

ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ
ΣΧΟΛΗ ΔΑΣΟΛΟΓΙΑΣ & ΦΥΣΙΚΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ
ΤΟΜΕΑΣ ΛΙΒΑΔΟΠΟΝΙΑΣ ΚΑΙ ΑΓΡΙΑΣ ΠΑΝΙΔΑΣ –
ΙΧΘΥΟΠΟΝΙΑΣ ΚΑΙ ΓΛΥΚΕΩΝ ΥΔΑΤΩΝ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΔΑΣΙΚΩΝ ΒΟΣΚΟΤΟΠΩΝ

ΤΟ ΚΡΙΣΙΜΟ ΣΗΜΕΙΟ ΞΗΡΑΝΣΗΣ
ΤΩΝ ΛΙΒΑΔΙΚΩΝ ΦΥΤΩΝ

ΕΞΑΔΑΚΤΥΛΟΥ ΠΑΡΑΣΚΕΥΗ

ΙΟΥΝΙΟΣ 2013



ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

ΕΞΑΔΑΚΤΥΛΟΥ ΠΑΡΑΣΚΕΥΗ

“ΤΟ ΚΡΙΣΙΜΟ ΣΗΜΕΙΟ ΞΗΡΑΝΣΗΣ

ΤΩΝ ΛΙΒΑΔΙΚΩΝ ΦΥΤΩΝ”

Επιβλέπουσα Καθηγήτρια: Καρατάσιου Μαρία

Εξεταστική επιτροπή:

Καρατάσιου Μαρία, Επίκουρη Καθηγήτρια της Σχολής Δασολογίας & Φυσικού Περιβάλλοντος, ΑΠΘ

Αβραάμ Ελένη, Επίκουρη Καθηγήτρια της Σχολής Δασολογίας & Φυσικού Περιβάλλοντος, ΑΠΘ

Κούκουρα Ζωή, Καθηγήτρια της Σχολής Δασολογίας & Φυσικού Περιβάλλοντος, ΑΠΘ

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ – ΘΕΣΗ ΤΟΥ ΠΡΟΒΛΗΜΑΤΟΣ	1
---	---

2. ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΤΗΣ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ

2.1 Η σημασία του νερού.....	6
2.2 Κίνηση νερού στο σύστημα έδαφος – φυτό - ατμόσφαιρα (S.P.A.C.).....	7
2.3 Υδατικό ισοζύγιο.....	9
2.4 Υδατική καταπόνηση.....	10
2.5 Μηχανισμοί προσαρμογής στη καταπόνηση.....	11
2.6 Μικροπεριβάλλον.....	13
2.7 Υδατικό δυναμικό.....	15
2.8 Σχετικό υδατικό περιεχόμενο.....	16
2.9 Διαπνοή - Στοματική Αγωγιμότητα.....	16
2.10 Κρίσιμο σημείο ξήρανσης.....	18

3. ΜΕΘΟΔΟΙ ΚΑΙ ΥΛΙΚΑ

3.1 Περιοχή έρευνας.....	21
3.2 Κλιματολογικές συνθήκες.....	21
3.3 Βλάστηση.....	24
3.4 Επιλογή φυτικών ειδών.....	24
3.5 Υδροδυναμικές παράμετροι.....	24
3.6. Φυσιολογικές παράμετροι.....	27
3.7 Πρωτόκολλο μετρήσεων.....	29

4. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ – ΣΥΖΗΤΗΣΗ	
4.1 Μικροπεριβάλλον.....	31
4.2 Υδροδυναμικές σχέσεις.....	34
4.3 Φυσιολογικές παράμετροι. Διαπνοή – Αγωγιμότητα.....	46
4.4 Κρίσιμο σημείο ξήρανσης.....	51
4.5 Συγκριτική αξιολόγηση της συμπεριφοράς των αγρωστοδών και ψυχανθών φυτών στην υδατική καταπόνηση.....	58
5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ.....	61
6. ΠΕΡΙΛΗΨΗ.....	62
7. SUMMARY.....	63
8. ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ.....	64
9. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	67

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Ολοκληρώνοντας τη διατριβή μου, αισθάνομαι την ανάγκη να ευχαριστήσω τους ανθρώπους που στάθηκαν δίπλα μου, ξεκινώντας από την επιβλέπουσα καθηγήτρια της μεταπτυχιακής μου διατριβής, την Επίκουρη Καθηγήτρια κα. Καρατάσιου Μαρία. Την ευχαριστώ ιδιαιτέρως, γιατί υπήρξε αρωγός με την ηθική και επιστημονική υποστήριξη, τις πολύτιμες συμβουλές, τις καθοδηγήσεις και υποδείξεις της. Επίσης, ευχαριστώ θερμά τα μέλη της Συμβουλευτικής Εξεταστικής Επιτροπής για τις χρήσιμες συμβουλές τους κατά τη διάρκεια της εκπόνησης και της τελικής παρουσίασης της μεταπτυχιακής μου διατριβής.

Είναι χρέος μου να ευχαριστήσω το διδακτικό και ερευνητικό προσωπικό του Εργαστηρίου Δασικών Βοσκοτόπων της Σχολής Δασολογίας και Φυσιικού Περιβάλλοντος του ΑΠΘ, για την ηθική και υλική υποστήριξη που μου παρείχαν όλο αυτό το διάστημα.

Λίγες λέξεις δε θα μπορούσαν να αποτυπώσουν τη μεγάλη συνδρομή της μητέρας μου Ελένης, η οποία με υποστηρίζει ως πιστή συνοδοιπόρος σε κάθε επιλογή και απόφασή μου. Την ευχαριστώ για την υπομονή, την επιμονή και τη σιβαρή της ώθηση στις δύσκολες στιγμές που αντιμετώπισα κατά τη διάρκεια της εκπόνησης της διατριβής μου.

Κλείνοντας και χωρίς να υπερβώ το προσήκον μέτρο, θέλω να ευχαριστήσω αγαπητούς φίλους, συγγενείς και συνεργάτες για την αμέριστη κατανόηση και θέληση να συνδράμουν πάντα για το καλύτερο δυνατό αποτέλεσμα.

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ – ΘΕΣΗ ΤΟΥ ΠΡΟΒΛΗΜΑΤΟΣ

Το νερό αποτελεί απαραίτητο συστατικό για την ανάπτυξη των φυτών στο πλανήτη. Η μεγάλη διπολική ροπή του μορίου του νερού το καθιστά έναν από τους καλύτερους διαλύτες και επομένως, ένα άριστο μέσο μεταφοράς για όλους τους ζωντανούς οργανισμούς (Chaplin and Martin, 2009). Η σημασία του νερού μπορεί να κατανοηθεί καλύτερα, εάν λάβουμε υπόψη, ότι αποτελεί το 80-95% του νωπού βάρους των φυτών (Taiz *et al.*, 1998). Πιο συγκεκριμένα, το νερό χαρακτηρίζεται ως το κυριότερο συστατικό για τη διατήρηση της σπαργής των φυτών, καθώς και για την ομαλή λειτουργία της στοματικής τους συσκευής. Ο μηχανισμός της σπαργής θεωρείται εξέχουσας σημασίας για το γεγονός ότι είναι η θετική πίεση που ασκεί το φυτικό κύτταρο ενάντια στο κυτταρικό του τοίχωμα, εξαιτίας της υψηλής περιεκτικότητας σε διαλυτές ουσίες. Αποτελεί το μέσο μεταφοράς των διαλυτών ανόργανων και οργανικών συστατικών (πρωτεΐνες, φυτοορμόνες, βιταμίνες) που θεωρούνται απαραίτητα για την αύξηση και ανάπτυξη του φυτού (Lambers *et al.*, 2008). Αξίζει, δε, να επισημανθεί, ότι υδατοδιαλυτές χημικές ενώσεις και βιοχημικές διεργασίες (φωτοσύνθεση κ.ο.κ.) καθορίζονται από τις ιδιότητες του νερού (π.χ. μεγάλη ειδική θερμότητα κ.ο.κ.) (Tomulescu *et al.*, 2004). Το νερό επηρεάζει τη σπαργή των κυττάρων συμβάλλοντας στη μηχανική σταθερότητα των μη αποξυλωμένων φυτικών ιστών (Τσέκος 2003).

Η ικανότητα του νερού να μετακινείται σε όλα τα μέρη του φυτού δεν είναι απλή διαδικασία. Το φυτό αναπτύσσει ιδιαίτερους οικοφυσιολογικούς μηχανισμούς αποτελούμενους από ωθούσες δυνάμεις. Οι δυνάμεις αυτές ευνοούν τη μετακίνηση του νερού από το έδαφος προς το φυτό και από το φυτό προς την ατμόσφαιρα και αντίστροφα. Τα τρία αυτά επίπεδα υδατικού πλέγματος, βρίσκονται σε συνεχή ροή και οι αλληλεπιδράσεις τους αποσκοπούν σε υδατικό ισοζύγιο το οποίο επιφέρει ενυδάτωση στο φυτό. Η κινητήριος δύναμη για τη μεταφορά του νερού μέσα στο φυτό, είναι η μεταβολή του υδατικού δυναμικού. Η ροή αυτή εξασφαλίζει την κίνηση σε απόκριση προς τις φυσικές δυνάμεις, μεταφέροντας το νερό από περιοχές με υψηλό υδατικό δυναμικό σε περιοχές με χαμηλότερο υδατικό δυναμικό. Κάθε αλλαγή που υφίσταται το φυτό, προκαλεί διαβαθμίσεις στο υδατικό του δυναμικό (Fricke 2002).

Μεταξύ πολλών βιοχημικών διεργασιών, το νερό αποτελεί ρυθμιστικό παράγοντα στη φωτοσύνθεση, τα προϊόντα της οποίας μετακινούνται κατά μήκος του φυτού συμπεριλαμβανομένου και του ριζικού συστήματος (Verslues and Sharma, 2010). Η λειτουργία αυτή εξαρτάται κυρίως από τις κλιματολογικές συνθήκες (κατακρημνίσματα, θερμοκρασία αέρα κ.ο.κ.) που επικρατούν στην περιοχή. Έτσι, ένα λιβαδικό οικοσύστημα περιλαμβάνει συνδυασμό αρκετών μεταβλητών παραγόντων (ανάγλυφο, μητρικό πέτρωμα, μικροοργανισμοί, χρόνος), από τους οποίους επηρεάζεται άμεσα. Στόχος του είναι να εξασφαλίζει ένα υδατικό ισοζύγιο που θα του προσδώσει αύξηση της φυλλικής επιφάνειας με παράλληλα αύξηση στην παραγωγή του (CTA 2007). Τα λιβαδικά οικοσυστήματα στις μεσογειακές περιοχές χαρακτηρίζονται από υγρούς και ήπιους χειμώνες, θερμά και ξηρά καλοκαίρια. Τα μεγαλύτερα προβλήματα στη μεσογειακή περιοχή είναι οι διακυμάνσεις των κατακρημνισμάτων και η εποχιακή κατανομή τους. Έρευνες έχουν δείξει ότι εξαιτίας των κλιματολογικών συνθηκών, σε μεσογειακές περιοχές, όπως η Ιβηρική Χερσόνησος, έπειτα από μείωση των ετήσιων κατακρημνισμάτων κατά 10%, πολυετή αγρωστώδη αντικαταστάθηκαν από ετήσια σε λιβαδικές εκτάσεις (Clary 2005).

Το κλίμα και ιδιαίτερα η θερμοκρασία και η υγρασία, αποτελούν τη θεμελιώδη αρχή, όχι μόνο της εγκατάστασης, αλλά και της επιβίωσης και ανάπτυξης των φυτών. Τα τελευταία χρόνια παρατηρείται μετατροπή των κλιματολογικών παραμέτρων, εξαιτίας πολύπλοκων μεταβλητών που κάνουν σταδιακά εμφανή τα αποτελέσματά τους. Η αύξηση της θερμοκρασίας του πλανήτη οδήγησε σε μείωση θαλάσσιων και χερσαίων εκτάσεων που καλύπτονται με πάγο και σε αύξηση της στάθμης της θάλασσας. Πιο συγκεκριμένα, σε πολλές μεσογειακές περιοχές, η παρατηρούμενη αυτή αύξηση της θερμοκρασίας συνοδεύεται από μεγάλη συχνότητα ακραίων καιρικών φαινομένων (IPCC 2013). Τα επόμενα χρόνια επίκειται σημαντική μείωση των κατακρημνισμάτων ανά έτος, καθώς και αύξηση της μέσης θερμοκρασίας με αποτέλεσμα, το κλίμα να γίνει θερμότερο και ξηρότερο (Meehl *et al.*, 2007). Το γεγονός αυτό θέτει σε κίνδυνο κυρίως, τα ετήσια μη ανθεκτικά είδη, έχοντας απρόβλεπτες συνέπειες για τη Μεσογειακή βλάστηση και τη παραγωγικότητα των λιβαδικών οικοσυστημάτων (Καραμπουρνιώτης και Λιακόπουλος, 2009). Σύμφωνα με τα αποτελέσματα μιας πρόσφατης έρευνας από έμπειρη ερευνητική ομάδα στο πανεπιστήμιο της Καλιφόρνια (Bartlett *et al.*, 2012) μια θεμελιώδη ανακάλυψη

μπορεί να δώσει απαντήσεις στο ζήτημα της πρόβλεψης του τρόπου αντίδρασης των φυτών στην ξηρασία.

Η έρευνα της ομάδας του πανεπιστημίου της Καλιφόρνια εστίασε την προσοχή της στο «σημείο της αρχόμενης πλασμόλυσης», το οποίο στο παρελθόν δεν είχε χρησιμοποιηθεί ως δείκτης ανθεκτικότητας στην ξηρασία. Μια βασική διαφορά ανάμεσα στα φυτά και τα ζώα είναι ότι τα φυτικά κύτταρα περικλείονται από τοιχώματα, σε αντίθεση με τα ζωικά κύτταρα. Η διατήρηση των φυτικών κυττάρων εξαρτάται από την πίεση σπαργής, που αναφέρεται στην πίεση που ασκείται από το εσωτερικό των κυττάρων προς τα τοιχώματα. Όταν η στοματική συσκευή ανοίγει ώστε να απορροφήσει διοξείδιο του άνθρακα για τη φωτοσύνθεση, τα φυτά χάνουν σημαντικά ποσά νερού με τη μορφή εξάτμισης. Αυτή η απώλεια νερού αφυδατώνει τα φυτά και ελαττώνει την πίεση σπαργής. Όταν το φυτό βιώνει μια υδατική καταπόνηση, η αντικατάσταση νερού στα κύτταρα είναι δύσκολη. Η αρχόμενη πλασμόλυση επέρχεται όταν τα κυτταρικά τοιχώματα γίνονται χαλαρά και μακροσκοπικά αυτό μεταφράζεται σε συμπτώματα μάρανσης των φύλλων.

Ένα ξηρό έδαφος είναι δυνατόν να οδηγήσει τα φυτά σε σημείο αρχόμενης πλασμόλυσης και τότε τίθεται το δίλημμα: είτε να κλείσουν τα στόματα για να περιοριστούν οι απώλειες νερού αλλά με κίνδυνο να πληγεί η φωτοσυνθετική δραστηριότητα, είτε να συνεχίσουν τη φωτοσύνθεση με κίνδυνο να υποστούν ζημιά τα κυτταρικά τοιχώματα. Τα πλέον ανθεκτικά στην ξηρασία φυτά είναι ικανά να διατηρούν τα στόματα ανοικτά, αλλάζοντας το σημείο αρχόμενης πλασμόλυσης ώστε να διατηρείται η σπαργή των κυττάρων τους σε πιο ξηρικές συνθήκες.

Ως εκ τούτου, οι επερχόμενες αυτές κλιματικές αλλαγές είναι ιδιαίτερης σημασίας για τα λιβαδικά οικοσυστήματα της χώρας μας, τα οποία είναι ήδη υποβαθμισμένα και τείνουν προς ερημοποίηση. Συνεπώς, θεωρείται αναγκαία η ορθολογική διαχείρισή τους, έτσι ώστε να χρησιμοποιούνται αποτελεσματικότερα οι διαθέσιμοι πόροι (π.χ. νερό), προκειμένου να συνεχίσουν να είναι παραγωγικά, ακόμα και κάτω από τις νέες κλιματικές συνθήκες (Παπαναστάσης 2006, Humphreys *et al.* 2006, Grime *et al.* 2008). Είναι απαραίτητο, επίσης, να διερευνώνται τα ανθεκτικότερα είδη, καθότι υπό τις παραπάνω συνθήκες, υπάρχει δυνητικός κίνδυνος, το παρατεταμένο υδατικό έλλειμμα να προκαλέσει σημαντικές διαταραχές στη φυσιολογία των φυτών (π.χ. μειωμένη παραγωγή υδατανθράκων), γεγονός που επιδρά

άμεσα στην παραγωγική τους ικανότητα (Noitsakis *et al.* 1991, Taiz *et al.* 1998, Rodriguez-Iturbe and Porporato 2004).

