

Ακτινοβολία

Η ακτινοβολία ως παράγοντας καταπόνησης



η ποσότητα (ως ροή φωτονίων), όσο και η ποιότητα (ως φασματική κατανομή) της ακτινοβολίας που δέχονται τα φυτά

Ακτινοβολία

ποσότητα

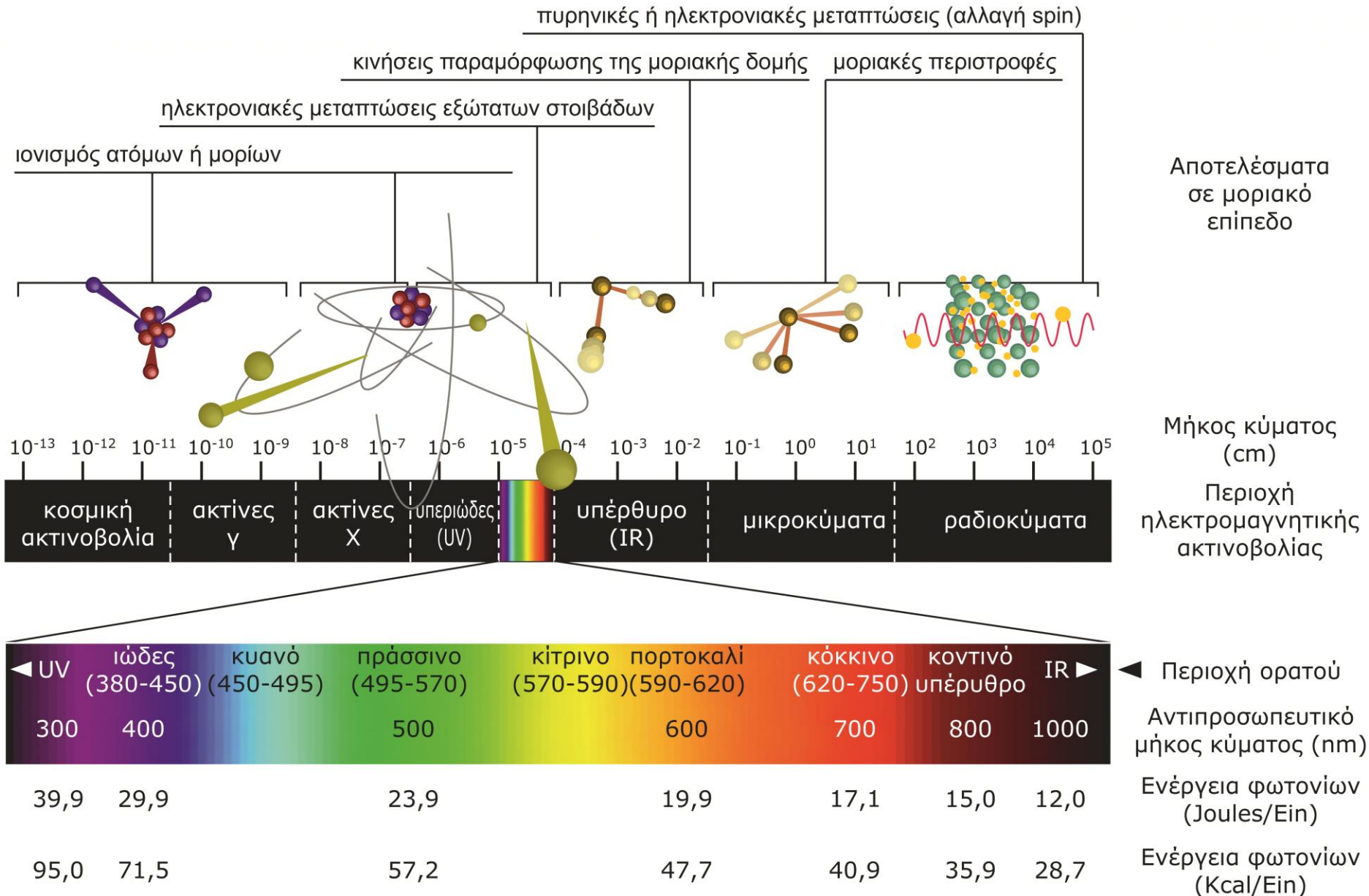
καθορίζει την εισροή ενέργειας προς τα φωτοχημικά κέντρα των οποίων η λειτουργία επηρεάζεται σημαντικά εάν η ενέργεια παρέχεται τόσο σε ανεπαρκή, όσο και υπερβολικά επίπεδα

Ακτινοβολία

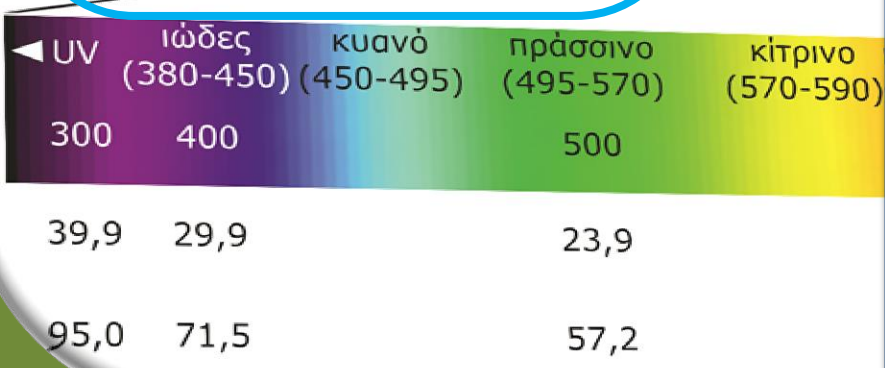
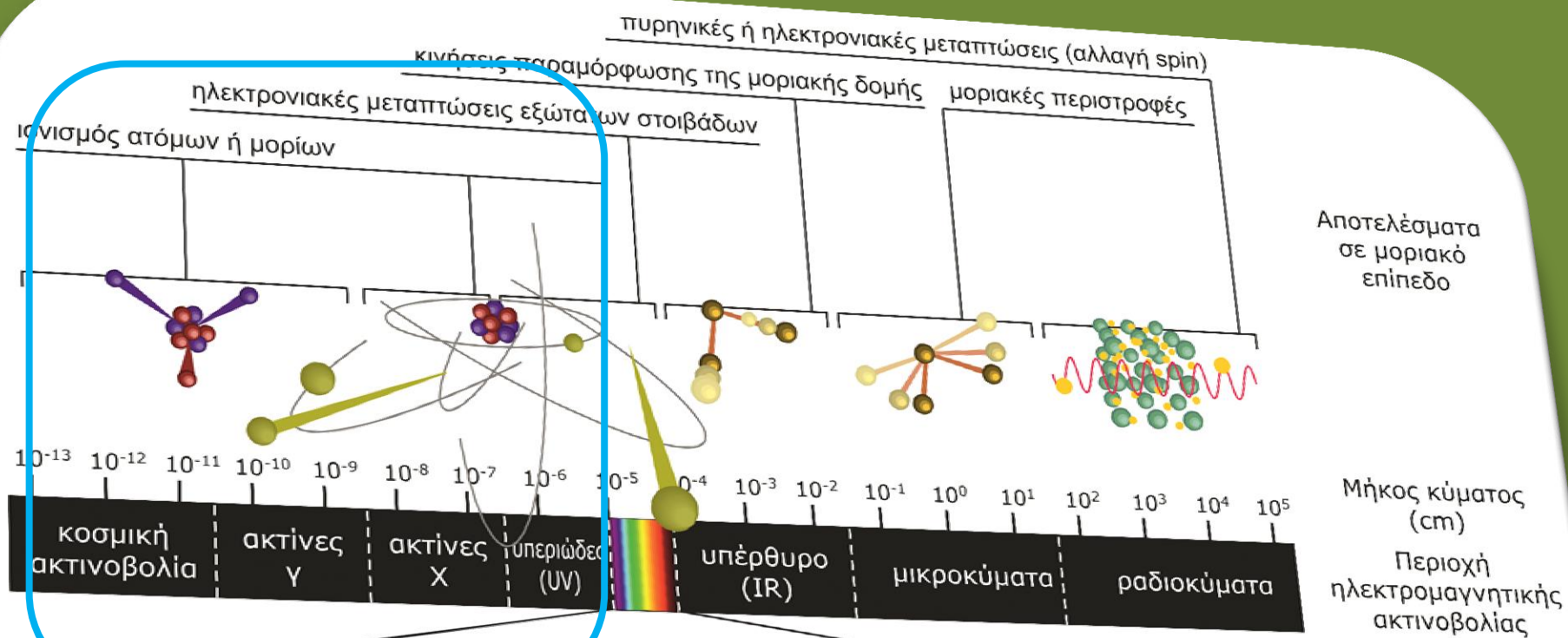
ποιότητα

Το ενεργειακό περιεχόμενο των φωτονίων καθορίζει και το είδος των χημικών αλλαγών οι οποίες μπορεί να συμβούν σε ένα συγκεκριμένο υλικό-στόχο στο οποίο προσπίπτουν αυτά

