



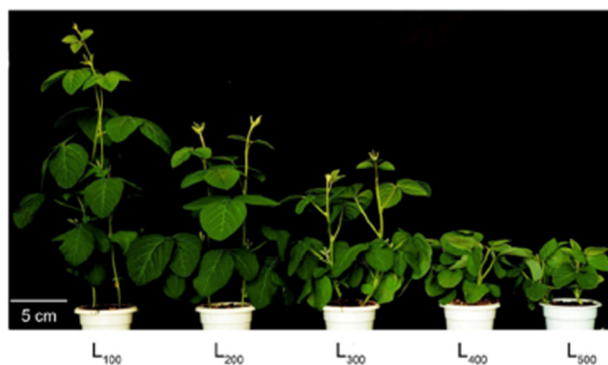
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ  
ΠΑΤΡΩΝ  
UNIVERSITY OF PATRAS

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΠΑΤΡΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

**ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑ: ΠΑΡΑΓΟΝΤΑΣ  
ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΚΑΙ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ ΤΩΝ  
ΦΥΤΩΝ**



**ΚΑΤΡΙΤΖΟΓΛΟΥ ΑΝΔΡΟΝΙΚΗ, ΠΑΦΙΩΛΗ ΜΑΡΙΑΝΝΑ**

**ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ: ΓΕΩΡΓΙΟΣ ΖΕΡΒΟΥΔΑΚΗΣ**

**ΑΜΑΛΙΑΔΑ 2022**

## **Ευχαριστίες**

Με την ολοκλήρωση της πτυχιακής μας εργασίας θα θέλαμε να ευχαριστήσουμε όσους συνέβαλαν στην εκπόνησή της.

Αρχικά, ευχαριστούμε θερμά από κοινού, τον επιβλέποντα καθηγητή Γεώργιο Ζερβουδάκη για την ανάθεση της πτυχιακής εργασίας, την εμπιστοσύνη που μας έδειξε αλλά και για την στήριξη και την καθοδήγηση του σε όλα τα στάδια της συγγραφής.

Επίσης θα θέλαμε να ευχαριστήσουμε το τμήμα Γεωπονίας για την συνολική ακαδημαϊκή μας πορεία και την επιστημονική και τεχνολογική συγκρότηση κατά τα χρόνια φοίτησης μας.

Τέλος ευχαριστούμε ξεχωριστά τις οικογένειες μας και το κοντινό μας περιβάλλον για την αμέριστη στήριξη και την αγάπη που μας προσέφεραν κατά την διάρκεια των σπουδών μας.

## Περίληψη

Η ηλιακή ακτινοβολία είναι αδιαμφισβήτητα ένας από τους πιο καθοριστικούς παράγοντες ανάπτυξης αλλά και καταπόνησης των φυτών. Αρχικά, στο πρώτο κεφάλαιο της παρούσας πτυχιακής εργασίας περιγράφεται εκτενώς η ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία και το φάσμα της αλλά και άλλες έννοιες που μας βοηθούν να αντιληφθούμε καλύτερα το πώς επηρεάζει τα φυτά. Μερικές από αυτές τις έννοιες είναι οι νόμοι της ακτινοβολίας, η φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία (PAR) και οι μορφές της ακτινοβολίας και το ενεργειακό ισοζύγιο. Στο δεύτερο κεφάλαιο αποτυπώνεται η επίδραση της ηλιακής ακτινοβολίας στη φωτοσύνθεση, την αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών. Ειδικότερα, περιγράφονται η φωτοσύνθεση και οι διάφορες χρωστικές, ο διαχωρισμός φωτοαυτότροφων και φωτοετερότροφων οργανισμών, αλλά και οι χρωστικές που παίζουν σημαντικό ρόλο δηλαδή οι χλωροφύλλες, τα καροτενοειδή και οι φυκομπιλίνες. Τέλος, αφού παρουσιάζεται η επίδραση του φωτός στην ανάπτυξη, δίνονται συγκεκριμένα παραδείγματα με την θετική επίδραση του φωτός. Χαρακτηριστικά παραδείγματα είναι: η επίδραση της ακτινοβολίας στα φωτοσυνθετικά χαρακτηριστικά φυτών σόγιας, στην ανάπτυξη του *Arabidopsis thaliana*, στην ανάπτυξη του φασκόμηλου κλπ.

Στο τρίτο κεφάλαιο περνάμε στον αντίποδα, δηλαδή στην καταπόνηση που προκαλεί η ηλιακή ακτινοβολία στα φυτά. Αρχικά αναπτύσσονται έννοιες για την καλύτερη κατανόηση της αρνητικής επίδρασης, όπως η καταπόνηση από αβιοτικούς παράγοντες, η ευοίωη και δυσοίωη καταπόνηση, οι βλάβες αλλά και τα στάδια αντίδρασης έναντι στην καταπόνηση. Ύστερα ακολουθεί η ανάλυση της επίδρασης της υπεριώδους ακτινοβολίας στα φυτά, με το ενδιαφέρον να επικεντρώνεται στην UV-A και την UV-B ακτινοβολία. Τέλος, περιγράφονται οι μεταβολίτες, οι φαινολικές ενώσεις, τα φλαβονοειδή και οι ξανθοφύλλες και ο ρόλος τους στην καταπόνηση και οι φυτορμόνες καθώς και αυτές με την σειρά τους είναι παράγοντες καθοριστικής σημασίας όσον αφορά το στρες στα φυτά.

**Λέξεις κλειδιά:** ηλιακή ακτινοβολία, φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία (PAR), ανάπτυξη φυτών, καταπόνηση φυτών, αβιοτική καταπόνηση, υπεριώδης ακτινοβολία, μεταβολίτες, φυτορμόνες.

## **Abstract**

Solar radiation is undoubtedly one of the crucial factors not only for the plant growth but for the plant stress, too. Initially, the first chapter of this dissertation describes in detail the electromagnetic radiation and its spectrum, as well as other concepts that help us to understand how radiation affects plants. Some of these concepts are the laws of radiation, the photosynthetically active radiation (PAR) and the forms of radiation and the energy balance. The second chapter describes the effect of solar radiation in photosynthesis and plant growth. In particular, photosynthesis and the various photosynthetic pigments are described, namely chlorophylls, carotenoids and phycobilins. Finally, specific examples are given about the positive effect of light, such as: the effect of radiation in the photosynthetic characteristics of soybean plants, the growth of *Arabidopsis thaliana*, the growth of sage etc.

The third chapter deals with the stress caused by solar radiation on plants. Concepts are described for the better comprehension of the negative effect, such as the abiotic stress, the eu-stress and dis-stress, the provoked damages, and the stages of plant response against stress. Subsequently the effect of ultraviolet radiation in plants is presented, focusing on UV-A and UV-B radiation. Finally, the metabolites, phenolic compounds, flavonoids and xanthophylls such as the phytohormones and their role in light stress are described.

**Keywords:** solar radiation, photosynthetically active radiation (PAR), plant growth, plant stress, abiotic stress, ultraviolet radiation, metabolites, phytohormones.

## Περιεχόμενα

1. Ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία και φως.....	7
1.1. Η ηλιακή ακτινοβολία.....	7
1.2. Ηλιακή σταθερά.....	7
1.3. Το φάσμα της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας.....	8
1.4. Οι νόμοι της ακτινοβολίας.....	10
1.5. Η Φωτοσυνθετικά Ενεργή Ακτινοβολία.....	12
1.6. Η μεταφερόμενη ποσότητα ενέργειας.....	13
1.7. Οι μορφές της ακτινοβολίας και το ενεργειακό ισοζύγιο.....	13
2. Η επίδραση του φωτός στην φωτοσύνθεση, την αύξηση και την ανάπτυξη φυτών.....	16
2.1. Η απορρόφηση της ακτινοβολίας από τα φυτά.....	16
2.2. Η επίδραση της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη των φυτών.....	20
2.2.1 Φωτοπεριοδισμός.....	21
2.2.2. Φωτοτροπισμός.....	21
2.2.3. Φωτομορφογένεση.....	22
2.3. Επίδραση της έντασης της ακτινοβολίας στην φυσιολογία και την μορφολογία των φυτών.....	24
2.4. Παραδείγματα της επίδρασης της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη διάφορων ειδών φυτών.....	28
2.4.1. Η επίδραση της έντασης της ακτινοβολίας στα φωτοσυνθετικά χαρακτηριστικά φυτών σόγιας...	28
2.4.2. Η επίδραση της έντασης της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη του <i>Arabidopsis thaliana</i> .....	29
2.4.3. Η επίδραση της έντασης της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη του φασκόμηλου.....	30
2.4.4. Η επίδραση του φάσματος της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη της τριανταφυλλιάς.....	31
2.4.5. Η επίδραση του φάσματος της ακτινοβολίας στην φυσιολογική απόκριση του φυτού <i>Arabidopsis</i> <i>thaliana</i> .....	33
3. Η ακτινοβολία ως παράγοντας καταπόνησης των φυτών.....	34

3.1.	Η αβιοτική καταπόνηση των φυτών.....	34
3.2.	Η ένταση της ακτινοβολίας και η επίδραση της στα φυτά.....	37
3.3.	Η υπεριώδης ακτινοβολία και η καταπόνηση των φυτών.....	38
	3.3.1. Η επίδραση της UV-A ακτινοβολίας στα φυτά....	40
	3.3.2. Η επίδραση της UV-B ακτινοβολίας στα φυτά ...	41
3.4.	Οι μεταβολίτες και ο ρόλος τους στην καταπόνηση των φυτών.....	44
3.5.	Οι φυτορμόνες και η σχέση τους με την καταπόνηση του φωτός στα φυτά.....	46
	<b>ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....</b>	<b>48</b>

# 1. Ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία και φως

## 1.1 Η ηλιακή ακτινοβολία

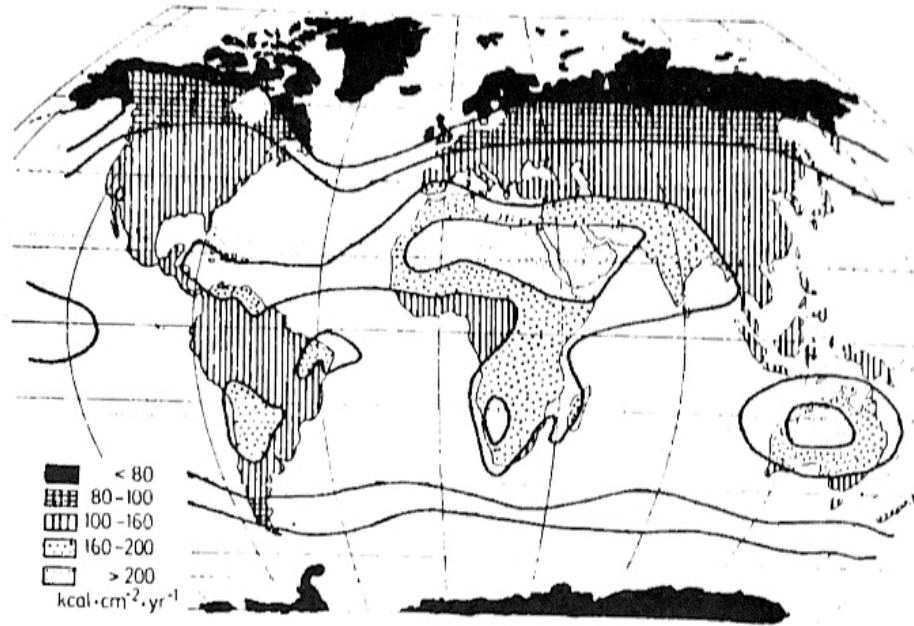
Η ενέργεια είναι μια έννοια ταυτισμένη με την ύπαρξη της ζωής στον πλανήτη. Όλα τα έμβια όντα εξαρτώνται από την ενέργεια για να παραμείνουν ζωντανά. Η ενέργεια που λαμβάνουν προέρχεται είτε από τον ήλιο είτε από την τροφή τους. Η ηλιακή ενέργεια αποτελεί την κύρια πηγή ζωής των αυτότροφων οργανισμών. Τα φυτά προσλαμβάνουν την απαραίτητη ενέργεια από τον ήλιο μέσω της φωτοσύνθεσης.

Ταυτόχρονα, η ύπαρξη φωτός παίζει πολύ σημαντικό ρόλο στην ανάπτυξη των φυτών, σε ένα ευρύ φάσμα πολλών διεργασιών, από τη βλάστηση τη φωτοσύνθεση, μέχρι και την ανάπτυξη των καρπών. Επίσης, η ηλιακή ακτινοβολία δημιουργεί το ιδανικό θερμικό περιβάλλον για τη διατήρηση των βιολογικών διεργασιών και συντελεί καθοριστικά στην κυκλοφορία του νερού στην επιφάνεια της γης αλλά και μεταξύ της γης και της ατμόσφαιρας.

## 1.2 Ηλιακή σταθερά

Η φωτεινή ενέργεια που απελευθερώνεται από τον ήλιο προκύπτει από πυρηνικές αντιδράσεις, κυρίως από τη μετατροπή του υδρογόνου σε ήλιο. Κατά τη μετατροπή αυτή χάνεται μια μεγάλη ποσότητα μάζας και απελευθερώνονται τρομακτικά ποσά ενέργειας. Η ηλιακή ενέργεια που φτάνει στο εξώτατο όριο της γήινης ατμόσφαιρας ονομάζεται ηλιακή σταθερά (solar constant) και είναι ίση με  $1,39 \text{ kW m}^{-2}$ . Από αυτό το ποσό ενέργειας μόνο το 47% κατά μέσο όρο φτάνει στη επιφάνεια της γης. Αυτό οφείλεται στο ότι τα σύννεφα αντανακλούν προς το διάστημα ένα σημαντικό μέρος της ηλιακής ακτινοβολίας και παράλληλα τα διάφορα συστατικά της ατμόσφαιρας απορροφούν ορισμένα μήκη κύματος.

Η απόσταση που διανύουν οι ηλιακές ακτίνες καθορίζεται και από το γεωγραφικό πλάτος αλλά και το υψόμετρο μιας περιοχής και έτσι μεταβάλλεται το κλάσμα της ηλιακής σταθεράς που φθάνει σε κάθε περιοχή της Γης. Κατά αυτόν τον τρόπο, οι περιοχές κοντά στον Ισημερινό γίνονται δέκτες μεγαλύτερων κλασμάτων ηλιακής σταθεράς αφού έχουν μικρό γεωγραφικό πλάτος και μικρή νέφωση σε σχέση με περιοχές με μεγαλύτερα γεωγραφικά πλάτη (Καραμάνος, 2012).



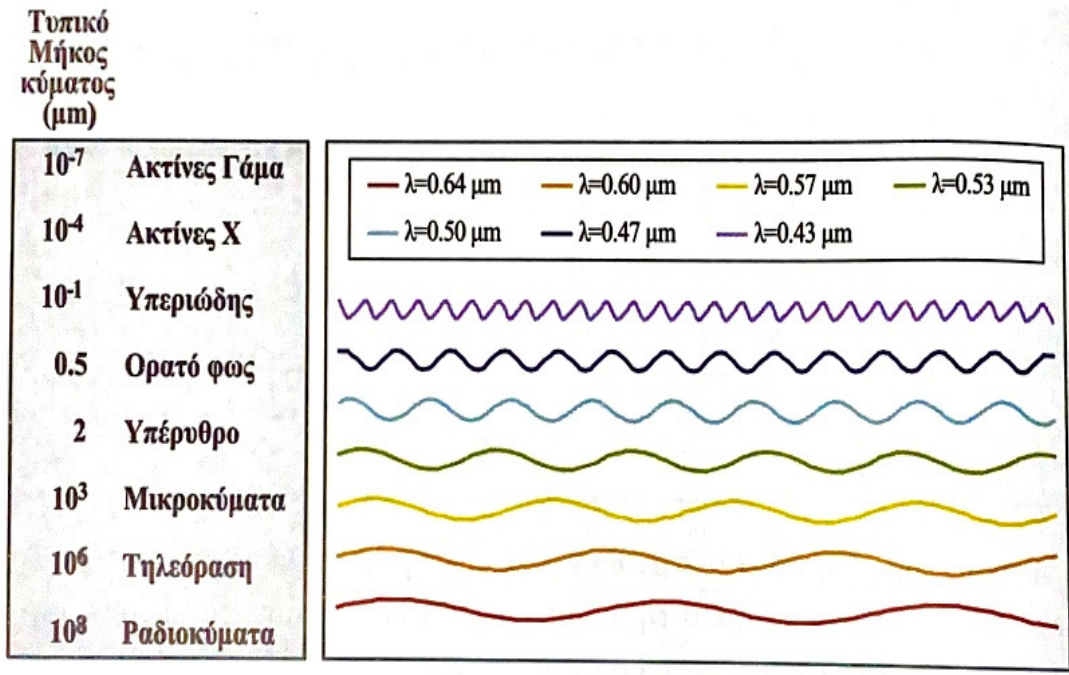
Εικόνα 1. Η ετήσια μέση τιμή της προσπίπτουσας ηλιακής ενέργειας στα μήκη κύματος 300-2200 nm στην επιφάνεια διαφόρων περιοχών της γης (Καραμάνος, 2012)

### 1.3 Το φάσμα της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας

Το φως είναι μια μορφή ηλεκτρομαγνητικής ενέργειας και ονομάζεται επίσης ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία. Ως ακτινοβολία ορίζεται η μεταφορά ενέργειας με τη μορφή ηλεκτρομαγνητικών κυμάτων τα οποία μοιάζουν θα έλεγε κανείς με τα κύματα που δημιουργούνται στην επιφάνεια μια λίμνης όταν ρίξουμε μια πέτρα. Συγχρόνως, όλοι οι τύποι ακτινοβολίας (ραδιοκύματα, ακτίνες X, κύματα θερμότητας) ταξιδεύουν μέσω του κενού με ταχύτητα 300000 km/sec. Όπως και τα κύματα στη λίμνη μετά από την ρίψη της πέτρας, έτσι και τα ηλεκτρομαγνητικά κύματα έχουν διάφορα μήκη κύματος, όπου μήκος κύματος καλείται η απόσταση από τη μια κορυφή κύματος μέχρι την επόμενη.

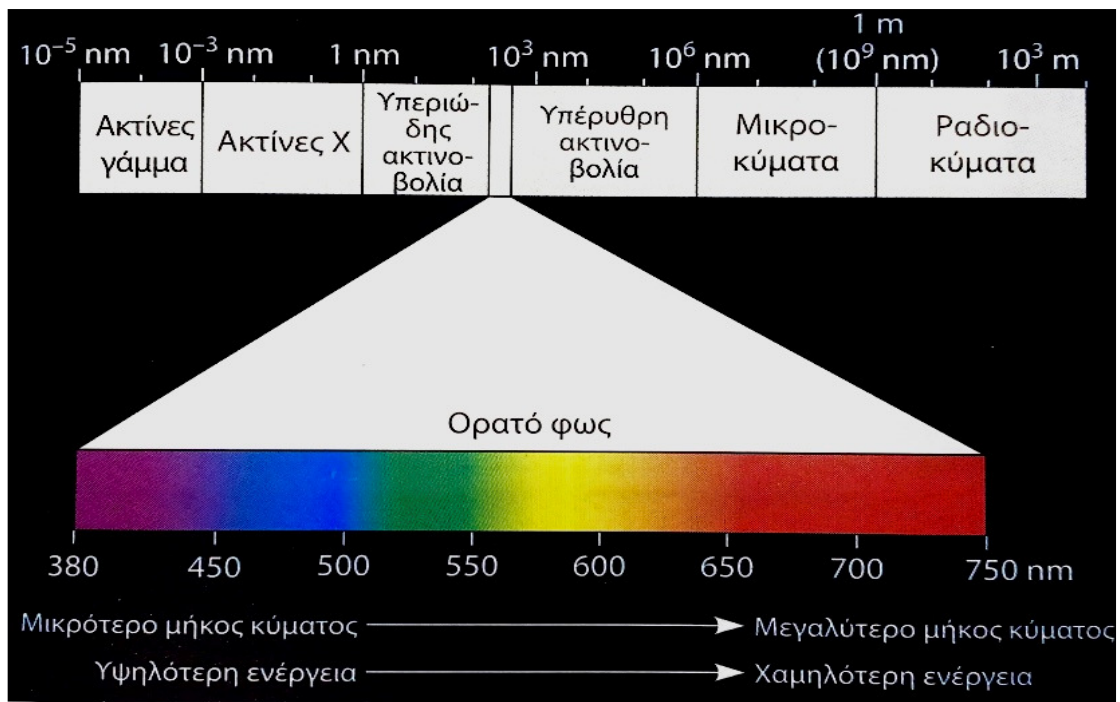
Υπάρχουν μήκη ηλεκτρομαγνητικών κυμάτων όπου ξεπερνούν το χιλιόμετρο και ονομάζονται ραδιοκύματα και μήκη μικρότερα του ενός νανομέτρου που ονομάζονται ακτίνες γάμμα. Το συνολικό εύρος που εκτείνεται από τις ακτίνες γάμμα μέχρι τα ραδιοκύματα, ονομάζεται ηλεκτρομαγνητικό φάσμα. Τις περισσότερες φορές, το μήκος που είναι σημαντικό για τις εφαρμογές στην ατμόσφαιρα ορίζεται από τα 10 nm έως τα 10000 nm, το οποίο αποτελεί ένα πολύ μικρό κομμάτι από ολόκληρο το ηλεκτρομαγνητικό φάσμα. Ωστόσο για την ζωή, το πιο σημαντικό κομμάτι του φάσματος αποτελείται από ένα ακόμη πιο μικρό τμήμα του όπου εκτείνεται από τα 360 nm έως τα 750 nm.





Εικόνα 2. Οι φασματικές περιοχές της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας (Μπαλτάς, 2013).

Το ορατό φως λέγεται και λευκό φως καθότι έτσι αναγνωρίζεται από το ανθρώπινο μάτι και αποτελείται από μια σειρά χρωμάτων το καθένα από τα οποία αντιστοιχεί σε ένα συγκεκριμένο φάσμα μηκών κύματος. Παρατηρώντας το ορατό φως υπό ένα πρίσμα, διαιρείται στα χρώματα του ουράνιου τόξου με το κόκκινο να έχει το μεγαλύτερο μήκος κύματος έως και το βιολετί το οποίο έχει το μικρότερο μήκος κύματος. Κοντά στο φάσμα του κόκκινου χρώματος, είναι η υπέρυθη ακτινοβολία που έχει μεγαλύτερο μήκος κύματος, η οποία δεν είναι ορατή αλλά γίνεται αισθητή στον άνθρωπο ως θερμότητα. Αντιθέτως, κοντά στο φάσμα του βιολετί χρώματος βρίσκονται τα αόρατα κύματα της υπεριώδους ακτινοβολίας, τα οποία μπορούν να προκαλέσουν ηλιακά εγκαύματα. Ανεξάρτητα από την κατηγοριοποίηση όλων των μηκών κύματος της ακτινοβολίας σε χρώματα καταλήγουμε στο ότι η συμπεριφορά τους είναι παρόμοια (Μπαλτάς, 2013).