Η υδατική κατάσταση του φυτού εξαρτάται από τις κλιματολογικές συνθήκες της περιοχής (κατακρημνίσματα, θερμοκρασία, σχετική υγρασία) και τις συνθήκες που επικρατούν στο μικροπεριβάλλον του. Η υδατική καταπόνηση είναι ένα μείζον ζήτημα με αδιάλειπτες επιδράσεις στα φυτά. Επηρεάζεται από την παγκόσμια κλιματική αλλαγή και την ανεπάρκεια του νερού. Κρίνοντας από τις απερχόμενες και προβλέποντας τις επερχόμενες κλιματικές αλλαγές, τα φυτά στην ανάγκη τους να ανταπεξέλθουν, προσαρμόζονται ανάλογα, αναπτύσσοντας διάφορους μορφολογικούς και φυσιολογικούς μηχανισμούς (Ahmad and Prasad, 2012). Οι κύριες συνέπειες της υδατικής καταπόνησης, είναι η μείωση της σπαργής, της ταχύτητας αύξησης των φύλλων, του ρυθμού φωτοσύνθεσης, του σχετικού υδατικού περιεχομένου και της διαπνοής (Lambers *et al.*, 2008). Όλα αυτά σε συνδυασμό με το αυξανόμενο έλλειμμα υδρατμών στην ατμόσφαιρα και την έλλειψη νερού στο έδαφος, φτάνουν το φυτό στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης, το οποίο δεν είναι τίποτα άλλο παρά η εναρκτήρια κατάσταση μααρασμού η οποία είναι μη αναστρέψιμη (Larcher 2003).

Η υδατική καταπόνηση και ειδικότερα αυτή που λαμβάνει χώρα κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού στα μεσογειακά φυσικά οικοσυστήματα χαρακτηρίζεται από τους Volaire *et al.* (2012), ως ο κύριος περιοριστικός παράγοντας για την ανάπτυξη και επιβίωση των φυτών. Στα λιβαδικά οικοσυστήματα, η καταπόνηση είναι περισσότερο ευδιάκριτη κυρίως όταν δεν υπάρχει μεγάλη ποικιλία ειδών εξαιτίας της ακολουθίας: κλιματολογικές συνθήκες - βιολογικός κύκλος - ένταση ελλείμματος (Wilhite 2000). Το κρίσιμο σημείο ξήρανσης είναι ένας δείκτης με μεγάλη οικοφυσιολογική σημασία, καθώς δύναται να προσδιορίσει την υδατική κατάσταση του φυτού τη στιγμή που αυτό βιώνει έντονη υδατική καταπόνηση πριν καταλήξει σε μααρασμό. Προσεγγίζοντας το κρίσιμο σημείο στο οποίο τα φυτά βιώνουν έντονη καταπόνηση, είναι εμφανές ότι η μέτρηση μόνο ενός δείκτη υδατικής κατάστασης δεν είναι επαρκής και δεν δίνει ακριβή αποτελέσματα (Larcher 2003, Blum 2011).

Βασικοί στόχοι της παρούσας διατριβής είναι η μελέτη υδροδυναμικών, φυσιολογικών και μικροκλιματικών παραμέτρων, βάσει των οποίων διαπιστώνεται

κατά πόσο διαφοροποιείται η υδατική κατάσταση των λιβαδικών φυτών κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου. Γίνεται συγκριτική αξιολόγηση των υδροδυναμικών παραμέτρων ξεχωριστά, κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου. Επίσης, θα μελετηθεί η υδατική κατάσταση των ετήσιων και πολυετών λιβαδικών φυτών, όπως αντικατοπτρίζεται από τις αλλαγές που υφίσταται το μικροπεριβάλλον τους, καθώς και το κρίσιμο σημείο ξήρανσης των δύο κύριων οικογενειών με σκοπό την αναγνώριση των ανθεκτικότερων ειδών.

Σκοπός της παρούσας διατριβής είναι η εύρεση των ανθεκτικότερων λιβαδικών ειδών, με σκοπό την ορθολογική διαχείριση των σύγχρονων λιβαδικών οικοσυστημάτων που βιώνουν συνθήκες υδατικής καταπόνησης στις περιοχές της χαμηλής μεσογειακής ζώνης, ιδιαίτερα κατά τη θερινή περίοδο.

2. ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ

2.1 Η σημασία του νερού

Το νερό αποτελεί το απαραίτητο συστατικό για τις φυσιολογικές διεργασίες των φυτών. Συμμετέχει μαζί με το διοξείδιο του άνθρακα (CO_2) στη φωτοσύνθεση σχηματίζοντας υδατάνθρακες, πρωτεΐνες και σάκχαρα, τα οποία αργότερα μεταφέρει σε όλα τα τμήματα του φυτού. Συμβάλλει στην αποικοδόμηση οργανικών μορίων με βιοχημικές και φυσικές διεργασίες με τη διαδικασία της αναπνοής μέσω της στοματικής συσκευής. Επηρεάζει τη σπαργή των κυττάρων και με τη διαδικασία της διαπνοής εξισορροπεί τη θερμοκρασία του φύλλου έπειτα από αυξημένη εξάτμιση κατά τους θερινούς μήνες (Κιτσάκη 2008).

Οι φυσικές ιδιότητες του νερού το καθιστούν εξαιρετικό διαλύτη, εξαιτίας της ειδικής θερμότητας και υψηλής λανθάνουσας θερμότητας εξάτμισης, των υψηλών σημείων πήξεως και βρασμού (δεσμοί υδρογόνου), της υψηλής συνοχής και συνάφειας και της διαφανούς κατάστασής του (Γαλάτης και συνεργάτες, 2003). Οι βασικές αρχές κίνησης των μορίων του νερού στο φυτό είναι η διάχυση, η ώσμωση και η μαζική ροή. Η διάχυση αφορά την κίνηση δικτύου μορίων ή ιόντων από μια περιοχή με υψηλότερη περιεκτικότητα σε μια περιοχή με χαμηλότερη, χωρίς τα κύτταρα να χρησιμοποιούν ενέργεια. Η πρόσληψη CO_2 και η παραγωγή O_2 έγκειται στη διάχυση διαμέσου της στοματικής συσκευής. Τα ποσοστά διάχυσης εξαρτώνται από τη θερμοκρασία και την πυκνότητα των μορίων (Evans and Caemmerer, 1996).

Η ώσμωση αφορά την κίνηση του νερού μέσω ημι-διαπερατής μεμβράνης και είναι η διάχυση μορίων από ένα διάλυμα χαμηλής συγκέντρωσης διαλυτής ουσίας σε ένα άλλο υψηλότερης. Δεδομένου ότι διαλύματα με υψηλό ποσοστό διαλυμένης ουσίας έχουν χαμηλότερη συγκέντρωση νερού, το νερό τείνει να κινηθεί από ένα διάλυμα υψηλής συγκέντρωσης σε ένα άλλο με χαμηλότερη. Αυτή η διαδικασία είναι γνωστή ως οσμωτική ροή (Lodish *et al.*, 2000). Ωσμωτική πίεση ορίζεται ως η υδροστατική πίεση που απαιτείται για να σταματήσει η ροή του νερού κατά μήκος μιας μεμβράνης (π.χ. μεμβράνη πλάσματος). Η στοματική συσκευή στηρίζεται στην ώσμωση. Τα εξωτερικά επιδερμικά κύτταρα του φύλλου καλύπτονται από μια κηρώδης επιδερμίδα που είναι δεν είναι αρκετά διαπερατή στο νερό και στο CO_2 .

Η στοματική συσκευή ανοίγει κατά τη διάρκεια της ημέρας και κάτω από συνθήκες καταπόνησης κλείνει εγκαίρως περιορίζοντας περιορίζοντας τις μεγάλες απώλειες νερού προφυλάσσοντας το φυτό (Larcher 2003). Κάθε πρόσληψη νερού με ώσμωση διατηρεί το φυτό άκαμπτο (πίεση σπαργής), ενώ η ελάχιστη πίεση που απαιτείται για να αποτρέψει την κίνηση ως αποτέλεσμα της ώσμωσης, είναι το υδατικό δυναμικό (Knox *et al.*, 1995). Αξίζει να τονισθεί ότι έστω και μικρές μεταβολές στον όγκο του κυττάρου, έχοντας αυξομειώσεις στο υδατικό δυναμικό, προκαλούν μεγάλες μεταβολές στην πίεση σπαργής. Χαμηλότερο υδατικό δυναμικό οδηγεί σε πλασμólυση και αποκόλληση του πρωτοπλάσματος μακριά από το κυτταρικό τοίχωμα.

Το φυτό απορροφά νερό μέσω του ριζικού συστήματος με τη μέθοδο της μαζικής ροής. Το νερό χάνεται από τα φύλλα εξαιτίας της αρνητικής πίεσης στη στοματική συσκευή που προκαλείται από τη διαπνοή (Raven *et al.*, 2005). Επομένως, κινητήρια δύναμη της μαζικής ροής είναι η πίεση που ασκείται στο ξύλωμα του φυτού, σε αντίθεση με τη διάχυση που αφορά διαβάθμιση συγκεντρώσεων διαλυμένων ουσιών (Τσέκος 2003) και αφορά κίνηση σε μεγάλες αποστάσεις.

Συνεπώς, το νερό ακολουθεί ορισμένες βασικές αρχές σύμφωνα με τις οποίες ωθεί το φυτό να αντιδράσει στα εξωτερικά ερεθίσματα που λαμβάνει από το μικροπεριβάλλον του και την ατμόσφαιρα. Υπάρχουν τρεις φάσεις μετακίνησης του νερού, από το έδαφος προς τη ρίζα, από τη ρίζα προς τα φύλλα και από τα φύλλα προς την ατμόσφαιρα. Τα επίπεδα, δε, στα οποία κινείται το νερό συνοψίζονται ως σύστημα έδαφος - φυτό - ατμόσφαιρα.

2.2 Κίνηση νερού στο σύστημα έδαφος – φυτό - ατμόσφαιρα (S.P.A.C.)

Η συνεχής ροή της κίνησης του νερού σε όλα τα τμήματα του φυτού έχει σημείο αναφοράς το σύστημα έδαφος – φυτό – ατμόσφαιρα και βασίζεται κυρίως στην τάση – συνοχή – εξάτμιση. Η τάση αφορά τη κατάσταση νερού - αέρα, η συνοχή αφορά την ικανότητα του νερού να σχηματίζει υδροστατική πίεση (αρνητική) προκειμένου να αντιστέκεται στις δυνάμεις τάσεως και η εξάτμιση αφορά την

δυνατότητά του να αποβάλλει το πλεόνασμα με τη μορφή υδρατμών προκειμένου να έρθει ισορροπία στο σύστημα (Steudle 2001, Τσέκος 2003).

Το νερό που απορροφάται από το έδαφος διέρχεται μέσα στο φυτό σε υγρή μορφή και καταλήγει στην ατμόσφαιρα σε αέρια. Μόνο ένα μικρό μέρος του νερού αυτού, λιγότερο από 1%, διατηρείται στους φυτικούς ιστούς (Philip 1966, Taiz and Zieger 1991, Καρατάσιου 1999) και το υπόλοιπο αποβάλλεται με τη διαδικασία της εξατμισοδιαπνοής.

Η κίνηση του νερού στο έδαφος πραγματοποιείται με τη μέθοδο της μαζικής ροής και εξαρτάται από το πορώδες του εδάφους, τις δυνάμεις που αναπτύσσονται στα τριχοειδή και την υδατοϊκανότητα (Gurevich *et al.*, 2006). Το νερό κινείται από το έδαφος στις ρίζες (ριζικά τριχίδια) που έχουν χαμηλότερο υδατικό δυναμικό, εξαιτίας του ωσμωτικού δυναμικού στα κύτταρα των τριχοειδών. Καθορίζεται από τη διαφορά δυναμικού και την υδραυλική αγωγιμότητα και ακολουθεί σε ορισμένες περιπτώσεις τους νόμους της διάχυσης (Taiz and Zieger 1991, Anjum *et al.* 2012). Έπειτα, μετακινείται στις περιοχές του βλαστού του φυτού που υπάρχει χαμηλότερο υδατικό δυναμικό το οποίο οφείλεται στην αρνητική τιμή της πίεσης σπαργής (θετική υδροστατική πίεση). Το νερό κινούμενο από το έδαφος στο φυτό, αντιμετωπίζει τη βαρύτητα την οποία πρέπει να αντισταθμίσει εμφανίζοντας υδατικό δυναμικό, ίσο και μεγαλύτερο από το δυναμικό βαρύτητας και εξαρτάται άμεσα από το ύψος και την πυκνότητα του νερού. Επίσης, η ροή μπορεί να παρεμποδισθεί με το δυναμικό διογκώσεως το οποίο είναι πάντα αρνητικό γιατί το νερό δε βρίσκεται στην ελεύθερη μορφή του (Gurevich *et al.*, 2006).

Το έδαφος εμπλουτίζεται με νερό από τα κατακρημνίσματα. Όταν υπάρχει διαθεσιμότητα νερού, το φυτό αυξάνει την πίεση σπαργής του και το υδατικό δυναμικό, ενώ μειώνει τη διαφορά μεταξύ των υδατικών δυναμικών στο σύστημα (Larcher 2003). Τα φυτά αξιοποιούν το νερό στο έδαφος από το σημείο της υδατοϊκανότητας μέχρι το κρίσιμο σημείο μόνιμου μαρασμού τους (*threshold*).

Η ισορροπία στο σύστημα S.P.A.C, εξαρτάται και από τα φύλλα τα οποία έχουν άμεση επαφή με την ατμόσφαιρα, ρυθμίζοντας τις απώλειες μέσω της στοματικής συσκευής, ενώ παράλληλα στέλνουν τα εξωτερικά ερεθίσματα στα ανάλογα εσωτερικά τμήματα του φυτού. Είναι σαφές ότι έλλειψη υδρατμών στην ατμόσφαιρα σε συνδυασμό με απώλεια νερού στο έδαφος, προκαλεί αφυδάτωση στο

φυτό. Εξαιτίας απωλειών διαπνοής, τα φύλλα είναι σπάνια κορεσμένα σε υδρατμούς. Έτσι το νερό κινείται από την ατμόσφαιρα στο φυτό (και αντίστροφα) διαμέσου του μεσόφυλλου, υπακούοντας στο νόμο της διάχυσης (διαβάθμιση συγκεντρώσεως υδρατμών) και έχοντας κινητήρια δύναμη την εξάτμιση του νερού από την επιφάνεια των φύλλων (διαπνοή) (Kramer and Boyer, 1995). Παράγοντες που επηρεάζουν τη διαπνοή είναι η αντίσταση του μεσόφυλλου στη διάχυση ουσιών και η αντίσταση της στοματικής συσκευής, η οποία ρυθμίζεται από το φυτό. Το ποσοστό εξάτμισης είναι μεγάλο σε κατάσταση υδατικού ελλείμματος και αυξημένης θερμοκρασίας αέρα. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της στοματικής αγωγιμότητας με σκοπό να αντισταθμίσει την αύξηση της θερμοκρασίας των φύλλων (Brewer 1992, Raven *et al.* 2005).

Η ροή μέσα στο σύστημα S.P.A.C. είναι συνεχής και είναι δύσκολο να συγκριθούν οι τάσεις που μετατρέπουν το νερό από υγρή σε αέρια φάση. Γι' αυτό το λόγο είναι αναγκαίο να συνυπολογίζονται αρκετοί παράμετροι προκειμένου να εκτιμηθεί καλύτερα η υδατική κατάσταση ή υδατική καταπόνηση που υφίστανται τα φυτά (Καρατάσιου 1999).

2.3 Υδατικό ισοζύγιο

Η απορρόφηση του νερού από το έδαφος μέσω του ριζικού συστήματος, είναι μια διεργασία η οποία ελέγχεται κατά κύριο λόγο από το ρυθμό διαπνοής των φυτών. Σύμφωνα με τον Kirkham (2004), οι ρυθμοί απορρόφησης και μετακίνησης του νερού διά μέσου του φυτού, επηρεάζονται από το ποσοστό της σχετικής υγρασίας του εδάφους, την ενεργό ριζική επιφάνεια, τις αντιστάσεις του φυτού και του εδάφους και το υδατικό δυναμικό. Αντίθετα, η διαπνοή ελέγχεται κυρίως από τη στοματική αντίσταση. Η διαφορά μεταξύ των δύο παραμέτρων προσρόφηση και διαπνοή είναι γνωστή ως υδατικό ισοζύγιο (Slatyer 1967, Νοϊτσάκης 1988, Lambers *et al.* 2008, Γεωργίου και συνεργάτες 2013).

Σύμφωνα με τον Larcher (2003), το υδατικό ισοζύγιο του φυτού κατά τη διάρκεια 24ώρου δεν είναι σταθερό αλλά μεταβάλλεται. Πιο συγκεκριμένα, κατά τη διάρκεια της ημέρας και συνήθως υπό υψηλή ένταση ηλιακής ακτινοβολίας, ο ρυθμός

διαπνοής αυξάνεται με ταχύ ρυθμό, με αποτέλεσμα το υδατικό δυναμικό (Ψ) και το σχετικό υδατικό περιεχόμενο (RWC) να μειώνονται. Αντιθέτως, κατά τη διάρκεια της νύχτας, όταν η διαπνοή διακόπτεται, τα ημερήσια ελλείμματα προοδευτικά περιορίζονται και το υδατικό δυναμικό του φυτού φτάνει τελικά σε εξισορρόπηση με το υδατικό δυναμικό του εδάφους. Ωστόσο, ο ίδιος ερευνητής επισημαίνει πως οι δύο αυτοί μηχανισμοί δεν λειτουργούν πάντα ταυτόχρονα. Συνήθως, η απορρόφηση του εδαφικού νερού λαμβάνει χώρα με πιο αργό ρυθμό με αποτέλεσμα κατά τη διάρκεια της ημέρας τα φυτικά κύτταρα να χάνουν τη σπαργή τους και τελικά να υφίστανται καταπόνηση ακόμα και όταν στο έδαφος υπάρχει αρκετή υγρασία.