Ακτινοβολία



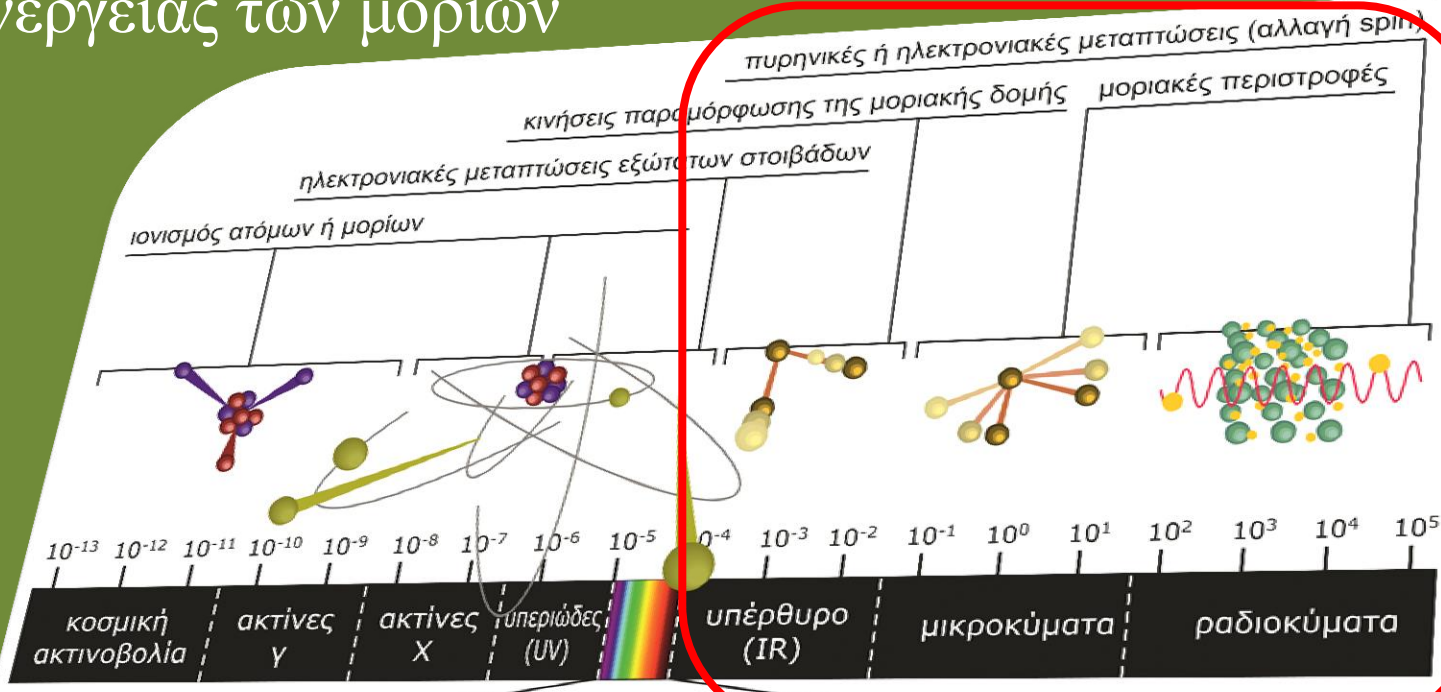
Οι 3 περιοχές του φάσματος ανάλογα με το αποτέλεσμα στα βιολογικά υλικά



Ιονίζουσες ακτινοβολίες → ελεύθερες ρίζες, μεταλλαξιγόνος δράση ακόμη και το θάνατος σε βιολογικά υλικά

αύξηση της θερμοκρασίας των υλικών στα οποία προσπίπτουν μέσω αύξησης της κινητικής ενέργειας των μορίων

Οι 3 περιοχές του φάσματος ανάλογα με το αποτέλεσμα στα βιολογικά υλικά



Αποτελέσματα σε μοριακό επίπεδο

Μήκος κύματος (cm)

Περιοχή ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας



Περιοχή ορατού

Αντιπροσωπευτικό μήκος κύματος (nm)

Ενέργεια φωτονίων (Joules/Ein)

Ενέργεια φωτονίων (Kcal/Ein)

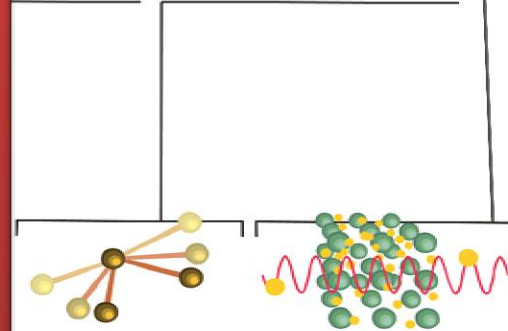
39,9	29,9		23,9		19,9	17,1	15,0	12,0
95,0	71,5		57,2		47,7	40,9	35,9	28,7

Οι 3 περιοχές του φάσματος ανάλογα με το αποτέλεσμα στα βιολογικά υλικά

Η ενέργεια των φωτονίων επαρκεί για να προκαλέσει μεταπτώσεις ηλεκτρονίων σε τροχιές με υψηλότερο ενεργειακό περιεχόμενο σε ορισμένα μόρια-στόχους (διέγερση μορίων). Τα διεγερμένα μόρια μπορούν με τη σειρά τους να αντιδράσουν με άλλα μόρια με τελικό αποτέλεσμα μια σταθερή χημική αλλαγή (φωτοχημικό αποτέλεσμα)

ηλεκτρονικές μεταπτώσεις (αλλαγή spin)

χημικής δομής μοριακές περιστροφές

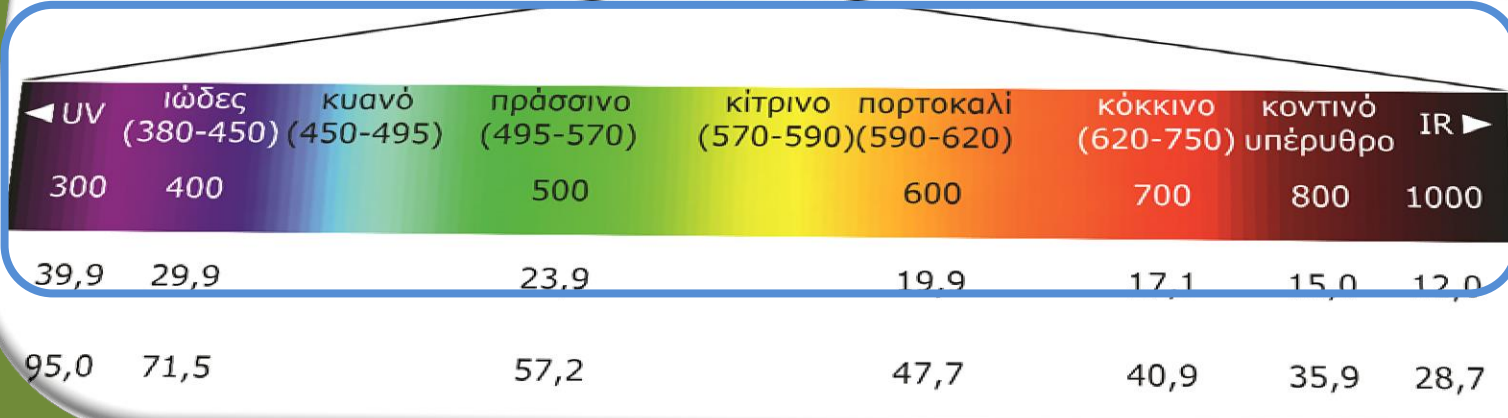


Αποτελέσματα σε μοριακό επίπεδο

10⁻¹ 10⁰ 10¹ 10² 10³ 10⁴ 10⁵

Μήκος κύματος (cm)

Περιοχή ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας



Περιοχή ορατού

Αντιπροσωπευτικό μήκος κύματος (nm)

Ενέργεια φωτονίων (Joules/Ein)

Ενέργεια φωτονίων (Kcal/Ein)

Η ακτινοβολία ως παράγοντας καταπόνησης

Στην ανάπτυξη των φυτών παίζουν ρόλο:

- η ένταση της προσπίπτουσας φωτεινής ακτινοβολίας
- η φωτοπερίοδος
- η φασματική κατανομή
- η γωνία πρόσπτωσης των ακτίνων

Ημερήσια και εποχιακή διακύμανση



Η ακτινοβολία ως παράγοντας καταπόνησης

Φωτοπενία

Σκιά: τόσο η ποσότητα, όσο και η ποιότητα της ακτινοβολίας δραματικά διαφορετικές από τις αντίστοιχες του άπλετου φωτός

Φωτοτοξικότητα

υψηλή ένταση ορατής ή/και υπεριώδους ακτινοβολίας

φασματική περιοχή	Q ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	ποσοστό (%) της ενέργειας φωτεινής ακτινοβολίας ανά περιοχή			
	PAR** (400-800nm)	μπλε (400-500nm)	πράσινο (500-600nm)	κόκκινο (600-700nm)	υπέρυθρο, IR (700-800nm)
άπλετο φως*	1700	23	26	26	25
κάτω από φυλλωσιά (LAI**= 4)	60	4	15	11	70
κάτω από 1 m νερού	700	30	39	36	5

Η ακτινοβολία ως παράγοντας καταπόνησης

Σκιά

τα **φυτά σκιάς (σκιόφυτα)** διαθέτουν την ικανότητα προσαρμογής ή/και εγκλιματισμού σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού, ενώ η έκθεσή τους σε συνθήκες υψηλών εντάσεων φωτεινής ακτινοβολίας αποτελεί παράγοντα καταπόνησης

Φως

τα **φυτά φωτός (ηλιόφυτα)** αναπτύσσονται ικανοποιητικά σε περιβάλλοντα άπλετου φωτισμού, ενώ σε συνθήκες σκίασης η περιορισμένη ενεργειακή παροχή καθίσταται παράγοντας καταπόνησης

