to ecosystems: the genetic basis of condensed tannins and their role in nutrient regulation in a *Populus* model system. *Ecosystems* 11: 1005-1020.
- Seibt, U., Rajabi, A., Griffiths, H. and Berry, J. A. 2008. Carbon isotopes and water use efficiency: sense and sensitivity. *Oecologia* 155: 441-454.
- Seigler, D. S. 1998. *Plant Secondary Metabolism*. Kluwer Academic Publishers.
- Sestak, Z. 1985. *Photosynthesis during leaf development*. Boston, Dordrecht.
- Sheriff, D.W., 1992. Nitrogen nutrition, growth and gas exchange of *Eucalyptus camaldulensis*, and *Eucalyptus globulus* seedlings. *Australian Journal of Plant Physiology* 19, 637-652.
- Smillie, R. M. and Hetherington, S. E. 1999. Photoabatement by anthocyanin shields photosynthetic systems from light stress. *Photosynthetica* 36: 451-463.
- Smirnoff, N. and Stewart, G. R. 1985. Nitrate assimilation and translocation by higher plants: comparative physiology and ecological consequences. *Physiology of Plants* 64: 133-140.
- Sperry, J. S., Meinzer, F. C. and McCulloh, K. A. 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* 31:632-645.
- Steyn, W. J., Wand, S. J. E., Holcroft, D. M. and Jacobs, G. 2002. Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection. *New Phytologist* 155: 349-361.

- Stitt, M. and Schulze, D. 1994. Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology. *Plant Cell and Environment* 17 (5): 465-487.
- Stock, W. D. and Evans, J. R. 2006. Effects of water availability, nitrogen supply and atmospheric CO₂ concentrations on plant nitrogen natural abundance values. *Functional Plant Biology* 33: 219-227.
- Swap, R. J., Aranibar, J. N., Dowty, P. R., Gilhooly III, W. P., Macko, S. A. 2004. Natural abundance of ¹³C and ¹⁵N in C₃ and C₄ vegetation of southern Africa: patterns and implications. *Glob. Chang. Biol.* 10: 350-358.
- Sumbele, S. A., Fotelli, M. N., Nikolopoulos, D., Tooulakou, G., Liakoura, V., Liakopoulos, G., Adams, M. A. and Karabourniotis, G. 2010. Nitrogen/Phenolics ratio: an essential component of the leaf economic spectrum. Article submitted to *American Journal of Botany*.
- Taiz, L. and Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. 4th Ed. Sinauer Associates.
- Tenhunen, J.D., Serra, A. S., Harley, P.C., Dougherty, R. L. and Reynolds, J. F. 1990. Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyllous shrubs during summer drought. *Oecologia* 82: 381-393.
- Terashima, I. and Hikosaka, K. 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell and Environment* 18: 1111-1128.
- Thompson, J. D. 2005. *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press.
- Touraine, B. 2004. Nitrate Uptake by roots - Transporters and root development Nitrogen acquisition and assimilation in higher plants. Amancio, S. and Stulen, I. (eds). *Plant Ecophysiology* 3, pp 1-34. Kluwer Academic Publishers.
- Τρίγκας Π. 2009. Σημειώσεις Βιοποικιλότητας Μεσογειακών Οικοσυστημάτων. Αθήνα, εκδόσεις Γ.Π.Α.
- Turner, I. M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rainforest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Usuda, H. and Shimogawara, K. 1998. The effects of increased atmospheric CO₂ on growth, carbohydrates and photosynthesis in radish, *Raphanus sativus*. Photosynthesis: mechanisms and effects. Proceedings of the XIth congress on photosynthesis Budapest, Hungary, August 17-22, 1998. Garab, G. (ed). Kluwer Academic Publishers, pp 4031-4034.
- Wallenda, T., Stober, C., Högbohm, L., Schinkel, H., George, E., Högberg, P. and Read, D. J. 2000. Nitrogen uptake processes in roots and mycorrhizas. In: carbon and nitrogen cycling in European Forest Ecosystems. Schulze, E. –D. (ed). Springer-Verlag, Heidelberg, pp 122-143.
- Warren, C. R. and Adams, M. A. 2006. Internal conductance does not scale with photosynthetic capacity: implications for carbon isotope discrimination and the economics of water and nitrogen use in photosynthesis. *Plant Cell and Environment* 29: 192-201.
- Waterman, P. G. and Mole, S. 1994. *Analysis of Phenolic Plant Metabolites*. Methods in Ecology. Blackwell Scientific Publications.
- Werner, C. 2000. Evaluation of structural and functional adaptations of Mediterranean macchia species to drought stress with emphasis on the effects of photoinhibition on whole-plant carbon gain. PhD Thesis. University of Bielefeld.
- Werner, C. and Maguas, C. 2010. Carbon isotope discrimination as a tracer of functional traits in a Mediterranean macchia plant community. *Functional Plant Biology* 37: 467-477.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Wink, M. 1999. *Biochemistry of plant secondary metabolism*. Annual Plant Reviews 2. Sheffield Academic Press.
- Witkowski, E. T. F. and Lamont, B. B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486-493.
- Woodward, J. 2009. *The physical geography of the Mediterranean*. Oxford University Press.

-Βιβλιογραφία-

- Wright, I. J., Reich, P. B. and Westoby, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low- rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Journal of Ecology* 90 (3): 534-543.
- Wright, I. J., Reich, B. P., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Zhang, J.W., Marshall, J.D., 1994. Population differences in water use efficiency of well-watered and water-stressed western larch seedlings. *Canadian Journal of Forestry Research* 24, 92-99.