Όταν η υγρασία του εδάφους μειώνεται και παράλληλα το υδατικό δυναμικό του φυτού μειώνεται, το υδατικό ισοζύγιο γίνεται αρνητικό. Το γεγονός αυτό λαμβάνει χώρα σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης, όπου τα φυτά αναγκάζονται να μειώσουν το υδατικό τους δυναμικό προκειμένου να εξασφαλιστεί η συνέχιση της προσρόφησης του νερού από το έδαφος. Οι Volaire *et al.* (2012) υποστηρίζουν ότι προκειμένου να διατηρηθεί το υδατικό ισοζύγιο, πρέπει οι ρυθμοί πρόσληψης, μεταφοράς και απώλειας νερού να βρίσκονται σε ισορροπία. Στη περίπτωση αυτή, τα φυτά χρησιμοποιούν αποτελεσματικότερα τα υδατικά αποθέματα, ιδιαίτερα κατά την ξηρή περίοδο (Νοϊτσάκης και Παπαναστάσης, 1992). Οι δείκτες που καθορίζουν την υδατική κατάσταση του φυτού, είναι το σχετικό υδατικό περιεχόμενο και το υδατικό δυναμικό (Inoue *et al.*, 1993).

2.4 Υδατική καταπόνηση

Η ανάπτυξη και η επιβίωση των φυτών επηρεάζεται από τις μετεωρολογικές και κλιματολογικές συνθήκες που επικρατούν. Οποιαδήποτε αλλαγή των συνθηκών ανάπτυξης των φυτών επιφέρει σημαντικές αλλαγές στα φυτά. Υδατική καταπόνηση, εννοούμε κάθε μορφή υδατικού ελλείμματος (ατμοσφαιρική, εδαφική) η οποία επηρεάζει τις φυσιολογικές λειτουργίες των φυτών. Οι συνέπειες εξαρτώνται από το χρόνο και τη διάρκεια που το φυτό υπέστη την καταπόνηση (Nilsen and Orcutt, 1996). Η υδατική καταπόνηση προκαλεί μείωση της πίεση σπαργής και του υδατικού δυναμικού. Συνεπώς, η έλλειψη νερού, στην αρχή της βλαστικής περιόδου, σε

συνδυασμό με τη μείωση κατακρημνισμάτων, αποτελούν το μεγαλύτερο πρόβλημα της ανάπτυξης και παραγωγής των φυτών (Blum 2009). Αυτό προκύπτει από το γεγονός ότι μειώνεται η φυλλική επιφάνεια και υπάρχει απώλεια φωτοσυνθετικών προϊόντων, καθότι τα θυλακοειδή των μεμβρανών στους χλωροπλάστες και τα μιτοχόνδρια αποσυντίθενται (Viera de Silva *et al.* 1974, Giles *et al.* 1976). Αποτέλεσμα είναι η μειωμένη φωτοσύνθεση καθώς και η αναπνευστική λειτουργία (Powles 1984). Αντιθέτως, δεν βρέθηκαν αντίστοιχες συσχετίσεις που αφορούν την ελαστικότητα του κυτταρικού τοιχώματος. Η ευαισθησία των φυτών σε υδατική καταπόνηση διαφέρει ανάλογα με το είδος και το βιολογικό του κύκλο (Aasamaa and Sober, 2011).

2.5 Μηχανισμοί προσαρμογής στη καταπόνηση

Η υδατική καταπόνηση εμπλέκεται σε μια σειρά δομικών μεταβολών στο κύτταρο οι οποίες οδηγούν σε μορφολογικές και μεταβολικές αποκρίσεις σχετικές με την ανθεκτικότητα (Izzo *et al.*, 1993). Τα φυτά, προκειμένου να επιβιώσουν αναπτύσσουν τροποποιητικές προσαρμογές στη δομή και τη λειτουργία τους. Πρακτικά αυτό σημαίνει ότι, σε μια περιοχή, όταν τα φυτά βιώνουν έντονη υδατική καταπόνηση, το είδος που θα αναπτύξει τον καλύτερο οικοφυσιολογικό μηχανισμό, είναι αυτό που έχει μεγαλύτερη ανθεκτικότητα και αυξημένη παραγωγή (Kilic and Yagbasanlar, 2010). Ο τρόπος με τον οποίο τα φυτά αντιμετωπίζουν την καταπόνηση διαφέρει ανάλογα με το είδος του φυτού. Στις μεσογειακές περιοχές, οι τρόποι προσαρμογής των φυτών περιγράφονται με το γενικό όρο αντοχή των φυτών στην υδατική καταπόνηση και διακρίνονται σε:

Διαφυγή από την ξηρασία

Τα ετήσια φυτά προκειμένου να αντιμετωπίσουν αποτελεσματικά την έλλειψη νερού, ολοκληρώνουν το βιολογικό τους κύκλο, εντός της ευνοϊκής περιόδου, ενώ κατά τη διάρκεια της καλοκαιρινής περιόδου, απαντώνται με τη μορφή αναπαραγωγικών μορφών (κυρίως σπερμάτων) ανθεκτικών στην αφυδάτωση (διαφυγή) (Gurevitch *et al.*, 2002). Ο μηχανισμός αυτός της διαφυγής έχει

επιβεβαιωθεί, από αρκετές πρόσφατες ερευνητικές μελέτες, συνάγοντας ότι τα ετήσια φυτά είναι λιγότερα ανθεκτικά στην υδατική καταπόνηση σε σχέση με τα πολυετή (Voltaire 2003, Kostopoulou *et al.*, 2010).

Σύμφωνα με τους Voltaire *et al.* (2009) σε ορισμένα πολυετή είδη των οικογενειών *Alliaceae*, *Orchidaceae*, *Poaceae* και *Liliaceae*, ο μηχανισμός της διαφυγής εμφανίζεται με τη μορφή του καλοκαιρινού ληθάργου. Η στρατηγική αυτή κατά τους ερευνητές θεωρείται ο κυριότερος μηχανισμός προσαρμογής τους, επιτρέποντας στα είδη αυτά να διαβιούν στο παρατεταμένο ξηρό και θερμό καλοκαίρι του μεσογειακού κλίματος. Τα χαρακτηριστικά του καλοκαιρινού ληθάργου είναι μερική ή πλήρη παρεμπόδιση της έκπτυξης νέων φύλλων, γήρανση των ώριμων φύλλων και αφυδάτωση των οργάνων, τα οποία πρόκειται να επιβιώσουν και σε ορισμένες περιπτώσεις σχηματισμός νέων οργάνων επιβίωσης (Sardans and Peñuelas, 2013).

Ο καλοκαιρινός λήθαργος επηρεάζεται από ορισμένους παράγοντες του περιβάλλοντος όπως το μήκος της ημέρας, η θερμοκρασία, το υδατικό δυναμικό νερού του εδάφους. Χαρακτηριστικές περιπτώσεις μηχανισμού διαφυγής υδατικής καταπόνησης παρουσιάζουν τα είδη *Poa bulbosa*, *Hordeum bulbosum* και η ποικιλία *Dactylis glomerata* 'Kasbah', της οικογένειας *Poaceae* (Voltaire and Norton 2006, Voltaire *et al.* 2009). Τα προαναφερόμενα είδη υπόκεινται σε πλήρη λήθαργο, αφού διακόπτεται η ανάπτυξή τους και η πλειοψηφία των υπέργειων φυτικών ιστών γηράσκει.

Ωστόσο αξίζει να σημειωθεί ότι, ορισμένα πολυετή αγρωστώδη όπως το *D. glomerata* αναπτύσσουν τόσο μηχανισμούς διαφυγής της ξηρασίας όσο και μηχανισμούς αντοχής (Voltaire and Thomas, 1995). Όμως, σε πληθυσμούς που αναπτύσσονται στις ξηρότερες περιοχές εξάπλωσης του είδους οι Voltaire *et al.* (2005) επισημαίνουν ότι έχουν παρατηρηθεί κυρίως μηχανισμοί διαφυγής της ξηρασίας.

Αντοχή στην ξηρασία

Η αντοχή στην ξηρασία ουσιαστικά αναφέρεται στους μηχανισμούς αντοχής στην υδατική καταπόνηση, που αναπτύσσουν τα φυτά, με τη βοήθεια των οποίων το φυτό ελαχιστοποιεί τις ζημιές των ιστών του σε χαμηλό υδατικό δυναμικό. Στους μηχανισμούς προσαρμογής σε χαμηλό υδατικό δυναμικό συμπεριλαμβάνονται η

οσμωρύθμιση και η ελαστικότητα των κυτταρικών τοιχωμάτων. Μέσω αυτών των μηχανισμών επιτυγχάνεται η διατήρηση των μεταβολικών διεργασιών σε συνθήκες χαμηλού υδατικού δυναμικού των ιστών, μέσω της διατήρησης της σπαργής των κυττάρων. Ο μηχανισμός αντοχής εμφανίζεται κυρίως στα πολυετή είδη. Ωστόσο, είναι αναγκαίο να επισημανθεί ότι μεταξύ των πολυετών αγρωστωδών λιβαδικών ειδών υπάρχουν είδη τα οποία αναπτύσσουν μηχανισμούς αποφυγής της ξηρασίας και άλλα τα οποία αντέχουν σε υψηλά επίπεδα υδατικού ελλείμματος (Voltaire 2002, Moreno *et al.* 2008). Επίσης, σε περιοχές της Μεσογείου είναι δυνατό είδη τα οποία ανήκουν στον ίδιο αυξητικό τύπο (*growth form*) ή ακόμη και στο ίδιο γένος να παρουσιάζουν διαφορετικούς μηχανισμούς προσαρμογής στο υδατικό έλλειμμα (Corcuera *et al.* 2002, Karatasidou *et al.* 2009). Η διαφοροποίηση αυτή αν και φαίνεται να αποτελεί το κλειδί για τη συνύπαρξη ειδών του ίδιου αυξητικού τύπου στα Μεσογειακά λιβάδια δεν έχει πλήρως καλυφθεί βιβλιογραφικά. Ένας άλλος τρόπος με τον οποίο τα φυτικά είδη μπορούν να προστατεύουν τους φυτικούς τους ιστούς από την αφυδάτωση με τη στρατηγική της αντοχής είναι διατηρώντας θετικό υδατικό δυναμικό κατά τη διάρκεια της υδατικής καταπόνησης (Καρατάσιου και συνεργάτες, 2008).

2.6 Μικροπεριβάλλον

Η επίδραση του μικροπεριβάλλοντος στην ανθεκτικότητα των μεσογειακών αυτοφυών φυτών στην υδατική καταπόνηση, έχει αποτελέσει αντικείμενο έρευνας πολλών ερευνητών. Πιο συγκεκριμένα, το έλλειμμα υδρατμών έχει αποδειχθεί ότι ασκεί καθοριστική επίδραση στους μηχανισμούς έλεγχου του υδατικού ελλείμματος των φυτών (Voltaire *et al.* 2005, Καρατάσιου και συνεργάτες 2008, Kostopoulou *et al.* 2010), με αποτέλεσμα να καθίσταται απαραίτητη η εκτίμηση των μικροκλιματικών παραμέτρων.

Έλλειμμα υδρατμών στην ατμόσφαιρα (*Vapour Water Deficit*, VPD)

Όταν πάνω από μια υγρή επιφάνεια υπάρχει μεγάλη περιεκτικότητα υδρατμών, η μετάβαση του νερού από την υγρή προς την αέρια φάση παρεμποδίζεται. Το περιοριστικό διαπνευστικό στρώμα είναι ένα κλειστό σύστημα πάνω από μια επιφάνεια μέσα στο οποίο περιορίζεται η εξατμισοδιαπνοή. Το πάχος του στρώματος αυτού εξαρτάται από τη θερμοκρασία, τη σχετική υγρασία και τη ταχύτητα του αέρα, τα οποία επηρεάζουν αντίστοιχα το μικροπεριβάλλον των φυτών (Raupach and Finnigan, 1988). Όταν το περιοριστικό διαπνευστικό στρώμα απουσιάζει ή είναι πολύ μικρό, το έλλειμμα των υδρατμών στην ατμόσφαιρα αυξάνει κυρίως κατά την περίοδο του καλοκαιριού.

Το έλλειμμα υδρατμών στην ατμόσφαιρα αντιπροσωπεύει το έλλειμμα υδρατμών που υπάρχει στην ατμόσφαιρα. Έτσι, όσο η θερμοκρασία αυξάνεται και η σχετική υγρασία αέρα μειώνεται, τόσο αυξάνεται το VPD (Terry *et al.*, 1995). Συνεπώς, η αύξηση του ελλείμματος υδρατμών στην ατμόσφαιρα, συνεπάγεται αύξηση ελλείμματος στο μικροπεριβάλλον των φυτών (Vadez *et al.*, 2011), καθότι όπως αναφέρθηκε νωρίτερα το νερό κινείται από τα φύλλα προς την ατμόσφαιρα, έχοντας κινητήρια δύναμη τη διαβάθμιση συγκέντρωσης. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα να επηρεάζεται ο ρυθμός διαπνοής και σε συνδυασμό με την έλλειψη νερού στο έδαφος, τα φυτά να βρίσκονται σε κατάσταση καταπόνησης. Όταν η συγκέντρωση των υδρατμών στα φύλλα είναι μεγαλύτερη από αυτή της ατμόσφαιρας, υπάρχει έλλειμμα (Prenger and Ling, 2006). Στην περίπτωση αυτή, τα φυτά δεν μπορούν να ανταπεξέλθουν, όπως έχει παρατηρηθεί στη περίπτωση ετήσιων αγρωστωδών, μειώνοντας αισθητά τη στοματική τους αγωγιμότητα (Jiang *et al.*, 2012) πριν φτάσουν στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης. Αντίθετα, ετήσια ψυχανθή, έδειξαν μεγαλύτερη ανθεκτικότητα, προσαρμόζοντας τους οικοφυσιολογικούς μηχανισμούς τους στις καταπονήσεις και αποφεύγοντας τις μεγάλες διαπνευστικές απώλειες (Karatassiou *et al.*, 2009). Σύμφωνα με τη βιβλιογραφία, τα φυτά αναπτύσσονται καλύτερα σε περιβάλλον με έλλειμμα υδρατμών που κυμαίνεται από 0.8 - 0.95 kPa (Prenger and Ling, 2006) στην ατμόσφαιρα.

Ενθαλπία (E)

Το λιβαδικό οικοσύστημα υπακούει στους νόμους της θερμοδυναμικής, οι οποίες αφορούν τη διατήρηση ενέργειας στο σύστημα και τη διατήρηση της εντροπίας προκειμένου να υπάρχει ισορροπία. Η ενθαλπία είναι το θερμικό περιεχόμενο και ορίζεται ως η θερμότητα που εκλύεται από το σύστημα και είναι ίση με την ελάττωση της εντροπίας του (Moran and Shapiro, 2006). Ένα ανοιχτό σύστημα, όπως είναι το λιβαδικό οικοσύστημα, επηρεάζεται από την αύξηση της συγκέντρωσης του CO₂ στην ατμόσφαιρα και από τη θερμοκρασία. Πρόσφατες έρευνες, έδειξαν ότι το ποσοστό της ενθαλπίας σε λιβαδικό οικοσύστημα που σκιάζεται είναι κατά 35% περίπου μικρότερο, από το ποσοστό που έχει το οικοσύστημα όταν δεν σκιάζεται κατά την περίοδο του καλοκαιριού (Barbosa *et al*, 2005). Συνεπώς, ο συνδυασμός του αυξημένου ποσοστού ενθαλπίας και του ελλείμματος υδρατμών στην ατμόσφαιρα, οδηγεί σε υδατική καταπόνηση των λιβαδικών φυτών.

2.7 Υδατικό δυναμικό

Η κυριότερη υδροδυναμική παράμετρος που σχετίζεται με την ικανότητα προσαρμογής στην ξηρασία είναι το υδατικό δυναμικό (Gupta *et al.*, 2001). Το υδατικό δυναμικό αποτελεί πολλή καλή έκφραση της υδατικής ισορροπίας των φυτών σε κάθε χρονική στιγμή και μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως αντικειμενικός δείκτης έκφρασης της καταπόνησης που υφίσταται κάθε είδος (Karamanos and Papatheohari, 1999). Στο παρελθόν τόσο το συνολικό υδατικό δυναμικό, όσο και τα συστατικά του έχουν συσχετιστεί με χαρακτηριστικά όπως είναι η απόδοση, η στοματική αγωγιμότητα, κ.τ.λ. (Ludlow *et al.* 1990, Morgan *et al.* 1991). Η κινητήρια δύναμη για τη μεταφορά νερού από το έδαφος στους φυτικούς ιστούς είναι η διαφορά υδατικού δυναμικού εδάφους – φυτικού ιστού. Ως εκ τούτου, κάθε αλλαγή στις περιβαλλοντικές συνθήκες είναι δυνατό να μεταβάλλει τη σχέση μεταξύ των παραμέτρων αυτών, η οποία με τη σειρά της, μπορεί να επιφέρει μεταβολές στην σπαργή των κυτταρικών τοιχωμάτων (Fricke 2002). Η μέτρηση του υδατικού δυναμικού εκφράζει την ενεργειακή κατάσταση που επικρατεί στο φυτό (Slatyer and

Taylor, 1960). Σε κατάσταση υδατικής καταπόνησης, παρατηρείται έλλειμμα στο νερό του εδάφους, εξαιτίας των μειωμένων κατακρημνισμάτων. Αυτό προκαλεί μείωση του υδατικού δυναμικού στη περιοχή του ριζικού συστήματος, το οποίο μειώνεται περισσότερο όσο οι διαπνευστικές απώλειες είναι μεγάλες λόγω υψηλής θερμοκρασίας. Υπολογίζεται ότι τα λιβαδικά φυτά αναπτύσσονται ικανοποιητικά σε υδατικό δυναμικό (Ψ) από -0,5 έως -1,5MPa, ανάλογα με το είδος του φυτού (Larcher 2003, Blum 2011).