Οι ανεπαρκείς εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας παράγοντας καταπόνησης

η παροχή ενέργειας είναι περιορισμένη και επομένως μειώνεται σημαντικά το καθαρό κέρδος σε άνθρακα

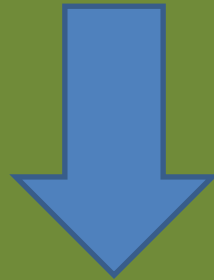
Στρατηγικές αντιμετώπισης

- ❖ Αποφυγή – Διαφυγή

- ❖ Ανθεκτικότητα

Αποφυγή – Διαφυγή

φυτά που δεν διαθέτουν τους κατάλληλους μηχανισμούς με
τους οποίους θα μπορούσαν να αντιμετωπίσουν την
καταπόνηση



αποφεύγουν – διαφεύγουν τη σκίαση

Αποφυγή – Διαφυγή της σκίασης

Αναπτυγμένα φυτά

επιμήκυνση των
μεσογονατίων διαστημάτων



αναζήτηση της
ενεργειακής πηγής και
αποφυγή της σκίασης
από ανεπιθύμητους
γείτονες

Σπέρματα

βλάστηση μόνο παρουσία
φωτισμού εμπλουτισμένου με
ερυθρό



εξασφάλιση μιας επαρκούς
παροχής ενέργειας για την
ανάπτυξη των νεαρών φυτών



Κοινός μηχανισμός αντίληψης της ποιότητας του
φωτός → φυτόχρωμα

Ανθεκτικότητα

φυτά που επιβιώνουν σε περιβάλλον χαμηλού φωτισμού,
χωρίς ωστόσο να εμφανίζουν συμπτώματα καταπόνησης

γενετικά καθορισμένη
προσαρμογή



υποχρεωτικά
σκιόφυτα

φαινοτυπικός
εγκλιματισμός



φυτά με πλαστικότητα στα
χαρακτηριστικά ώστε να μπορούν
να εγκλιματιστούν σε διαφορετικά
φωτεινά καθεστώτα

Μορφολογικοί, ανατομικοί & βιοχημικοί χαρακτήρες
οδηγούν στην ανάπτυξη της ανθεκτικότητας

Μορφολογικοί & ανατομικοί χαρακτήρες

χαρακτηριστικό	φύλλα σκιάς	φύλλα φωτός
μορφολογικά και ανατομικά χαρακτηριστικά		
πάχος φύλλου	μικρό	μεγάλο
διευθέτηση ελάσματος	οριζόντια	κατακόρυφη
φυλλική επιφάνεια	μεγάλη	μικρή
επιδερμικά κύτταρα	ιδιόμορφα	κανονικά
εντοπισμός στομάτων	κυρίως στην αποσξονική	και στις δύο επιφάνειες
ασυμμετρία*	επιβεβλημένη	πιθανή
διχρωμία ελάσματος**	εμφανής	συνήθως απουσιάζει
εναπόθεση λιγνίνης***	περιορισμένη	άφθονη
διευθέτηση χλωροπλαστών	σε επαφή με τα επικλινή τοιχώματα	κυμαινόμενη, συχνά σε επαφή με τα αντικλινή τοιχώματα
χαρακτηριστικά λεπτής δομής χλωροπλαστών		
μέγεθος χλωροπλαστών	μεγάλο	μικρό
όγκος στρώματος grana	μικρός	μεγάλος
	ευμεγέθη	μικρά

* ύπαρξη ασύμμετρων (ετερόπλευρων) έναντι των συμμετρικών (αμφίπλευρων) φύλλων όσον αφορά στον διαχωρισμό του μεσοφύλλου σε δρυφρακτοειδές και σπογγώδες παρέγχυμα.

** διαφορά χρωματισμού μεταξύ των φυλλικών επιφανειών (συνήθως η κάτω έχει ανοικτότερο πράσινο χρώμα συγκριτικά με την πάνω).

*** Αναφέρεται στο βαθμό λιγνινοποίησης των κυτταρικών τοιχωμάτων και περιλαμβάνει και την έκταση παρουσίας σκληρεγχυματικών ιστών

Μορφολογικοί & ανατομικοί χαρακτήρες: αποτέλεσμα

Αύξηση της φωτοσυλλεκτικής ικανότητας των φύλλων



μεγιστοποίηση της αφομοίωσης του άνθρακα
και
αποδοτική χρήση των θρεπτικών συστατικών

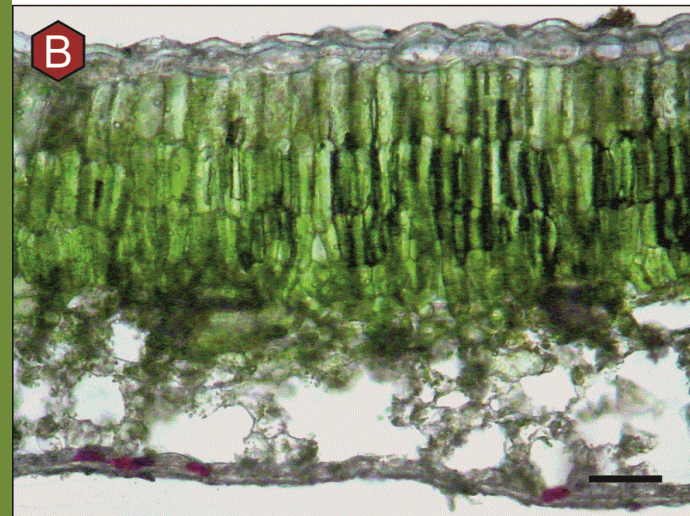
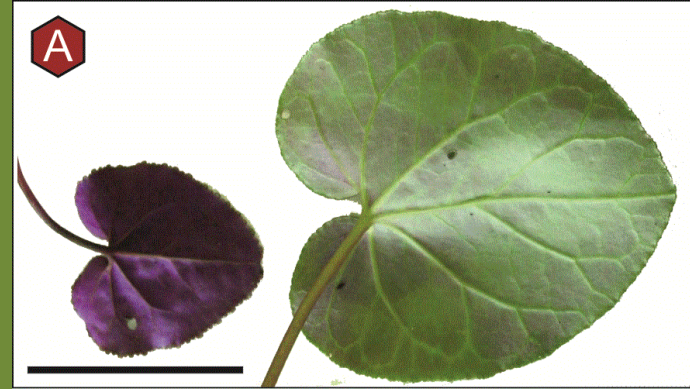
σε συνθήκες περιορισμένης παροχής φωτεινής
ακτινοβολίας

Μορφολογικοί & ανατομικοί χαρακτήρες

Εγκλιματισμός (μακροπρόθεσμος) του κυκλάμινου (*Cyclamen graecum*) σε διαφορετικά καθεστώτα φωτισμού.

A. Αντιπροσωπευτικά φύλλα φυτών φωτός (αριστερά) και σκιάς (δεξιά).

B. Εγκάρσιες τομές φύλλων φωτός (πάνω) και σκιάς (κάτω), όπως εμφανίζονται στο κοινό οπτικό μικροσκόπιο.



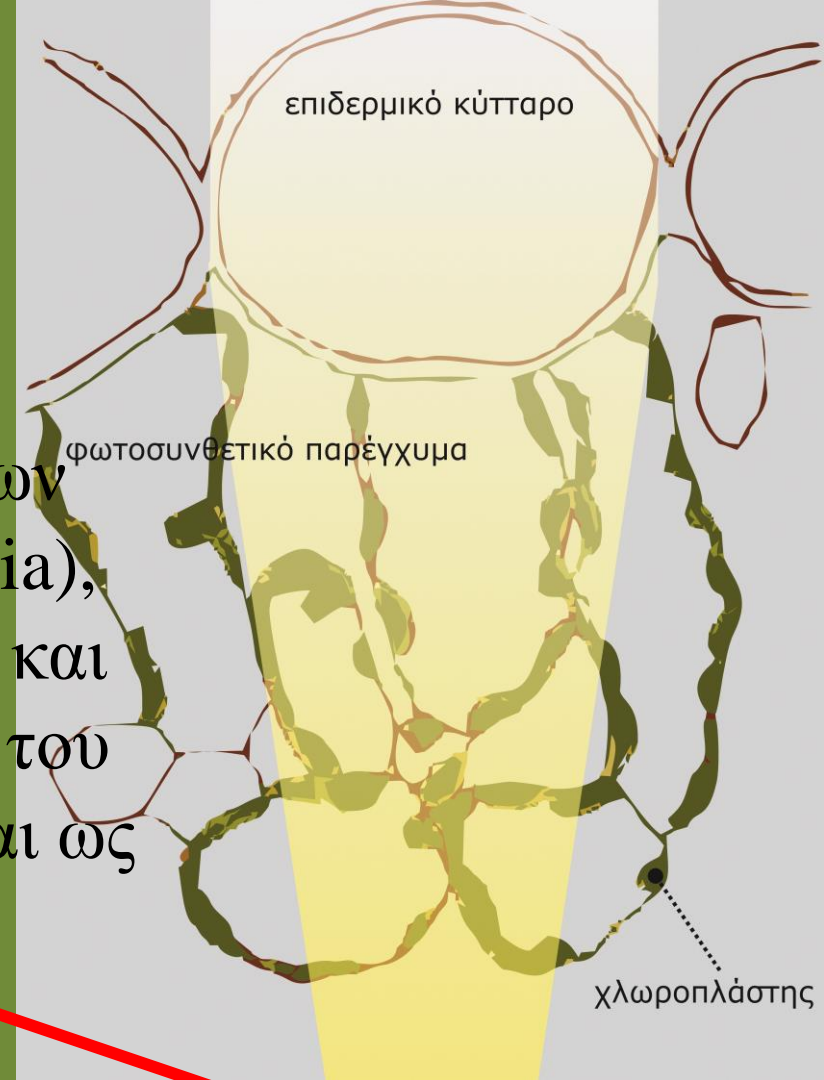
Μορφολογικοί & ανατομικοί χαρακτήρες

τα επιδερμικά κύτταρα των φύλλων ορισμένων σκιοφύτων (π.χ. Begonia), λόγω κατάλληλου σχήματος, αλλά και του κατάλληλου δείκτη διάθλασης του περιεχομένου τους, συμπεριφέρονται ως