Εικόνα 3. Το ηλεκτρομαγνητικό φάσμα υπό ένα πρίσμα (Campbell et al, 2008)

## 1.4 Οι νόμοι της ακτινοβολίας

Οι ιδιότητες του φωτός μπορούν να εξηγηθούν αν κάποιος αντιληφθεί το φως ως κύμα, όμως ορισμένα χαρακτηριστικά του δείχνουν πως αποτελείται από διακριτά σωματίδια, τα λεγόμενα φωτόνια. Τα φωτόνια ενώ δεν είναι χειροπιαστά αντικείμενα, συμπεριφέρονται σαν να είναι αφού εμπεριέχουν συγκεκριμένη ποσότητα ενέργειας, η οποία είναι αντιστρόφως ανάλογη του μήκους κύματος του φωτός. Πιο συγκεκριμένα, όσο μικρότερο είναι το μήκος κύματος της ακτινοβολίας τόσο περισσότερη ενέργεια περιέχει κάθε φωτόνιό της. Ως επακόλουθο, ένα φωτόνιο κυανού φωτός έχει περίπου διπλάσια ποσότητα ενέργειας από αυτή ενός φωτονίου ερυθρού φωτός (Campbell et al, 2008).

Όταν οποιαδήποτε μορφή ηλεκτρομαγνητικής ενέργειας απορροφηθεί από ένα αντικείμενο, τα σωματίδια (ηλεκτρόνια) του αντικειμένου διεγείρονται με συνέπεια την αύξηση των μοριακών κινήσεων και την αύξηση της θερμοκρασίας. Έτσι, οι ταχύτατες δονήσεις των υπερβολικά καυτών μορίων στον ήλιο δημιουργούν τα ηλεκτρομαγνητικά κύματα που ταξιδεύουν μέσω του κενού και εφόσον απορροφηθούν αυξάνουν την μοριακή κίνηση άλλων ομάδων μορίων συμπεριλαμβάνοντας και εκείνα που αποτελούν την ατμόσφαιρα, την εδαφική και θαλάσσια επιφάνεια της γης, ακόμα και το ανθρώπινο σώμα.

Παρόλο που ο ήλιος είναι η μοναδική πηγή ακτινοβολούμενης ενέργειας, όλα τα αντικείμενα ακτινοβολούν συνεχώς ενέργεια σε συγκεκριμένα μήκη κύματος. Η εκπομπή ακτινοβολίας μικρών μηκών κύματος γίνεται από θερμά αντικείμενα όπως ο ήλιος. Αντίθετα, τα περισσότερα αντικείμενα σε συνήθεις θερμοκρασίες, όπως στην γήινη επιφάνεια και την ατμόσφαιρα, εκπέμπουν ακτινοβολία μακρών κυμάτων. Η γη

εκπέμπει ακτινοβολία σε μήκη κύματος έως 10μm(υπέρυθρη) ενώ ο ήλιος ακτινοβολεί τη μέγιστη ενέργεια στα 0,5 μm(ορατό φάσμα).Συνεπώς, η μέγιστη ακτινοβολία που εκπέμπεται από τη γη είναι σε μήκη κύματος περίπου 20 φορές μεγαλύτερα από εκείνα που εκπέμπονται από τον ήλιο γι' αυτό και αναφέρουμε την ακτινοβολία της γης ως ακτινοβολία μακρών κυμάτων και αυτή του ήλιου ως ακτινοβολία μικροκυμάτων. Αυτή η αρχή περιγράφεται από το νόμο της μετατόπισης του Wien

$$\lambda_m = \frac{2897}{T}$$

όπου  $\lambda_m$  το μήκος κύματος σε μm και όπου T η θερμοκρασία του σώματος σε Kelvin (Μπαλτάς, 2013)

Η μικρού μήκους και η μεγάλου μήκους ακτινοβολία διαφέρουν στη θερμοκρασία των σωμάτων από όπου προέρχονται ως θερμικές εκπομπές. Τα θερμότερα αντικείμενα εκπέμπουν περισσότερη ενέργεια στο σύνολο τους ανά μονάδα επιφάνειας συγκριτικά με την ενέργεια που εκπέμπουν τα ψυχρότερα αντικείμενα. Σύμφωνα με τον νόμο του Stephan - Boltzmann

$$E = \sigma T^4$$

όπου E η ένταση ακτινοβολίας μέλανος σώματος, σ η σταθερά Stefan – Boltzmann που ισούται με  $5,67 \cdot 10^{-8} \text{ Wm}^{-2} \text{ K}^{-4}$  και T η θερμοκρασία του σώματος σε Kelvin (Καραμάνος, 2012; Μπαλτάς, 2013).

Η θερμική εκπομπή ενός μαύρου σώματος εξαρτάται από τη θερμοκρασία του. Ως εκ τούτου, η ακτινοβολία μικρού μήκους αντιστοιχεί στη θερμική εκπομπή σωμάτων με θερμοκρασίες περίπου στους 6600°K όπου είναι ανάλογες με αυτές στην επιφάνεια του ήλιου ενώ η ακτινοβολία μεγάλου μήκους αντιστοιχεί στη θερμική εκπομπή σωμάτων με θερμοκρασίες περίπου 300°K όπου είναι αντίστοιχες με αυτές των φυσικών σωμάτων στην επιφάνεια της γης (Καραμάνος, 2012). Σαν παράδειγμα του νόμου Stefan–Boltzmann έχουμε την αντίδραση ενός μετάλλου στην έκθεση σε μεγάλη θερμότητα, που έχει ως αποτέλεσμα να παραχθεί λευκή πυράκτωση. Ύστερα, όταν το μέταλλο παγώνει, εκπέμπει περισσότερη ενέργεια σε μεγαλύτερα μήκη κύματος και έτσι το λευκό χρώμα μετατρέπεται σε κόκκινο. Στο τελευταίο στάδιο δεν εκπέμπεται φως, αλλά υπέρυθρη ακτινοβολία η οποία γίνεται αντιληπτή, αν πλησιάσει κανείς το μέταλλο, με την μορφή της θερμότητας.

Καλοί απορροφητές της ακτινοβολίας είναι τα αντικείμενα που επίσης είναι και καλοί πομποί. Θεωρητικά, ο ιδανικός απορροφητής και πομπός είναι ένα αντικείμενο γνωστό ως μαύρο σώμα (blackbody). Η μαύρη σκόνη άνθρακα που αντανακλά πολύ λίγο φως στο ορατό φάσμα και αυτό το καθιστά ως ιδανικό μέσω απορρόφησης, έδωσε το συγκεκριμένο όνομα. Ωστόσο, τα blackbodies δεν είναι απαραίτητο να είναι μαύρου χρώματος, απλώς πρέπει να απορροφούν και να εκπέμπουν όλη την ακτινοβολία για τις αντίστοιχες θερμοκρασίες. Ο ήλιος και η επιφάνεια της γης θεωρούνται κατά

προσέγγιση μαύρα σώματα αφού απορροφούν και εκπέμπουν ακτινοβολία με απόδοση κοντά στο 100%. Όμως, τα αέρια της ατμόσφαιρας είναι εκλεκτικοί απορροφητές και πομποί της ακτινοβολίας. Η ατμόσφαιρα είναι σχεδόν διαφανής για ορισμένα μήκη κύματος, απορροφώντας λίγη ακτινοβολία ενώ για άλλα μήκη κύματος είναι σχεδόν αδιαφανής αφού απορροφά το μεγαλύτερο μέρος της εισερχόμενης ακτινοβολίας. Επιπλέον, στο ορατό φως που εκπέμπεται από τον ήλιο, η ατμόσφαιρα είναι διαφανής αφού η εισερχόμενη ακτινοβολία φτάνει στην επιφάνεια της γης (Μπαλτάς, 2013).

## 1.5 Η Φωτοσυνθετικά Ενεργή Ακτινοβολία

Περιοχή Φάσματος	$\lambda$ (nm)	% ολικής ενέργειας	Είδη επιδράσεων			
			Φωτοενεργειακές	Φωτορρυθμιστικές	Θερμικές	Καταστρεπτικές
Υπεριώδης	290-380	0-4	Ασήμαντη	Μέτρια	Ασήμαντη	Σημαντική
Φωτοσυνθετικά ενεργή	380-710	21-46	Σημαντική	Σημαντική	Σημαντική	Μέτρια
Υπέρυθρη	710-4000	50-79	Ασήμαντη	Σημαντική	Σημαντική	Ασήμαντη
Μεγάλου μήκους κύματος	> 3000		Ασήμαντη	Ασήμαντη	Σημαντική	Ασήμαντη

Εικόνα 4. Πίνακας απεικόνισης των διαφόρων περιοχών φάσματος της ηλιακής ακτινοβολίας και της σημασία τους στη ζωή των φυτών (Καραμάνος, 2012).

Σύμφωνα με την Εικόνα 4, η ακτινοβόλος ενέργεια που προσπίπτει στην επιφάνεια της γης διαφέρει σημαντικά από την ανάλογη στην εξώτατη ατμόσφαιρα, για τα διάφορα μήκη κύματος και αυτό αποδίδεται στον σκεδασμό ή στην απορρόφηση των διάφορων περιοχών του φάσματος από τα συστατικά της ατμόσφαιρας. Οι επιπτώσεις της υπεριώδους ακτινοβολίας στους ζωντανούς ιστούς εξουδετερώνονται διότι το στρώμα του στρατοσφαιρικού όζοντος απορροφά δραστικά αυτήν την ακτινοβολία. Επιπροσθέτως, το διοξείδιο του άνθρακα στην ατμόσφαιρα και οι υδρατμοί συμβάλλουν στην απορρόφηση της υπέρυθρης ακτινοβολίας προφυλάσσοντας τους ζωντανούς οργανισμούς από προβλήματα που μπορεί να προκύψουν από την έκθεση σε μεγάλες δόσεις (Καραμάνος, 2012).

Η ηλιακή ακτινοβολία καλύπτει όλο το φάσμα της ηλεκτρομαγνητικής ενέργειας, αλλά η ατμόσφαιρα που περικλύει την γή φιλτράρει την ηλιακή ακτινοβολία και επιτρέπει την διέλευση του ορατού, ενώ εμποδίζει το μεγαλύτερο μέρος της υπόλοιπης ακτινοβολίας από το να φτάσει στην επιφάνεια του πλανήτη. Ως αποτέλεσμα, το ορατό φάσμα της ακτινοβολίας το οποίο μπορούμε να αναγνωρίσουμε οπτικά, είναι παράλληλα το φάσμα εκείνο που δίνει ενέργεια στα φυτά για την φωτοσύνθεση (Campbell et al, 2008). Η φωτεινή ακτινοβολία που αναγνωρίζεται και

χρησιμοποιείται από τα φυτά είναι ανάμεσα στα 400 και τα 700nm, ενώ χρησιμοποιείται και η θερμική ακτινοβολία πέρα από τα 700nm. Ωστόσο, η σημαντική περιοχή για την λειτουργία της φωτοσύνθεσης είναι η ορατή περιοχή του φάσματος και ονομάζεται Φωτοσυνθετικά Ενεργή Ακτινοβολία (Photosynthetically Active Radiation), ευρέως διαδεδομένη ως PAR. Η ευαισθησία των φυτών είναι μεγαλύτερη στην περιοχή του κόκκινου, μεσαία στην περιοχή του μπλέ και μικρότερη στην περιοχή του πράσινου, αφού εκεί αντανακλούνται τα μήκη του πράσινου και για αυτό εμφανίζονται ως πράσινα (Μπαλτάς, 2013).

## **1.6 Η μεταφερόμενη ποσότητα ενέργειας**

Η ροή και η ένταση της ακτινοβολίας είναι μεγέθη που χρησιμοποιούνται για την μελέτη της ποσότητας ενέργειας που μεταφέρεται. Ως ροή της ακτινοβολίας (radiant flux – flux of radiation) ορίζεται η ισχύς της εκπομπής ή μεταφοράς ή πρόσληψης της ακτινοβολίας και εκφράζεται ως W. Ως ένταση της ακτινοβολίας (intensity – radiant intensity) ορίζεται το πηλίκο της ροής ακτινοβολίας που εκπέμπεται από μια πηγή ή από ένα στοιχείο της πηγής σε ένα στοιχειώδη κώνο που περιλαμβάνει τη δεδομένη διεύθυνση, δια της στερεάς γωνίας του κώνου αυτού. Επιπλέον, ως ροή ακτινοβολίας (irradiance) ορίζεται το πηλίκο της ροής ακτινοβολίας που προσπίπτει σε ένα απειροστό στοιχείο επιφάνειας που περιλαμβάνει το θεωρούμενο σημείο, δια της στοιχειώδους αυτής επιφάνειας και εκφράζεται σε  $W m^{-2}$ . Η πυκνότητα ροής της Φωτοσυνθετικά Ενεργού Ακτινοβολίας (PAR), εκφράζεται σε μονάδες πυκνότητας ροής φωτονίων φωτοσυνθετικής ακτινοβολίας ή αλλιώς PPF (Photosynthetic Photon Flux Density)  $\mu mol m^{-2} sec^{-1}$ . Επιπλέον, αρκετές φορές για την ορατή ακτινοβολία χρησιμοποιούνται οι μονάδες μέτρησης φωτισμού Lux (illumination), όπου ορίζεται ως το πηλίκο της φωτεινής ροής που προσπίπτει σε μια απειροστή στοιχειώδη επιφάνεια που περιλαμβάνει το θεωρούμενο σημείο, δια της στοιχειώδους αυτής επιφάνειας.

## **1.7 Οι μορφές της ακτινοβολίας και το ενεργειακό ισοζύγιο**

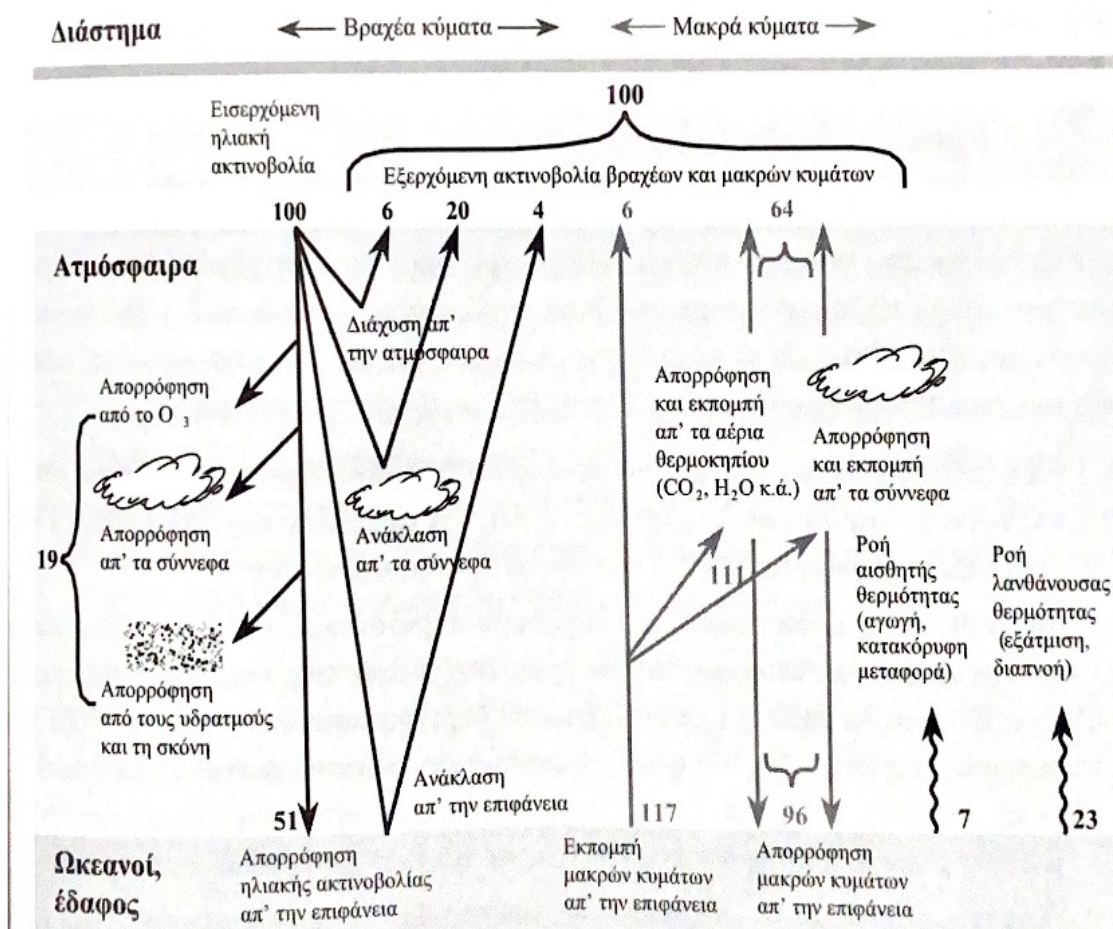
Από το σύνολο της ηλιακής ακτινοβολίας μόνο τα 2 δισεκατομμυριοστά αυτής φτάνουν στα ανώτερα όρια της ατμόσφαιρας και αυτό το ποσοστό καθώς περνάει από τα διάφορα στρώματα της ατμόσφαιρας για να φτάσει στην γήινη επιφάνεια μειώνεται περαιτέρω λόγω απωλειών και μεταβολών που οφείλονται κυρίως στην διάχυση και την απορρόφηση. Ως άμεση ηλιακή ακτινοβολία (direct solar radiation) ορίζεται το τμήμα της μικρού μήκους κύματος ακτινοβολίας που οι ακτίνες του φτάνουν απευθείας στην επιφάνεια της γης. Ως διάχυτη ηλιακή ακτινοβολία (diffused solar radiation) ορίζεται το τμήμα της ηλιακής ακτινοβολίας που διαχέεται από την ατμόσφαιρα και πέφτει σε μια οριζόντια επιφάνεια. Το άθροισμα τους αποτελεί την ολική ηλιακή ακτινοβολία (global solar radiation).

Η διάχυτη ηλιακή ακτινοβολία έχει υψηλότερες τιμές τις συννεφιασμένες μέρες και χαμηλότερες τις ανέφελες, σε αντίθεση με την άμεση ηλιακή ακτινοβολία που έχει υψηλότερες τιμές τις ανέφελες μέρες του καλοκαιριού και χαμηλότερες τιμές τις

συννεφιασμένες μέρες του χειμώνα. Ως ανακλώμενη ακτινοβολία (reflected radiation) ορίζεται τμήμα της άμεσης ηλιακής ακτινοβολίας που ανακλάται από την επιφάνεια του εδάφους και επιστρέφει πίσω στην ατμόσφαιρα ενώ ο λόγος της ανακλώμενης ακτινοβολίας από μια επιφάνεια προς εκείνη που προσπίπτει πάνω σε αυτή ονομάζεται ανακλαστική ικανότητα ή αλλιώς albedo. Οι τιμές της ανακλαστικής ικανότητας κυμαίνονται από 0,05 σε δάση κωνοφόρων, 0,20 στις καλλιέργειες και στα πλατύφυλλα, 0,40 στο έδαφος, μέχρι και 0,95 στο χιόνι.

Η επιφάνεια της γης θερμαίνεται όταν πέφτει πάνω της ηλιακή ακτινοβολία και αυτό έχει ως αποτέλεσμα να εκπέμπει μεγάλου μήκους κύματος ενέργεια θερμικής μορφής που ορίζεται ως γήινη ακτινοβολία (terrestrial radiation). Παράλληλα, η ατμόσφαιρα ακτινοβολεί προς όλες τις κατευθύνσεις ως αποτέλεσμα της θέρμανσής της και η ακτινοβολία αυτή ορίζεται ως ατμοσφαιρική ακτινοβολία (atmospherical radiation).

Μεγαλύτερη σημασία από τις παραπάνω ακτινοβολίες έχουν η άμεση και η διάχυτη και παρουσιάζουν μεταξύ τους διαφορετική φασματική σύνθεση. Η άμεση και η διάχυτη χαρακτηρίζονται ακτινοβολίες μικρού μήκους κύματος (S.W. radiation) ενώ η γήινη και η ατμοσφαιρική ακτινοβολία χαρακτηρίζονται ακτινοβολίες μεγάλου μήκους κύματος (L.W. radiation) (Μπαλτάς, 2013).



Εικόνα 5. Ενεργειακό ισοζύγιο ακτινοβολιών (Μπαλτάς, 2013)

Συμπερασματικά, στην ατμόσφαιρα της γης υπάρχει ένα ολόκληρο σύστημα ακτινοβολιών με διαφορετικούς φασματικούς τύπους και διευθύνσεις. Έτσι, είναι πολύ χρήσιμο να γνώριζε κανείς το ενεργειακό ποσό, το οποίο μεταφέρεται από τις παραπάνω ακτινοβολίες προκειμένου να προσδιορίσει για κάθε επιφάνεια το πολύ σημαντικό από κλιματικής άποψης ισοζύγιο των ακτινοβολιών. Ως ισοζύγιοακτινοβολίας(radiation balance-net radiation) ορίζεται η διαφορά μεταξύ της ηλιακής ακτινοβολίας που κατευθύνεται προς το έδαφος και της ακτινοβολίας της γης που κατευθύνεται προς το διάστημα (Μπαλτάς, 2013)

## **2. Η επίδραση του φωτός στην φωτοσύνθεση, την αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών**

Η φωτοσύνθεση, δηλαδή η μετατροπή της ηλιακής ενέργειας σε χημική ενέργεια είναι από τις σημαντικότερες βιολογικές διεργασίες στη Γη. Η φωτοσύνθεση είναι ο μηχανισμός κατά τον οποίο τα φυτά απορροφούν ηλιακή ενέργεια,  $\text{CO}_2$  και  $\text{H}_2\text{O}$  με αποτέλεσμα να συνθέτουν σάκχαρα, απαραίτητα για την ανάπτυξη τους. Εκτός από τα φυτά, τα μικροφύκη και τα μακροφύκη, φωτοσυνθέτουν και ορισμένα βακτήρια (σιδηροβακτήρια, θειοβακτήρια κλπ). Οι οργανισμοί που έχουν την ικανότητα να φωτοσυνθέτουν, δηλαδή να χρησιμοποιούν ως πηγή ενέργειας την ενέργεια του φωτός, ονομάζονται φωτότροφοι (phototrophs). Οι φωτότροφοι οργανισμοί διακρίνονται σε:

- φωτοαυτότροφους όταν αξιοποιούν τον ανόργανο άνθρακα ( $\text{CO}_2$ ) ως πηγή άνθρακα τον οποίο ανάγουν σε οργανικές ενώσεις και σε
- φωτοετερότροφους όταν χρησιμοποιούν οργανικό άνθρακα ως πηγή άνθρακα (Madigan et al., 2005).