2.8 Σχετικό υδατικό περιεχόμενο

Το νερό αποτελεί το 80-95% των φυτικών ιστών. Έτσι το σχετικό υδατικό περιεχόμενο των φυτών, απασχόλησε πολλούς ερευνητές και χαρακτηρίστηκε ως ο καλύτερος δείκτης υδατικής κατάστασης, σε αντίθεση με το υδατικό δυναμικό που εκφράζει κυρίως τη σχέση μεταξύ των δυναμικών που εμφανίζονται στο σύστημα S.P.A.C. (Ganji Arjenaki *et al*, 2012). Παρ' όλα αυτά, η μέτρηση μόνο του σχετικού υδατικού περιεχομένου θεωρείται ανεπαρκής για την εκτίμηση της υδατικής καταπόνησης (Inoue *et al*, 1993), για αυτό και συνδυάζεται με αντίστοιχες μετρήσεις υδατικού δυναμικού. Η μείωση του σχετικού υδατικού περιεχομένου θεωρείται σημαντικότερη από ότι η μείωση του υδατικού δυναμικού, καθότι επηρεάζει περισσότερο την ανάπτυξη και την παραγωγή των φυτών (González and González-Vilar, 2003). Οι τιμές του σχετικού υδατικού περιεχομένου κυμαίνονται ως εξής: σε κορεσμό 100%, σε πλήρη σπαργή 95-98%, ενώ σε κατάσταση υδατικής καταπόνησης 60-70% (διαφέρει ανάλογα το είδος) (Barrs and Weatherley 1962).

2.9 Διαπνοή - Στοματική Αγωγιμότητα

Η μετακίνηση του νερού από τα φύλλα προς την ατμόσφαιρα αποτελεί μια φυσιολογική διεργασία γνωστή ως διαπνοή. Η διεργασία αυτή θεωρείται υπεύθυνη για την απώλεια σημαντικών ποσοτήτων νερού από το φυτό, η οποία λαμβάνει χώρα στις υποστοματικές κοιλότητες καθώς και στα εξωτερικά κυτταρικά τοιχώματα των

επιδερμικών κυττάρων των φύλλων. Αναλυτικότερα, ο Larcher (2003), αναφέρει ότι με τη διαπνευστική λειτουργία χάνεται κατά προσέγγιση το 95% του νερού που απορροφάται από το φυτό, ενώ μόνο το 5% ή και λιγότερο, χρησιμοποιείται για την κάλυψη των αναγκών του. Γι' αυτό το λόγο, σε πολλές μελέτες οικοφυσιολογικής προσέγγισης της αντοχής αυτοφυών φυτών στην ξηρασία, ο ρυθμός διαπνοής (T) θεωρείται μια από τις κυριότερες φυσιολογικές παραμέτρους, μετά από την στοματική αγωγιμότητα (Clarke *et al.* 1991, Zhaolong *et al.* 2004, Karatassiou and Noitsakis 2010).

Για να μπορεί να κατανοηθεί η επίδραση της παραμέτρου αυτής στους μηχανισμούς προσαρμογής που αναπτύσσουν τα φυτά σε συνθήκες ξηρασίας, θα πρέπει να αξιολογηθούν αρχικά οι παράμετροι από τις οποίες καθορίζεται η ταχύτητα διαπνοής. Σύμφωνα με τον Jones (1998), ο ρυθμός διαπνοής στους φυτικούς ιστούς φαίνεται πως επηρεάζεται τόσο από τη διαφορά πίεσης κορεσμού ατμών υδάτων του μεσόφυλλου και της αντίστοιχης της εξωτερικής επιφάνειας όσο και από τη στοματική αγωγιμότητα (g_s).

Ο έλεγχος της στοματικής συσκευής δηλαδή άνοιγμα/κλείσιμο των στομάτων, αποτελεί το πρώτο βήμα αντίδρασης των φυτών στο υδατικό έλλειμμα. Δηλαδή, χαμηλές τιμές g_s , σε συνθήκες ξηρασίας πιθανόν επάγουν μείωση των επιδράσεων της υδατικής καταπόνησης και ως εκ τούτου ελάττωση της αρνητικής δράσης στο φωτοσυνθετικό μηχανισμό. Επιπροσθέτως, οι Adejare and Umebes (2007) υποστηρίζουν ότι υπό συνθήκες χαμηλής g_s , εξασφαλίζεται η διατήρηση του υδατικού δυναμικού σε υψηλά επίπεδα, εφόσον επικρατήσουν εκτεταμένοι περίοδοι ξηρασίας.

Η στοματική αγωγιμότητα των φύλλων καθορίζει σε μεγάλο βαθμό το ρυθμό διαπνοής κατά τη διάρκεια των περιόδων ξηρασίας και σε συνδυασμό με άλλους παράγοντες, ελέγχει τα επίπεδα πρόσληψης του CO_2 και την αποτελεσματικότητα χρήσης του νερού (WUE). Μεταξύ των παραγόντων που παίρνουν μέρος στη ρύθμιση της στοματικής αγωγιμότητας, οι κυριότεροι είναι η ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας, η σχετική υγρασία, η συγκέντρωση του CO_2 , η θερμοκρασία και η διαθεσιμότητα νερού (Larcher 2003).

Η μεταβολή της στοματικής αγωγιμότητας συναρτήσει του Ψ είναι μια πολυμετάβλητη συνάρτηση, εντός της οποίας εμπλέκονται εκτός των κλιματικών και

πολλοί βιοχημικοί και φυσιολογικοί παράγοντες (Josep 1998). Πρόσφατες ερευνητικές μελέτες των Καρατάσιου και συνεργάτες (2008) έχουν δείξει ότι η στοματική αγωγιμότητα μειώνεται σταδιακά με τη μείωση του υδατικού δυναμικού. Σε παρόμοια συμπεράσματα κατέληξαν και οι Moreno *et al.* (2008), υποστηρίζοντας ότι η ταυτόχρονη μείωση του υδατικού δυναμικού, αποτελεί χαρακτηριστική απάντηση των Μεσογειακών ειδών, στην ύπαρξη υδατικού ελλείμματος σε εποχιακή και σε ημερήσια βάση.

2.10 Κρίσιμο σημείο ξήρανσης

Το κρίσιμο σημείο ξήρανσης είναι το σημείο στο οποίο το φυτό δεν μπορεί να εκμεταλλευτεί το νερό που υπάρχει στο έδαφος. Στο σημείο αυτό, στο έδαφος υπάρχει μικρό ποσοστό υγρασίας, το φυτό έχει υποστεί μεγάλη μείωση στο σχετικό του υδατικό περιεχόμενο και στο υδατικό του δυναμικό. Κάτω από αυτές τις συνθήκες, το υδατικό δυναμικό του εδάφους είναι χαμηλό και τα φυτά δεν έχουν τη δυνατότητα να προσροφήσουν νερό από το έδαφος προκειμένου να επαναποκτήσουν την πίεση σπαργής, ακόμη κι όταν περιοριστεί η απώλεια νερού μέσω της διαπνοής (Levitt 1980, Καρατάσιου 1999, Larcher 2003).

Για να διαπιστωθεί ότι το φυτό έχει φτάσει σε κατάσταση έντονης υδατικής καταπόνησης, πρέπει να συνυπολογιστούν υδροδυναμικές, φυσιολογικές και μικροκλιματικές παράμετροι, ώστε να διαπιστωθεί σε ποιο σημείο έχασε το υδατικό του ισοζύγιο. Ο αντιπροσωπευτικότερος δείκτης που εκφράζει την υδατική καταπόνηση του φυτού είναι ο σχετικός δείκτης ξήρανσης (RDI) και είναι αντιστρόφως ανάλογος με αυτόν του υδατικού περιεχομένου. Στις μεσογειακές περιοχές, έχει βρεθεί ότι τα φυτά αγγίζουν το κρίσιμο σημείο ξήρανσης σε ποσοστό 45% του σχετικού υδατικού περιεχομένου (Larcher 2003). Τα φυτά δεν μπορούν πλέον να φωτοσυνθέσουν, η στοματική αγωγιμότητα μειώνεται κατακόρυφα, η ανάπτυξη των κυττάρων αναστέλλεται, η φυλλική επιφάνεια μειώνεται και το φυτό καταλήγει σε μόνιμο μαρασμό. Το κρίσιμο σημείο ξήρανσης είναι μια σημαντική πληροφορία για τα λιβαδικά οικοσυστήματα των μεσογειακών περιοχών, γιατί μπορεί εύκολα να υπολογισθεί εφόσον είναι ήδη γνωστό το σχετικό υδατικό περιεχόμενο

Μεταπτυχιακή Διατριβή Παρασκευής Εξαδακτύλου. Το κρίσιμο σημείο ξήρανσης των λιβαδικών φυτών των φυτών. Γι' αυτό, τον λόγο, ο υπολογισμός της παραμέτρου αυτής θεωρείται μια άμεση και αξιόπιστη μέθοδος αναγνώρισης των ανθεκτικότερων ειδών που βιώνουν σε κατάσταση υδατικής καταπόνησης, ώστε να παραμείνει σε υψηλά επίπεδα η παραγωγή των λιβαδιών.

Όσα λοιπόν προαναφέρθηκαν, αποτελούν το κίνητρο εύρεσης αξιοποιήσιμων μεθόδων και δεικτών, ώστε να μελετηθεί το κρίσιμο σημείο στο οποίο τα λιβαδικά φυτά χάνουν την σπαργή τους, υφίστανται φυσιολογικές δυσλειτουργίες και παύουν να αναπτύσσονται σε καταστάσεις υδατικής καταπόνησης (Voltaire 2002, Voltaire and Lelviere 2004). Την τελευταία δεκαετία, έχει προκαλέσει ισχυρούς προβληματισμούς στην επιστημονική κοινότητα, η έντονη αλλαγή των κλιματικών δεδομένων, η οποία βάσει της πλειοψηφίας των ερευνητικών μελετών διαφοροποιεί το βιολογικό κύκλο των φυτών καθώς και τις φυσιολογικές τους διεργασίες (Jones 1998, McDowell *et al.* 2008).

Οι κύριοι στόχοι της παρούσας διατριβής, είναι οι εξής:

1. Η επίδραση του μικροκλίματος στην υδατική κατάσταση των ετήσιων και πολυετών λιβαδικών φυτών,
2. Η μελέτη της μεταβολής του Ψ και του RWC κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου, σε ετήσια και πολυετή λιβαδικά φυτά της χαμηλής μεσογειακής ζώνης,
3. Η συγκριτική αξιολόγηση του κρίσιμου σημείου ξηράνσεως μεταξύ των δύο κύριων οικογενειών των λιβαδικών φυτών (αγρωστώδη – ψυχανθή),
4. Η μελέτη της αντοχής των λιβαδικών φυτών στην ξηρασία με σκοπό τον προσδιορισμό ανθεκτικών λιβαδικών φυτών υπό συνθήκες υδατικού ελλείμματος, σε λιβάδια της χαμηλής μεσογειακής ζώνης.

3. ΜΕΘΟΔΟΙ ΚΑΙ ΥΛΙΚΑ

3.1 Περιοχή έρευνας

Η έρευνα πραγματοποιήθηκε την άνοιξη έως τις αρχές του καλοκαιριού του 2010 (Απρίλιος – Ιούνιος) στο Λιβαδοπονικό Κήπο του Τομέα Λιβαδοπονίας και Αγριας Πανίδας – Ιχθυοπονίας Γλυκών Υδάτων της Σχολής Δασολογίας και Φυσικού Περιβάλλοντος του Α.Π.Θ. (Εικόνα 1). Βρίσκεται νοτιοανατολικά από την πόλη της Θεσσαλονίκης, σε γεωγραφικό πλάτος 40°45'N και γεωγραφικό μήκος 22°58'Ε και σε υψόμετρο 0m από την επιφάνεια της θάλασσας.



Εικόνα 1. Αεροφωτογραφία της περιοχής έρευνας όπου επισημαίνεται με το πράσινο βέλος η πειραματική επιφάνεια (Πηγή: Google Maps, 2010).

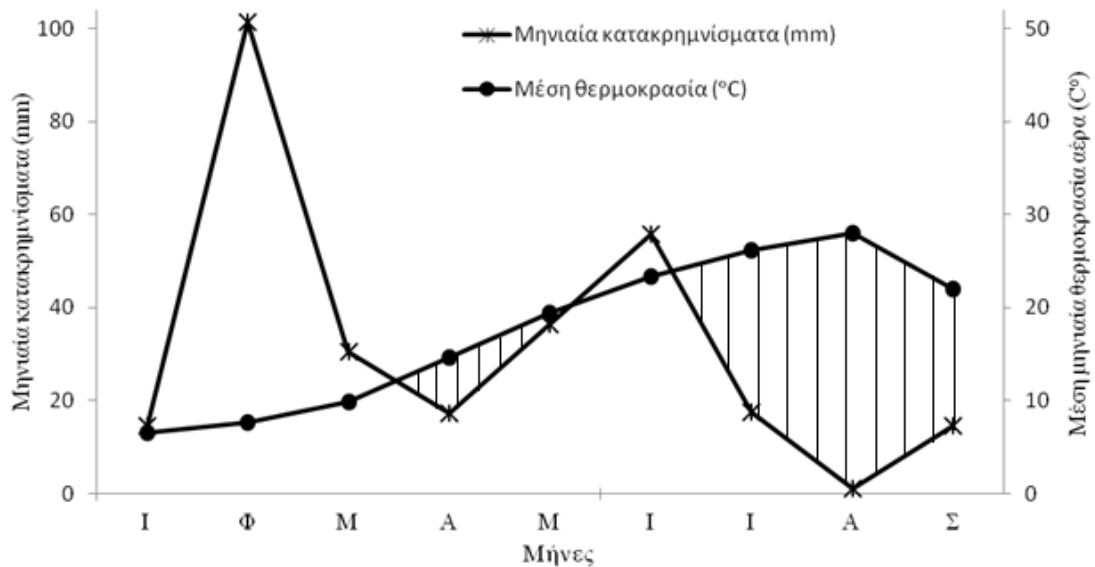
3.2 Κλιματολογικές συνθήκες

3.2.1 Κλίμα ευρύτερης περιοχής

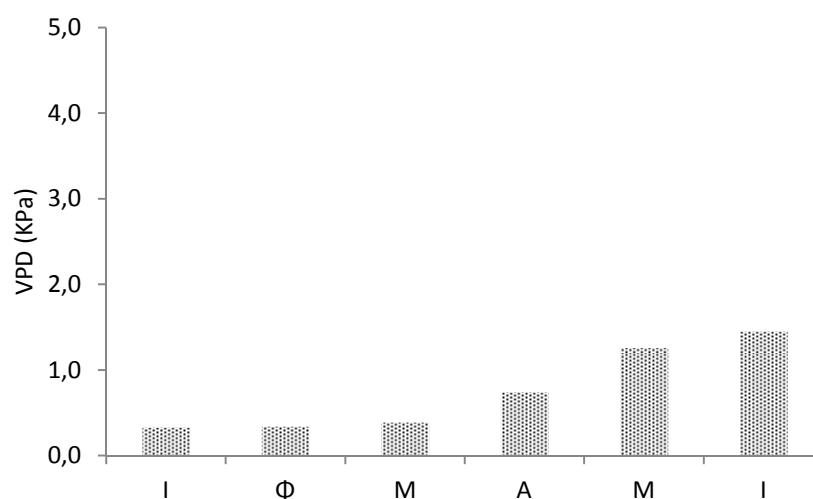
Το κλίμα της περιοχής έρευνας θεωρείται ημίξηρο - Μεσογειακό με μέσο ετήσιο ύψος κατακρημνισμάτων 350 έως 400 mm και μέση ετήσια θερμοκρασία αέρα 15.5°C. Για την περίοδο της έρευνας 2010, υπήρχαν διαθέσιμα κλιματολογικά στοιχεία από το μετεωρολογικό σταθμό του αεροδρομίου Θεσσαλονίκης

Μεταπτυχιακή Διατριβή Παρασκευής Εξαδακτύλου. Το κρίσιμο σημείο ξήρανσης των λιβαδικών φυτών

(40°51'00''N, 22°96'00''E). Το ομβροθερμικό διάγραμμα, καθώς και το VPD της ατμόσφαιρας, για την περίοδο που πραγματοποιήθηκε η έρευνα παρουσιάζονται στα διαγράμματα 1 και 2 αντίστοιχα.



Διάγραμμα 1. Ομβροθερμικό διάγραμμα κατά τη περίοδο της έρευνας 2010



Διάγραμμα 2. Εποχιακή μεταβολή του VPD της ατμόσφαιρας κατά τη περίοδο της έρευνας

3.2.2 Μικροκλίμα περιοχής έρευνας

Η θερμοκρασία και η σχετική υγρασία είναι παράμετροι που ενδέχεται να διαφέρουν σημαντικά στο μικροπεριβάλλον σε σχέση με αυτές που επικρατούν στην ατμόσφαιρα. Αντίθετα με την ατμόσφαιρα, στο μικροπεριβάλλον συνυπολογίζονται η διαπνοή, η θερμοκρασία του φύλλου, η προσπίπτουσα ηλιακή ακτινοβολία, η ανταλλαγή αερίων με τη φωτοσύνθεση και οι μεταβολικές διεργασίες, παρέχοντας έτσι τη μοναδική ικανότητα στο φύλλο να φέρει σε ισορροπία τα προαναφερθέντα (Lambers 2008).