μικροφακοί



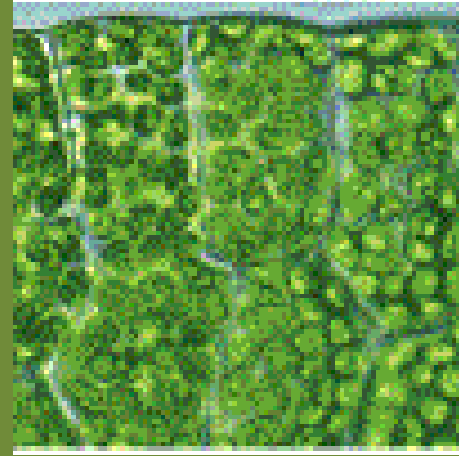
εστιάζουν το προσπίπτον φως σε βαθύτερα στρώματα του μεσοφύλλου μειώνοντας ταυτόχρονα τις απώλειες φωτονίων λόγω σκέδασης



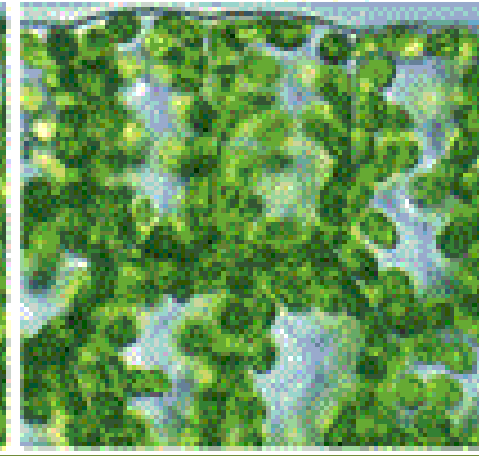
**διπλάσια
φωτονιακή ροή**

Έλεγχος της κατανομής του φωτός στο μεσόφυλλο

Weak light



Strong light



μέσω κατάλληλων μεταβολών

- ✓ στον αριθμό και στη θέση των χλωροπλαστών ανά κύτταρο
- ✓ στη συγκέντρωση της χλωροφύλλης ανά χλωροπλάστη
- ✓ στην κατανομή των χλωροπλαστών μέσα στους ιστούς

Φυσιολογικοί χαρακτήρες προσαρμογής στη σκιά

Οι χλωροπλάστες των φύλλων σκιάς έχουν **αυξημένες ικανότητες αξιοποίησης** των χαμηλών εντάσεων φωτεινής ακτινοβολίας

- ✓ αύξηση του μεγέθους
- ✓ αλλαγή της σύστασης σε χρωστικές των αντεννών φωτοσυλλογής: αυξάνεται η συμμετοχή της χλωροφύλλης b και των καροτενοειδών με αποτέλεσμα τα φύλλα σκιάς να εμφανίζουν χαμηλούς λόγους Chl a/b

Οι υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας αποτελούν παράγοντα καταπόνησης

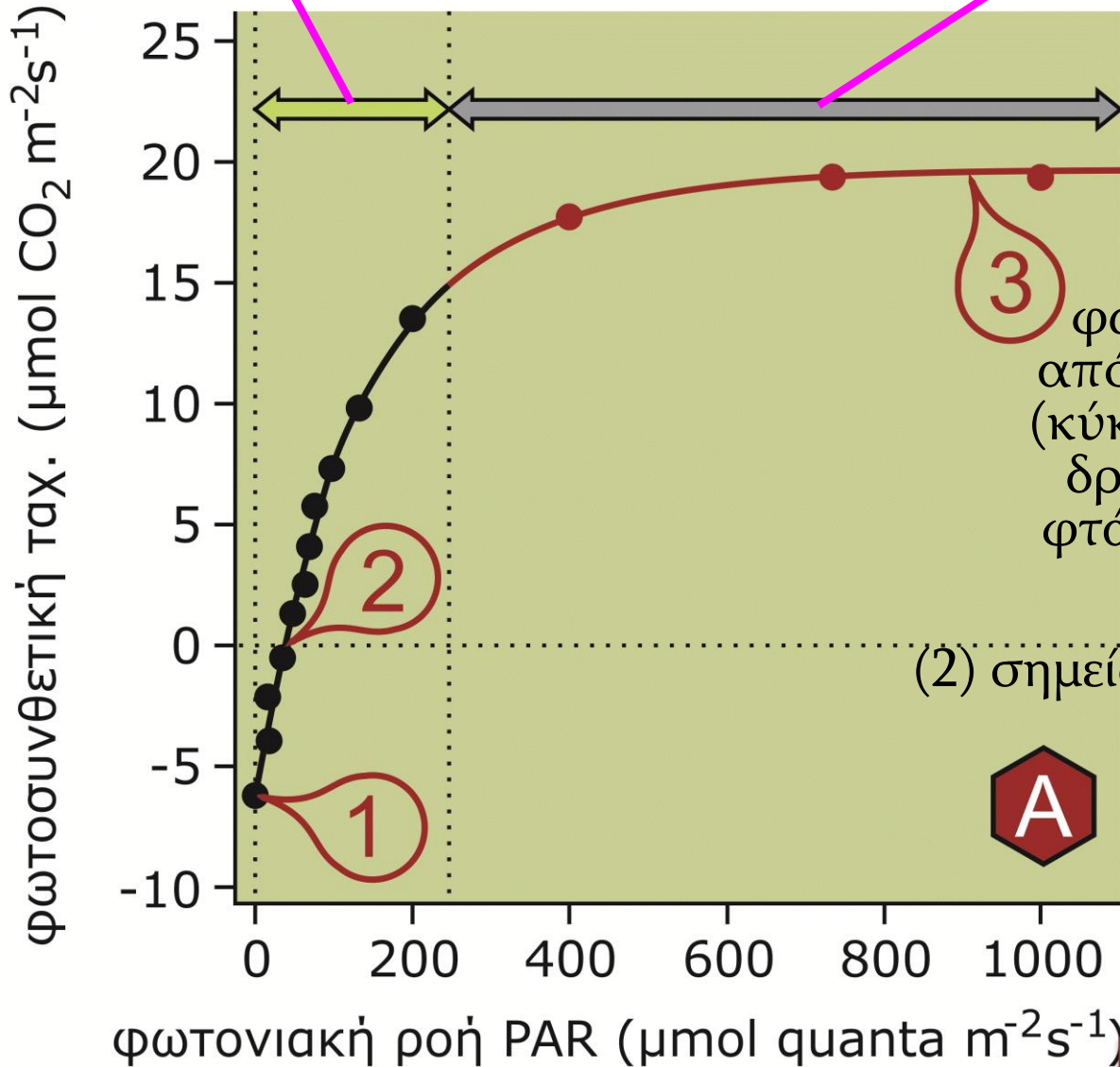
Τα φυτά αξιοποιούν μόνο ένα μικρό ποσοστό της ενέργειας της ακτινοβολίας πλήρους έντασης

Ιδιαίτερα στα C3 φυτά

Σε συνθήκες πλήρους ηλιοφάνειας η παρεχόμενη ενέργεια υπερβαίνει κατά πολύ τη δυνατότητα αξιοποίησής της από τα φύλλα

περιοριστικός παράγοντας είναι η ένταση του φωτός

περιοριστικός παράγοντας καθίσταται πλέον η συγκέντρωση του CO₂



(3) η ταχύτητα της φωτοσύνθεσης περιορίζεται από τις βιοχημικές αντιδράσεις (κύκλος Calvin), κυρίως από τη δραστηριότητα της RubisCO φτάνοντας σε μια μέγιστη τιμή

(2) σημείο αντιστάθμισης φωτισμού

(1) έκλυση CO₂

Αντιπροσωπευτικό C₃

μόνο ένα μικρό ποσοστό της ενέργειας της ακτινοβολίας πλήρους έντασης αξιοποιείται

αποτέλεσμα ενός εξελικτικού συμβιβασμού: η

φωτοσυνθετική συσκευή εξελίχθηκε ώστε να είναι ιδιαίτερα αποδοτική σε χαμηλές εντάσεις (βλ. μεγάλη κλίση του γραμμικού σκέλους της καμπύλης φωτοσύνθεσης στις χαμηλές εντάσεις)