Πώς όμως ξεκίνησε η φωτοσύνθεση; Ο πλανήτης μας δημιουργήθηκε πριν από  $4,6 \times 10^9$  χρόνια και τότε η ατμόσφαιρα είχε μόνο υδρογόνο, μεθάνιο, μονοξειδίο του άνθρακα, αμμωνία, άζωτο, υδρόθειο, υδροκυάνιο και υδρατμούς. Οι πρώτοι οργανισμοί ήταν ετερότροφοι αλλά κάποια βακτήρια πριν από  $3 \times 10^9$  χρόνια κατάφεραν να χρησιμοποιήσουν την ηλιακή ενέργεια για να παράγουν την τροφή τους μέσω της φωτοσύνθεσης. Αυτοί οι οργανισμοί αρχικά χρησιμοποίησαν ως πρωτογενή

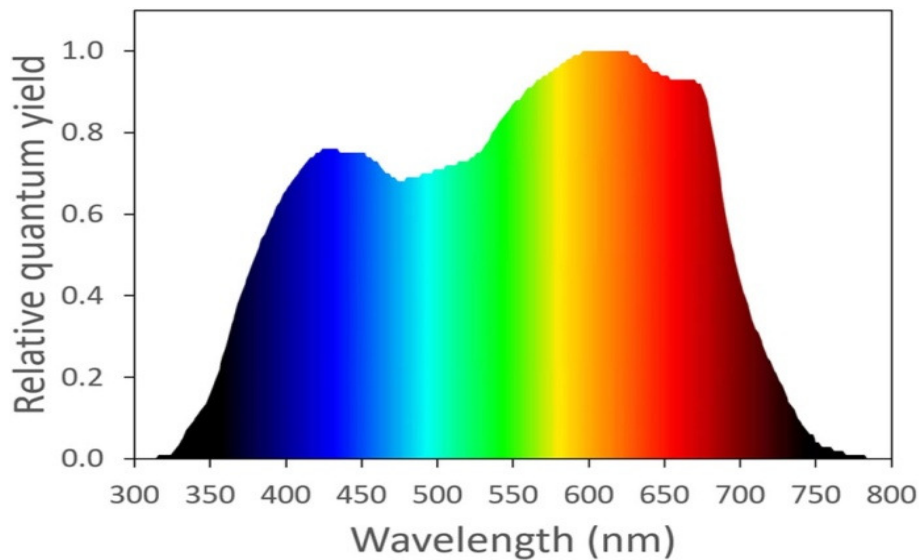
ηλεκτρονιοδότη το υδρόθειο. Αργότερα υπήρξαν οργανισμοί που για τη φωτοσύνθεση χρησιμοποίησαν ως ηλεκτρονιοδότη το νερό και οι φωτεινές αντιδράσεις απελευθέρωναν οξυγόνο, με αποτέλεσμα τη δημιουργία των στρωμάτων του όζοντος στην στρατόσφαιρα. Γεγονός που οδήγησε στο φιλτράρισμα της ακτινοβολίας UV-B που δημιούργησε τις κατάλληλες συνθήκες για ανάπτυξη άλλων οργανισμών (Γαλάτης κα, 2018).

## **2.1 Η απορρόφηση της ακτινοβολίας από τα φυτά**

Ως φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία (photosynthetically active radiation, PAR) ορίζεται το φάσμα του φωτός από 400 έως 700 nm (Liu and vanIersel, 2021). Μόνο το 5% της ενέργειας που φθάνει στη Γη μπορεί να μετατραπεί σε υδατάνθρακες μέσω της φωτοσύνθεσης γιατί το μεγαλύτερο μέρος της δεν μπορεί να απορροφηθεί από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές (Wimalasekera, 2019). Φως με μήκος κύματος μικρότερο από 400 nm ή μεγαλύτερο από 700 nm θεωρείται μη σημαντικό εξαιτίας της χαμηλής απόδοσης φωτονίων για φωτοσύνθεση (Εικόνα 6). Στην κόκκινη περιοχή του ορατού φάσματος (600–700 nm) παρατηρήθηκε η μέγιστη απόδοση φωτονίων για την αφομοίωση CO<sub>2</sub> στα φυτά. Το φως στην πράσινη περιοχή (500–600 nm) γενικά οδήγησε σε ελαφρά μεγαλύτερη απόδοση φωτονίων απ' ό τι στην μπλε περιοχή (400–500 nm) (Εικόνα 6). Τα φύλλα είναι εξειδικευμένα να χρησιμοποιούν το φως και το CO<sub>2</sub>. Η φωτοσύνθεση εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από την απορρόφηση του φωτός από τις χρωστικές, κυρίως την χλωροφύλλη α στα φύλλα. Στο φάσμα του ορατού, τα πράσινα φύλλα παρουσιάζουν τη μέγιστη απορρόφηση στην μπλε περιοχή και ακολουθούν στην κόκκινη. Το πράσινο χρώμα απορροφάται ελάχιστα από τα πράσινα φύλλα, γι' αυτό εμφανίζεται το πράσινο χρώμα τους (Liu and VanIersel, 2021).

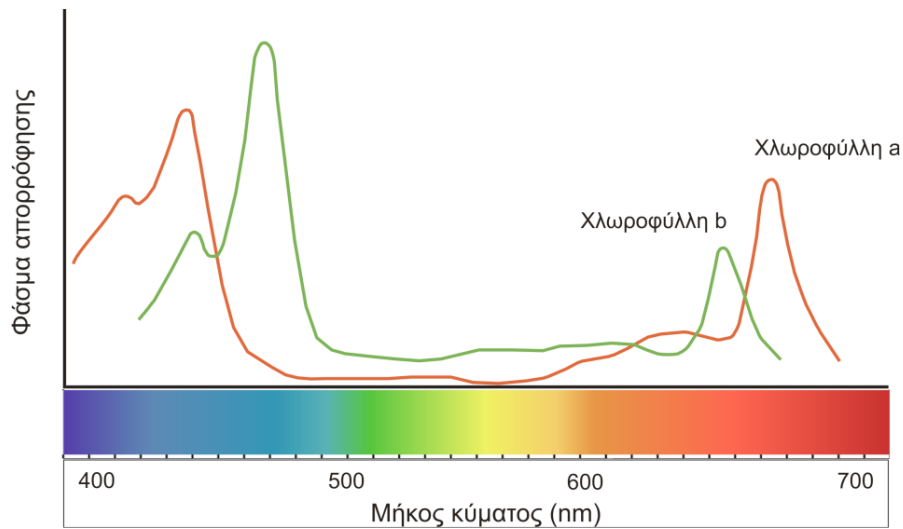
Η χλωροφύλλη απορροφά στην μπλε και κόκκινη περιοχή του φάσματος και περίπου το 85 έως 90% της PAR απορροφάται από την επιφάνεια των φύλλων ενώ το υπόλοιπο ανακλάται ή διαπερνά τα φύλλα. Εξαιτίας της υψηλής απορρόφησης φωτός στο επάνω μέρος των φύλλων, δημιουργείται μια διαβάθμιση της έντασης του φωτός από την επιφάνεια του φύλλου προς τους εσωτερικούς ιστούς. Υπό υψηλής έντασης φωτισμό, οι χλωροπλάστες στην επιφάνεια του φύλλου είναι υπό συνθήκες κορεσμού από το φως και το μεγαλύτερο μέρος του φωτός δε μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τη φωτοσύνθεση, ενώ στους χλωροπλάστες πιο εσωτερικά μπορεί να υπάρξει έλλειψη φωτός (Wimalasekera, 2019).



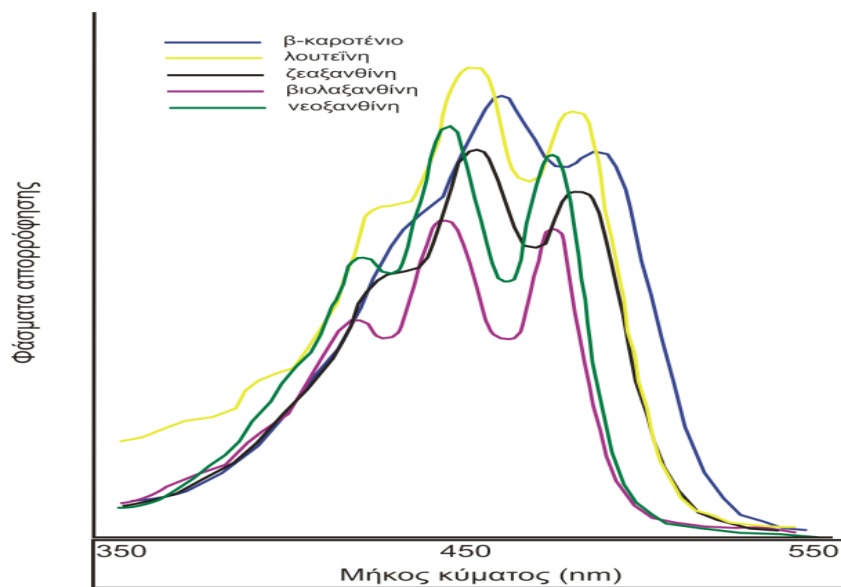


Εικόνα 6. Σχετική απόδοση φωτονίων για την αφομοίωση CO<sub>2</sub> στην περιοχή από το υπεριώδες έως το υπέρυθρο φάσμα τη ακτινοβολίας (Liu and vanIersel, 2021).

Η φωτοσυνθετική ικανότητα των φωτότροφων οργανισμών εξαρτάται από την παρουσία φωτοευαίσθητων χρωστικών. Υπάρχουν αρκετές χημικά διαφορετικές χρωστικές που διακρίνονται με βάση τα φάσματα απορρόφησής τους σε τρεις κύριες κατηγορίες (α) χλωροφύλλες (β) καροτενοειδή και (γ) φυκομπιλίνες. Οι φυκομπιλίνες είναι χρωστικές οι οποίες απαντώνται στα κυανοβακτήρια, στα ερυθρά φύκη και στις κρυπτομονάδες (Μανέτας κα., 2015). Τα φυτά περιέχουν πάνω από μία χλωροφύλλη αλλά συνήθως έχουν τη χλωροφύλλη a (με μέγιστο απορρόφησης στα 430 και 680 nm) και χλωροφύλλη b (με μέγιστο απορρόφησης στα 660 nm) (Madigan et al., 2005). Τα καροτενοειδή (carotenoids) επίσης βρίσκονται σε όλα τα φωτοσυνθετικά συστήματα και απορροφούν ακτινοβολία από 350 έως 500 nm. Συμβάλουν στην απορρόφηση φωτός στο σύστημα της αντένας και επιπλέον βοηθούν το φυτό παρέχοντας προστασία του φωτοσυνθετικού συστήματος από υψηλής έντασης ακτινοβολία (Μανέτας κα., 2015). Οι χλωροφύλλες διαθέτουν το πράσινο χρώμα το οποίο χαρακτηρίζει τους χλωροπλάστες και κατ' επέκταση τα φύλλα, ενώ τα καροτενοειδή παρουσιάζουν κίτρινο-πορτοκαλί χρωματισμό. Στις Εικόνες 7 και 8 δίνονται τα φάσματα απορρόφησης της χλωροφύλλης a, χλωροφύλλης b και καροτενίων.



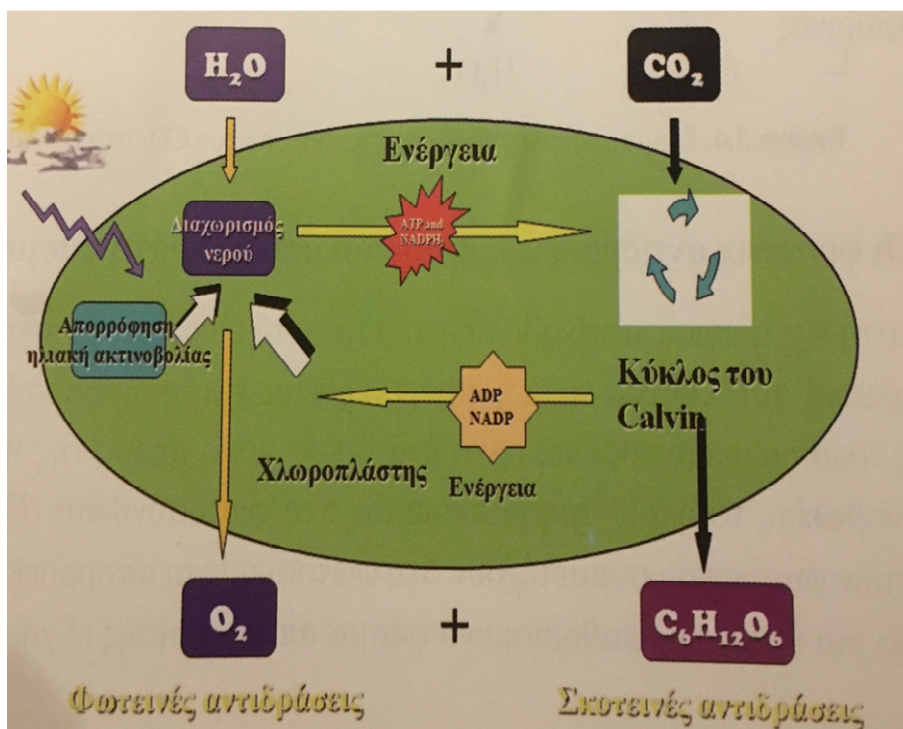
Εικόνα 7. Φάσματα απορρόφησης χρωστικών - χλωροφύλλη a, b (Μανέτας κα., 2015).



Εικόνα 8. Φάσματα απορρόφησης χρωστικών - καροτένια (Μανέτας κα., 2015).

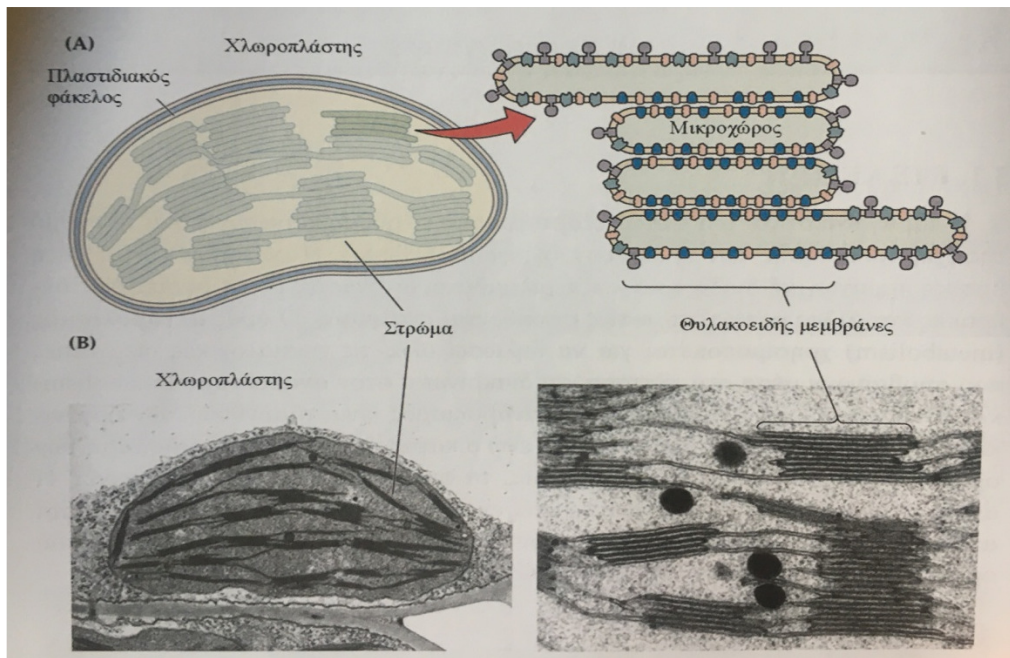
Η φωτοσύνθεση σε ό,τι έχει να κάνει με τα φυτά γίνεται κυρίως στα φύλλα, στους χλωροπλάστες. Η φωτοσύνθεση διακρίνεται σε δύο φάσεις (**Σφάλμα! Το αρχείο προέλευσης της αναφοράς δεν βρέθηκε.** 9). Στην **πρώτη φάση** πραγματοποιούνται οι **φωτεινές αντιδράσεις** όπου συμμετέχει άμεσα η ενέργεια της ηλιακής ακτινοβολίας. Η ενέργεια των φωτονίων μετατρέπεται σε χημική, υπό τη μορφή υψηλού ενεργειακού

περιεχομένου σταθερών χημικών ενώσεων, του NADPH και της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP). Στη φάση αυτή μόρια νερού φωτολύονται δηλαδή διασπώνται παράγοντας ηλεκτρόνια και πρωτόνια καθώς και μοριακό οξυγόνο, το παραπροϊόν της φωτοσύνθεσης. Η **δεύτερη φάση** περιλαμβάνει καθαρά βιοχημικές αντιδράσεις στις οποίες η ενέργεια που έχει ενσωματωθεί στα NADPH και ATP χρησιμοποιείται για τη βιοσύνθεση οργανικών ενώσεων. Δεν εξαρτάται άμεσα από την ύπαρξη φωτισμού και γι' αυτό το λόγο αναφέρεται και ως η φάση των **σκοτεινών αντιδράσεων**.



Εικόνα 9. Αναπαράσταση φωτοσύνθεσης (Δόρδας, 2018).

Οι δύο φάσεις της φωτοσύνθεσης διεξάγονται ως ένα ενιαίο σύνολο στους χλωροπλάστες που βρίσκονται στα φύλλα των φυτών (Εικόνα 10). Οι φωτεινές αντιδράσεις συμβαίνουν στα θυλακοειδή, αφού εκεί εντοπίζονται όλα τα μόρια της χλωροφύλλης και των άλλων φωτοσυνθετικών χρωστικών, ενώ οι σκοτεινές αντιδράσεις στο στρώμα. Οι μεμβράνες των θυλακοειδών αντιπροσωπεύουν ένα λιπόφιλο (υδρόφοβο) περιβάλλον, ενώ το στρώμα ένα υδρόφιλο περιβάλλον (Αϊβαλάκης κα, 2016).



Εικόνα 10. Σχηματική αναπαράσταση και φωτογραφία χλωροπλάστη (Δόρδας, 2018).

## 2.2 Η επίδραση της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη των φυτών

Το φως, η ηλιακή ενέργεια και η ακτινοβολία συμβάλουν στην ανάπτυξη των φυτών αλλά μπορεί η υπερβολική έκθεση στην ηλιακή ενέργεια να οδηγήσει σε καταπόνηση των φυτών. Η απόκριση των φυτών στο φως και γενικότερα η ανάπτυξή τους ποικίλει ανάλογα με το περιβάλλον φωτισμού (μήκος κύματος ακτινοβολίας, ένταση, διάρκεια, κατεύθυνση), την εποχή, το γενότυπο, τις καλλιεργητικές πρακτικές και άλλους παράγοντες (Kozai, 2016). Τα δύο συστατικά του φωτός η ένταση και η ποιότητα (το μήκος κύματος ή χρώμα) επηρεάζουν σημαντικά τη δομή και τη λειτουργία της φωτοσυνθετικής συσκευής καθώς επίσης την ανάπτυξη και την απόδοση (Shafiq et al., 2021). Μεγάλος αριθμός σημάτων και πληροφοριών για τη μορφογένεση και άλλες διεργασίες επηρεάζονται από το φως (Chen et al. 2004).

Όπως αναφέρουν οι Shafiq et al (2021):

- Το μπλε (425-490 nm) και το κόκκινο φως (610-700 nm) είναι τα καλύτερα μέρη του φάσματος για τη φωτοσύνθεση των φυτών, ενώ μια πολύ μικρή ποσότητα πράσινου φωτός (520-610 nm) απορροφάται από τα φυτά.
- Το κόκκινο φως (R) συμβάλλει στην ανάπτυξη της φωτοσυνθετικής συσκευής και προκαλεί μετασχηματισμούς στο φωτοχρωμικό σύστημα, επομένως, επηρεάζει τη μορφογένεση.
- Το υπέρυθρο φως (FR) αναφέρεται ότι συμβάλλει ελάχιστα στη φωτοσύνθεση των φυτών λόγω της ελάχιστης απορρόφησής του από τα φύλλα και της μη ισορροπημένης διέγερσης των δύο φωτοσυστημάτων, που οδηγεί σε χαμηλές κβαντικές αποδόσεις.

- Το μπλε φως ρυθμίζει διαφορετικές διαδικασίες των φυτών, όπως η φωτοσύνθεση, το άνοιγμα των στομάτων, η φωτομορφογένεση, η ωρίμανση των χλωροπλαστών και η βιοσύνθεση χλωροφύλλης και ενζύμων.
- Το πράσινο φως συμβάλλει στην ανάπτυξη των φυτών διεγείροντας την αφομοίωση του άνθρακα στα χαμηλότερα μέρη του θόλου των φυτών, καθώς μπορεί να διεισδύσει βαθύτερα στο φύλλωμα και την καλλιέργεια σε σύγκριση με τα κόκκινο και μπλε φως. Επίσης, έχει παρατηρηθεί ότι προστατεύει τους φωτοευαίσθητους δευτερογενείς μεταβολίτες της άμυνας των φυτών και βελτιώνει τους αμυντικούς μηχανισμούς των φυτών ενεργοποιώντας και ρυθμίζοντας την έκφραση συγκεκριμένων γονιδίων υπό συνθήκες βιοτικού ή αβιοτικού στρες.

### 2.2.1 Φωτοπεριοδισμός

Ο φωτοπεριοδισμός είναι ένας από τους σημαντικούς και σύνθετους παράγοντες στην αλληλεπίδραση των φυτών και του περιβάλλοντος (Wu et al., 2004). Η απόκριση των φυτών στη φωτοπερίοδο είναι το αποτέλεσμα της εξελικτικής διαδικασίας δεδομένου ότι το μήκος της ημέρας είναι ένας αξιόπιστος δείκτης της εποχής του χρόνου, επιτρέποντας τον προγραμματισμό των αναπτυξιακών σταδίων ώστε να συμπίπτουν με συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες (Jackson, 2009).