Οι μετρήσεις των μικροκλιματικών δεδομένων έγιναν με πολυσένσορα (θερμοϋγρόμετρο Novasina ms1). Η αρχή λειτουργίας του βασίζεται στην αντίσταση υγροστατικού ηλεκτρολύτη του οποίου η τιμή είναι αποτέλεσμα της σχετικής υγρασίας. Με τη βοήθειά του πολυσένσορα μετρήθηκαν οι παρακάτω μικροκλιματικές παράμετροι:

- Η σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας (%)
- Η θερμοκρασία του περιβάλλοντος (°C)
- Η θερμοκρασία υγρού θερμομέτρου (T_w) (°C)
- Η θερμοκρασία υγροποίησης των υδρατμών (T_d) (°C)
- Η ειδική ενθαλπία (KJ/g)

Ενώ υπολογίστηκε το VPD με το παρακάτω τύπο (Dusek *et al* 1993):

$$VPD = \frac{\sum_{i=1}^{96} \left[e(T_i) \left(1 - \frac{RH}{100} \right) \right]}{96}$$

T_i: Η θερμοκρασία του περιβάλλοντος (°C)

RH: Η σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας (%)

3.3 Βλάστηση

Η βλάστηση στη περιοχή έρευνας ανήκει στην παραμεσογειακή ζώνη βλάστησης (*Quercetalia pubescentis*) και ειδικότερα στον αυξητικό χώρο *Coccifero – Carpinetum* της υποζώνης *Ostryo – Carpinion* (Ντάφης 1973, Αθανασιάδης 1986β). Η περιοχή χαρακτηρίζεται ως ποολίβαδο της χαμηλής μεσογειακής ζώνης. Τα είδη που κυριαρχούν είναι ετήσια και πολυετή αγρωστώδη (*Hordeum murinum*, *Phalaris aquatica*, *Dactylis glomerata*, *Agropyrum cristatum* κ.α.), ετήσια και πολυετή ψυχανθή (*Medicago arabica*, *Vicia hybrida*, *Trifolium campestre*, κ.α.).

3.4 Επιλογή φυτικών ειδών

Τα είδη που επιλέχθηκαν να μελετηθούν ανήκουν στις δύο κύριες οικογένειες λιβαδικών φυτών (αγρωστώδη – ψυχανθή) και περιλαμβάνουν ετήσια και πολυετή είδη. Αναλυτικότερα, επιλέχθηκαν να μελετηθούν τα αγρωστώδη: *Hordeum murinum* L., *Phalaris aquatica* L., *Dactylis glomerata* L., *Hordeum bulbosum* L., και τα ψυχανθή: *Medicago arabica* (L.) Huds., *Trifolium campestre* Schreb., *Trifolium hybridum* L. και *Vicia hybrida* (*Vicia* subsect. *Hybridae*) Radzhi. Τα είδη μελετήθηκαν κάτω από φυσικές συνθήκες, ενώ μετρήθηκαν και υπολογίστηκαν οι υδροδυναμικές και φυσιολογικές παράμετροι κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου.

3.5 Υδροδυναμικές παράμετροι

3.5.1 Μέτρηση υδατικού δυναμικού

Το υδατικό δυναμικό εκφράζει την ενεργειακή κατάσταση του νερού μέσα στο φυτικό κύτταρο (Slatyer and Taylor, 1960) και η μέτρησή του αποδίδει το βαθμό αφυδάτωσης όταν το φυτό βρίσκεται σε κατάσταση υδατικής καταπόνησης (Τσέκος 2003). Πιο συγκεκριμένα, η μέτρηση στηρίζεται στις αρχές της κίνησης του νερού στο σύστημα έδαφος-φυτό-ατμόσφαιρα (Καρατάσιου 1999) και αφορά στην ουσία το συνολικό υδατικό δυναμικό του φυτού (Lamn *et al.*, 2007).

Η μέθοδος που χρησιμοποιείται για τη μέτρησή του είναι ο θάλαμος πίεσης ο οποίος είχε χρησιμοποιηθεί αρχικά από τον Dixon (1914) και έπειτα από τον Scholander *et al.* (1965) στην πιο εξελιγμένη μορφή του. Πλέον χρησιμοποιείται η ίδια μέθοδος αλλά με περισσότερο βελτιωμένες πρακτικές βασιζόμενη στους Koide *et al.* (1991), Kramer and Boyer (1995).

Με τη λειτουργία της διαπνοής το φυτό υφίσταται υδατικό έλλειμμα το οποίο στην προσπάθειά του να το επανακτήσει για να επέλθει υδατικό ισοζύγιο, δημιουργεί αρνητική πίεση στο απόπλασμα. Η πίεση αυτή δημιουργεί μια αντίστοιχη πίεση προς τα πάνω, βάσει της αρχής ότι για τη μεταφορά του νερού από και προς το φυτό, η διεύθυνση ροής καθορίζεται από τη διεύθυνση διαβαθμίσεως του υδατικού δυναμικού προς τις περιοχές που έχουν χαμηλότερο υδατικό δυναμικό. Η μέθοδος του θαλάμου πίεσης βασίζεται στο γεγονός ότι η διαπνοή δημιουργεί αρνητική πίεση στο απόπλασμα η οποία μεταφέρεται στο νερό του φυτικού ιστού, προκαλώντας μια τάση προς τα πάνω. Συνεπώς, οποιαδήποτε τομή στο φυτικό ιστό παρεμποδίζει την διέλευση του νερού και απαιτείται ειδική τάση πίεσης ώστε να φτάσει η στήλη του νερού στο αρχικό επίπεδο (Καρατάσιου 1999).

Τα φύλλα τοποθετήθηκαν στο θάλαμο με την τομή του κομμένου μίσχου προς τα πάνω, εφαρμόζοντας αυξανόμενη πίεση αερίου (αζώτου). Το αποτέλεσμα ήταν η ένδειξη του υδατικού δυναμικού στο θάλαμο με μονάδα μέτρησης MPa. Η μέθοδος αυτή πλεονεκτεί γιατί δύναται να γίνει μέτρηση πολλών δειγμάτων μέσα σε σύντομο χρονικό διάστημα, καθώς η δειγματοληψία και η μέτρησή τους γίνεται στο φυσικό τους περιβάλλον (Hsiao 1988b, Καρατάσιου 1999), σε αντίθεση με τη μέτρηση του σχετικού υδατικού περιεχομένου που απαιτείται η μεταφορά τους στο εργαστήριο.

Το υδατικό δυναμικό (Ψ_w) σε κάθε τμήμα του φυτού ξεχωριστά είναι το άθροισμα του ωσμωτικού δυναμικού (Ψ_π) και του δυναμικού σπαργής (Ψ_p) και εκφράζεται με το παρακάτω τύπο (Lambers 2008):

$$\Psi_w = \Psi_\pi + \Psi_p$$

3.5.2 Υπολογισμός σχετικών δεικτών υδατικής κατάστασης

A. Υπολογισμός του σχετικού υδατικού περιεχομένου

Το σχετικό υδατικό περιεχόμενο είναι ο ποσοτικός δείκτης που εκφράζει την υδατική κατάσταση ενός φυτού σε σχέση με το υδατικό περιεχόμενο που απαιτείται να έχει το φυτό σε πλήρη σπαργή (Turner 1981, Iannucci *et al* 2002, Blum 2011). Διαφέρει επίσης με το υδατικό δυναμικό στο ότι το σχετικό υδατικό περιεχόμενο εκφράζει έμμεσα την επίδραση της ωσμωτικής προσαρμογής, κυρίως σε καταστάσεις έντονης υδατικής καταπόνησης, ενώ το υδατικό δυναμικό εκφράζει τη δυναμική κατάσταση του νερού στο φυτό τη στιγμή κατά τη διάρκεια της μέτρησης (Blum 2011).

Ο υπολογισμός του σχετικού υδατικού περιεχομένου έγινε με τη μέθοδο των δισκίων (Weatherley 1950, Barrs and Weatherley 1962). Αναλυτικότερα, δίσκοι διαμέτρου 5 cm λαμβάνονταν από 8 πλήρως ανεπτυγμένα φύλλα κάθε είδους και ζυγίζονταν, χωρίς ιδιαίτερα χρονική καθυστέρηση, για το προσδιορισμό του νωπού βάρους (FW). Εν συνεχεία, κάθε δείγμα τοποθετούνταν σε νερό σε θερμοκρασία 6-10 °C για 24 ώρες. Κατόπιν, ζυγίζονταν ξανά για το προσδιορισμό του βάρους σε κατάσταση κορεσμού (SW). Το ξηρό βάρος (DW) υπολογιζόταν με τον ίδιο τρόπο, έπειτα από την ξήρανση των δειγμάτων στους 80 °C για 24 ώρες.

Ο υπολογισμός του σχετικού υδατικού περιεχομένου (RWC) των φύλλων έγινε σύμφωνα με το παρακάτω τύπο (Kramer & Boyer 1995, Koide *et al* 2000):

$$RWC = \frac{FW - DW}{SW - DW} \%$$

B. Υπολογισμός του σχετικού δείκτη ξήρανσης

Η υδατική κατάσταση διαφορετικών ειδών μπορεί επίσης να προσδιοριστεί με το σχετικό δείκτη ξήρανσης (RDI). Ο δείκτης αυτός συγκρίνει το πραγματικό υδατικό έλλειμμα που έχει το φυτό μέχρι να φτάσει σε κατάσταση κορεσμού (WSDact), με το θεωρητικό υδατικό έλλειμμα από την κορεσθείσα κατάσταση που ισχύει για τα λιβαδικά φυτά (WSDcrit) (Höfler 1941). Για λόγους αποφυγής σφάλματος, ο δείκτης RDI υπολογίστηκε σύμφωνα με το δείκτη RWC. Συγκρίνει το πραγματικό σχετικό

υδατικό περιεχόμενο του φυτού (RWCact), με το θεωρητικό σχετικό υδατικό περιεχόμενο που έχει το φυτό όταν αυτό βρίσκεται στο κρίσιμο σημείο της ξήρανσής του (RWCcrit). Για τα ποώδη φυτά των μεσογειακών περιοχών έχει βρεθεί ότι το RWCcrit βρίσκεται στο 45%. Επομένως, το RDI είναι αντιστρόφως ανάλογο με το RWC, εκφράζει το μέγεθος της υδατικής καταπόνησης που έχει υποστεί το φυτό και υπολογίζεται με το παρακάτω τύπο(Larcher 2003):

$$RDI = \frac{WSDact}{WSDcrit} \% = \frac{RWCcrit}{RWCact} \%$$

3.6 Φυσιολογικές παράμετροι

Οι μετρήσεις των φυσιολογικών παραμέτρων πραγματοποιήθηκαν σε 5 πλήρως ανεπτυγμένα φύλλα κάθε είδους και χρησιμοποιήθηκε το πορόμετρο (φορητή συσκευή) LI-1600 (LI-COR Inc, Lincoln, Nebraska - USA) και αποτελείται από 2 βασικά στοιχεία (Li-1600 i.m. 1989):

α. Τη κυψελίδα στην οποία τοποθετείται το φύλλο, έχοντας στο πάνω μέρος ανοικτό στόμιο. Η κυψελίδα αποτελείται εσωτερικά από επιπλέον στοιχεία και είναι τα εξής:

- Σωλήνας προσρόφησης
- Αισθητήρας θερμοκρασίας
- Αισθητήρας σχετικής υγρασίας
- Αισθητήρας θερμοκρασίας φύλλου
- Ηλεκτρονικός έλεγχος

β. Το πίνακα ελέγχου στον οποίο εμφανίζονται οι μετρήσεις. Ο πίνακας ελέγχου αποτελείται εσωτερικά από επιπλέον στοιχεία και είναι τα εξής:

- Αισθητήρας τροφοδοσίας ενέργειας,
- Αντλία και ελεγκτής ροής,
- Σωλήνας προσρόφησης και
- Ηλεκτρονικός έλεγχος.

Το πορόμετρο πλεονεκτεί στο ότι υπάρχει η δυνατότητα μέτρησης πολλών δειγμάτων, καθότι γίνεται στο φυσικό τους περιβάλλον, ενώ το μειονέκτημα του είναι

ότι δεν μπορεί να αποδώσει με σαφή ακρίβεια το ποσοστό της διαπνοής καθότι οι συνθήκες μέσα στη κυψελίδα είναι διαφορετικές από αυτές που επικρατούν στην ατμόσφαιρα (ταχύτητα ανέμου, υγρασία) (Fichtner and Schulze, 1990).

Ο υπολογισμός των φυσιολογικών παραμέτρων γινόταν αυτόματα και οι ενδείξεις των αποτελεσμάτων φαίνονταν στο πίνακα ελέγχου του πορόμετρου. Η ογκομετρική ροή F ($\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}$) ξηρού αέρα στη κυψελίδα εκφράζεται με το παρακάτω τύπο (Li-1600):

$$F = \left[\frac{T_c}{273.15} + 1 \right] \left[\frac{101.3}{P} \right]$$

T_c : θερμοκρασία εντός της κυψελίδας ($^{\circ}\text{C}$)

P : βαρομετρική πίεση στο σημείο της μέτρησης (KPa)

3.6.1 Διαπνοή

Η διαπνοή T ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) συσχετίζεται άμεσα από την ογκομετρική ροή στο εσωτερικό της κυψελίδας και προκύπτει από το παρακάτω τύπο (Li-1600):

$$T = (\rho_c - \rho_a) \frac{F}{A}$$

ρ_c : Η συγκέντρωση των υδρατμών στην κυψελίδα (mmol/s^{-1})

ρ_a : Η συγκέντρωση των υδρατμών που εισέρχεται στην κυψελίδα
(περίπου 2%)

A : Η φυλλική επιφάνεια (cm^2)

3.6.2 Στοματική αγωγιμότητα

Η στοματική αγωγιμότητα συσχετίζεται με τη σχετική υγρασία, τη θερμοκρασία φύλλου και αέρα, τη ροή ανταλλαγής αερίων, την πυκνότητα και την ποσότητα των στοματίων και τη φυλλική επιφάνεια. Ο υπολογισμός της προκύπτει από το παρακάτω τύπο (Li-1600):

$$r_s = \frac{A}{F} \left(\frac{\rho_l - \rho_c}{\rho_c - \rho_a} \right) - r_b$$

r_s : στοματική αντίσταση ($\text{cm}^{-1} \text{ s}$)

ρ_l : Η συγκέντρωση των υδρατμών στο φύλλο

r_b : σταθερή τιμή $0.15 \text{ (cm}^{-1} \text{ s)}$

Σύμφωνα με το προηγούμενο τύπο, η στοματική αγωγιμότητα g_s ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) υπολογίζεται όπως παρακάτω (Li-1600):

$$g_s = \frac{1}{r_s}$$

3.7 Πρωτόκολλο μετρήσεων

Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου (Απρίλιος – Ιούνιος). Στην αρχή της βλαστικής περιόδου οι μετρήσεις γίνονταν ανά 10 ημέρες, ενώ στο τέλος ανά 2-3 ημέρες σε 5 πλήρως ανεπτυγμένα φύλλα του κάθε είδους (εκτός από το RWC που η μέτρηση έγινε με 8 επαναλήψεις), χωρίς χρωματικές αλλοιώσεις και όχι σκιαζόμενα. Οι μικροπεριβαλλοντικές, υδροδυναμικές και φυσιολογικές παράμετροι μετρήθηκαν σε εποχιακή βάση και οι μετρήσεις γίνονταν κατά τις μεσημβρινές ώρες, μεταξύ 12^{00} - 14^{00} . Το σχέδιο του πειράματος ήταν πλήρως τυχαιοποιημένο. Η μελέτη της επίδρασης του φυτικού

υλικού στο σχετικό υδατικό περιεχόμενο, στο δείκτη ξήρανσης, στη στοματική αγωγιμότητα και στο ρυθμό διαπνοής σε κάθε στάδιο βλαστικής ανάπτυξης των φυτικών ειδών καθώς και η επίδραση της οικογένειας στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης του φυτικού υλικού, έγινε με τη μέθοδο της ανάλυσης παραλλακτικότητας (ANOVA) σε επίπεδο σημαντικότητας $P \leq 0.05$ (Steel and Torrie, 1980), του στατιστικού πακέτου Statgraphiscs 2.0. Ο έλεγχος των σημαντικών διαφορών έγινε με τη δοκιμασία της ελάχιστης σημαντικής διαφοράς (LSD-test). Τέλος, η σχέση μεταξύ των μικροκλιματικών παραμέτρων (VPD, θερμοκρασία και σχετική υγρασία) βασίστηκε στον υπολογισμό του παραμετρικού συντελεστή συσχέτισης (r) Pearson σε επίπεδο σημαντικότητας $p < 0.01$ και $p < 0.001$.