Αναπόφευκτη
συνέπεια

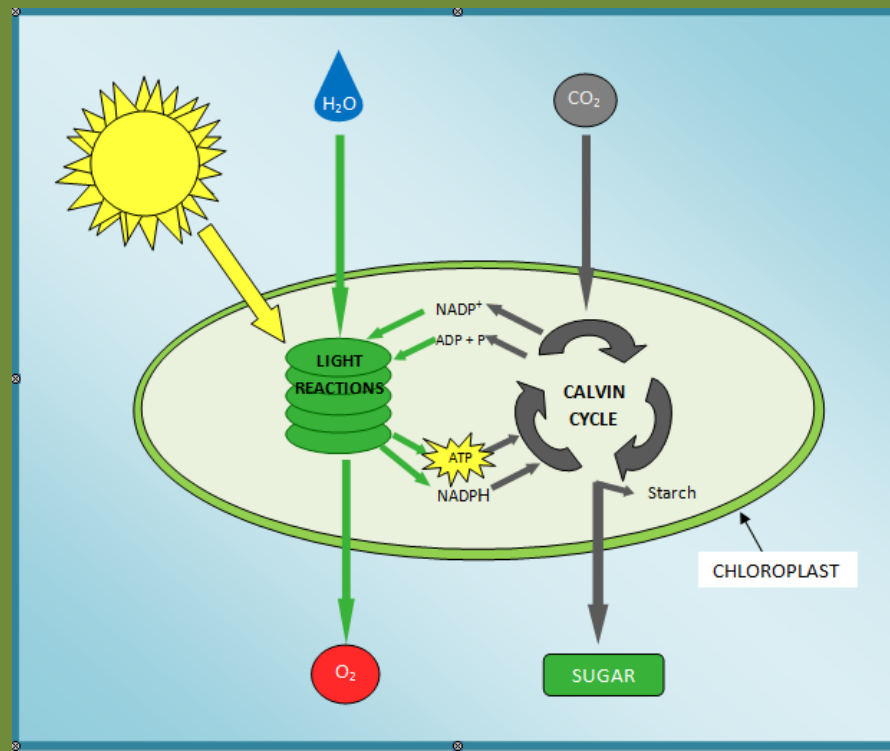
ευαισθησία και αναποτελεσματικότητα στις υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας

οι υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας προκαλούν φωτοπαρεμπόδιση

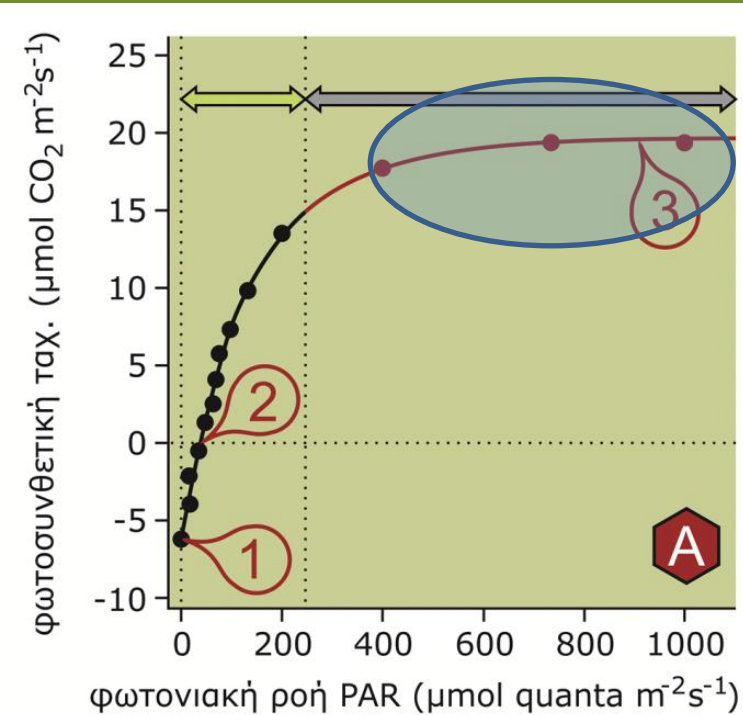
απορρόφηση της ορατής
φωτεινής ακτινοβολίας
από τη φωτοσυνθετική
συσκευή



χρησιμοποίηση του
παραγόμενου
φωτοχημικού έργου
σε βιοσυνθετικές οδούς



οι υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας προκαλούν φωτοπαρεμπόδιση



η παραγόμενη ενέργεια από τις
φωτοχημικές αντιδράσεις
υπερβαίνει κατά πολύ τις
ανάγκες χρήσης της από τις
αναβολικές διαδικασίες

περίσσεια ενέργειας

...το πρόβλημα

Η περίσσεια ενέργειας εξακολουθεί να απορροφάται από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές, προκαλώντας τη διέγερση μορίων

χλωροφύλλης



Παραγωγή ATP, NADPH
και αφομοίωση CO₂

Αλληλεπίδραση με
μοριακό οξυγόνο →
παραγωγή ενεργών
μορφών οξυγόνου (ROS)

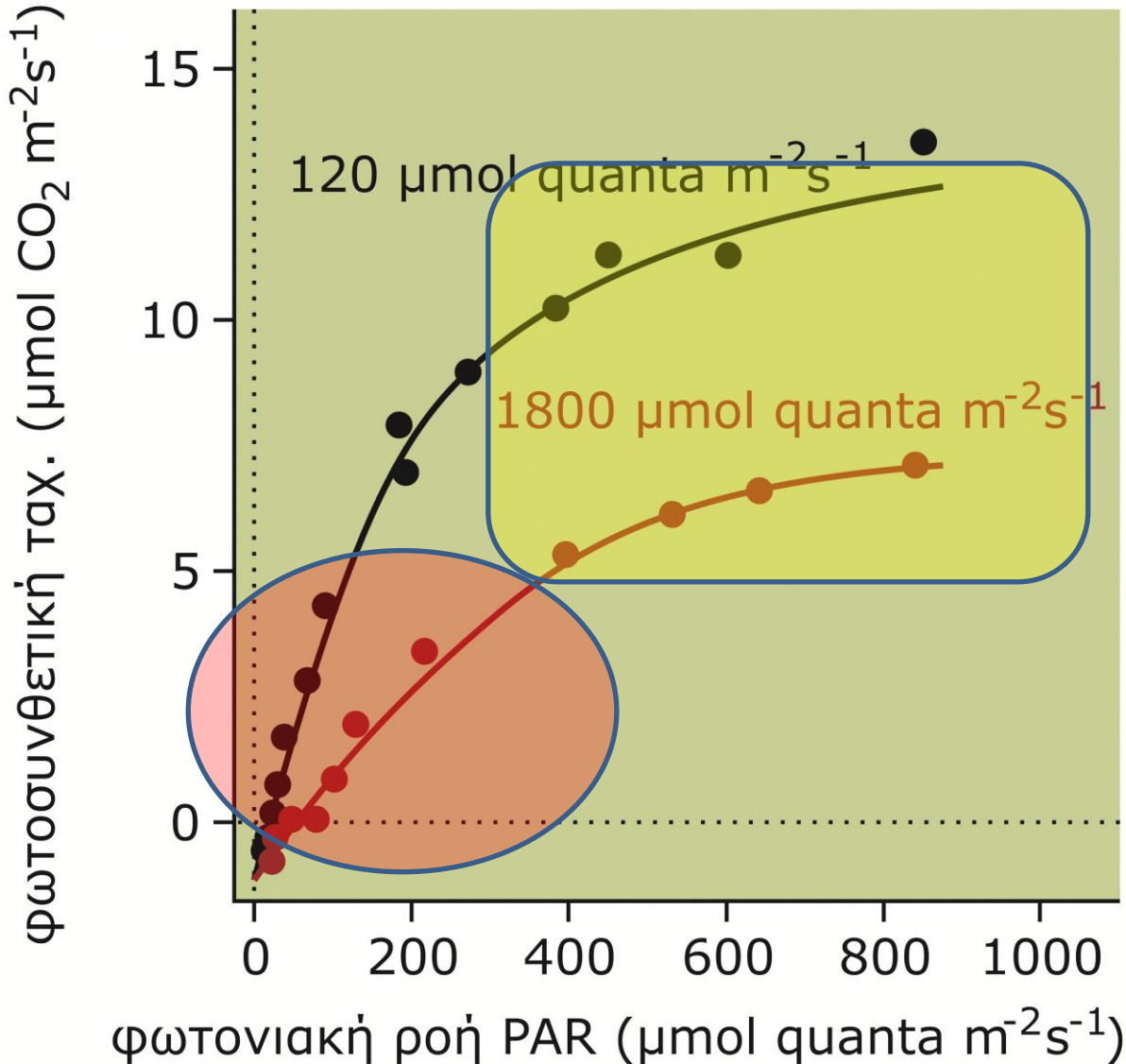
Περίσσεια ενέργειας: αποτελέσματα Ι

Η έκθεση σε υψηλές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας φυτών τα οποία δεν έχουν προσαρμοστεί ή/και εγκλιματιστεί σε περιβάλλοντα άπλετου φωτισμού επιφέρει συνήθως ελάττωση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας



φωτοπαρεμπόδιση

Φωτοπαρεμπόδιση



α) ελάττωση της απόδοσης ανά φωτόνιο

β) ελάττωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας σε συνθήκες κορεσμού

Φύλλα σπανακιού αναπτύχθηκαν σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού και μεταφέρθηκαν σε συνθήκες υψηλής έντασης φωτισμού

Επιπτώσεις της δημιουργίας ROS

- αλλοιώσεις της δομής των πρωτεϊνών οι οποίες σχηματίζουν σύμπλοκα με την Chl_a
- ανεξέλεγκτες οξειδώσεις λιπιδίων, πρωτεϊνών, νουκλεϊνικών οξέων και άλλων μορίων
- καταστροφή του συμπλόκου φωτόλυσης του νερού του