Η ταξινόμηση των φυτών σύμφωνα με την φωτοπεριοδική τους απόκριση βασίζεται συνήθως στην ανθοφορία. Οι δύο κύριες κατηγορίες φυτών είναι τα φυτά μεγάλης διάρκειας ημέρας και μικρής διάρκειας ημέρας, όπου η άνθιση επέρχεται σε μεγάλη ή μικρή διάρκεια ημέρας, αντίστοιχα. Εκτός από τους παραπάνω τύπους φυτών καθώς και τα ουδέτερα στην ημέρα (day-neutral) υπάρχουν ορισμένα είδη φυτών που απαιτούν πολύ συγκεκριμένη διάρκεια ημέρας (π.χ. 12-14 h μία ποικιλία ζαχαροκάλαμου) και αμφιφωτοπεριοδικά είδη στα οποία η ανθοφορία εμφανίζεται μόνο σε μεγάλο ή μικρό χρονικό διάστημα ημέρας (π.χ. *Madia elegans*, οικογένεια Asteraceae) αλλά όχι για ενδιάμεσης διάρκειας ημέρες (Wu et al., 2004).

### 2.2.2. Φωτοτροπισμός

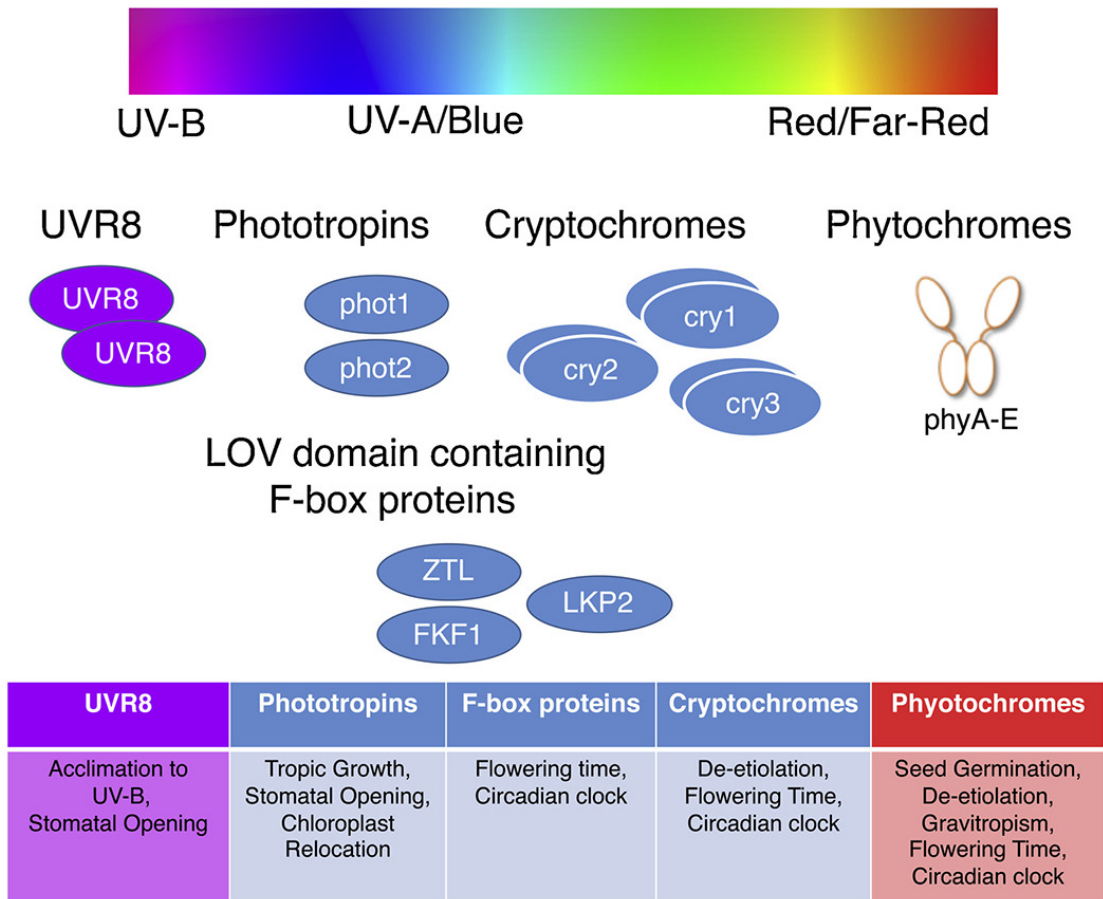
Ο φωτοτροπισμός σχετίζεται με τη ρύθμιση της κατεύθυνσης των οργάνων των φυτών εξ' αιτίας διαφορών στη φωτεινή ένταση που τα περιβάλλει (Δόρδας, 2018). Τα όργανα των φυτών κινούνται (κάμψη, περιστροφή) εξαιτίας της ανομοιομορφίας του ηλιακού φωτός. Η φωτοτροπική αντίδραση μπορεί να είναι θετική (αύξηση προς την κατεύθυνση του φωτός) και έχει παρατηρηθεί τόσο στα ανώτερα φυτά όσο και σε ορισμένα φύκη και μύκητες (Ριζοπούλου κα., 2015). Ο φωτοτροπισμός είναι μέγιστος στα 400 έως 470 nm, στην κυανή περιοχή του φάσματος (Δόρδας, 2018). Η βασική προσαρμοστική λειτουργία του φωτοτροπισμού στα ανώτερα φυτά είναι να προσανατολίζει τα φυτικά όργανα π.χ. φύλλα και βλαστούς προς το φως, έτσι ώστε να

επιτυγχάνεται η μεγαλύτερη δυνατή πρόσληψη φωτός για τη φωτοσύνθεση (Ριζοπούλου κα., 2015).

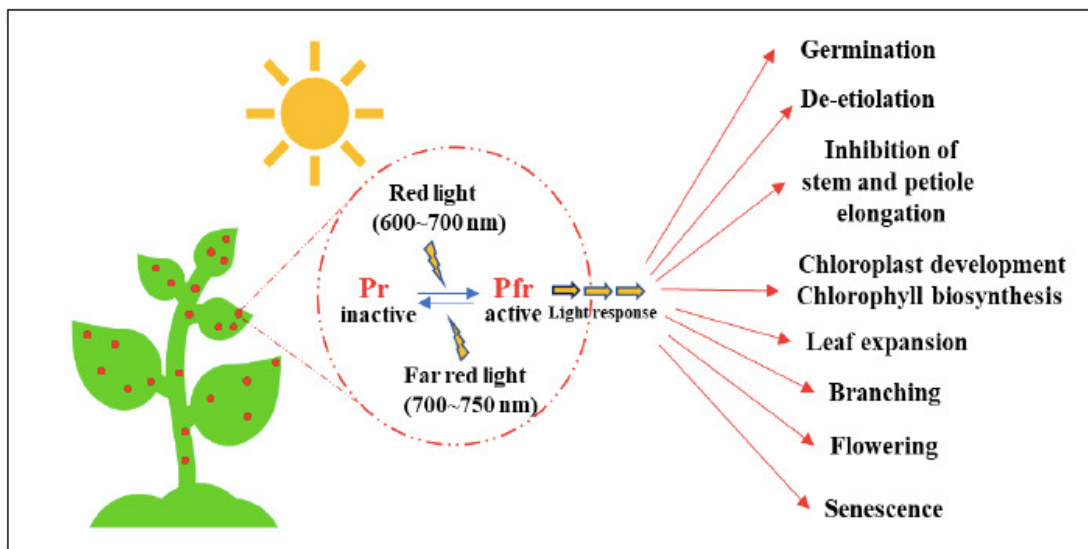
### **2.2.3. Φωτομορφογένεση**

Η φωτομορφογένεση είναι η επίδραση της ποιότητας του φωτός ή του φάσματος στην ανάπτυξη και φυσιολογία των φυτών. Επηρεάζει τα κύρια αναπτυξιακά στάδια των φυτών, συμπεριλαμβανομένης της μετάβασης από το στάδιο της βλάστησης στο άνθος, και περιλαμβάνει την επιμήκυνση, τη στοματική αγωγιμότητα, την επέκταση των φύλλων, καθώς και του δευτερογενούς μεταβολισμού. Επηρεάζεται επίσης από φωτοπεριοδισμό. Σε αντίθεση με τη φωτοσύνθεση που χρησιμοποιεί το φως ως πηγή ενέργειας, τόσο η φωτομορφογένεση όσο και ο φωτοπεριοδισμός πυροδοτούνται από την ενεργοποίηση χρωστικών όπως οι φωτοτροπίνες, τα κρυπτοχρώματα και τα φυτοχρώματα από συγκεκριμένα μήκη κύματος ακόμη και σε χαμηλά επίπεδα ακτινοβολίας (Danziger and Berstein, 2021). Το φως στα ανώτερα φυτά γίνεται αντιληπτό από φωτοϋποδοχείς (Wang et al., 2022). Οι φωτοϋποδοχείς περιλαμβάνουν τα:

- Φυτοχρώματα που είναι οι κυριότεροι πρωτογενείς υποδοχείς (ερυθρό, υπέρυθρο). Έχουν δύο αλληλομετατρέπόμενες μορφές, την Pr που απορροφά το ερυθρό και την Pfr που απορροφά το υπέρυθρο.
- UVB-RESISTANCE 8 (UVR8 για την UV-B ακτινοβολία)
- Κρυπτοχρώματα (μπλε, UV-A)
- Φωτοτροπίνες (μπλε)
- ZEITLUPE/FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F BOX 1/LOV KELCH PROTEIN 2 οικογένεια φωτοϋποδοχέων (ZTL/FKF1/LKP2) (για UV-A/blue light) (Wang et al., 2022, Paik and Huq, 2019).



Εικόνα 11. Τα μήκη κύματος της ακτινοβολίας που ενεργοποιούν τους διάφορους φωτοϋποδοχείς των φυτών (Paik and Huq, 2019).



Εικόνα 12. Απεικόνιση της συμμετοχής των φυτοχρωμάτων στα διαφορετικά στάδια φωτομορφογένεσης. Οι κόκκινες κουκίδες αντιπροσωπεύουν τα φυτοχρώματα που βρίσκονται παντού στα φυτά. Το ανενεργό φυτόχρωμα (Pr) μπορεί να μετατραπεί σε ενεργό φυτόχρωμα (Pfr) απορροφώντας κόκκινο φως (Tripathi et al., 2019).

Τα φυτοχρώματα αναγνωρίζουν διαφορετικές πληροφορίες από το φως, συμπεριλαμβανομένης της έντασης και της διάρκειας του φωτός. Επίσης, μετασχηματίζουν τα σήματα για να αναπτύξουν σχεδόν κάθε στάδιο του κύκλου ζωής του φυτού, από τη βλάστηση μέχρι την ανθοφορία και τη γήρανση. Στα ανώτερα φυτά, τα φυτοχρώματα κωδικοποιούνται από μικρές οικογένειες γονιδίων. Για παράδειγμα, τα δικοτυλήδονα φυτά όπως το *Arabidopsis thaliana* έχουν πέντε γονίδια, από το φυτόχρωμα A (phyA) έως το φυτόχρωμα E (phyE) ενώ τα μονοκοτυλήδονα φυτά όπως το *Oryza sativa* έχουν τρία (phyA έως phyC). Επιπλέον, τα παραπάνω φυτοχρώματα ταξινομούνται σε φωτοσταθερά τύπου I (phyA) και φωτοευαίσθητα τύπου II (phyB έως phyE). Το phyA ρυθμίζει τη σηματοδότηση από το υπέρυθρο, ενώ το phyB έως το phyE ρυθμίζουν τη σηματοδότηση του ερυθρού (Tripathi et al., 2019).

### **2.3 Επίδραση της έντασης της ακτινοβολίας στην φυσιολογία και την μορφολογία των φυτών**

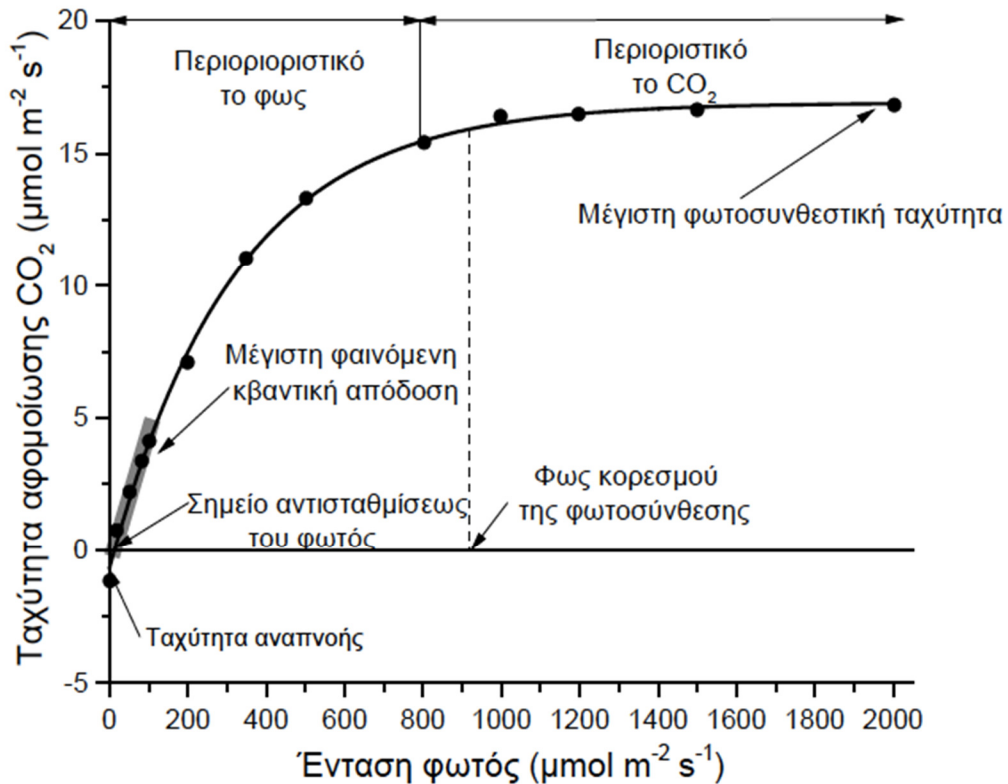
Η ένταση αλλά και η φασματική σύσταση της φωτεινής ακτινοβολίας είναι ανάμεσα στους πιο κρίσιμους περιβαλλοντικούς παράγοντες στην φυσιολογία και βιοχημεία των καλλιεργειών (Feng et al., 2019). Η ένταση και η σύσταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας που φτάνει στο μεσόφυλλο επηρεάζεται από διάφορους περιβαλλοντικούς παράγοντες (π.χ. νεφώσεις, σκόνη στον αέρα) αλλά και από παράγοντες που σχετίζονται με το φυτό όπως η θέση του φύλλου στην κόμη του φυτού (Αϊβαλάκις κ.ά., 2016). Η ένταση της ακτινοβολίας μπορεί να μεταβάλλεται κατά ολόκληρες τάξεις μεγέθους σε μικρά χρονικά διαστήματα (δευτερόλεπτα ή λεπτά) με απρόβλεπτο τρόπο, όπως για παράδειγμα σε ημέρες με συννεφιά (Schumann et al., 2017).

Η φωτοσυνθετική απόκριση στο φως περιγράφεται από την καμπύλη εξάρτησης της φωτοσύνθεσης με τη μεταβολή της έντασης του φωτός (Εικόνα 13). Στο απόλυτο σκοτάδι (μηδενική ένταση του φωτός) η τιμή απελευθέρωσης οξυγόνου είναι αρνητική και οφείλεται στην κυτταρική αναπνοή όπου έχουμε δέσμευση O<sub>2</sub> και απελευθέρωση CO<sub>2</sub>. Η καθαρή φωτοσύνθεση σε χαμηλή τιμή της έντασης του φωτός είναι μηδενική διότι ο ρυθμός πρόσληψης του CO<sub>2</sub> ισούται με το ρυθμό έκλυσης του λόγω της αναπνοής. Το σημείο αυτό ονομάζεται σημείο αντιστάθμισης του φωτός. Όταν η ένταση του φωτός είναι μικρότερη της έντασης που αντιστοιχεί στο σημείο αντιστάθμισης, η έκλυση του CO<sub>2</sub> λόγω αναπνοής είναι μεγαλύτερη από την απορρόφηση του. Η αύξηση της έντασης του φωτός μετά από το σημείο αντιστάθμισης προκαλεί γραμμική αύξηση έως ένα σημείο της ταχύτητας φωτοσύνθεσης. Σε αυτή τη γραμμική περιοχή το φως αποτελεί τον περιοριστικό παράγοντα φωτοσύνθεσης. Η περαιτέρω αύξηση της έντασης του φωτός δεν επιδρά γραμμικά στη φωτοσυνθετική ικανότητα και η περιοχή αυτή χαρακτηρίζεται ως μερικώς κορεσμένη. Στην περιοχή αυτή, η τροφοδοσία των φωτοσυνθετικών κυττάρων με CO<sub>2</sub> αρχίζει σταδιακά να γίνεται περισσότερο περιοριστική για τη φωτοσύνθεση σε σύγκριση με την ένταση της



ακτινοβολίας (Γαλάτης κα. 2018). Από την καμπύλη εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από το φως μπορεί να εξαχθούν αρκετές παράμετροι όπως (Χονδρογιάννης, 2019):

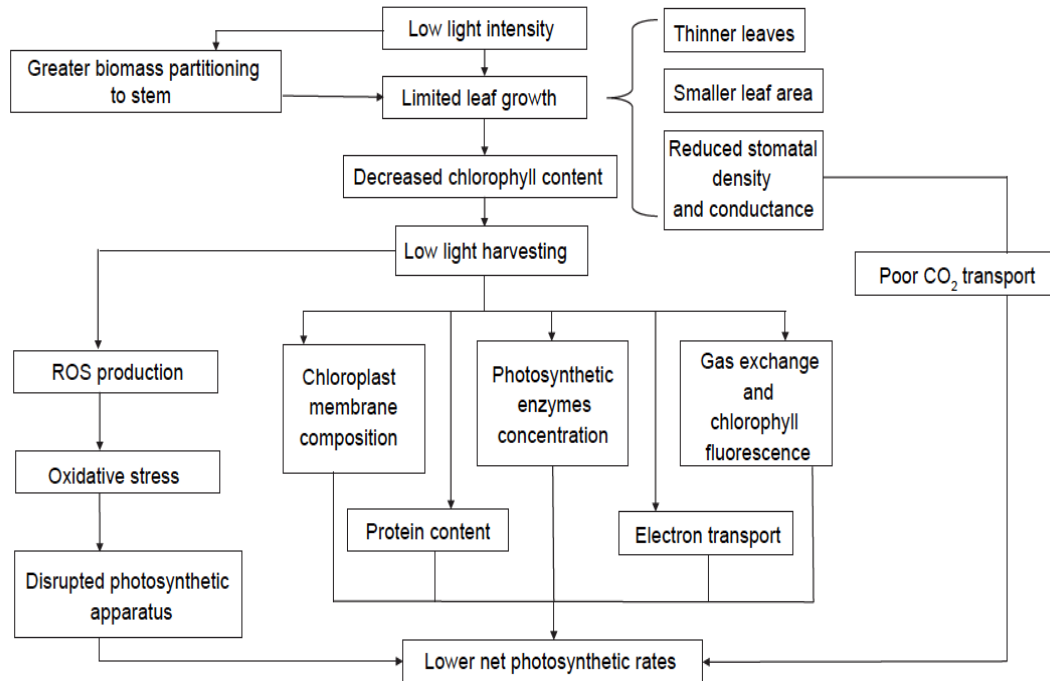
- Μέγιστη φωτοσυνθετική ταχύτητα που αποτελεί τη μέγιστη ταχύτητα καθαρής αφομοίωσης CO<sub>2</sub>.
- Μέγιστη ταχύτητα διαπνοής, που αποτελεί το μέγιστο ρυθμό με τον οποίο το φύλλο διαπνέει.
- Αποτελεσματικότητα χρήσης του νερού. Είναι ο λόγος της ταχύτητας φωτοσύνθεσης προς την ταχύτητα διαπνοής και αποτελεί μετρό της αποδοτικότητας με την οποία τα φυτά καθιλώνουν CO<sub>2</sub>, αξιοποιώντας το νερό που περιέχουν.
- Στοματική αγωγιμότητα.
- Σημείο αντισταθμίσεως του φωτός.
- Ένταση φωτός κορεσμού της φωτοσύνθεσης. Η ένταση του φωτός στην οποία έχει επιτευχθεί το 95% της μέγιστης φωτοσύνθεσης.
- Μέγιστη φαινόμενη κβαντική απόδοση. Είναι η κλίση της ευθείας από το σημείο αντισταθμίσεως του φωτός μέχρι τα 100 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> φωτονίων, και αντιπροσωπεύει την μέγιστη αποτελεσματικότητα με την οποία η απορρόφηση φωτονίων οδηγεί σε καθήλωση CO<sub>2</sub>.
- Αναπνοή στο φως. Ρυθμός της μιτοχονδριακής αναπνοής όταν το δείγμα φωτίζεται.



Εικόνα 13. Καμπύλη εξάρτησης της φωτοσύνθεσης από το φως (Χονδρογιάννης, 2019).

Στα περισσότερα φυτά η μείωση της έντασης της ακτινοβολίας οδηγεί σε σημαντικές αλλαγές στη μορφολογία και δομή των φύλλων. Τα φύλλα στα φυτά είναι πιο λεπτά κάτω από χαμηλής έντασης φωτισμό σε σχέση με τα φύλλα σε συνθήκες πλήρους φωτισμού (Wu et al., 2017). Σύμφωνα με διάφορες μελέτες η ξηρή μάζα του ριζικού συστήματος, των βλαστών, των φύλλων αλλά και όλου του φυτού καθώς και του ρυθμού φωτοσύνθεσης, της διαπνοής και της στοματικής αγωγιμότητας, και της διαμέτρου των βλαστών μειώνονται σε συνθήκες χαμηλής έντασης φωτός (Feng et al., 2019).

Τα φυτά χρειάζονται συγκεκριμένη ένταση ακτινοβολίας για την ανάπτυξή τους. Υψηλότερη ή μικρότερη ένταση ακτινοβολίας σε σχέση με τα κανονικά επίπεδα μπορεί να παρεμποδίσει τη φωτοσύνθεση. Στο σχήμα 14 παρουσιάζεται συνοπτικά η επίδραση της χαμηλής έντασης φωτισμού στον καθαρό ρυθμό φωτοσύνθεσης (Shafiq et al., 2021).