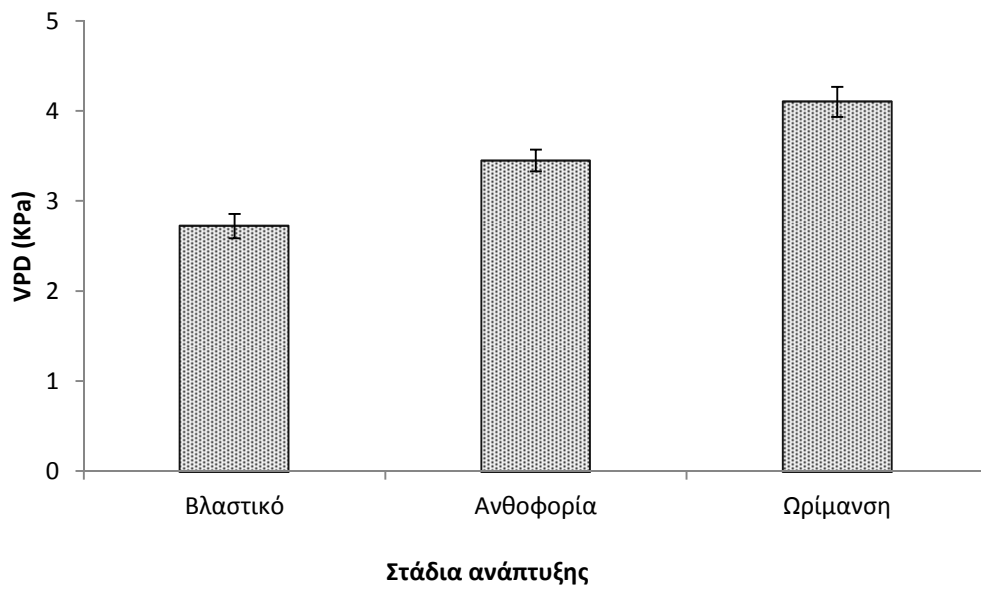
4. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ - ΣΥΖΗΤΗΣΗ

4.1 Μικροπεριβάλλον

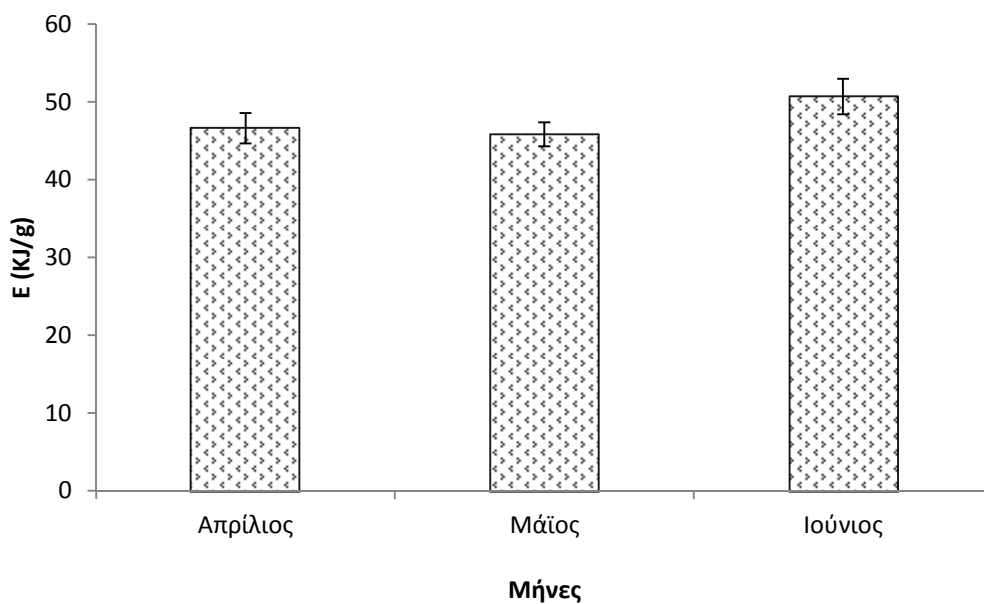
Σύμφωνα με το ομβροθερμικό διάγραμμα (Διάγραμμα 1), η μέση μηνιαία θερμοκρασία παρουσίασε αύξηση με τη μέγιστη τιμή της να φθάνει στους 28°C κατά το μήνα Αύγουστο. Από την εποχιακή μεταβολή των μηνιαίων κατακρημνισμάτων, προκύπτει ότι υπήρξαν διακυμάνσεις καθ'όλη τη διάρκεια του έτους, ενώ κατά την περίοδο των μετρήσεων η ελάχιστη τιμή διαπιστώθηκε αρχές Απριλίου (18mm) και η μέγιστη αρχές Ιουνίου (58mm).

Από το ομβροθερμικό διάγραμμα γίνεται εμφανές ότι την περίοδο των μετρήσεων παρατηρήθηκαν δύο ξηροθερμικές περιόδους. Η πρώτη παρατηρήθηκε στην αρχή της βλαστικής περιόδου, δηλαδή κατά τον Απρίλιο, ενώ η δεύτερη παρατηρήθηκε προς το τέλος της βλαστικής περιόδου, δηλαδή κατά τον Ιούνιο. Τον Μάιο, η καμπύλη των κατακρημνισμάτων βρισκόταν υψηλότερα από αυτή της μέσης θερμοκρασίας αέρα. Παράλληλα, η μεταβολή του ελλείμματος υδρατμών της ατμόσφαιρας (Διάγραμμα 2), παρουσίασε ανοδική τάση. Στην αρχή της βλαστικής περιόδου κυμάνθηκε στο 0.74KPa, ενώ στο τέλος, έφτασε στα 1.45KPa.

Η εποχιακή μεταβολή του VPD στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος, παρουσιάζεται αναλυτικά στο Διάγραμμα 3, όπου γίνεται εμφανής η επικράτηση ιδιαίτερα υψηλών τιμών κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου. Πιο συγκεκριμένα, κατά τον Απρίλιο το VPD του φυτοκαλύμματος κυμάνθηκε στα 2.72KPa, κατά τον Μάιο στα 3.45KPa, ενώ κατά τον Ιούνιο στα 4.1KPa. Αξίζει να σημειωθεί ότι κατά το τέλος της βλαστικής περιόδου, τα επίπεδα του VPD σχεδόν διπλασιάστηκαν σε σχέση με τα αντίστοιχα στην αρχή. Παρόμοια υψηλά επίπεδα VPD (4.1KPa) προσδιόρισαν οι Karatasiou and Noitsakis (2010) σε μεσογειακό λιβαδικό οικοσύστημα του Νομού Θεσσαλονίκης, όπου στο τέλος της βλαστικής περιόδου επικρατούσαν δυσμενείς συνθήκες (υψηλή θερμοκρασία: 24,7°C και έλλειψη κατακρημνισμάτων).



Διάγραμμα 3. Έλλειμμα υδρατμών στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος ($VPD \pm SE$)



Διάγραμμα 4. Ενθαλπία στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος ($E \pm SE$)

Σύμφωνα με τους Vadez *et al.* (2011), το έλλειμμα υδρατμών επηρεάζεται από τη θερμοκρασία (T) και τη σχετική υγρασία (RH) του μικροπεριβάλλοντος, οι οποίες με τη σειρά τους ελέγχουν το ρυθμό διαπνοής και τη λειτουργία της στοματικής συσκευής. Η σημαντική επίδραση των παραμέτρων αυτών στην εποχιακή διακύμανση των τιμών του VPD, ενισχύεται και από τα αποτελέσματα της μεταξύ τους συσχέτισης ($r=0.837$, $p<0.001$, και $r=0.49$, $p<0.01$, $N=72$, για VPD-T, VPD-RH, αντίστοιχα). Σε παρόμοια συμπεράσματα κατέληξαν και οι Kostopoulou *et al.* (2010) σε μεσογειακό φυσικό οικοσύστημα με ψυχανθή.

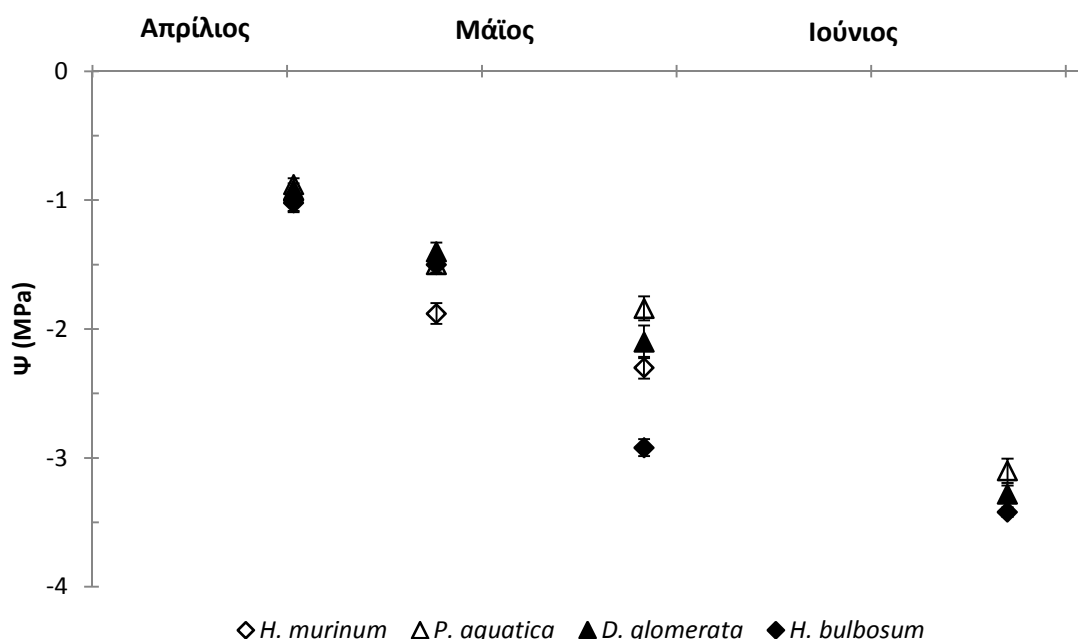
Η εποχιακή μεταβολή της ενθαλπίας (E) στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος, παρουσιάζεται στο Διάγραμμα 4. Τον Απρίλιο η ενθαλπία ήταν στα 46.62 KJ/g, κατά τον Μάιο 45.83 KJ/g, ενώ κατά τον Ιούνιο ήταν 50.68 KJ/g. Συνεπώς, από τα Διαγράμματα 3 και 4, γίνεται εμφανές ότι κατά τον Ιούνιο, τα λιβαδικά φυτά αντιμετώπισαν τη μεγαλύτερη υδατική καταπόνηση, καθότι οι τιμές του VPD και της E ήταν υψηλότερες σε σχέση με τους υπόλοιπους μήνες (Barbosa *et al.*, 2005). Η μέση θερμοκρασία του αέρα κατά τον μήνα Ιούνιο αυξήθηκε στους 25°C (Διάγραμμα 1) και το VPD της ατμόσφαιρας στα 1.45KPa (Διάγραμμα 2), γεγονός που υποδεικνύει ότι προς το τέλος της βλαστικής περιόδου τα φυτά δεν αναπτύσσονταν ικανοποιητικά, αλλά αντιμετώπιζαν έντονη υδατική καταπόνηση (Prenger and Ling 2006, Ρακήμπεη 2007).

Λαμβάνοντας υπόψη ότι α) η διαπνοή επηρεάζεται από τη διαφορά συγκέντρωσης υδρατμών μεταξύ ατμόσφαιρας και υποστοματικής κοιλότητας, από την ταχύτητα του ανέμου, τη σχετική υγρασία και τη θερμοκρασία περιβάλλοντος και επηρεάζει άμεσα την εσωτερική υδατική κατάσταση των φυτών και β) ότι το υδατικό έλλειμμα περιορίζει την αύξηση και τη φωτοσύνθεση (Larcher 2003), συμπεραίνεται ότι υψηλές τιμές του VPD και στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος, αυξάνουν σε όλη τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου το υδατικό έλλειμμα, λόγω της προσπάθειας του φυτού να ανταποκριθεί στις υψηλές διαπνευστικές ατμοσφαιρικές απαιτήσεις.

4.2 Υδροδυναμικές σχέσεις

4.2.1 Υδατικό δυναμικό

Το υδατικό δυναμικό θεωρείται ένας αξιόπιστος δείκτης εκτίμησης της υδατικής κατάστασης των φυτών (Volaire *et al.* 2001, Kostopoulou *et al.* 2010). Από την εποχιακή μεταβολή του υδατικού δυναμικού των τεσσάρων αγρωστωδών λιβαδικών φυτών (Διάγραμμα 5), γίνεται εμφανής η μείωση των τιμών του Ψ με την πάροδο της βλαστικής περιόδου.



Διάγραμμα 5. Εποχιακή μεταβολή του υδατικού δυναμικού ($\Psi \pm SE$) σε τέσσερα αγρωστώδη (*H. murinum*, *P. aquatica*, *H. bulbosum*, *D. glomerata*)

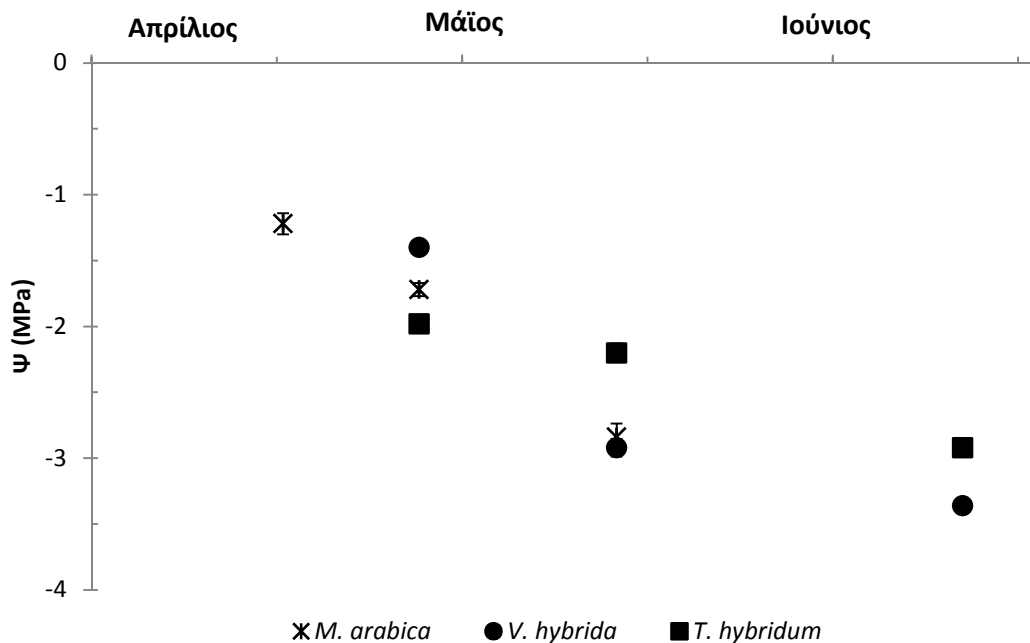
Η μείωση του υδατικού δυναμικού θα μπορούσε να αποδοθεί στην αύξηση του ελλείμματος υδρατμών στην ατμόσφαιρα, καθώς και στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος (Volaire *et al.*, 2009). Εξετάζοντας τις μεταβολές του υδατικού δυναμικού ανά στάδιο ανάπτυξης μεταξύ των αγρωστωδών φυτών, γίνεται εμφανές ότι στην αρχή της βλαστικής περιόδου δεν υπήρχαν διαφορές μεταξύ τους και το Ψ κυμάνθηκε περίπου στο -1MPa. Η εποχιακή μεταβολή των τιμών του Ψ ήταν σχετικά μικρή στο ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum* και κυμάνθηκε από -1.00 έως -2.30MPa.

Αντίθετα, τα πολυετή αγρωστώδη, εμφάνισαν μεγαλύτερη μεταβολή των τιμών του Ψ ($\Psi_{P. aquatica}$: -0.88 έως -3.10MPa, $\Psi_{D. glomerata}$: -0.92 έως -3.28MPa και $\Psi_{H. bulbosum}$: -1.02 έως -3.42MPa). Η διαφοροποίηση αυτή μεταξύ των δύο κατηγοριών των αγρωστωδών, πιθανόν υποδεικνύει τη διαφορετική ικανότητα προσαρμογής και επιβίωσης των φυτών, κυρίως σε κατάσταση υδατικής καταπόνησης (Καρατάσιου 1999, Καρατάσιου και συνεργάτες 2008).

Το ετήσιο *H. murinum* ολοκλήρωσε το βιολογικό του κύκλο στα τέλη Μαΐου. Μετά την πρώτη ξηροθερμική περίοδο (μέσα Μαρτίου έως τέλη Απριλίου), το ετήσιο αγρωστώδες παρουσίασε μείωση της τιμής του Ψ (από -1 έφτασε στο -1.88KPa), γεγονός που ίσως προκλήθηκε από τη μείωση του υδατικού δυναμικού στην περιοχή του ριζικού συστήματος (Larcher 2003). Συνεπώς, δεν κατάφερε να διατηρήσει τη σπαργή των κυτταρικών του τοιχωμάτων σε χαμηλό Ψ (-2.30MPa) (Blum 2011). Αυτό, σε συνδυασμό με το έλλειμμα υδρατμών που υπήρχε στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος (3.45KPa), είχε σαν αποτέλεσμα να ολοκληρώσει το βιολογικό του κύκλο νωρίτερα συγκριτικά με τα υπόλοιπα αγρωστώδη, προκειμένου να αποφύγει την περαιτέρω υδατική καταπόνηση (Larcher 2003). Το συγκεκριμένο είδος, όπως και τα περισσότερα ετήσια είδη, υιοθετεί κάποιο μηχανισμό διαφυγής για την αντιμετώπιση της υδατικής καταπόνησης (Gurevich *et al.*, 2006).