PSII

Περίσσεια ενέργειας: αποτελέσματα II

εκτεταμένες φυσιολογικές βλάβες, λόγω παραγωγής ROS



προκαλούν αποχρωματισμό των φύλλων και
εκτεταμένες νεκρωτικές περιοχές

τελική
κατάληξη

νέκρωση του οργάνου

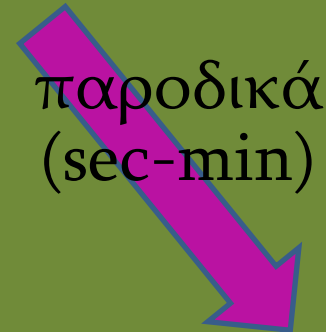


Φωτοπαρεμπόδιση: πότε;

σε φυτά τα οποία είναι υποχρεωτικά σκιάφυτα, όσο και σε ηλιόφυτα στα οποία μετά από μία περίοδο φωτισμού με ασθενείς εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας παρέχεται αιφνίδιος φωτισμός υψηλής έντασης



σε φυτά που διαβιώνουν στο εσωτερικό πυκνής κόμης ή τον υποόροφο δασών φυλλοβόλων δένδρων



με την είσοδο ακτινοβολίας δια μέσου του υπερκείμενου φυλλώματος, λόγω μετακίνησής του ή μεταβολής της γωνίας πρόσπτωσης των ηλιακών ακτίνων (**ηλιοκηλίδες**)

Ηλιοκηλίδες



Αποτροπή και αντιμετώπιση της φωτοπαρεμπόδισης

Η αντιμετώπιση των επιπτώσεων της φωτοπαρεμπόδισης συμβαίνει μέσω ενός συνδυασμού χαρακτηριστικών αποφυγής και ανθεκτικότητας

ανατομικοί
χαρακτήρες

αποφυγή των επιπτώσεων από την υπερβολική παροχή ενέργειας στα φωτοχημικά κέντρα

βιοχημικοί
μηχανισμοί

φωτοπροστασία και εξουδετέρωση των παραγόμενων ROS

Αποφυγή της έκθεσης της φωτοσυνθετικής συσκευής σε υπερβολικές εντάσεις φωτός

Μορφολογικοί – ανατομικοί χαρακτήρες

κινήσεις ή κυλινδρισμός των φύλλων

μετακινήσεις των χλωροπλαστών στα κύτταρα

ύπαρξη πυκνού τριχώματος και πεπαχυσμένων κυτταρικών τοιχωμάτων των επιδερμικών κυττάρων

ύπαρξη επιφανειακών ανθοκυανινών



Αποφυγή της έκθεσης της φωτοσυνθετικής συσκευής σε υπερβολικές εντάσεις φωτός

Μορφολογικοί – ανατομικοί χαρακτήρες

μείωση της φωτοπερατότητας και αποφυγή

της έκθεσης των υποκείμενων φωτοσυνθετικών

ιστών σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας



Ανθεκτικότητα της φωτοσυνθετικής συσκευής έναντι της φωτοπαρεμπόδισης

1. μη-φωτοχημικοί μηχανισμοί απόσβεσης

Απόσβεση πλεοναζόντων φωτονίων και στα δύο φωτο-συστήματα: αποτροπή της υπερφόρτωσης των φωτοχημικών κέντρων αντίδρασης

2. φωτοχημικοί μηχανισμοί απόσβεσης

Απόσβεση πλεοναζόντων ηλεκτρονίων: εναλλακτικοί αποδέκτες ηλεκτρονίων και αποτροπή της υπερφόρτωσης της φωτοχημικής αλυσίδας

3. Αντιοξειδωτικοί μηχανισμοί

Αποτροπή συσσώρευσης ROS

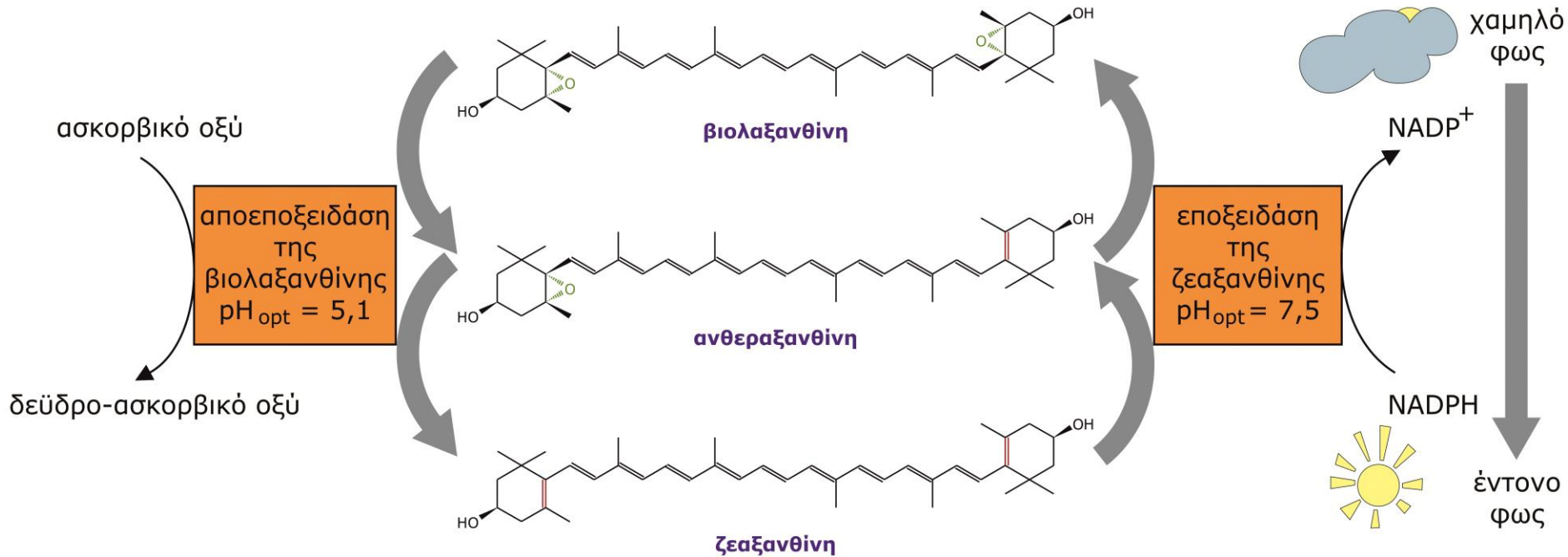
Μηχανισμοί μη-φωτοχημικής απόσβεσης

Μέσω των μηχανισμών αυτών **δεν παράγεται φωτοχημικό έργο** ή φθορισμός του μορίου της χλωροφύλλης



απόσβεση της ενέργειας διέγερσης των διεγερμένων μορίων χλωροφύλλης του φωτοσυλλεκτικού μηχανισμού του PSII και ενδεχομένως και του PSI με τη **μορφή θερμικών απωλειών**

Κύκλος των ξανθοφυλλών



Κύκλος των ξανθοφυλλών

Ο κύκλος των ξανθοφυλλών συνήθως **απεμπλέκεται ταχέως**
(μέσα με **μερικά λεπτά** από τη
διακοπή της παροχής πλεονάζουσας ενέργειας)
ώστε να μην υπονομεύει τη φωτοσυνθετική απόδοση με
άστοχη απώλεια ενέργειας

Μηχανισμοί φωτοχημικής απόσβεσης

Απόσβεση **πλεοναζόντων ηλεκτρονίων**: εναλλακτικοί αποδέκτες ηλεκτρονίων και αποτροπή της υπερφόρτωσης της φωτοχημικής αλυσίδας