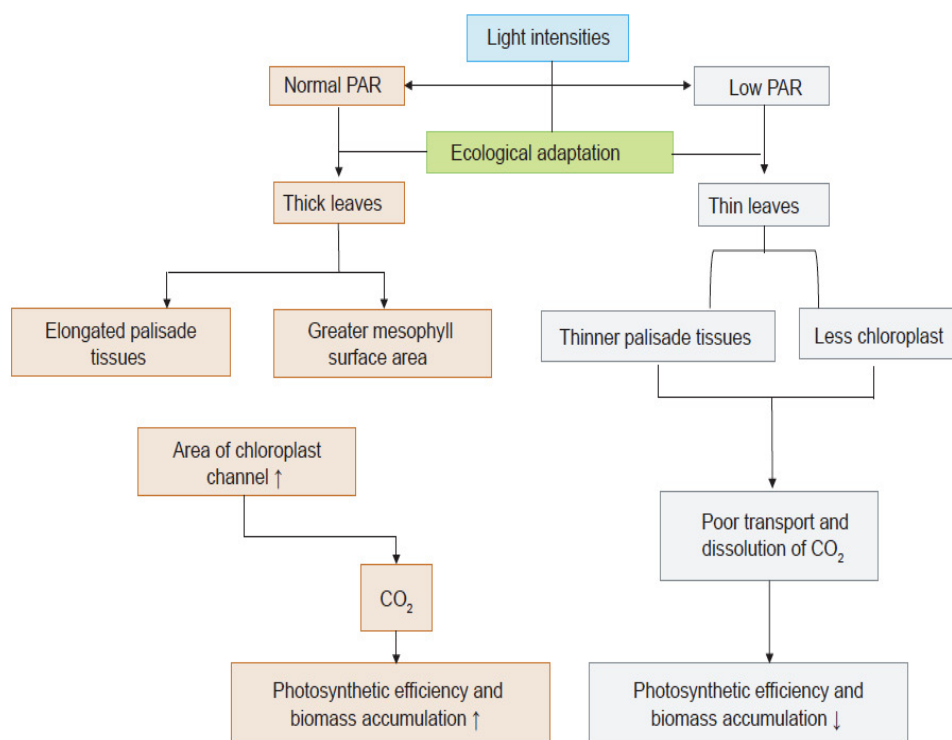
Εικόνα 14. Επίδραση της έντασης φωτισμού στον καθαρό ρυθμό φωτοσύνθεσης (Shafiq et al 2021).

Σύμφωνα με τους Schumann et al. (2017) τα τυπικά χαρακτηριστικά φυτών που έχουν εγκλιματιστεί σε ένταση υψηλής ακτινοβολίας (ήλιος) σε σχέση με φυτά που εκτίθενται σε χαμηλής ένταση ακτινοβολίας είναι συνοπτικά τα παρακάτω:

- Αυξημένο πάχος φύλλων με περισσότερες στοιβάδες κυττάρων και μεγαλύτερου μεγέθους κύτταρα.
- Αυξημένος αριθμός χλωροπλαστών ανά κύτταρο και λιγότερα grana.
- Μεγαλύτερος λόγος χλωροφύλλης a/b και αυξημένα επίπεδα χρωστικών β-καροτένιου και ξανθοφυλλών.
- Μεγαλύτερος λόγος PSII/PSI και μικρότερο μέγεθος αντένας PSII.
- Υψηλότερος ρυθμός μεταφοράς ηλεκτρονίων, υψηλότερος ρυθμός αφομοίωσης CO<sub>2</sub>.
- Υψηλότερη ικανότητα διασποράς ενέργειας.

Στην Εικόνα 15 παρουσιάζεται η επίδραση της έντασης ακτινοβολίας στην ανατομία των φύλλων. Η χαμηλής έντασης φωτοσυνθετικά ενεργός ακτινοβολία (PAR) οδηγεί συχνά σε μικρότερη επιφάνεια φύλλων και λεπτότερα φύλλα, που είναι ένας συνήθης μηχανισμός προσαρμογής των φυτών. Σε σύγκριση με τα παχύτερα φύλλα του φωτός, τα φύλλα της σκιάς έχουν λιγότερες στοιβάδες δρυφακτοειδούς παρεγχύματος (palisade tissue) και λιγότερους χλωροπλαστές, και αυτή η δομή δεν υποστηρίζει τη μεταφορά και τη διαλυτοποίηση του CO<sub>2</sub>. Ως εκ τούτου, τα λεπτότερα φύλλα δεν είναι

το ίδιο ικανά στη φωτοσύνθεση και στην παραγωγή βιομάζας. Επιπλέον, τα φυτά κάτω υπό σκιά επενδύουν μεγαλύτερη κατανομή βιομάζας στην ανάπτυξη του βλαστού, σε βάρος της επέκτασης των φύλλων (Shafiq et al, 2021).



Εικόνα 15. Επίδραση της έντασης φωτισμού στην ανατομία των φύλλων (Shafiq et al 2021). Τα ανοδικά και καθοδικά βέλη στα πλαίσια δηλώνουν αύξηση και μείωση αντίστοιχα.

## 2.4. Παραδείγματα της επίδρασης της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη διαφόρων ειδών φυτών

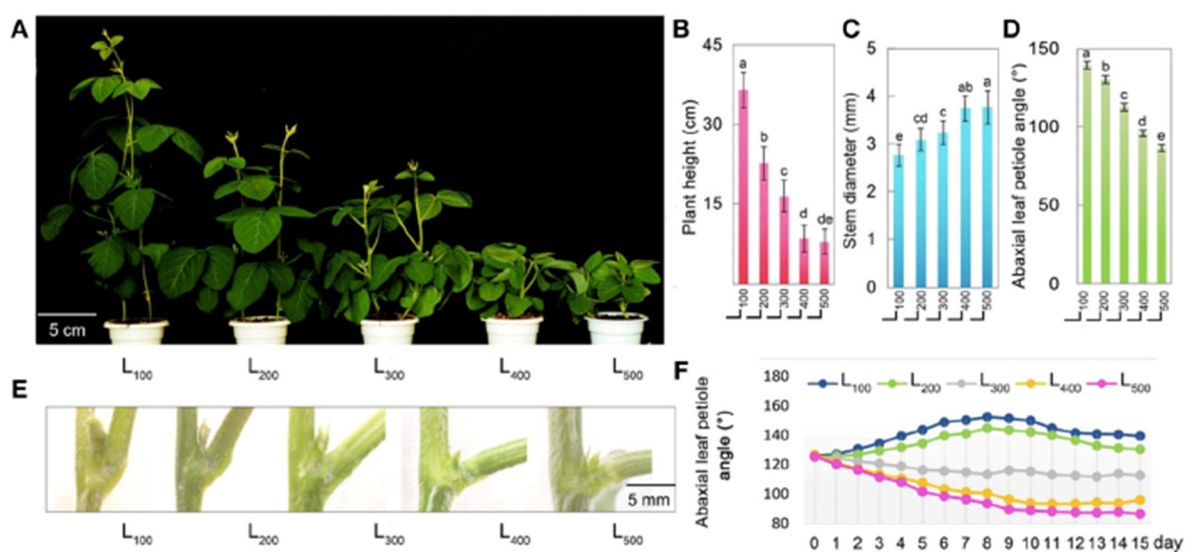
### 2.4.1. Η επίδραση της έντασης της ακτινοβολίας στα φωτοσυνθετικά χαρακτηριστικά φυτών σόγιας.

Οι Feng et al (2019) μελέτησαν την επίδραση της έντασης ακτινοβολίας 100, 200, 300, 400 και 500  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$  στην ανάπτυξη σόγιας (soybean) για να προσδιορίσουν τη βέλτιστη ένταση ακτινοβολίας για την ανάπτυξη. Στην Εικόνα 16 παρουσιάζονται οι μεταβολές στα μορφολογικά χαρακτηριστικά των φυτών σόγιας κάτω από διαφορετικά επίπεδα φωτισμού. Σε σύγκριση με τα φυτά που εκτέθηκαν σε 100  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ , το ύψος των φυτών και το μήκος του υποκοτυλίου μειώθηκαν, ενώ η βιομάζα, η αναλογία ρίζας/βλαστού και η διάμετρος των βλαστών αυξήθηκαν και οι μέγιστες τιμές παρατηρήθηκαν στα 400 και 500  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ . Η κίνηση του μίσχου των φύλλων και η υποναστία των φύλλων έδειξαν μια σαφή τάση μείωσης της γωνίας του φύλλου από την ακτινοβολία 500 προς την ακτινοβολία 100  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ . Επιπλέον, η σύσταση σε φωτοσυνθετικές χρωστικές (Chla, Chlb, Car), ο καθαρός φωτοσυνθετικός ρυθμός και

οι τιμές φθορισμού της χλωροφύλλης αυξήθηκαν καθώς αυξανόταν η ένταση του φωτός, ενώ σημειώθηκαν οι υψηλότερες τιμές στα 400  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ .

Η δομή του φύλλου και του χλωροπλάστη βελτιώθηκαν με την αύξηση της έντασης ακτινοβολίας. Συγκεκριμένα το πάχος του φύλλου, του δρυφακτοειδούς και του σπογγώδους παρεγχύματος αυξήθηκαν κατά 105, 90 και 370% αντίστοιχα υπό τα 500  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$  σε σχέση με τα 100  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ .

Επιπλέον, με την αύξηση του φωτός αυξήθηκε το μέγεθος του χλωροπλάστη και ο αριθμός των κόκκων αμύλου. Οι ίδιες τάσεις παρατηρήθηκαν στην δραστηριότητα πολλών ενζύμων όπως η sucrose-synthase, η sucrose phosphate synthase, η starch synthase, η rubisco, η phosphoenolpyruvate carboxykinase και η phosphoenol pyruvate phosphatase. Επιπλέον, γονίδια που σχετίζονται με τη σύνθεση σακχαρόζης ενεργοποιήθηκαν με την αύξηση της έντασης του φωτός ενώ η υψηλότερη απόδοση σπόρων και άλλες σχετικές παράμετροι απόδοσης καταγράφηκαν στην ένταση ακτινοβολίας 400  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$  και 500  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ . Συνεπώς οι υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας είναι οι βέλτιστες εντάσεις φωτός που άλλαξαν θετικά το προσανατολισμό του φύλλου, με αποτέλεσμα τα φυτά σόγιας να αναπτύσσονται καλύτερα υπό τις επικρατούσες συνθήκες.



Εικόνα 16. Επίδραση έντασης ακτινοβολίας φωτός στα μορφολογικά χαρακτηριστικά φυτών σόγιας (A) φαινότυπος, (B) ύψος φυτού, (C) διάμετρος στελέχους, (D) αξονική γωνία μίσχου φύλλου, (E) αναπαράσταση εικόνας γωνίας φύλλου και (F) γραφική αναπαράσταση γωνίας φύλλου σε διάστημα 15 ημερών (Feng et al 2019).

## 2.4.2. Η επίδραση της έντασης της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη του *Arabidopsis thaliana*

Οι Schumann et al. (2017) μελέτησαν την προσαρμογή του *Arabidopsis thaliana* σε διαφορετικά επίπεδα σταθερού φωτισμού (LL: 25, NL: 100, HL: 500  $\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ) σε σχέση με φυτά που καλλιεργήθηκαν σε συνθήκες φυσικού

(μεταβαλλόμενου) φωτισμού. Τα φυτά σε φυσικό φωτισμό βρέθηκε ότι είχαν έναν συνδυασμό χαρακτηριστικών τόσο των φυτών υπό LL όσο και αυτών υπό HL φωτισμό, οδηγώντας σε μοναδικές και αποτελεσματικές ιδιότητες χρήσης του φωτός. Η υψηλή ικανότητα διασποράς ενέργειας των φυτών υπό φυσικό φωτισμό συσχετίστηκε με την αυξημένη δυναμική αναδιοργάνωσης των θυλακοειδών μεμβρανών κατά τη βραχυπρόθεσμη προσαρμογή στο υπερβολικό φως. Η οργάνωση των θυλακοειδών μεμβρανών και ιδιαίτερα η από το φως εξαρτώμενη και αναστρέψιμη αποστοίβαξη των μεμβρανών *grana* πιθανώς αντιπροσωπεύουν βασικούς παράγοντες που παρέχουν τη βάση για την υψηλή ικανότητα εγκλιματισμού των φυτών που καλλιεργούνται σε φυσικό φωτισμό όταν εκτίθενται σε γρήγορα μεταβαλλόμενη ένταση του φωτός.

Οι Violet-Chabrand et al. (2017) μελέτησαν την επίδραση της μεταβαλλόμενης έντασης της ακτινοβολίας, μιμούμενη τη φυσική διακύμανση του φυσικού φωτός, στο φαινότυπο και στην προσαρμοστικότητα του *Arabidopsis thaliana*. Τα φυτά που εκτέθηκαν σε συνεχούς έντασης φωτισμό είχαν μεγαλύτερο πάχος φύλλων και μεγαλύτερη φωτοσυνθετική ικανότητα σε σύγκριση με τα φυτά που εκτέθηκαν σε μεταβαλλόμενης έντασης ακτινοβολία. Αυτό, σε συνδυασμό με τα αυξημένα επίπεδα πρωτεϊνών που συνδέονται με την διαδικασία μεταφοράς ηλεκτρονίων, δείχνει μια μεγαλύτερη επένδυση του φυτού στη σύνθεση δομικών συστατικών των φύλλων και των φωτοσυνθετικών διεργασιών. Αντίθετα, τα φυτά που αναπτύχθηκαν υπό μεταβαλλόμενης έντασης φωτισμό είχαν λεπτότερα φύλλα, χαμηλότερο ρυθμό απορρόφησης του φωτός αλλά διατηρούσαν παρόμοιο ρυθμό φωτοσύνθεσης ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας σε σχέση με τα φυτά που εκτέθηκαν σε συνεχούς έντασης φωτισμό. Όμως, είχαν μικρό ρυθμό αύξησης στα πρώτα στάδια ανάπτυξης, πιθανώς διότι τα φυτά αυτά δεν είχαν την ικανότητα να χρησιμοποιήσουν πλήρως την ενέργεια του φωτός που απορροφούν για τη δέσμευση του άνθρακα. Φαίνεται λοιπόν ότι τα φυτά που αναπτύσσονται σε σταθερής έντασης φωτισμό δεν μπορούν να χρησιμοποιηθούν για να προβλεφθεί η συμπεριφορά των φυτών που εκθέτονται σε φυσικές συνθήκες φωτισμού.

### **2.4.3. Η επίδραση της έντασης της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη του φασκόμηλου**

Η ανάπτυξη του φασκόμηλου (*Salvia officinalis* L.), τα φυσιολογικά χαρακτηριστικά και οι φωτοσυνθετικές χρωστικές των φύλλων εξετάστηκαν κάτω από τέσσερα διαφορετικά επίπεδα φωτισμού 100, 75, 50 και 25% της έντασης του πλήρους φυσικού φωτισμού (Zervoudakis et al., 2012). Η φωτοσυνθετικά ενεργός ακτινοβολία του πλήρους φωτισμού στην επιφάνεια του φύλλου ήταν περίπου 1400  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$  μία ηλιόλουστη ημέρα.

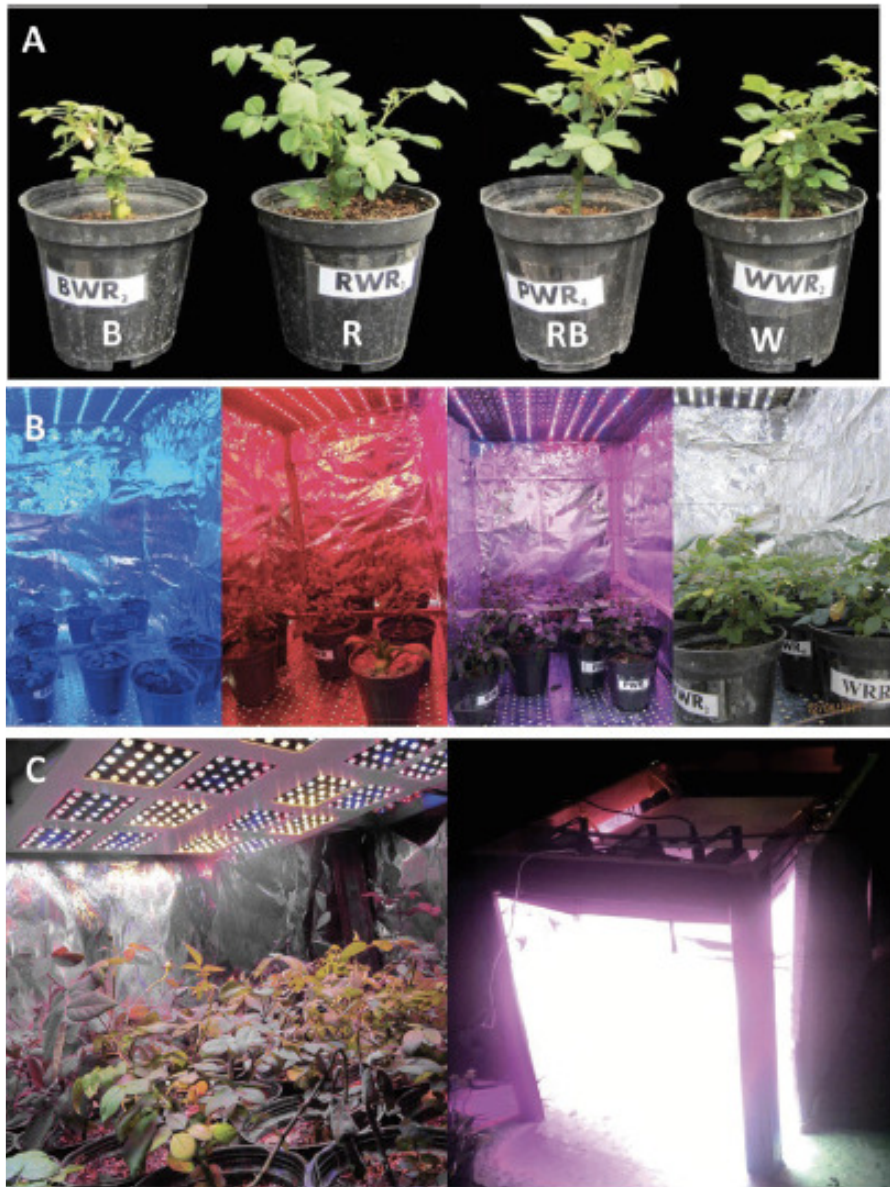
Η ξηρή μάζα των φυτών (φύλλα, βλαστοί, ρίζες και ολόκληρο το φυτό) και ο αριθμός των φύλλων ανταποκρίθηκαν με τον ίδιο τρόπο στην ένταση του φωτός. Οι μέγιστες τιμές παρατηρήθηκαν στην ακτινοβολία 100% και μειώθηκαν με τη μείωση της έντασης ακτινοβολίας. Αντίθετα, το ύψος των φυτών *S.officinalis* αυξήθηκε με την

μείωση της έντασης ακτινοβολίας. Παρόμοια απόκριση για το ύψος αναφέρθηκε και από τους Feng et al. (2019) για φυτά σόγιας.

Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές στα φυτά με χαμηλή ακτινοβολία ήταν υψηλότερες σε σύγκριση με τα φυτά που εκτέθηκαν σε πλήρη ακτινοβολία. Πιο συγκεκριμένα, σε ακτινοβολία 25%, η χλωροφύλλη α και β και το άθροισμά τους διπλασιάστηκε, ενώ τα καροτενοειδή αυξήθηκαν κατά 75% σε σχέση με τα φυτά σε ακτινοβολία 100%.

#### **2.4.4. Η επίδραση του φάσματος της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη της τριανταφυλλιάς**

Οι Bayat et al. (2018) μελέτησαν την επίδραση του φάσματος της ακτινοβολίας στην ανάπτυξη της τριανταφυλλιάς. Τα φυτά εκτέθηκαν τέσσερα διαφορετικά φάσματα φωτός λευκό, μπλε, κόκκινο, και κόκκινο-μπλε (70% κόκκινο και 30% μπλε) χρησιμοποιώντας πηγές φωτός LED. Η ένταση ακτινοβολίας ήταν  $250 \pm 10 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ . Τέσσερις εβδομάδες μετά την ανάπτυξη των φυτών στα διαφορετικά φάσματα φωτός τα φυτά εκτέθηκαν σε υψηλής έντασης ακτινοβολία ( $1500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ) για 12 h (Εικόνα 17).



Εικόνα 17. Αντιπροσωπευτικές φωτογραφίες των φυτών που (A) αναπτύσσονται για 3 εβδομάδες σε διαφορετικό φάσμα φωτός μπλε (B), κόκκινο (R), λευκό (W) και κόκκινο-μπλε (RB) σε θαλάμους ανάπτυξης υπό (B) 250  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$  και (C) 1500  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$  ακτινοβολία (Bayat et al., 2018).

Διαπιστώθηκε ότι παρότι τα φυτά υπό την επίδραση μονοχρωματικής ακτινοβολίας κόκκινου και μπλε χρώματος ανταποκρίθηκαν καλά υπό συνθήκες control, η λειτουργικότητα του συστήματος μεταφοράς των ηλεκτρονίων τους ήταν πιο ευαίσθητη στην υψηλής έντασης ακτινοβολία (1500  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ) σε σύγκριση με τα φυτά που αναπτύχθηκαν σε κόκκινο-μπλε και λευκό χρώμα. Στη μελέτη αυτή αναδείχθηκε ο προστατευτικός ρόλος της ανθοκυανίνης για το φωτοσύστημα PSII. Πριν από την έκθεση στην υψηλή ακτινοβολία, υψηλότερη συγκέντρωση ανθοκυανίνης παρατηρήθηκε στα φυτά που αναπτύχθηκαν σε κόκκινη και μπλε ακτινοβολία ενώ η μετέπειτα έκθεση των φυτών στην υψηλή ακτινοβολία οδήγησε στη μείωση της συγκέντρωσης ανθοκυανίνης και στις δύο περιπτώσεις. Στα φυτά που είχαν αναπτυχθεί σε λευκή και κόκκινη-μπλε ακτινοβολία η συγκέντρωση της ανθοκυανίνης ήταν παρόμοια πριν και μετά την έκθεση σε υψηλή ακτινοβολία. Η ενεργότητα της



υπεροξειδάσης του ασκορβικού και της καταλάσης μειώθηκαν, ενώ η ενεργότητα της δισμουτάσης υπεροξειδίου αυξήθηκε μετά την έκθεση στην υψηλή ακτινοβολία. Αυτό προκάλεσε αύξηση της συγκέντρωσης του υπεροξειδίου του υδρογόνου (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) και της περιεκτικότητας σε malondialdehyde. Οι διαλυτοί υδατάνθρακες μειώθηκαν με την έκθεση στην υψηλή ακτινοβολία και η μείωση αυτή ήταν πιο εμφανής στα φυτά που είχαν αναπτυχθεί στην κόκκινη και μπλε ακτινοβολία.