Προς το τέλος της βλαστικής περιόδου, το είδος που διατήρησε σχετικά υψηλότερο Ψ σε σύγκριση με τα υπόλοιπα αγρωστώδη, ήταν το πολυετές *P. aquatica*, υποδεικνύοντας ότι σε κατάσταση υδατικής καταπόνησης διαθέτει μηχανισμό αντοχής σε σχέση με τα υπόλοιπα αγρωστώδη. Κλείνοντας, όμως, το βιολογικό τους κύκλο τα πολυετή αγρωστώδη *P. aquatica*, *D. glomerata* και *H. bulbosum*, εμφάνισαν παρόμοιες τιμές Ψ (-3.10MPa, -3.28 MPa και -3.42 MPa αντίστοιχα), σε VPD φυτοκαλύμματος 4.1KPa.

Η εποχιακή μεταβολή του υδατικού δυναμικού των τριών ψυχανθών (Διάγραμμα 6) εμφανίζει την ίδια πορεία με τα αγρωστώδη (Διάγραμμα 5). Γενικότερα, μείωση του Ψ , με την πάροδο της βλαστικής περιόδου, έχει παρατηρηθεί από αρκετούς ερευνητές (Iannucci *et al.* 2002, Karatasίου *et al.* 2009).



Διάγραμμα 6. Μεταβολή του υδατικού δυναμικού ($\Psi \pm SE$) σε τρία ψυχανθή (*M. arabica*, *T. hybridum*, *V. hybrida*)

Από το διάγραμμα 6, διαπιστώνεται ότι μεταξύ των τριών ψυχανθών, τη μικρότερη εποχιακή μεταβολή του υδατικού δυναμικού κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου, εμφάνισε το πολυετές *T. hybridum* (-1.98MPa έως -2.92MPa), ενώ στα ετήσια *M. arabica* και *V. hybrida*, η εν λόγω μεταβολή ήταν πιο έντονη (από -1.2MPa έως -2.84MPa και από -1.40MPa έως -3.36MPa αντίστοιχα). Στα ετήσια είδη, το υδατικό δυναμικό στο στάδιο της ωρίμανσης, ήταν σχεδόν δύο φορές μικρότερο συγκριτικά με το αντίστοιχο στα αρχικά στάδια της βλαστικής τους ανάπτυξης.

Η *V. hybrida* εμφάνισε τη χαμηλότερη τιμή Ψ (-3,4 MPa), φανερώνοντας ότι ήταν πιο ευαίσθητο είδος στην ξηρασία αν και επιβίωσε για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα από τη *M. arabica*. Το χαμηλότερο Ψ που εμφάνισε το είδος αυτό μπορεί να οφείλεται είτε στη μικρή ικανότητα να προσλαμβάνει νερό ή στους μικρούς ρυθμούς εσωτερικής ροής του νερού στους διάφορους φυτικούς ιστούς είτε στα υψηλά ποσοστά απωλειών νερού από τα φύλλα λόγω της διαπνοής (Iannucci *et al.*, 2002). Τα είδη *T. hybridum* (Ψ :-2.92MPa) και *M. arabica* (Ψ :-2.84MPa) εμφάνισαν παρόμοιες τιμές υδατικού δυναμικού στο στάδιο της ωρίμανσης. Τα δύο αυτά είδη

παρόλο που εμφάνισαν διαφορετική διάρκεια βιολογικής δραστηριότητας είχαν την ικανότητα, υπό συνθήκες υδατικής καταπόνησης, να διατηρήσουν το υδατικό τους δυναμικό στα ίδια επίπεδα. Σε VPD φυτοκαλύμματος 4.1KPa, το ετήσιο ψυχανθές έκλεισε το βιολογικό του κύκλο, ενώ το πολυετές είδος *T. hybridum* συνέχισε την ανάπτυξή του, γεγονός που υποδηλώνει ότι τα πολυετή ψυχανθή άντεξαν περισσότερο στο έλλειμμα υδρατμών, σε σύγκριση με τα ετήσια. Ωστόσο ορισμένα ετήσια είδη, όπως τα *Vicia*, συνέχισαν την ανάπτυξή τους σε υψηλό έλλειμμα υδρατμών.

Η εποχιακή μεταβολή του Ψ τόσο των αγρωστώδων (Διάγραμμα 5) όσο και των ψυχανθών (Διάγραμμα 6), παρουσίασε μείωση με την πάροδο της βλαστικής περιόδου, εμφανίζοντας την ελάχιστη τιμή στο στάδιο της ωρίμανσης. Μεταξύ των ετήσιων, τη μικρότερη εποχιακή μεταβολή των τιμών του Ψ παρουσίασε το ετήσιο *H. murinum*, ενώ η μεταβολή αυτή ήταν πιο έντονη στα ετήσια ψυχανθή. Την μικρότερη εποχιακή μεταβολή του Ψ εμφάνισε το πολυετές ψυχανθές *T. hybridum*, ενώ η μεταβολή αυτή ήταν πιο έντονη στα πολυετή αγρωστώδη.

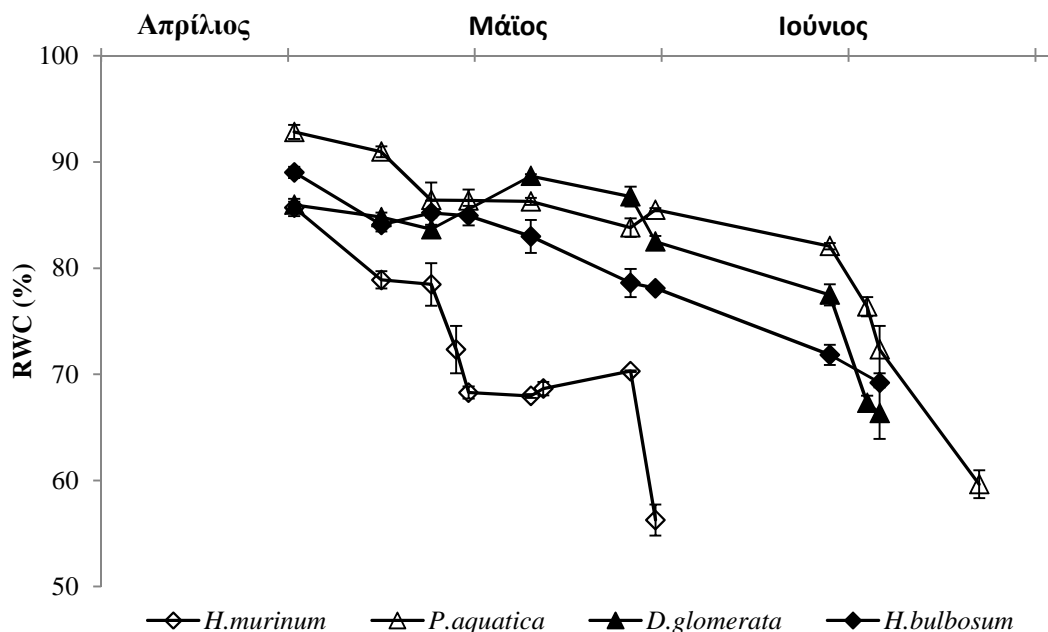
Συγκρίνοντας τη μεταβολή του Ψ μεταξύ των δύο κατηγοριών (ετήσια – πολυετή) των δύο οικογενειών (αγρωστώδη – ψυχανθή), εξάγεται το συμπέρασμα ότι μεταξύ των ετήσιων ειδών, το ψυχανθές *M. arabica* παρουσίασε χαμηλότερο Ψ (-2.84MPa) σε σχέση με το αγρωστώδες *H. murinum* (-2.30MPa), ενώ μεταξύ των πολυετών ειδών, το χαμηλότερο Ψ εμφάνισε το αγρωστώδες *H. bulbosum* (-3.42MPa) και το υψηλότερο το ψυχανθές *T. hybridum* (-2.92MPa). Παράλληλα, συμπεραίνουμε ότι το ετήσιο ψυχανθές *M. arabica* σταμάτησε τη βιολογική του δραστηριότητα την ίδια χρονική περίοδο με τα πολυετή αγρωστώδη *D. glomerata* και *H. bulbosum*, γεγονός που υποδηλώνει ότι το ετήσιο είδος εμφάνισε παρόμοια ικανότητα προσαρμογής στην υδατική καταπόνηση εμφανίζοντας υψηλότερο Ψ σε σύγκριση με τα πολυετή είδη. Επίσης, το πολυετές αγρωστώδες *P. aquatica*, το πολυετές ψυχανθές *T. hybridum* και το ετήσιο ψυχανθές *V. hybrida*, σταμάτησαν τη βιολογική τους δραστηριότητα την ίδια χρονική περίοδο και σε παρόμοιο Ψ (-3.10MPa, -2.92MPa και -3.36MPa). Αυτό υποδεικνύει ότι, τα είδη αυτά, ήταν περισσότερο ανθεκτικά σε κατάσταση υδατικής καταπόνησης, πιθανόν γιατί διατήρησαν τη σπαργή των κυτταρικών τους τοιχωμάτων σε χαμηλό υδατικό δυναμικό σε συνδυασμό με το μεγάλο έλλειμμα υδρατμών που υπήρχε στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος (Jones 1992).

Η μεταβολή του υδατικού δυναμικού, διαφέρει ανάλογα με το είδος, και την οικογένεια που ανήκει. Συνεπώς, για να εκτιμηθεί ευρύτερα η υδατική κατάσταση των λιβαδικών φυτών, πρέπει να συνδυαστεί με την αντίστοιχη μεταβολή του σχετικού υδατικού περιεχομένου.

4.2.2 Σχετικό υδατικό περιεχόμενο – RWC

Από την εποχιακή μεταβολή του σχετικού υδατικού περιεχομένου (Διάγραμμα 7), γίνεται εμφανές ότι όλα τα είδη των αγρωστώδων παρουσίασαν μια γενική μείωση των τιμών του RWC με την πάροδο της βλαστικής περιόδου. Πρέπει, ωστόσο να σημειωθεί ότι παρατηρήθηκε παροδική άνοδος των τιμών του RWC, με σημαντικότερη εκείνη προς τα τέλη Μαΐου. Η αύξηση αυτή, πιθανόν να οφείλεται στο ότι τα κατακρημνίσματα ήταν υψηλότερα από ότι τον Απρίλιο (Διάγραμμα 1), οπότε τα πολυετή είδη εκμεταλλεύτηκαν το νερό που υπήρχε στο έδαφος αυξάνοντας για μικρό χρονικό διάστημα το RWC, κάτι που δεν διαπιστώθηκε στο ετήσιο αγρωστώδες.

Το ανωτέρω αποτέλεσμα σε συνδυασμό με το ότι το ετήσιο είδος *H. murinum*, εμφάνισε μικρότερη μεταβολή των τιμών του Ψ συγκριτικά με αυτή του πολυετούς *P. aquatica*, υποδεικνύει ότι το τελευταίο είδος διαθέτει οικοφυσιολογικούς μηχανισμούς οι οποίοι του παρέχουν τη δυνατότητα να διατηρεί σε χαμηλό Ψ σχετικά μικρό υδατικό έλλειμμα. Ο μηχανισμός αυτός σύμφωνα με τους Chaves *et al.* (2003), Lazaridou and Noitsakis (2005), Καρατάσιου και συνεργάτες (2008), μπορεί να οφείλεται είτε στην ανάπτυξη του βαθύτερου ριζικού συστήματος, είτε στην ρύθμιση του ανοίγματος της στοματικής συσκευής, είτε στην οσμωρύθμιση.



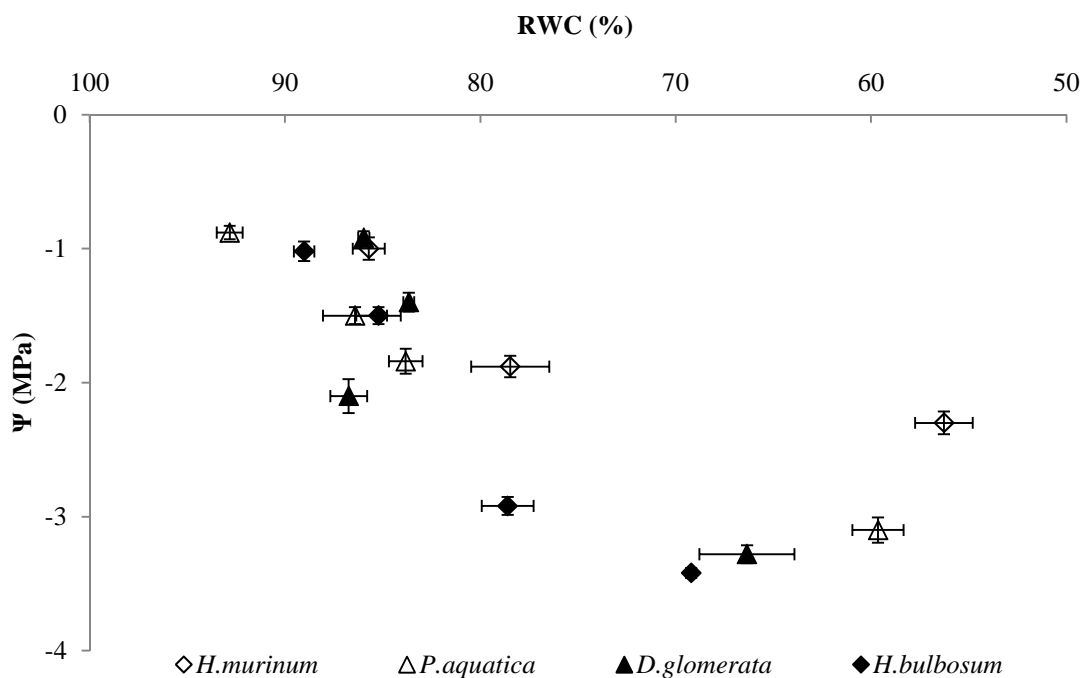
Διάγραμμα 7. Εποχική μεταβολή του σχετικού υδατικού περιεχομένου ($RWC \pm SE$) σε τέσσερα αγρωστώδη (*H. murinum*, *P. aquatica*, *H. bulbosum*, *D. glomerata*)

Από τη χρονική μεταβολή του RWC, μεταξύ των τεσσάρων αγρωστωδών, προκύπτει ότι το ετήσιο *H. murinum* εμφάνισε μείωση της τιμής του RWC σε σχέση με το αρχικό στάδιο της βλαστικής περιόδου (από 85.71% έως 78.47%). Αυτό ενισχύεται από το γεγονός ότι το συγκεκριμένο είδος εμφάνισε την ίδια περίοδο, μείωση των τιμών του Ψ (από -1MPa έως -1.88MPa) (Διαγράμματα 5 και 7), με αποτέλεσμα να μην μπορεί να ελέγξει τις απώλειές του και έτσι να φτάσει στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης πιο σύντομα. Μεταξύ των πολυετών αγρωστωδών, το είδος *D. glomerata* παρουσίασε παροδική αύξηση του RWC (86.74%) προς τα τέλη Μαΐου σε Ψ : -2.10MPa, ενώ στην αρχή της βλαστικής περιόδου, με το ίδιο υδατικό έλλειμμα, η τιμή του Ψ ήταν σχεδόν υποδιπλάσια (Ψ : -0.92MPa).

Προς το τέλος της βλαστικής περιόδου, το είδος *P. aquatica* εμφάνισε τις υψηλότερες τιμές RWC και ως εκ τούτου το μικρότερο υδατικό έλλειμμα συγκριτικά με τα υπόλοιπα δύο είδη, ενώ παρουσίασε τη μεγαλύτερη μεταβολή των τιμών του Ψ (από -1.8MPa έως -3.1MPa). Από πρακτική άποψη τα ανώτερα δεδομένα δείχνουν, ότι το είδος *P. aquatica*, σε σχέση με τα άλλα δύο πολυετή, εμφάνισε καθυστέρηση στην ανταπόκριση της έλλειψης νερού και ως εκ τούτου πιθανόν μικρότερη μείωση της φωτοσυνθετικής του ικανότητας (Chaves 2003). Τα πολυετή *D. glomerata* και *H.*

bulbosum έφτασαν στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης έχοντας σχετικά παρόμοιο υδατικό έλλειμμα. Αντίθετα, το πολυετές είδος *P. aquatica* έκλεισε το βιολογικό του κύκλο αργότερα (τέλη Ιουνίου), εμφανίζοντας υψηλότερο υδατικό έλλειμμα, αλλά παρόμοιο Ψ , σε σύγκριση με τα άλλα δύο πολυετή αγρωστώδη (Διάγραμμα 8).

Αναλυτικότερα συμπεράσματα για τη συμπεριφορά των φυτών υπό συνθήκες έλλειψης νερού, μπορούν να διεξέλθουν ύστερα από τη μελέτη της σχέσης μεταξύ των δύο υδροδυναμικών παραμέτρων Ψ - RWC (Díaz-Pérez *et al.* 1995, Μαντρατζή 2003). Βάσει των Iannucci *et al.* (2002), η σχέση αυτή, αποτελεί έναν δείκτη της αντοχής των φυτικών ιστών στην έλλειψη νερού, καθώς οι ιστοί που διατηρούν χαμηλό RWC σε μειωμένες τιμές Ψ θεωρούνται πιο ανθεκτικοί στην υδατική καταπόνηση.