φωτοαναπνοή



Κύκλος νερού-νερού

Φωτοαναπνοή

★ κατανάλωση οξυγόνου

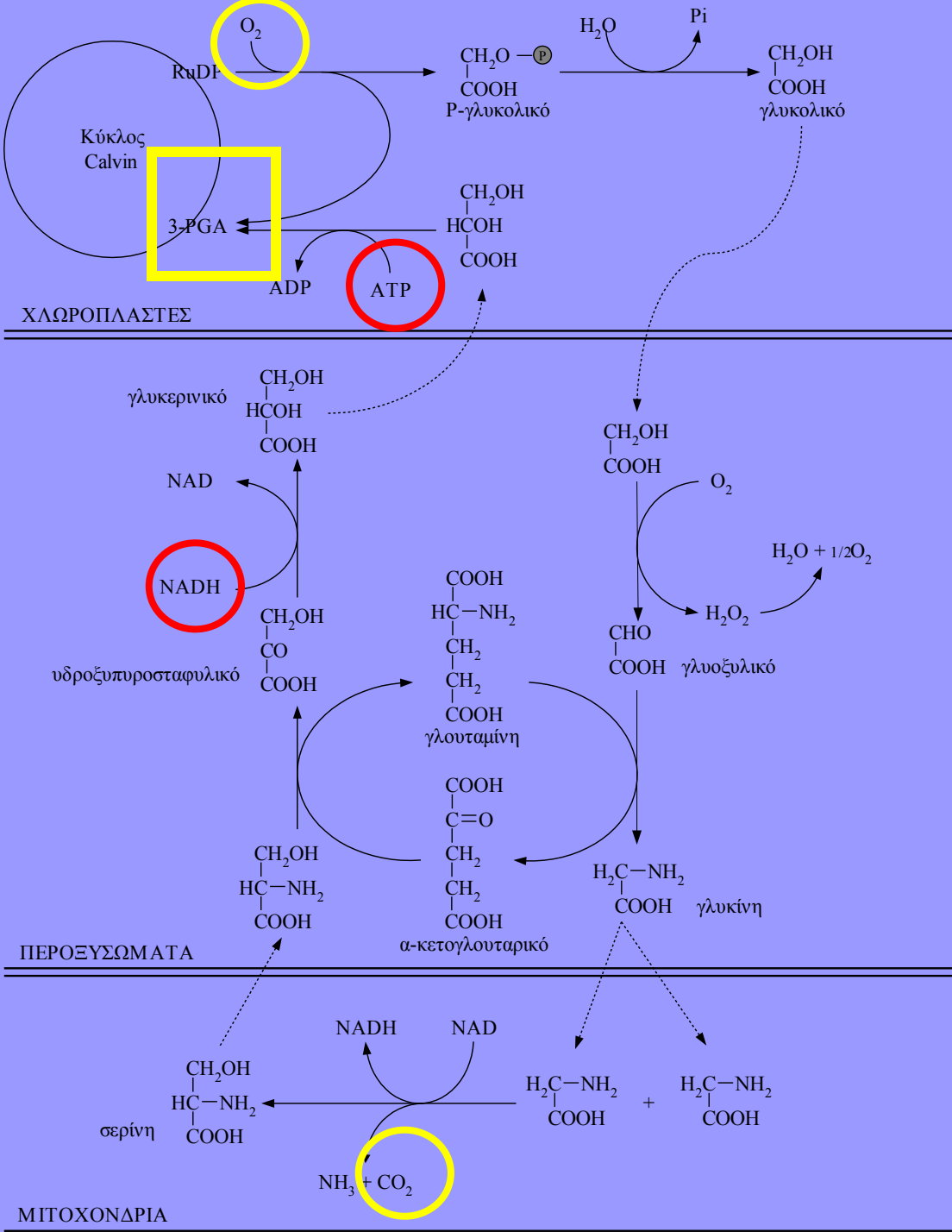
★ απελευθέρωση διοξειδίου

★ παραγωγή

3-φωσφογλυκερικού

κατανάλωση NADH

κατανάλωση ATP



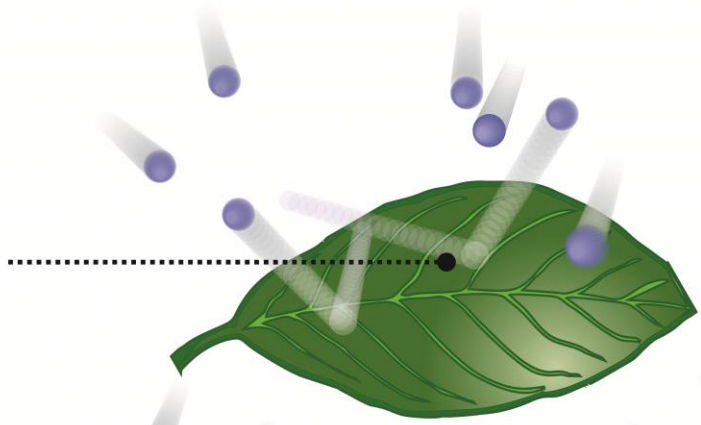
Μηχανισμοί φωτοχημικής απόσβεσης: φωτοαναπνοή

Το **φωτοπροστατευτικό κέρδος** από τη λειτουργία της φωτοαναπνοής είναι η **ενεργειακή δαπάνη** για τη λειτουργία της, με αποτέλεσμα τη μείωση της ενεργειακής πίεσης (αποφόρτιση της φωτοσυνθετικής συσκευής)

Πλεονέκτημα: επιστροφή του 25% του αφομοιωμένου άνθρακα στον κύκλο του Calvin

φωτόνια ηλεκτρόνια

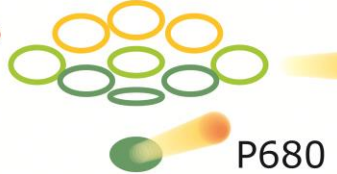
μέρος της προσπίπτουσας ακτινοβολίας ανακλάται, σκεδάζεται ή απορροφάται από οπτικά φράγματα



φθορισμός χλωροφύλλης

1-2%

PSII/LHCII



40%

(κύκλος ξανθοφυλλών κ.ά.)

μη-φωτοχημική απόσβεση πλεοναζόντων φωτονίων με τη μορφή θερμικών απωλειών



PSI/LHCI



8%

κύκλος νερού-νερού φωτο-αναπνοή

μη φωτοσυνθετική απόσβεση πλεοναζόντων ηλεκτρονίων προς το οξυγόνο

35%

φωτοσυνθετική αφομοίωση CO₂, μεταβολισμός N και S

15%

φωτοσυνθετική απόσβεση

Φωτοπροστατευτικοί μηχανισμοί υπό φυσιολογικές συνθήκες

Η περίσσεια ενέργειας και οι επακόλουθες διαταραχές υπό φυσιολογικές συνθήκες δεν αποτελούν απειλή για τη φωτοσυνθετική λειτουργία διότι οι φωτοπροστατευτικοί μηχανισμοί επαρκούν για την ασφαλή απόσβεση και επιδιόρθωση βλαβών

Οι επανορθώσιμες βλάβες είναι συνήθως η αναπόφευκτη συνέπεια μιας ενεργειακά έντονης –και συνεπώς παραγωγικής- ημέρας για τον χλωροπλάστη

Εγκλιματισμός

Ο εγκλιματισμός σε υψηλές ή χαμηλές εντάσεις ακτινοβολίας περιλαμβάνει επίκτητες τροποποιήσεις δομών και λειτουργιών

βραχυπρόθεσμος

μακροπρόθεσμος

ταχείες φυσιολογικές μεταβολές στα ήδη υπάρχοντα όργανα

έκπτυξη νέων φύλλων που ανταποκρίνονται καλύτερα στο νέο φωτεινό καθεστώς

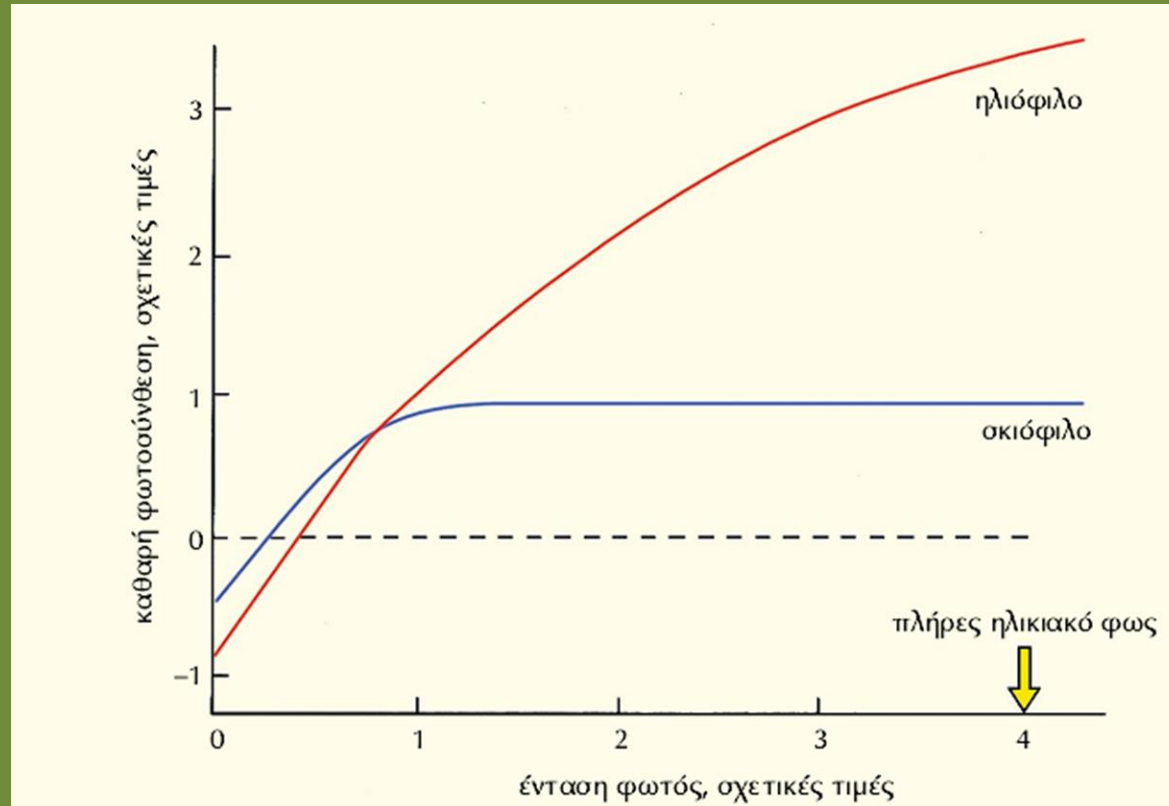
Λειτουργικές διαφορές φύλλων φωτός-σκιάς

Η κατάλληλη προσαρμογή ή/και ο εγκλιματισμός σε ακραία φωτεινά καθεστώτα έχουν ως αποτέλεσμα την εμφάνιση δραματικών λειτουργικών διαφορών μεταξύ φύλλων σκιάς και φωτός