#### **2.4.5. Η επίδραση του φάσματος της ακτινοβολίας στην φυσιολογική απόκριση του φυτού *Arabidopsis thaliana***

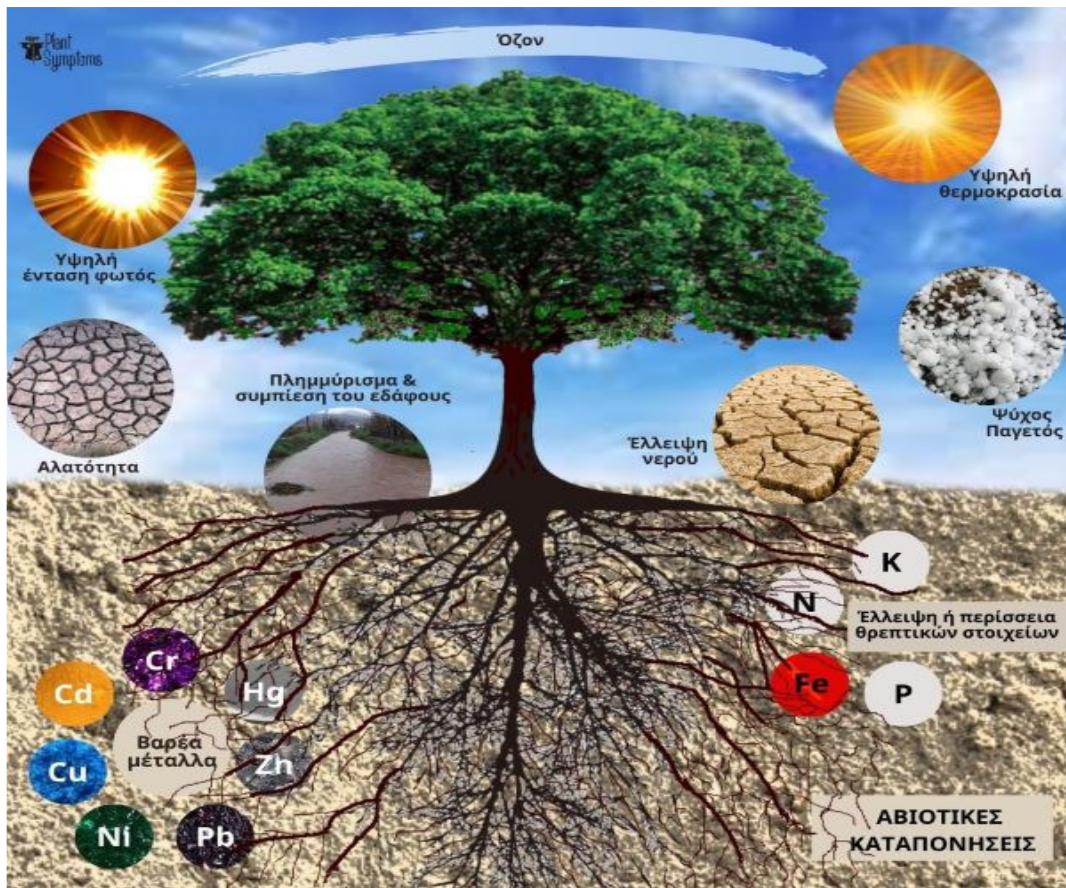
Οι επιπτώσεις των μηκών κύματος στα 500-600 nm στην απόκριση των φυτών και στους φυσιολογικούς μηχανισμούς τους παραμένουν ασαφείς και απαιτούν περαιτέρω διερεύνηση. Οι Yavari et al. (2021) μελέτησαν την επίδραση της ποιότητας φωτός στην ανάπτυξη της φυλλικής επιφάνειας, τη βιομάζα, την περιεκτικότητα σε χρωστικές και τον καθαρό ρυθμό φωτοσύνθεσης (Pn) σε τρεις ποικιλίες *Arabidopsis thaliana*, καθώς επίσης τις μεταβολές στη μεταγραφή, την περιεκτικότητα σε φωτοσυνθετικά προϊόντα και την αντιοξειδωτική δράση ενζύμων. Φυτά σταδίου ανάπτυξης με έντεκα φύλλα εκτέθηκαν σε διαφορετικό φως: 450 nm (μπλε, BL), 595 nm (πορτοκαλί, AL), 650 nm (κόκκινο, RL) και 400–700 nm (FL) φως control. Το RL αύξησε σημαντικά την ανάπτυξη της φυλλικής επιφάνειας, τη βιομάζα και τον ρυθμό φωτοσύνθεσης. Το BL αύξησε την ανάπτυξη της φυλλικής επιφάνειας, την περιεκτικότητα σε καροτενοειδή και ανθοκυανίνες. Το AL μείωσε σημαντικά την ανάπτυξη της φυλλικής επιφάνειας και τη βιομάζα, ενώ ο ρυθμός φωτοσύνθεσης παρέμεινε ανεπηρέαστος και προκάλεσε επιμήκυνση του μίσχου.

### **3. Η ακτινοβολία ως παράγοντας καταπόνησης των φυτών**

### 3.1 Η αβιοτική καταπόνηση των φυτών

Αδιαμφισβήτητα, κατά τη διάρκεια της ημέρας η κύρια πηγή ενέργειας των φυτών είναι ο ήλιος, όπου μέσα από την φωτοσύνθεση που κάνουν τα φυτά δεσμεύεται η ηλιακή ακτινοβολία στους υδατάνθρακες με αποτέλεσμα να γίνονται το καύσιμο που δίνει ενέργεια σε όλους τους ζωντανούς οργανισμούς. Εφόσον όλοι οι παράγοντες που λαμβάνουν μέρος στην φωτοσύνθεση όπως η θερμοκρασία, το νερό, η ηλιακή ακτινοβολία κ.ά. είναι στο άριστο επίπεδο, τότε η φωτοσυνθετική δραστηριότητα είναι και αυτή στο άριστο επίπεδο. Έτσι επιτυγχάνεται η βέλτιστη παραγωγή και ανάπτυξη των φυτών. Όταν όμως ακόμη και ένας από αυτούς του παράγοντες μειωθεί, τότε η φωτοσυνθετική δραστηριότητα μειώνεται. Αντίστοιχα, αν ένας παράγοντας ξεπεράσει τα βέλτιστα όρια πάλι η φωτοσυνθετική δραστηριότητα μειώνεται.

Τα φυτά ζουν σε συνεχώς μεταβαλλόμενα περιβάλλοντα που είναι συχνά μη ευνοϊκά για την αύξηση και την ανάπτυξή τους με αποτέλεσμα να παρεμποδίζεται η φυσιολογική λειτουργία των μηχανισμών τους. Οι δυσμενείς περιβαλλοντικές συνθήκες περιλαμβάνουν την καταπόνηση τόσο από βιοτικούς όσο και αβιοτικούς παράγοντες. Οι βιοτικοί παράγοντες περιλαμβάνουν οργανισμούς, παθογόνους και φυτοφάγους καθώς επίσης ανταγωνιστές και παράσιτα. Οι αβιοτικοί παράγοντες, περιλαμβάνουν τη θερμοκρασία, το φως, τη διαθεσιμότητα νερού, η αλατότητα, τα μεταλλικά θρεπτικά συστατικά, το διοξείδιο του άνθρακα καθώς και τον άνεμο, την ιονίζουσα ακτινοβολία και τους ρύπους. Αβιοτικοί παράγοντες καταπόνησης των φυτών όπως η ξηρασία, η αλατότητα και η θερμοκρασία επηρεάζουν τη γεωγραφική τους κατανομή, περιορίζουν την γεωργική παραγωγικότητα και απειλούν την επισιτιστική ασφάλεια. Λόγω της αβιοτικής καταπόνησης τα φυτά καλούνται να υπομένουν τις δυσμενείς για εκείνα περιβαλλοντικές συνθήκες και να αναπτύξουν εξελιγμένους μηχανισμούς ώστε να ανταποκρίνονται στις αλλαγές των συνθηκών ανάπτυξης και να εγκλιματίζονται σε αυτές (Zhu, 2016).



Εικόνα 18. Οι αβιοτικοί παράγοντες καταπόνησης των φυτών (<https://plantsymptoms.com/aviotikeskataponehseis/>)

Ως καταπόνηση ορίζεται η έκθεση σε παράγοντες που γίνονται αντιληπτοί από τον οργανισμό ως μη φυσιολογικοί για τα βιολογικά του όρια και ως εκ τούτου ο οργανισμός αντιδρά, ενεργοποιώντας ή και μεταβάλλοντας κάποιες φυσιολογικές – βιοχημικές διεργασίες προκειμένου να αμυνθεί ενάντια στην έκθεση αυτή (Πάσσαμ κá, 2015). Εναλλακτικά, ως καταπόνηση ορίζεται η οποιαδήποτε αλλαγή στις συνθήκες ανάπτυξης του φυτού που διαταράσσει τη μεταβολική ομοιόσταση του (Shulaev et al, 2008).

Ταυτόχρονα, βιολογική διαταραχή είναι η αντίδραση στην καταπόνηση και ορίζεται ως η έκφραση της δύναμης που ασκήθηκε πριν γίνει οποιαδήποτε ζημία στο φυτό ενώ ως βλάβη ορίζεται το αποτέλεσμα της καταπόνησης, το οποίο δεν είναι δυνατόν να αντιμετωπιστεί από το φυτό.

Οι βλάβες διαφοροποιούνται σε ελαστικές και πλαστικές. Ελαστική χαρακτηρίζεται όταν η διαταραχθείσα λειτουργία του φυτού επαναφέρεται στο βέλτιστο σημείο της αφού αφαιρεθεί ο περιβαλλοντικός παράγοντας καταπόνησης και ως πλαστική όταν η λειτουργία δεν επανέρχεται. Αξίζει να σημειωθεί η καταπόνηση διαχωρίζεται σε ευοίωση (eu-stress) και δυσοίωση (dis-stress). Η ευοίωση καταπόνηση είναι μια ήπια μορφή στρες με ευεργετικές θα λέγαμε ιδιότητες καθώς ενεργοποιεί το μεταβολισμό και αυξάνει την φυσιολογική δραστηριότητα του φυτού ενώ η δυσοίωση καταπόνηση

έχει ακριβώς την αντίθετη δράση αφού επιδρά κατασταλτικά στο μεταβολισμό και την ανάπτυξη του φυτού.

Τα φυτά έχουν αναπτύξει διάφορους μηχανισμούς αντιδράσεων έναντι στο stress, που συμπεριλαμβάνουν αλλαγές στην γονιδιακή έκφραση, τις βιοχημικές αντιδράσεις και στην αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών. Οι αντιδράσεις αυτές ποικίλλουν μεταξύ των φυτών, δεδομένου του ότι παίζει σημαντικό ρόλο το στάδιο ανάπτυξης του φυτού, οι συνθήκες ανάπτυξης, η συχνότητα, η ένταση και η διάρκεια έκθεσης στους αβιοτικούς παράγοντες καταπόνησης.

Υπάρχουν τέσσερα στάδια αντίδρασης έναντι στην καταπόνηση. Αρχικά, είναι το στάδιο συναγερμού (alarm stage), όπου ο μεταβολισμός ξεφεύγει από την φυσιολογική του πορεία και το φυτό προχωρά σε οξεία βλάβη, αν δεν καταφέρει να περάσει στο επόμενο στάδιο, της αντοχής. Το στάδιο αντοχής (resistance), όπου γίνεται μια σειρά διεργασιών αναδιάταξης όπως εγκλιματισμός, προσαρμογή και επιδιόρθωση. Ύστερα ακολουθεί το στάδιο εξάντλησης (exhaustion) όπου είναι η έκβαση της υπερφόρτισης της ικανότητας προσαρμογής, αφού η υπέρμετρη ένταση της καταπόνησης οδηγεί τελικά σε χρόνια βλάβη και νέκρωση των κυττάρων. Τέλος, έρχεται το στάδιο της αναγέννησης (regeneration) όπου γίνεται μερική ή ολική επαναφορά των φυσιολογικών λειτουργιών στα κανονικά τους επίπεδα, με την προϋπόθεση ότι το stress έχει ανασταλεί και η ζημιά είναι αναστρέψιμη.

Ταυτόχρονα τα φυτά εκδηλώνουν μηχανισμούς αποφυγής (avoidance) και ανοχής (tolerance) έναντι των αβιοτικών καταπονήσεων. Ο μηχανισμός αποφυγής αποτρέπει την επίδραση της καταπόνησης στο κύτταρο ή μειώνει την έκθεση του φυτού στην καταπόνηση ενώ ο μηχανισμός ανοχής επιτρέπει στο φυτό να αντέξει την επίδραση της καταπόνησης που έχει ήδη επηρεάσει το κύτταρο.

Οι μηχανισμοί αντοχής έναντι των αβιοτικών καταπονήσεων χωρίζονται σε εγγενείς (constitutive), προσαρμογής (adaptive) και εγκλιματισμού (acclimation). Παραδείγματα εγγενών μηχανισμών είναι τα βυθισμένα στόματα, οι ακίδες με φωτοανακλαστικές ιδιότητες και άλλα γενετικώς καθοριζόμενα χαρακτηριστικά όπου εκφράζονται συνεχώς, με ή χωρίς την ύπαρξη καταπόνησης. Οι μηχανισμοί προσαρμογής είναι κάποιες ειδικές αντιδράσεις όπου αλλάζουν ανατομικά και βιοχημικά χαρακτηριστικά του φυτού όπως για παράδειγμα η δομή των χλωροπλαστών και οι διάφορες χρωστικές. Οι μηχανισμοί εγκλιματισμού είναι οι ταχείες αντιδράσεις λόγω των περιβαλλοντικών αλλαγών όπως για παράδειγμα η ενεργοποίηση φωτοσυνθετικών ισοενζύμων, η επαναδιάταξη εργασιών και η ωσμωτική προσαρμογή. Αυτές οι αντιδράσεις επηρεάζουν την μεταβολική ομοιόσταση του φυτού με αποτέλεσμα να αυξάνει τον αναβολισμό του και να μειώνει την συσσώρευση τοξικών υποπροϊόντων (Κωνσταντινίδου, 2009).

### 3.2 Η ένταση της ακτινοβολίας και η επίδρασή της στα φυτά.

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, τα φυτά εκτίθενται σε διάφορες συνθήκες φωτισμού. Ενίοτε εκτίθενται σε συνθήκες υπερβολικού φωτισμού EL (Excess Lighting) ή σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού LL (Low Lighting) όπου η ένταση του είναι ανεπαρκής. Ωστόσο, αυτές οι διακυμάνσεις στην ένταση του φωτός, έχουν αρνητική επίδραση στην φωτοσυνθετική δραστηριότητα και κατά συνέπεια παρεμποδίζεται η ανάπτυξη του φυτού και η απόδοση της καλλιέργειας. Ανάμεσα στους φωτοσυνθετικούς μηχανισμούς, το φωτοσύστημα II (Photo System II ή PSII) συμπεριλαμβανομένων των αντιδράσεων όπου γίνονται σε αυτό, είναι ιδιαίτερα ευαίσθητο στις διαταραχές της έντασης του φωτός και έτσι έχει χαρακτηριστεί ως πρωταρχικός στόχος της φωτεινής καταπόνησης (Yang et al, 2019).

Παράλληλα, το φως ως παράγοντας καταπόνησης επιδρά σε διάφορα κυτταρικά και βιοχημικά χαρακτηριστικά του φυτού αλλά και σε διάφορους μοριακούς οργανισμούς όπου ανάλογα με την ένταση και την διάρκεια μπορεί να οδηγήσει το φυτό μέχρι και στην νέκρωση του (Szymanska et al, 2017). Οι ακανόνιστες και απότομες αλλαγές στο κλίμα, διαμορφώνουν συνθήκες με κυμαινόμενες εντάσεις φωτός όπου σε συνδυασμό με τις ημερήσιες αλλαγές του φωτισμού επηρεάζουν τη φωτοσυνθετική διαδικασία. Ταυτόχρονα, οι μεταβολές στην ένταση του φωτός προκαλούν αντιστοίχως μεταβολές στην πυκνότητα ροής των φωτονίων και οδηγούν στη ρύθμιση του μεταβολισμού και των φωτοσυνθετικών/διαπνευστικών ρυθμών του φυτού (Yang et al, 2019).

Το φως είναι η κύρια πηγή ενέργειας για τα φυτά, καθώς παίζει σημαντικό ρόλο στον καθορισμό των ημερήσιων κύκλων, στην ανάπτυξη του φυτού αλλά και στην αντίδραση του φυτού απέναντι σε διαφορετικά περιβαλλοντικά ερεθίσματα. Για βελτιστοποίηση της ανάπτυξης και για την αποφυγή των καταστροφικών επιπτώσεων της έκθεσης των φυτών σε συνθήκες υπερβολικού φωτός, τα φυτά πρέπει να ρυθμίζουν συνεχώς τον μεταβολισμό τους και τις φωτοσυλλεκτικές αντένες με μια διαδικασία που αναφέρεται ως εγκλιματισμός. Πρόσφατες μελέτες αποκάλυψαν ότι ο εγκλιματισμός των φυτών στο στρες του φωτός παίζει σημαντικό ρόλο στην παραγωγικότητα των καλλιεργειών. Εκτός από τις ημερήσιες και εποχιακές αλλαγές στην ένταση του φωτός, τα φυτά υπόκεινται επίσης σε τυχαίες και απότομες αλλαγές στην ένταση και την ποιότητα του φωτός (sun flecks). Αυτές οι ξαφνικές αλλαγές στην ένταση φωτός οφείλονται κυρίως στις μεταβολές της νέφωσης ή σε αλλαγές στη σκίαση της κόμης και μπορεί να οδηγήσουν το φυτό σε ενισχυμένη φωτοσύνθεση ή φωτοαναστολή (Choudhury et al, 2018).

Παρά τις συχνές μεταβολές του φωτισμού τα φυτά εμφανίζουν ικανότητα εγκλιματισμού. Οι αποκρίσεις των φυτών μπορεί να είναι άμεσες αλλά και μακροπρόθεσμες έναντι των κυμαινόμενων εντάσεων φωτός π.χ. αλλαγές στις διαστάσεις των φύλλων, τον αριθμό και την πυκνότητα των στομάτων, αλλαγές στη δραστηριότητα των ενζύμων που εμπλέκονται στην προστασία από το στρες του φωτός κλπ. Οι μακροπρόθεσμες προσαρμογές βοηθούν τα φυτά όχι μόνο να παρακάμπτουν την καταπόνηση αλλά και να προσαρμόζουν την ανάπτυξή τους και το μεταβολισμό

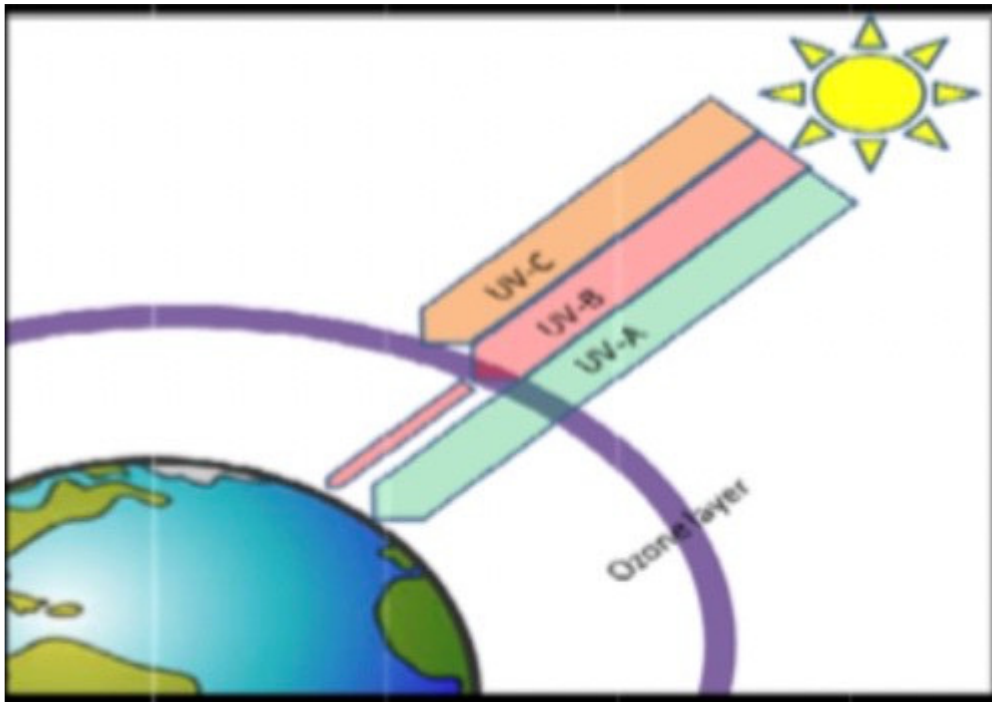
τους με βέλτιστο τρόπο απέναντι σε απρόβλεπτες συνθήκες φωτός. Οι φυτοορμόνες παίζουν βασικό ρόλο στην ενεργοποίηση των μηχανισμών αντίδρασης στην καταπόνηση των φυτών και επίσης συμβάλουν στην προστασία τους από τις πιθανές ζημιές που προκαλούνται από το στρες του φωτός.

Η καταπόνηση από το φως είναι γνωστό ότι επηρεάζει την οξειδοαναγωγική κατάσταση των κυττάρων, καθώς και δυνητικά να οδηγήσει σε ενισχυμένη συσσώρευση δραστικών μορφών οξυγόνου. Έχει αποδειχθεί ότι η ισορροπία μεταξύ της παραγωγής δραστικών μορφών οξυγόνου (ROS) και της δέσμευσής τους από τους αντιοξειδωτές είναι απαραίτητη για την οξειδοαναγωγική ομοιότητα, και κατά συνέπεια για τη βέλτιστη ανάπτυξη των φυτών. Ωστόσο, αυτή η ισορροπία διαταράσσεται υπό συνθήκες καταπόνησης, συμπεριλαμβανομένου του υπερβολικού ή ανεπαρκούς φωτός. Είναι επομένως σημαντικό να γίνουν αντιληπτοί οι μηχανισμοί, φυσιολογικοί και μοριακοί, οι οποίοι πυροδοτούνται ως αποτέλεσμα της αβιοτικής καταπόνησης στα φυτά.

Τα φυτά αντιμετωπίζουν συχνά διακυμάνσεις όχι μόνο όσον αφορά την ένταση αλλά και τη φασματική ποιότητα του φωτός. Έτσι, έχουν αναπτύξει μηχανισμούς προσαρμογής που απαντώνται σε ολόκληρο το φυτό όπως η αλλαγή προσανατολισμού των φύλλων, οι κινήσεις των φύλλων και αντανάκλαση των φύλλων (Yang et al, 2019).

### **3.3 Η υπεριώδης ακτινοβολία και η καταπόνηση των φυτών**

Είναι γνωστό πως αρκετές περιβαλλοντικές παράμετροι επιδρούν στα οικοσυστήματα λόγω της κλιματικής αλλαγής, ειδικά τις τελευταίες δεκαετίες. Ανάμεσα σε αυτές είναι και η αύξηση στους δείκτες της υπεριώδους ακτινοβολίας (Nocchi et al, 2020). Η ηλιακή ακτινοβολία αποτελείται από ένα πολύπλοκο μείγμα της υπεριώδους, της υπέρυθρης και της ορατής ακτινοβολίας. Αυτό έχει σαν αποτέλεσμα, το κάθε είδος της ηλιακής ακτινοβολίας να έχει διαφορετικό αντίκτυπο στα φυτά, τόσο στην ανάπτυξη αλλά και στην διευκόλυνση της φωτοσύνθεσης, στην ενεργοποίηση ή τη βλάβη συγκεκριμένων φωτοϋποδοχέων αλλά και την φωτοτροποποίηση κάποιων μακρομορίων. Η έρευνα είναι κυρίως επικεντρωμένη στη διερεύνηση της επίδρασης στα φυτά της UV-B ακτινοβολίας (280-315 nm). Αντιθέτως, οι μελέτες σχετικά με την UV-A ακτινοβολία (315-400 nm) και την απόκριση των φυτών σε αυτή είναι λίγες, ενώ είναι ευρέως γνωστό ότι τα φυτά όταν εκτίθενται στην ηλιακή ακτινοβολία, ουσιαστικά εκτίθενται περισσότερο σε φωτόνια της UV-A παρά της UV-B ακτινοβολίας (Verdaguer et al, 2017).



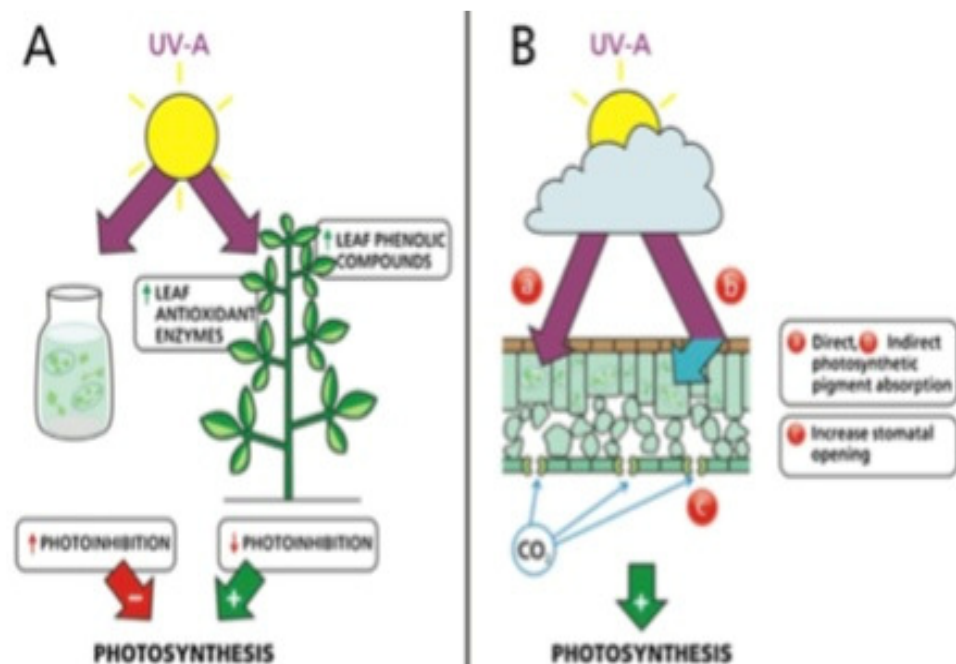
Εικόνα 19. Πλασματική απεικόνιση της UV ακτινοβολίας να φθάνει την επιφάνεια της γης (Rai and Agrawal, 2017).

Αν και η UV-B ακτινοβολία αντιπροσωπεύει μόνο 0,5-1,5% της ολικής ηλιακής ακτινοβολίας, τα φωτόνιά της, είναι το πιο πλούσιο σε ενέργεια τμήμα του φάσματος που φτάνει στην επιφάνεια της γης. Ακόμη και μικρές αυξήσεις στην ποσότητά τους μπορούν να επηρεάσουν σημαντικά διεργασίες και ιδιότητες τόσο σε επίπεδο οργανισμών όσο και στο επίπεδο του οικοσυστήματος. Υπάρχει επίσης και η UV-C ακτινοβολία (200-280 nm) που είναι εξαιρετικά επιβλαβής για τους οργανισμούς αλλά φτάνει στην επιφάνεια της γης σε ακόμη μικρότερα ποσοστά (<0,5%) (Rai and Agrawal, 2017; Nocchi et al, 2020). Επιπλέον, η διείσδυση της υπεριώδους ακτινοβολίας, η οποία γίνεται μέσω των ιστών των φύλλων, αυξάνεται όσο αυξάνεται και το μήκος της ακτινοβολίας. Αξίζει να σημειωθεί ότι UV-A ακτινοβολία φθάνει σε βαθύτερα σημεία των ιστών από ότι η UV-B ακτινοβολία. Αν και η UV-A είναι λιγότερο αποτελεσματική συγκριτικά με την UV-B, σε διεργασίες όπως η βλάβη του DNA, ωστόσο η UV-A μπορεί τελικά, φθάνοντας σε βαθύτερα σημεία των ιστών, να προκαλέσει ανάλογες βλάβες με την UV-B (Verdaguer et al, 2017).

### 3.3.1 Η επίδραση της UV-A ακτινοβολίας στα φυτά

Τα φυτά προσαρμόζουν το μεταβολισμό τους ως αποτέλεσμα της έκθεσής τους στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες, βελτιστοποιώντας έτσι την απόδοσή τους σύμφωνα με τις νέες συνθήκες και αυτό μπορεί είτε να επιταχύνει είτε να επιβραδύνει την παραγωγή βιομάζας. Σύμφωνα με κάποιες μελέτες όπου έχει διερευνηθεί η επίδραση της UV-A στην παραγωγή φυτικής βιομάζας, φαίνεται να έχει ευεργετική δράση όσον αφορά την βιομάζα στους βλαστούς και τις ρίζες σε ορισμένα είδη όμως σε άλλα μπορεί να λειτουργεί ανασταλτικά (Verdaguer et al, 2017).

Η μορφολογία των φύλλων και των βλαστών παίζουν καθοριστικό ρόλο στην ικανότητα απορρόφησης του φωτός και συνεπώς στη φωτοσυνθετική παραγωγικότητα. Ταυτόχρονα το φως είναι καθοριστικός παράγοντας που επηρεάζει τη μορφολογία των βλαστών και των φύλλων μέσω της δράσης συγκεκριμένων φωτουποδοχέων. Για παράδειγμα, η επιπλέον UV-A ακτινοβολία στο φυτό *A. Thaliana* αύξησε την διάμετρο της ροζέτας σε ποσοστό 30-150% σε καλλιέργεια υπό ελεγχόμενες συνθήκες. Η επίδραση της UV-A ακτινοβολίας σε υπαίθριες καλλιέργειες έδειξε ότι η UV-A ενεργεί με συντονισμένο τρόπο, αυξάνοντας ή μειώνοντας τομήκος των φύλλων προς διαφορετικές κατευθύνσεις και σε διαφορετικά μέρη του φύλλου, υποδηλώνοντας κάποια μορφή διακυτταρικής σηματοδότησης. Επίσης μπορεί να επηρεάσει, το μήκος του μίσχου και του ελάσματος αλλά και το πάχος του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος (Verdaguer et al, 2017).



Εικόνα 20. Η επίδραση της UV-A ακτινοβολίας, A) σε υψηλή ένταση και B) σε συνθήκες μη φωτοκορεσμού (Verdaguer et al, 2017).

Η ακτινοβολία UV-A αναφέρεται ως παράγοντας καταπόνησης των φυτών αφού θεωρείται ανασταλτικός παράγοντας της φωτοσύνθεσης. Κύριος στόχος της αρνητικής επίδρασής της είναι το φωτοσύστημα II (PSII). Η κύρια θέση της άμεσης βλάβης από



την UV-A θεωρείται ότι είναι η καταλυτική ομάδα του μαγγανίου (Mn). Όμως, προκαλεί και την αποικοδόμηση των πρωτεϊνικών υπομονάδων D1 και D2 του PSII αλλά και βλάβες στις κινόνες που συμμετέχουν στην μεταφορά των ηλεκτρονίων. Ως εκ τούτου, η επίδραση της UV-A ακτινοβολίας οδηγεί στην μείωση της κβαντικής απόδοσης στο φωτοσύστημα II αλλά και συνεπώς στη μείωση του ρυθμού μεταφοράς ηλεκτρονίων. Επειδή η ηλιακή ακτινοβολία αποτελείται περισσότερο από UV-A παρά από UV-B ακτινοβολία, έχει προταθεί ότι η UV-A θα μπορούσε να είναι το πιο επιζήμιο για τα φυτά συστατικό της ηλιακής ακτινοβολίας όσον αφορά τις φωτοσυνθετικές αντιδράσεις (Verdaguer et al, 2017).

Συμπερασματικά, η UV-A ακτινοβολία επηρεάζει σαφώς τόσο τη συσσώρευση φυτικής βιομάζας όσο και τη μορφολογία των φυτών, όμως η επίδρασή της εξαρτάται φυσικά και από το γενετικό υπόβαθρο των φυτών, τη δόση της UV-A ακτινοβολίας που θα δεχθούν αλλά και από άλλους περιβαλλοντικούς παράγοντες όπως η διαθεσιμότητα νερού (Verdaguer et al, 2017).

### **3.3.2 Η επίδραση της UV-B ακτινοβολίας στα φυτά**

Η καταστροφή της στοιβάδας του όζοντος οδηγεί στην αύξηση της υπερϊώδους ακτινοβολίας η οποία τελικά φτάνει στην επιφάνεια της Γης. Επιπλέον, η αύξηση της ακτινοβολίας UV-B επιδρά στην ανάπτυξη και το μεταβολισμό των φυτών και έτσι η ακτινοβολία UV-B δρα ως αβιοτικός παράγοντας καταπόνησης στα φυτά, που τελικά προκαλεί την επιβράδυνση της ανάπτυξης των φυτών, καταστρέφει τις φωτοσυνθετικές χρωστικές, μειώνει την αφομοίωση του άνθρακα, αλλάζει την κατανομή της βιομάζας με αποτέλεσμα να μειώνεται και η παραγωγικότητα (Rai and Agrawal, 2017).

Σε επίπεδο οργανισμού, η UV-B ακτινοβολία είναι ικανή να επηρεάσει διάφορα χαρακτηριστικά του φυτού, καθώς η έκθεσή του σε αυτήν επηρεάζει την αύξηση, την ανάπτυξη και την αναπαραγωγή τους καθώς και φυσιολογικές, βιοχημικές αλλά και γενετικές διαδικασίες του. Επιπλέον, πολυάριθμες μελέτες έχουν αποδείξει ότι η έκθεση των φυτών σε UV-B ακτινοβολία μπορεί να προκαλέσει βλάβες στους φωτοσυνθετικούς μηχανισμούς και ειδικότερα στο φωτοσύστημα II (PSII), με αποτέλεσμα να υπάρχουν μεταβολές στη φωτοσύνθεση, την φωτοαναστολή και την φωτοπροστασία. Ταυτόχρονα, η ενέργεια της UV-B ακτινοβολίας έχει αποδειχθεί ότι προωθεί την υπερπαραγωγή ελεύθερων ριζών, και συνεπώς την ανάπτυξη του οξειδωτικού στρες (Nocchi et al, 2020).

Τα φυτά αντιδρούν με διαφορετικό τρόπο στην έκθεση στην UV-B ακτινοβολία. Μερικά μπορούν να εγκλιματιστούν καλύτερα έναντι της συγκεκριμένης καταπόνησης, ενώ άλλα είναι πιο ευαίσθητα. Τα πιο ευαίσθητα φυτά, διαθέτουν διαφορετικούς αμυντικούς μηχανισμούς έναντι στην καταπόνηση αυτή όπως το αυξημένο πάχος των φύλλων, την παραγωγή περισσότερων φλαβονοειδών, τη

διέγερση του σχηματισμού αντιοξειδωτικών κ.α., ώστε να προστατευθούν. Άλλες αποκρίσεις των φυτών ύστερα από την έκθεση τους σε συμπληρωματική UV-B ακτινοβολία περιλαμβάνουν αλλαγές στη στοματική αγωγιμότητα, αλλαγές στην δομή των φύλλων, μείωση του ποσοστού της βλαστικής ικανότητας της γύρης και μείωση της βιομάζας. Αυτές οι αλλαγές θα μπορούσαν να είναι αποτέλεσμα γενετικής βλάβης, φωτοσυνθετικής βλάβης, αλλοίωσης των μεμβρανών, καταστροφής των πρωτεϊνών, αδρανοποίησης των ορμονών ή και μεταγωγής σήματος μέσω του φυτοχρώματος ή κάποιου φωτοϋποδοχέα της UV-B ακτινοβολίας.

Η μορφολογία των φυτών θεωρείται ένας πολύ καλός δείκτης των βλαβών που προκαλούνται στο φυτό. Επίσης, οι μετρήσεις παραμέτρων όπως της χλωροφύλλης, των καροτενοειδών, των φαινολών, της υπεροξείδωσης των λιπιδίων κ.α. έχουν επίσης αποδειχθεί να είναι χρήσιμοι δείκτες της ανοχής των φυτών στην UV-B ακτινοβολία.

Μερικές από τις μορφολογικές επιδράσεις περιλαμβάνουν την αύξηση του πάχους των φύλλων, τον αποχρωματισμό των φύλλων, την αύξηση της οδόντωσης στα φύλλα καθώς και αλλαγές της αναλογίας ρίζας-βλαστού. Επίσης, έχει παρατηρηθεί η αλλαγή του χρώματος στα φύλλα, τα οποία αναπτύσσουν ένα καφέ-πορτοκαλί χρώμα, το κατσάρωμα των φύλλων αλλά και η δημιουργία ακανόνιστων κηλίδων οι οποίες με παρατεταμένη έκθεση μετατρέπονται σε καφέ κηλίδες που τελικά προκαλούν νέκρωση των φύλλων. Αυτές οι χλωρωτικές και νεκρωτικές κηλίδες σχηματίζονται λόγω μείωσης της περιεκτικότητας σε χλωροφύλλη, ενώ έχει παρατηρηθεί και μείωση της φυλλικής επιφάνειας, μείωση του αριθμού των κλαδιών αλλά και μείωση του ρυθμού ανάπτυξης του βλαστού.



Εικόνα 21. Καφέ κηλίδες στα φύλλα του φυτού *Hordeum vulgare* L. ως σύμπτωμα καταπόνησης από την UV-B ακτινοβολία (Rai and Agrawal, 2017).

Όμως, έχουν παρατηρηθεί και αντίθετες αποκρίσεις στην καταπόνηση όπως για παράδειγμα, η έντονη διακλάδωση, μεγαλύτερος αριθμός μεσογονάτιων, αυξημένο ύψος των φυτών κ.α. Παράλληλα, έχει αναφερθεί σε κάποιες μελέτες ότι η παρατεταμένη έκθεση στην υπεριώδη ακτινοβολία οδηγεί σε καθυστέρηση της ανθοφορίας σε διάφορες καλλιέργειες. Αντιθέτως, άλλες μελέτες αναφέρουν ότι η

πρώιμη ανάπτυξη άνθους ή ο χρόνος της πρώτης ανθοφορίας δεν επηρεάζεται από την UV-B ακτινοβολία. Επιπλέον, τα πλατύφυλλα φυτά είναι πιο ευαίσθητα σε σύγκριση με τα στενόφυλλα, ενώ τα φυτά μέλη της οικογένειας των Κολοκυνθοειδών (Cucurbitaceae) και των Σταυρανθών (Brassicaceae) είναι πιο ευαίσθητα.

Ειδικότερα, η μείωση της επιφάνειας των φύλλων είναι αποτέλεσμα της καταστροφής των φωτοσυνθετικών χρωστικών, αλλά για την αντιμετώπιση της καταπόνησης και για την αύξηση της φωτοσύνθεσης, ο αριθμός των φύλλων αυξάνεται στα καταπονημένα φυτά, γεγονός που οδηγεί τελικά σε αυξημένο αριθμό διακλαδώσεων στα δικοτυλήδονα και σε αυξημένο αριθμό παραφυάδων στα μονοκοτυλήδονα. Το μεγαλύτερο μέρος της ενέργειας χάνεται στους μηχανισμούς επισκευής, που οδηγούν στη μείωση της ανθοφορίας και της καρποφορίας. Επιπλέον, η πάχυνση των φύλλων είναι ένας αμυντικός μηχανισμός των φυτών για να αυξήσουν το μήκος της διαδρομής της υπεριώδους ακτινοβολίας.

Η υπεριώδης ακτινοβολία UV-B επιδρά αρνητικά σε πολλές πτυχές της φωτοσύνθεσης, όπως για παράδειγμα, προκαλεί βλάβες στην δομή του χλωροπλάστη και στο σύμπλοκο απορρόφησης του φωτός, προκαλεί μείωση της δραστηριότητας του ένζυμου Rubisco, μείωση του οξυγόνου που εκλύεται και της αφομοίωσης του CO<sub>2</sub> καθώς και σε μείωση της περιεκτικότητας σε χλωροφύλλη και σε άμυλο. Φυσικά, η απόκριση των φυτών όσον αφορά την φωτοσύνθεση και τις αρνητικές επιπτώσεις της UV-B ακτινοβολίας, εξαρτάται από τα είδη των φυτών, την ποικιλία, τις συνθήκες, την δόση της UV-B ακτινοβολίας αλλά και την αναλογία της φωτοσυνθετικά ενεργής ακτινοβολίας (PAR) προς την UV-B ακτινοβολία.

Είναι γνωστό πως η φωτοσύνθεση αποτελείται από τα δυο φωτοσυστήματα, το PSI και το PSII, όμως η καταπόνηση από την UV-B ακτινοβολίας επικεντρώνεται στο PSII. Το φωτοσύστημα PSII είναι ένα σύμπλοκο πρωτεϊνών και χρωστικών που μεταφέρει τα ηλεκτρόνια από τη διάσπαση του νερού στις πλαστοκινόνες. Επιπλέον αποτελείται από δύο πρωτεΐνες, συγκεκριμένα την D1 και την D2, οι οποίες απαρτίζουν τον πυρήνα του PSII. Όμως και οι δυο πρωτεΐνες είναι πολύ ευαίσθητες στην UV-B ακτινοβολία, με αποτέλεσμα η αποικοδόμηση και των δύο πρωτεϊνών να επιφέρει την εξασθένηση του PSII.

Όπως αναφέρθηκε και παραπάνω, οι αυξημένες δόσεις UV-B ακτινοβολίας επιφέρουν αλλαγές στην δομή των φύλλων, οι οποίες τροποποιούν την απορρόφηση του φωτός από το φύλλο και επηρεάζουν την φωτοσύνθεση. Σύμφωνα με διάφορες μελέτες, το φύλλο αντανακλά ένα ποσοστό από 3 έως και 40% και έτσι μετριάζεται η ποσότητα της προσπίπτουσας ακτινοβολίας στην επιφάνεια του φύλλου. Σαφώς και τα φυτά διαφέρουν ως προς τις ανατομικές τους αποκρίσεις.

Όσον αφορά την επίδραση της UV-B ακτινοβολίας σε σχέση με την χλωροφύλλη, έχει αποδειχθεί ότι η παρατεταμένη έκθεση σε αυτή μειώνει την περιεκτικότητά της. Η μείωση της χλωροφύλλης οφείλεται στην υπεροξειδωση των λιπιδίων στη μεμβράνη του χλωροπλάστη. Επιπλέον, ο ρυθμός ροής της UV-B ακτινοβολίας καθορίζει το ποσό

της καταστροφής της χλωροφύλλης. Σύμφωνα με μελέτες που έγιναν σε διάφορες καλλιέργειες, η μείωση της περιεκτικότητας σε χλωροφύλλη ήταν εμφανής στα περισσότερα είδη καλλιεργειών με χαρακτηριστικές επιδράσεις τις δομικές βλάβες στους χλωροπλάστες, τις αλλαγές στις φωτοσυνθετικές χρωστικές και την μείωση της φωτοσυνθετικής ικανότητας. Ειδικότερα, τα επίπεδα μείωσης της χλωροφύλλης κυμαίνονταν σε επίπεδα από 10-70% και η μείωση είναι υψηλότερη μεταξύ των ειδών των δικοτυλήδων (10-78%) σε σύγκριση με τα μονοκοτυλήδων είδη (0-33%).

Η αυξημένη έκθεση σε UV-B ακτινοβολία έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της διαπερατότητας των ιόντων από τις μεμβράνες των θυλακοειδών, όπως επίσης έχει παρατηρηθεί διαρροή στην πλασματική μεμβράνη η οποία συνδέεται με συγκεκριμένα κανάλια ιόντων. Ταυτόχρονα, προκαλείται απώλεια ιόντων καλίου (K<sup>+</sup>) από τα καταφρακτικά κύτταρα, η οποία μπορεί να ευθύνεται για την παρατηρούμενη μείωση της στοματικής αγωγιμότητας στα εκτεθειμένα φυτά (Rai and Agrawal, 2017).