Λειτουργικές διαφορές φύλλων φωτός-σκιάς

χαρακτηριστικό	φύλλα σκιάς	φύλλα φωτός
μορφολογικά και ανατομικά χαρακτηριστικά		
πάχος φύλλου	μικρό	μεγάλο
διευθέτηση ελάσματος	οριζόντια	κατακόρυφη
φυλλική επιφάνεια	μεγάλη	μικρή
επιδερμικά κύτταρα	ιδιόμορφα	κανονικά
εντοπισμός στομάτων	κυρίως στην αποσπαστική	και στις δύο επιφάνειες
ασυμμετρία*	επιβεβλημένη	πιθανή
διχρωμία ελάσματος**	εμφανής	συνήθως απουσιάζει
εναπόθεση λιγνίνης***	περιορισμένη	άφθονη
διευθέτηση χλωροπλαστών	σε επαφή με τα επικλινή τοιχώματα	κυμαινόμενη, συχνά σε επαφή με τα αντικλινή τοιχώματα
χαρακτηριστικά λεπτής δομής χλωροπλαστών		
μέγεθος χλωροπλαστών	μεγάλο	μικρό
όγκος στρώματος grana	μικρός	μεγάλος
	ευμεγέθη	μικρά
βιοχημικά χαρακτηριστικά		
συγκέντρωση PSI και II	χαμηλή	υψηλή
αντέννες φωτοσυλλογής [Chl] ανά βάρος	μεγάλου μεγέθους	μικρού μεγέθους
λόγος Chl a/b	μεγάλη	μικρή
λόγος Chl $(a+b)/VAZ$ ****	χαμηλός	υψηλός
λόγος Chl $(a+b)/VAZ$ ****	υψηλός	χαμηλός
συγκέντρωση RubisCO	χαμηλή	υψηλή
μέγιστη φωτοσύνθεση	χαμηλή	υψηλή
σημείο αντιστάθμισης φωτισμού	χαμηλό	υψηλό

Λειτουργικές διαφορές φύλλων φώτος-σκιάς



➤ Σημείο κορεσμού

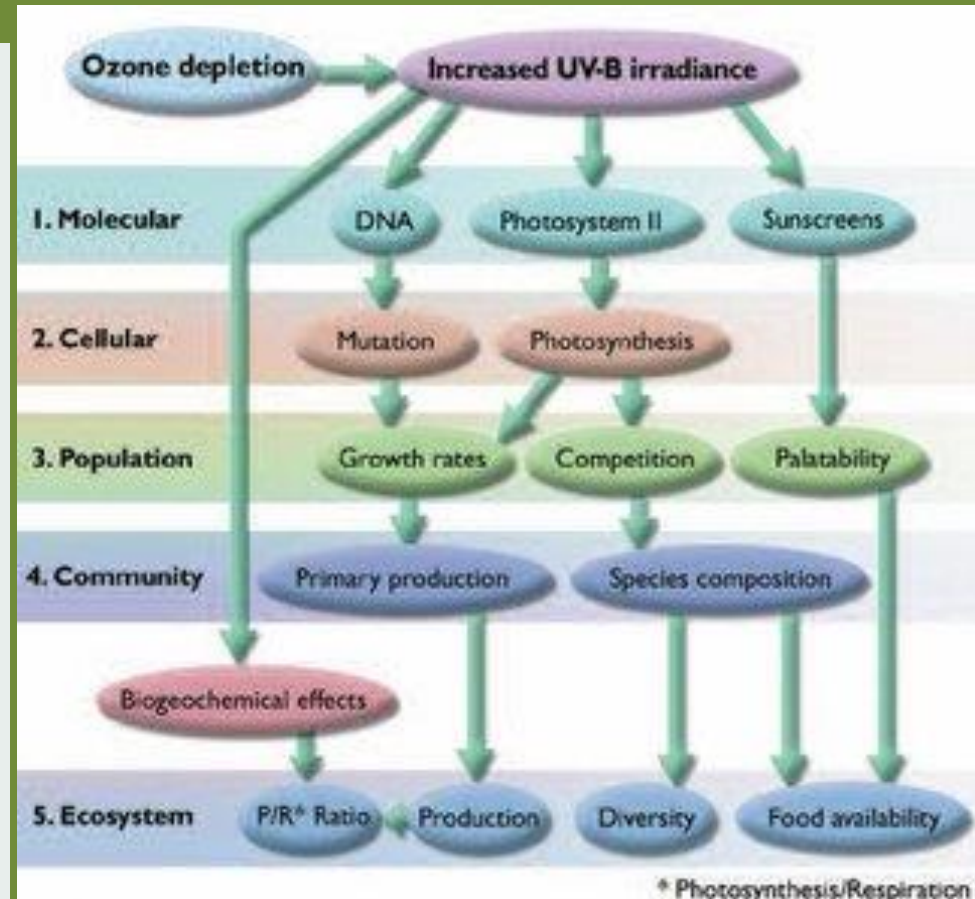
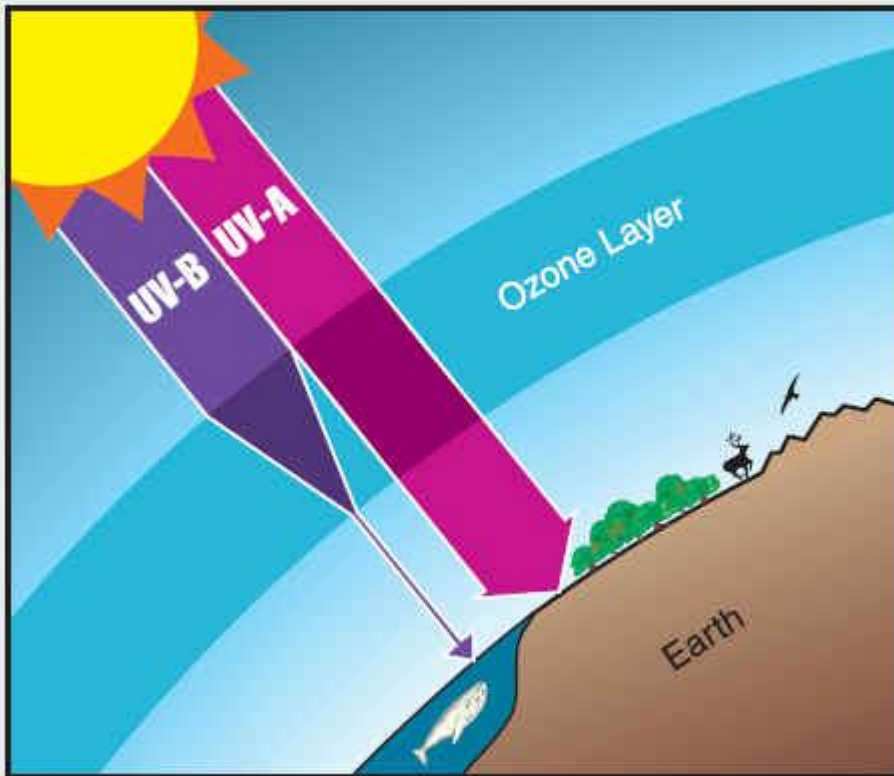
➤ Φωτοσύνθεση στο σημείο κορεσμού

➤ Σημείο αντιστάθμισης

➤ Ταχύτητα αναπνοής

Η υπεριώδης ακτινοβολία (UV) που προσπίπτει στην επιφάνεια του πλανήτη αποτελεί παράγοντα καταπόνησης

UV Protection by the Ozone Layer



Αυξημένα επίπεδα UV-B ακτινοβολίας μπορεί να προκαλέσουν σημαντικές φυσιολογικές βλάβες σε ευαίσθητα φυτά

Λειτουργίες-στόχοι οι οποίες επηρεάζονται	αποτελέσματα
DNA σχηματισμός διμερών μεταξύ μορίων θυμίνης	αναποτελεσματική μεταγραφή
φωτοσυνθετική συσκευή αποδραστηριοποίηση του PSII αποδόμηση των πρωτεϊνών D1 και D2 του PSII αλλοίωση των μεμβρανών των θυλακοειδών και της λεπτής δομής των χλωροπλαστών ελάττωση της δραστηριότητας της RubisCO και άλλων ενζύμων ελάττωση της συγκέντρωσης των φωτοσυνθετικών χρωστικών καταστολή γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν φωτοσυνθετικές πρωτεΐνες	μειωμένη φωτοσυνθετική ικανότητα
μεμβράνες οξειδώσεις λιπιδίων	απώλεια διαμερισματοποίησης
φυτοορμόνες φωτοξείδωση του IAA	ορμονικές διαταραχές
δευτερογενής μεταβολισμός διέγερση εξειδικευμένων φωτοδεκτών ενεργοποίηση γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν πρωτεΐνες οι οποίες εμπλέκονται στη βιοσύνθεση δευτερογενών μεταβολιτών συσσώρευση φλαβονοειδών, ανθοκυανών και άλλων φαινολικών ουσιών συσσώρευση αλκαλοειδών, πολυαμινών και επιεφυμενιδικών κηρών	αυξάνεται το προστατευτικό δυναμικό των εξειδικευμένων ιστών
συστήματα εξουδετέρωσης ενεργών μορφών οξυγόνου (ROS) αύξηση των επιπέδων της γλουταθειόνης και του ασκορβικού αύξηση της δραστηριότητας της δεσμουτάσης του υπεροξειδίου, της ρεδοκτάσης της γλουταθειόνης και της υπεροξειδάσης	αντιμετωπίζονται οι πιθανές παρενέργειες

Ορισμένοι μορφολογικοί, ανατομικοί και φυσιολογικοί μηχανισμοί αναλαμβάνουν την προστασία των ιστών έναντι της UV-B