Ακόμη, η UV-B ακτινοβολία έχει ως επίπτωση τροποποιήσεις ή ακόμη και καταστροφή των αμινοξέων και είναι επίσης υπεύθυνη για την αδρανοποίηση ολόκληρων πρωτεϊνών και ενζύμων. Λόγω αυτής, προκαλείται φωτόλυση των αρωματικών αμινοξέων ή δισουλφιδικών δεσμών και έτσι τα δραστικά κέντρα των ενζύμων μένουν ανενεργά. Παράλληλα η απορρόφηση της UV-B ακτινοβολίας προκαλεί βλάβες και σε αμινοξέα εκτός ενεργού κέντρου και μέσω της μετάδοσης της ενέργειας η βλάβη μεταφέρεται σε αμινοξέα του ενεργού κέντρου.

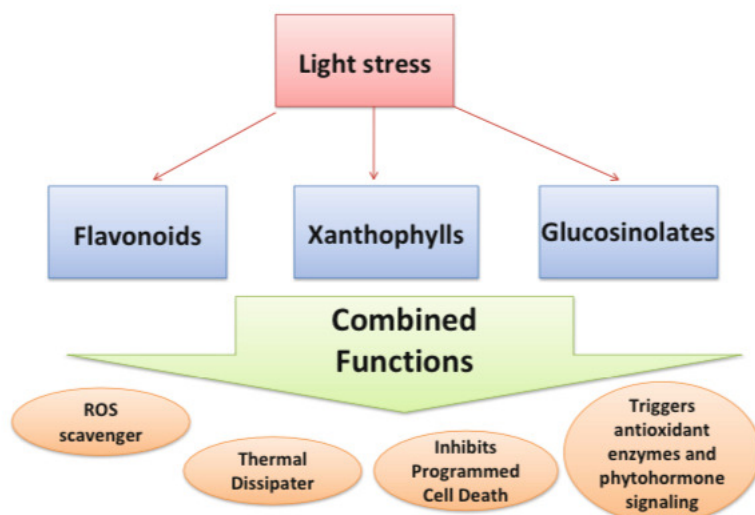
Συμπερασματικά, η καταπόνηση των φυτών από την UV-B ακτινοβολία, φαίνεται να έχει μεγάλο εύρος και αυτό οφείλεται κατά κύριο λόγο στην σταθερή θέση των φυτών την οποία έχουν από την φύση τους, σε διάφορους περιβαλλοντικούς παράγοντες αλλά και στους ενδογενείς (γενετικούς) και μορφολογικούς παράγοντες οι οποίοι διαφέρουν ανάμεσα στα είδη των φυτών (Rai and Agrawal, 2017).

### **3.4 Οι μεταβολίτες και ο ρόλος τους στην καταπόνηση των φυτών**

Οι φαινολικές ενώσεις έχουν πολύ σημαντικό ρόλο όσον αφορά την μεταγωγή σήματος και την άμυνα των φυτών και συνεπώς αποτελούν μια από τις πιο σημαντικές ομάδες βιοενεργών ενώσεων οι οποίες απαντώνται στα φυτά. Επιπρόσθετα, τα φλαβονοειδή και τα υδροξυκιναμικά οξέα είναι οι κύριες φαινολικές ενώσεις οι οποίες συναντώνται κυρίως στους καρπούς και παίζουν καθοριστικό ρόλο στο χρώμα τους, στο άρωμα, στην σκληρότητα και επίσης παίζουν ρόλο για τις αντιοξειδωτικές ιδιότητές τους.

Ταυτόχρονα, οι φλαβονόλες, οι ανθοκυανίνες και οι προανθοκυανιδίνες είναι τα κύρια φλαβονοειδή όπου βρίσκονται τόσο στους καρπούς όσο και στα άνθη. Οι φλαβονόλες, εκτός του ότι χρησιμεύουν σαν οπτικό ερέθισμα για την επικονίαση, δρουν επίσης φωτοπροστατευτικά δεσμεύοντας τις ελεύθερες ρίζες και συλλέγουν τις δραστικές μορφές οξυγόνου (Reactive Oxygen Species) που δημιουργούνται ύστερα

από την έκθεση των φυτών στην UV-B ακτινοβολία. Σημαντική είναι επίσης η ικανότητα των φλαβονοειδών να ελέγχουν την ανάπτυξη μεμονωμένων οργάνων αλλά και ολόκληρου του φυτού. Συμπληρωματικά, τα φλαβονοειδή που βρίσκονται στους χλωροπλάστες είναι δεσμευτές του υπεροξειδίου του υδρογόνου (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) αλλά και μονήρους οξυγόνου και αποτρέπουν τον προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο υπό τις συνθήκες καταπόνησης λόγω ακτινοβολίας. Οι φλαβονόλες επίσης έχουν βασικό ρόλο ως ρυθμιστές της ανάπτυξης, αφού έχουν την ικανότητα να μεσολαβούν στην μεταφορά αυξινών και στον καταβολισμό τους.



Εικόνα 22. Ο ρόλος των δευτερογενών μεταβολιτών στους φυτικούς ιστούς υπό την επίδραση της καταπόνησης του φωτός και η δημιουργία ανοχής στα φυτά (Banerjee and Roychoudhury, 2016).

Εξίσου σημαντικό ρόλο στην αντιμετώπιση της καταπόνησης των φυτών από το φως παίζουν και οι ξανθοφύλλες. Ο κύκλος της ξανθοφύλλης, αποτελείται από φωτοεξαρτώμενες μετατροπές τριών διαφορετικών τύπων καρετονοειδών και δρα ως ένας θερμικός διασκορπιστής καθότι αποτρέπει την υπερθέρμανση των ιστών που είναι περισσότερο εκτεθειμένοι στο φως (Banerjee and Roychoudhury, 2016).

### 3.5 Οι φυτορμόνες και η σχέση τους με την καταπόνηση του φωτός στα φυτά

Οι φυτορμόνες είναι σημαντικοί ρυθμιστές της ανάπτυξης των φυτών που συντίθενται σε καθορισμένα όργανα του και έχουν σημαντική επίδραση στον μεταβολισμό τους αλλά και ταυτόχρονα παίζουν σημαντικό ρόλο στην μείωση των συνεπειών που επιφέρει η αβιοτική καταπόνηση σε αυτά. Ωστόσο, η αβιοτική

καταπόνηση μεταβάλλει τα ενδογενή επίπεδα των φυτορμονών με αποτέλεσμα να δημιουργούνται διαταραχές στην ανάπτυξη των φυτών (Egamberdieva et al, 2017). Έτσι, τα φυτά διαθέτουν την ικανότητα να αντιμετωπίζουν το stress μεταβάλλοντας τις παραμέτρους της φυσιολογικής τους ανάπτυξης. Έχει αποδειχθεί ότι τα φυτά αλλάζουν τις φυσιολογικές του αποκρίσεις αλλάζοντας την συγκέντρωση φυτορμονών όπως η αυξίνη (IAA, ινδολ-3-οξικό οξύ), η κυτοκίνη (CKT), το αμπισικό οξύ (ABA) κá (Banerjee and Roychoudhury, 2016).

Οι αυξίνες είναι σημαντικές φυτοορμόνες και η αυξίνη indole-3-acetic acid (IAA) αποδείχθηκε ότι προάγει αρκετές λειτουργίες του φυτού όπως την κυτταρική διαίρεση, την επιμήκυνση, και την διαφοροποίηση (Egamberdieva et al, 2017). Όσον αφορά την αυξίνη IAA, η υπερϊώδης ακτινοβολία μειώνει τη συγκέντρωση και τη δραστηριότητα της μέσω φωτοαποικοδόμησης. Αυτό έχει άμεση επίδραση στην κυτταρική φυσιολογία καθώς τα κύτταρα δεν μπορούν πλέον να μεταβολίσουν και να χρησιμοποιήσουν την αυξίνη. Σύμφωνα με κάποιες μελέτες, παρατηρήθηκαν μειωμένα επίπεδα αυξίνης σε φύλλα του φυτού *Spirodela oligorrhiza* μετά από έκθεση σε υπερϊώδη ακτινοβολία και ταυτόχρονα εμφάνισαν υψηλά ποσοστά αποκοπής. Αυτή η κατάσταση, μπορεί να αποφευχθεί με τον εμποτισμό των φύλλων σε κατάλληλα διαλύματα αυξίνης, η οποία προάγει την ανάπτυξη των φυτών που εκτίθενται σε υπερϊώδη ακτινοβολία.

Η αυξίνη NAA ( $\alpha$ -naphthalene acetic acid), μια αυξίνη πιο σταθερή στη δομή της από την IAA, δρα ως ρυθμιστής της ανάπτυξης των φυτών και δεν αποικοδομείται από την οξειδάση IAA. Επίσης, έχει αναφερθεί ότι η αυξίνη είναι συστατικό του ρυθμιστικού συστήματος που ελέγχει τόσο την προκαλούμενη από την υπερϊώδη ακτινοβολία συσσώρευση φλαβονοειδών όσο και τη φωτομορφογένεση που προκαλείται από την υπερϊώδη ακτινοβολία (Banerjee and Roychoudhury, 2016).

Οι κυτοκίνες αποτελούν μια σημαντική ομάδα φυτικών ορμονών η οποία εμπλέκεται στη διατήρηση του κυτταρικού πολλαπλασιασμού και της κυτταρικής διαφοροποίησης αλλά και στην πρόληψη της γήρανσης και κατά συνέπεια στην παρεμπόδιση της πρόωρης γήρανσης των φύλλων. Παράλληλα, τα μειωμένα επίπεδα κυτοκίνης οδηγούν σε κλείσιμο των στομάτων λόγω του αμπισικού οξέως (ABA), μειώνοντας έτσι την πρόσληψη άνθρακα και την αφομοίωσή του (Egamberdieva et al, 2017).

Το αμπισικό οξύ παίζει και αυτό σημαντικό ρόλο στα φυτά, αφού βοηθά τόσο στον τρόπο αντίδρασης του φυτού έναντι στην καταπόνηση αλλά και στην προσαρμογή του. Το αμπισικό οξύ συμβάλλει στη μεταγωγή σήματος κατά την έκθεση στην καταπόνηση και στον έλεγχο των περαιτέρω αποκρίσεων. Ωστόσο, η απότομη αύξηση συγκέντρωσης ABA κατά τη διάρκεια της έκθεσης στο στρες μπορεί να οδηγήσει σε επιβράδυνση της ανάπτυξης του φυτού. Επίσης, στα φυτά που υπό συνθήκες καταπόνησης, το αμπισικό οξύ βοηθά στην ανάπτυξη βαθύτερου ριζικού συστήματος και προκαλεί άλλες απαραίτητες τροποποιήσεις της ρίζας για την βέλτιστη πρόσληψη νερού και θρεπτικών συστατικών.

Μια ακόμη σημαντική ομάδα φυτοορμονών αποτελούν οι γιββερελλίνες οι οποίες έχουν καθοριστικό ρόλο στον σχηματισμό των ανθικών οργάνων και στην ανάπτυξη των πλευρικών βλαστών. Το γιββεριλλικό οξύ διεγείρει την ανάπτυξη των φυτών και επάγει την αποτελεσματική πρόσληψη και τον καταμερισμό ιόντων εντός του φυτικού συστήματος, που οδηγεί στην βελτιωμένη ανάπτυξη και διατήρηση του μεταβολισμού των φυτών υπό φυσιολογικές συνθήκες αλλά και συνθήκες καταπόνησης. Κάποιες φορές η σύνθεση των γιββερελλινών μπορεί να προκληθεί μέσω της εφαρμογής άλλων φυτοορμονών όπως των αυξινών ενώ άλλες φορές μπορεί να υπάρχει αρνητική αλληλεπίδραση μεταξύ τους. Για παράδειγμα η ενισχυμένη παραγωγή γιββερελλικού οξέως μπορεί να προκαλέσει τον καταβολισμό του αμψισικού οξέως (Egamberdieva et al, 2017).

## **ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ**

Αϊβαλάκης, Γ, Καραμπουρνιώτης, Γ, Λιακόπουλος, Γ. (2016). Φυσιολογία Φυτών. Εκδόσεις ΕΜΒΡΥΟ.

Κωνσταντινίδου Ε.-Ι. Α., 2009. Φυσιολογία Αβιοτικών Καταπονήσεων. Από το σύγγραμμα Φυσιολογία Φυτών, από το μόριο στο περιβάλλον, επιμ. Κ. Α. Ρουμπελάκη-Αγγελάκη, Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης.

Γαλάτης, Β., Γανωτάκης, Δ., Γκανή-Σπυροπούλου, Κ., Καραμπουρνιώτης, Γ., Κοτζαμπάσης, Κ., Κωνσταντινίδου, Ελ.-Ι., Μανέτας, Ι., Ρουμπελάκη-Αγγελάκη, Κ.Α. (2018). Φυσιολογία Φυτών. Από το μόριο στο περιβάλλον. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης.

Δόρδας, Χ. (2018). Γενική Γεωργία. Εκδόσεις Σύγχρονη Παιδεία. Θεσσαλονίκη.

Καραμάνος Α., 2012. Γενική Γεωργία, Αρχές Φυτικής Παραγωγής στις Αροτραίες Καλλιέργειες. Εκδόσεις Παπαζήση, Αθήνα.

Κατσαφάδος, Π. και Μαυροματίδης, Η. (2015). Εισαγωγή στη φυσική της ατμόσφαιρας και την κλιματική αλλαγή. [ηλεκτρ. βιβλ.] Αθήνα:Κάλλιπος, Σύνδεσμος Ελληνικών Ακαδημαϊκών Βιβλιοθηκών. Διαθέσιμο στο: <http://hdl.handle.net/11419/3708>

Κωνσταντινίδου Ε.-Ι. Α., 2009. Φυσιολογία Αβιοτικών Καταπονήσεων. Από το σύγγραμμα Φυσιολογία Φυτών, από το μόριο στο περιβάλλον, επιμ. Κ. Α. Ρουμπελάκη-Αγγελάκη, Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης.

Μανέτας Γ., Γραμματικόπουλος, Γ., Πετροπούλου, Γ., Ψαράς, Γ.Κ. (2015). Εργαστηριακές ασκήσεις Φυσιολογίας Φυτών. Ελληνικά Ακαδημαϊκά Ηλεκτρονικά Συγγράμματα και Βοηθήματα. Σύνδεσμος Ελληνικών Ακαδημαϊκών Βιβλιοθηκών. [www.kallipos.gr](http://www.kallipos.gr)

Μπαλτάς Ε., 2013. Εφαρμοσμένη Μετεωρολογία. Εκδόσεις Ζήτη, Θεσσαλονίκη

Πάσσαμ Χ. –Κ., Ε. Τσαντίλη, Χριστόπουλος Μ., Καυκαλέτου Μ., Αλεξόπουλος Α., Καραπάνος Ι., 2015. Τραυματισμοί από χαμηλές θερμοκρασίες (κρυοτραυματισμοί), πάγωμα, φυσιολογικές διαταραχές και παθολογικές ασθένειες. ΕκδόσειςΚάλλιπος.<http://hdl.handle.net/11419/3343>

Ριζοπούλου Σ., Γεωργίου, Κ., Θάνος, Κ., Μελετίου-Χρήστου, Μ.Σ. και Ρούσης, Α. (2015). Εργαστηριακές Ασκήσεις Φυσιολογίας Φυτών. Σύνδεσμος Ελληνικών Ακαδημαϊκών Βιβλιοθηκών. ISBN: 978-960-603-205-9 <https://repository.kallipos.gr/handle/11419/5137>

Χονδρογιάννης, Χ. (2019). Αναπτυξιακές και εποχιακές μεταβολές της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας σε αναπαραγωγικά ώριμα και ανώριμα άτομα τριών ειδών που ανήκουν σε διαφορετικούς λειτουργικούς τύπους της Μεσογειακής βλάστησης. Διδακτορική Διατριβή. Τμήμα Βιολογίας, Πανεπιστήμιο Πατρών, Πάτρα.

Ali Raza H. , M.A., Iqbal, N., Asghar, M.A., Raza, A., Fan, Y.F., Mumtaz, M., Shoaib, M., Ansar, M., Manaf, A., Yang, W.Y. and Yang, F. (2021). Crop photosynthetic response to light quality and light intensity. Journal of Integrative Agriculture,20(1), 4-23. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(20\)63227-0](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(20)63227-0).

Banerjee A. and Roychoudhury A. (2016). Plant Responses to Light Stress: Oxidative Damages, Photoprotection, and Role of Phytohormones. In: Plant Hormones



under Challenging Environmental Factors, Springer, DOI: 10.1007/978-94-017-7758-2\_8

Bayat, L., Arab, M., Aliniaiefard, S., Seif, M., Lastochkina, O. and Li, T. (2018). Effects of Growth under Different Light Spectra on the Subsequent High Light Tolerance in Rose Plants AoB PLANTS. 10(5):ply052. doi: 10.1093/aobpla/ply052.

Campbell N. et al. (2008). Βιολογία, Τόμος Ι. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης

Chen M, Chory J, Fankhauser C. (2004). Light signal transduction in higher plants. Annual Review of Genetics 38:87–117.

Choudhury F. K. et al (2018). Rapid Accumulation of Glutathione During Light Stress in Arabidopsis. Plant & Cell Physiology, 59(9):1817–1826.

Danziger, N. and Bernstein, N. (2021). Light matters: Effect of light spectra on cannabinoid profile and plant development of medical cannabis (*Cannabis sativa* L.). Industrial Crops & Products, 164, 113351, <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.113351>

Egamberdieva D, Wirth SJ, Alqarawi AA, Abd\_Allah EF and Hashem A (2017) Phytohormones and Beneficial Microbes: Essential Components for Plants to Balance Stress and Fitness. Front. Microbiol. 8:2104. doi: 10.3389/fmicb.2017.02104

Feng L, Raza MA, Li Z, Chen Y, Khalid MHB, Du J, Liu W, Wu X, Song C, Yu L, Zhang Z, Yuan S, Yang W, Yang F. (2019). The Influence of Light Intensity and Leaf Movement on Photosynthesis Characteristics and Carbon Balance of Soybean. Front Plant Sci. 8: 9:1952. doi: 10.3389/fpls.2018.01952.

Jackson, S.D. (2009). Plant responses to photoperiod. New Phytol. 181, 517–531. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02681.x>.

Kozai T. (2016). LED lighting for urban agriculture. In: T. Kozai, K. Fujiwara, E.D. Runkle ed. LED lighting for urban agriculture. Springer Science+Business Media, Singapore.

Liu, J. and van Iersel, M.W. (2021). Photosynthetic Physiology of Blue, Green, and Red Light: Light Intensity Effects and Underlying Mechanisms. Front. Plant Sci. 12:619987. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.619987>

Madigan, M.T., Martinko, J.M. and Parker, J. (2005). Brock-Βιολογία των μικροοργανισμών. Τόμος ΙΙ. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης.

Nocchi N. et al. (2020). Effects of UV-B radiation on secondary metabolite production, antioxidant activity, photosynthesis and herbivory interactions in *Nymphoides humboldtiana* (Menyanthaceae). Journal of Photochemistry and Photobiology, B: Biology, 212:112021.

Paik I, Huq E. (2019). Plant photoreceptors: Multi-functional sensory proteins and their signaling networks. Semin Cell Dev Biol.92:114-121. doi: 10.1016/j.semdb.2019.03.007

Rai K. and S.B. Agrawal S.B (2017). Effects of UV-B radiation on morphological, physiological and biochemical aspects of plants: an overview. *Journal of Scientific Research*, 61:87-113.

Schumann T, Paul S, Melzer M, Dörmann P and Jahns P. (2017). Plant Growth under Natural Light Conditions Provides Highly Flexible Short-Term Acclimation Properties toward High Light Stress. *Front. Plant Sci.* 8:681. doi: 10.3389/fpls.2017.00681

Shafiq, I., Hussain, H., Ali Raza, M.A., Iqbal, N., Asghar, M.A., Raza, A., Fan, Y.F., Mumtaz, M., Shoaib, M., Ansar, M., Manaf, A., Yang, W.Y. and Yang, F. (2021). Crop photosynthetic response to light quality and light intensity. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(1), 4-23. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(20\)63227-0](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(20)63227-0).

Shulaev V., Cortes., Miller G., Mittler R. (2008). Metabolomics for plant stress response. *Physiologia Plantarum*, 132:199-208

Szymanska R. et al (2017). Physiological and biochemical responses to high light and temperature stress in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 139:165-177. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.05.002>

Tripathi, S., Hoang, Q.T.N., Han, Y.J. and Kim J.-II. (2019). Regulation of Photomorphogenic Development by Plant Phytochromes. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(24), 6165. doi: 10.3390/ijms20246165

Verdaguer D. et al (2017). UV-A radiation effects on higher plants: Exploring the known unknown. *Plant Science*, 255:72–81

Violet-Chabrand, S., Matthews, J.S.A., Simkin, A.J., Raines, C.A., Lawson, T. (2017). Importance of Fluctuations in Light on Plant Photosynthetic Acclimation, *Plant Physiology*, 173(4), 2163–2179, <https://doi.org/10.1104/pp.16.01767>

Wang, P., Ali Abid, M., Qanmber, G., Askari, M., Zhou, L., Song, Y., Liang C., Meng, Z., Malik, W., Wei, Y., Wang, Y., Cheng, H., Zhang, R. (2022). Photomorphogenesis in plants: The central role of phytochrome interacting factors (PIFs), *Environmental and Experimental Botany*, 194, 104704, <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104704>

Wimalasekera, R. (2019). Effect of Light Intensity on Photosynthesis. In *Photosynthesis, Productivity and Environmental Stress*. Edited by P. Ahmad et al. <https://doi.org/10.1002/9781119501800.ch4>

Wu, Y., Gong, W., and Yang, W. (2017). Shade inhibits leaf size by controlling cell proliferation and enlargement in soybean. *Sci. Rep.* 7:9259. doi: 10.1038/s41598-017-10026-5

Wu, Z., Skjelvåg, A. O., & Baadshaug, O. H. (2004). Quantification of photoperiodic effects on growth of *Phleum pratense*. *Annals of botany*, 94(4), 535–543. <https://doi.org/10.1093/aob/mch170>

Yang B. et al (2019). Light Stress Responses and Prospects for Engineering Light Stress Tolerance in Crop Plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38:1489–1506. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09951-8>

Yavari, N., Tripathi, R., Wu, B-S., MacPherson, S., Singh, J. and Lefsrud, M. (2021). The effect of light quality on plant physiology, photosynthetic, and stress response in *Arabidopsis thaliana* leaves. *PLoS ONE* 16(3): e0247380. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247380>

Zervoudakis, G., Salahas, G., Kaspiris, G. and Konstantopoulou, E. (2012). Influence of Light Intensity on Growth and Physiological Characteristics of Common Sage (*Salvia officinalis* L.). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 55(1), 89-95.

Zhu J. – K. (2016). Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. *Cell*, 167: 313-324. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>