Διάγραμμα 8. Μεταβολή του υδατικού δυναμικού ($\Psi \pm SE$) σε συνάρτηση με το σχετικό υδατικό περιεχόμενο ($RWC \pm SE$) σε τέσσερα αγρωστώδη (*H. murinum*, *P. aquatica*, *H. bulbosum*, *D. glomerata*)

Από το Διάγραμμα 8 γίνεται εμφανές ότι οι υψηλότερες τιμές Ψ και RWC σε όλα τα είδη των αγρωστωδών φυτών, παρατηρήθηκαν στην αρχή της βλαστικής περιόδου, όταν τα αποθέματα της εδαφικής υγρασίας ήταν υψηλότερα (Siddique *et al.*

2000, Karatasiou 2010). Αντιθέτως, οι χαμηλότερες τιμές τους εμφανίστηκαν στο στάδιο ωρίμανσης, γεγονός που οφείλεται αφενός στη μεγαλύτερη υδατική καταπόνηση εξαιτίας των κλιματικών συνθηκών (Διαγράμματα 1-4) που επικρατούσαν και αφετέρου στην πιθανή διαταραχή του ελέγχου των διαπνευστικών απωλειών εξαιτίας της γήρανσης των φυτικών ιστών (Jones 1998, Martinez *et al.* 2004).

Συμπερασματικά, από τα παραπάνω αποτελέσματα προκύπτει ότι μεταξύ των πολυετών αγρωστωδών, τα είδη *H. bulbosum* και *D. glomerata*, πρέπει να διαθέτουν οικοφυσιολογικούς μηχανισμούς, οι οποίοι τους παρείχαν τη δυνατότητα να διατηρούν χαμηλό RWC όταν το Ψ είναι χαμηλό. Επίσης, εάν εξεταστούν τα επίπεδα του RWC, μεταξύ των τεσσάρων αγρωστωδών, στα διάφορα στάδια της βλαστικής περιόδου προκύπτουν στατιστικά σημαντικά διαφορές σχεδόν κυρίως μεταξύ του μονοετούς και των πολυετών ειδών (Πίνακας 1 και 2). Το αποτέλεσμα αυτό υποδεικνύει, ότι εκτός από τις μικροκλιματικές παραμέτρους, η υδατική κατάσταση των αγρωστωδών επηρεάζεται ισχυρά από τα χαρακτηριστικά του κάθε φυτικού είδους (κυρίως από αυτές που οφείλονται στη διαφορετική διάρκεια του βιολογικού κύκλου), οι οποίες κατά ένα μέρος επηρεάζουν τους οικοφυσιολογικούς μηχανισμούς προσαρμογής τους στην υδατική καταπόνηση.

Πίνακας 1. Επίδραση του φυτικού υλικού στο σχετικό υδατικό περιεχόμενο των αγρωστωδών (* $p < 0.05$).

Στάδια ανάπτυξης	Πηγή παραλλακτικότητας	B.E.	A.T.	M.T.	F.
Βλαστικό στάδιο	Φυτικό υλικό	3	265,08	88,36	29,86*
Αρχή ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	3	293,56	97,86	6,08*
Τέλος ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	3	2078,81	692,93	135,63*
Στάδιο ωρίμανσης (μονοετούς)	Φυτικό υλικό	3	4203,87	1401,29	274,29*
Στάδιο ωρίμανσης (πολυετών)	Φυτικό υλικό	2	188,46	94,23	3,49 ^{M.Σ.}

B.E.: Βαθμοί ελευθερίας, A.T.: Άθροισμα τετραγώνων, M.T.: Μεσή τιμή τετραγώνων

Πίνακας 2. Σημαντικές διαφορές του σχετικού υδατικού περιεχόμενου μεταξύ των τεσσάρων αγρωστωδών (Μέθοδος LSD), * $p < 0.05$, Μ.Σ.:μη σημαντική διαφορά

Στάδια ανάπτυξης	1-2	2-3	3-4	1-3	1-4	4-2
Βλαστικό στάδιο	*	*	*	Μ.Σ.	*	*
Αρχή ανθοφορίας	*	Μ.Σ.	Μ.Σ.	*	*	Μ.Σ.
Τέλος ανθοφορίας	*	Μ.Σ.	*	*	*	*
Στάδιο ωρίμανσης (μονοετούς)	*	Μ.Σ.	Μ.Σ.	*	*	*
Στάδιο ωρίμανσης (πολυετών)		Μ.Σ.	Μ.Σ.			Μ.Σ.

1: *Hordeum murinum* 2: *Phalaris aquatica* 3: *Dactylis glomerata* 4: *Hordeum bulbosum*.

Πίνακας 3. Επίδραση του φυτικού υλικού στο σχετικό υδατικό περιεχόμενο των τεσσάρων ψυχανθών (* $p < 0.05$, Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά).

Στάδια ανάπτυξης	Πηγή παραλλακτικότητας	Β.Ε.	Α.Τ.	Μ.Τ.	Φ.
Βλαστικό στάδιο	Φυτικό υλικό	3	179,379	59,793	15,91*
Αρχή ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	3	8885,83	295,278	18,74*
Τέλος ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	3	1811,51	603,84	190,64*
Στάδιο ωρίμανσης	Φυτικό υλικό	1	57,87	57,87	1,55 ^{Μ.Σ}

Β.Ε : Βαθμοί ελευθερίας, Α.Τ.: Άθροισμα τετραγώνων, Μ.Τ.: Μεσή τιμή τετραγώνων

Πίνακας 4. Σημαντικές διαφορές του σχετικού υδατικού περιεχόμενου μεταξύ των τεσσάρων ψυχανθών (Μέθοδος LSD), * $p < 0.05$, Μ.Σ.:μη σημαντική διαφορά

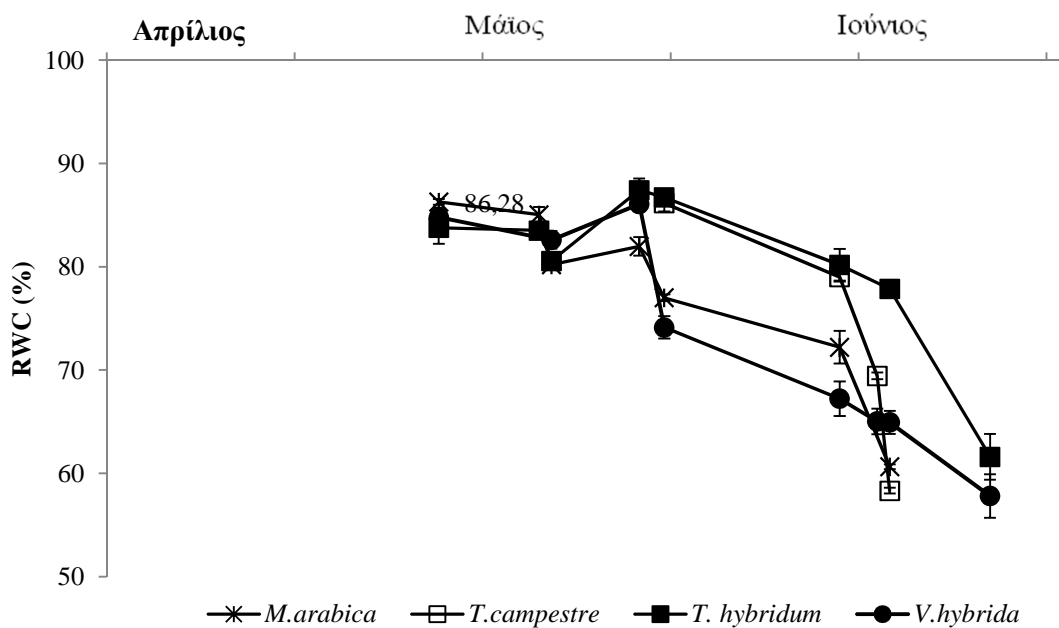
Στάδια βλαστικής περιόδου	1-2	2-3	3-4	1-3	1-4	4-2
Βλαστικό στάδιο	*	*	*	Μ.Σ.	*	*
Αρχή ανθοφορίας	*	Μ.Σ.	*	*	*	*
Τέλος ανθοφορίας	*	*	*	*	*	*
Στάδιο ωρίμανσης			Μ.Σ.			

1: *Medicago arabica*, 2: *Trifolium campestre*, 3: *Trifolium hybridum*, 4: *Vicia hybrida*

Όσον αφορά την οικογένεια των ψυχανθών, από το διάγραμμα της εποχιακής μεταβολής του σχετικού υδατικού περιεχομένου (Διάγραμμα 9), γίνεται εμφανές ότι όλα τα είδη παρουσίασαν μια γενική μείωση των τιμών του RWC με την πάροδο της βλαστικής περιόδου. Πιο συγκεκριμένα, στην αρχή της βλαστικής περιόδου, τα ψυχανθή εμφάνισαν στατιστικά σημαντικές διαφορές ($P \leq 0.05$) όσον αφορά το RWC (83,78 - 86,28%) (Πίνακας 3 και 4) (εκτός από τα *M. arabica* - *T. hybridum*). Παρόμοια εικόνα εμφανίστηκε και στο στάδιο της ωρίμανσης (RWC: 57,61% - 61,61%), η οποία υποδεικνύει ότι τα υπό εξέταση ψυχανθή, εμφάνισαν διαφορετική ικανότητα αποθήκευσης νερού στους φυτικούς ιστούς τόσο στο αρχικό όσο και στο τελικό στάδιο της βλαστικής περιόδου.

Αναλυτικότερα, σε όλα τα υπό εξέταση ψυχανθή παρατηρήθηκε αύξηση των τιμών του RWC στα τέλη Μαΐου. Το πολυετές *T. hybridum* εμφάνισε τη μεγαλύτερη μεταβολή των τιμών του RWC (80.57% έως 87.42%), ενώ τη χαμηλότερη το ετήσιο *M. arabica* (από 80.20% έως 81.97%). Από αυτό συμπεραίνεται ότι το ετήσιο ψυχανθές, δεν εκμεταλλεύτηκε αποτελεσματικά το εδαφικό νερό των κατώτερων στρωμάτων, γεγονός που ενδεχομένως οφείλεται στο ότι το ριζικό του σύστημα είναι συγκεντρωμένο στα ανώτερα στρώματα προς το τέλος της βλαστικής περιόδου (Καρατάσιου 1999). Επίσης, το ετήσιο ψυχανθές *M. arabica* διατήρησε υψηλότερο υδατικό έλλειμμα (χαμηλό RWC), αλλά σχετικά παρόμοιο Ψ (-2.84MPa) συγκριτικά

με το ετήσιο *V. hybrida*. Σχεδόν παρόμοια συμπεριφορά αναφέρεται και από τους Kostoroulou *et al.* (2010), οι οποίοι διαπίστωσαν ότι το ετήσιο ψυχανθές *Onobrychis caput-galli*, υπό συνθήκες υδατικής καταπόνησης, κατάφερε να διατηρήσει υψηλότερο RWC σε υψηλότερο Ψ συγκριτικά με τα πολυετή. Ωστόσο, ο μηχανισμός που αναπτύσσει το είδος αυτό (ισοδρική συμπεριφορά: κλείσιμο στομάτων από «χημικά σήματα»), δεν μπορεί να αποδοθεί με απόλυτη βεβαιότητα και στο υπό εξέταση είδος (*M. arabica*).



Διάγραμμα 9. Εποχιακή μεταβολή του σχετικού υδατικού περιεχομένου ($RWC \pm SE$) σε τέσσερα ψυχανθή (*M. arabica*, *T. campestre*, *T. hybridum*, *V. hybrida*)

Προς το τέλος της βλαστικής περιόδου, τα ετήσια ψυχανθή *M. arabica* και *T. campestre* έφτασαν στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης πιο σύντομα, κλείνοντας το βιολογικό τους κύκλο στα μέσα Ιουνίου, σε σχετικά παρόμοιες τιμές του RWC σε σχέση με το πολυετές ψυχανθές. Μεταξύ των ειδών που επιβίωσαν μέχρι τα τέλη Ιουνίου, το πολυετές είδος *T. hybridum* διατήρησε υψηλότερο RWC συγκριτικά με το ετήσιο είδος *V. hybrida*. Το αποτέλεσμα αυτό επιβεβαιώνεται από τις αντίστοιχες τιμές του Ψ που εμφανίζει το είδος αυτό για τη περίοδο αυτή (Διάγραμμα 6), υποδεικνύοντας ότι το συγκεκριμένο πολυετές ψυχανθές πρέπει να διαθέτει

οικοφυσιολογικούς μηχανισμούς, οι οποίοι του παρείχαν τη δυνατότητα να διατηρεί χαμηλό RWC (61.61%) όταν το Ψ (-2.92MPa) είναι χαμηλό. Επίσης, το ετήσιο *V. hybrida* οφείλει την αντοχή του στην ικανότητά του να διατηρεί χαμηλό RWC (57.81%), όταν το Ψ είναι χαμηλό (-3.36MPa), κλείνοντας αργότερα το βιολογικό του κύκλο συγκριτικά με τα άλλα ετήσια ψυχανθή.

Από τα διαγράμματα 7 και 9, προκύπτει ότι η εποχιακή μεταβολή του RWC των δύο οικογενειών (αγρωστώδη – ψυχανθή), παρουσίασε μείωση με μια μικρή αύξηση κατά τη περίοδο των καλοκαιρινών κατακρημνισμάτων (Διάγραμμα 1). Όσο τα φυτά προσέγγιζαν το στάδιο της ωρίμανσης, όπου η υδατική καταπόνηση γινόταν εντονότερη, η μείωση του RWC ήταν απότομη, κυρίως στα ετήσια είδη, ενώ παρατηρήθηκε ότι τα πολυετή λιβαδικά φυτά χρησιμοποίησαν αποτελεσματικότερα τις διαθέσιμες ποσότητες νερού.

Στα ψυχανθή αύξηση του RWC παρουσιάστηκε προς τα τέλη Μαΐου, σε αντίθεση με τα αγρωστώδη που το κάθε είδος ξεχωριστά παρουσίασε την εν λόγω αύξηση σε διαφορετικές χρονικές στιγμές κατά το μήνα Μάιο. Αυτό σημαίνει ότι ενδεχομένως τα ψυχανθή εκμεταλλεύτηκαν αποτελεσματικότερα τα καλοκαιρινά κατακρημνίσματα (κυρίως τα πολυετή), ενώ τα αγρωστώδη επηρεάστηκαν σε μεγαλύτερο βαθμό από τις αλλαγές στις συνθήκες του μικροπεριβάλλοντος (κυρίως τα ετήσια).

Συμπερασματικά, από τη σχέση μεταξύ των ετήσιων αγρωστωδών και ψυχανθών, προκύπτει ότι το *H. murinum* έκλεισε νωρίτερα το βιολογικό του κύκλο (τέλη Μαΐου) έχοντας μεγαλύτερες υδατικές απώλειες (RWC: 56.27%) σε σχέση με τα ετήσια ψυχανθή *M. arabica* (RWC: 60.64%) και *T. campestre* (RWC: 58.32%) που έφτασαν στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης κατά τα μέσα Ιουνίου. Επίσης, μεταξύ πολυετών αγρωστωδών και ψυχανθών, το αγρωστώδες *P. aquatica*, το πολυετές ψυχανθές *T. hybridum*, καθώς και το ετήσιο ψυχανθές *V. hybrida*, ολοκλήρωσαν το βιολογικό τους κύκλο προς τα τέλη Ιουνίου, σε αντίθεση με τα αγρωστώδη *D. glomerata* και *H. bulbosum* που ολοκλήρωσαν τον κύκλο τους την ίδια χρονική στιγμή με τα ετήσια ψυχανθή *M. arabica* και *T. campestre* (μέσα Ιουνίου). Η συμπεριφορά αρκετών ετήσιων ψυχανθών ως πολυετή σε κατάσταση υδατικής καταπόνησης δεν είναι επακριβώς γνωστή (Iannucci *et al.*, 2002), πιθανολογείται όμως ότι αυτό συμβαίνει εξαιτίας φυσιολογικών μηχανισμών που υιοθετούν, έτσι ώστε να ανταπεξέλθουν στο υδατικό έλλειμμα με σκοπό να αυξήσουν την παραγωγή τους (Hsiao 1973).

Σύμφωνα με όσα προαναφέρθηκαν προκύπτει ότι, το πολυετές αγρωστώδες *P. aquatica* και τα ψυχανθή *T. hybridum* και *V. hybrida* επικράτησαν μεταξύ των υπολοίπων ειδών, εμφανίζοντας μεγαλύτερη αντοχή στην έντονη υδατική καταπόνηση. Συγκριτικά, μεταξύ των τριών λιβαδικών φυτών, το πολυετές ψυχανθές *T. hybridum* παρουσίασε υψηλότερο RWC σε υψηλότερο Ψ, ενώ το ετήσιο ψυχανθές *V. hybrida* εμφάνισε χαμηλότερο RWC και χαμηλότερο Ψ. Συνεπώς, το πολυετές αγρωστώδες *P. aquatica* και το πολυετές ψυχανθές *T. hybridum*, εμφάνισαν μεγαλύτερη ανθεκτικότητα στην ξηρασία, διατηρώντας σε χαμηλό Ψ (-3.10MPa και -2.92MPa αντίστοιχα) χαμηλό σχετικό υδατικό περιεχόμενο (RWC: 59.67% και 61.61% αντίστοιχα), συνεπώς και υψηλότερο υδατικό έλλειμμα. Τα παραπάνω συμπεράσματα θα μπορούσαν να επιβεβαιωθούν και από την προσέγγιση των φυσιολογικών παραμέτρων.

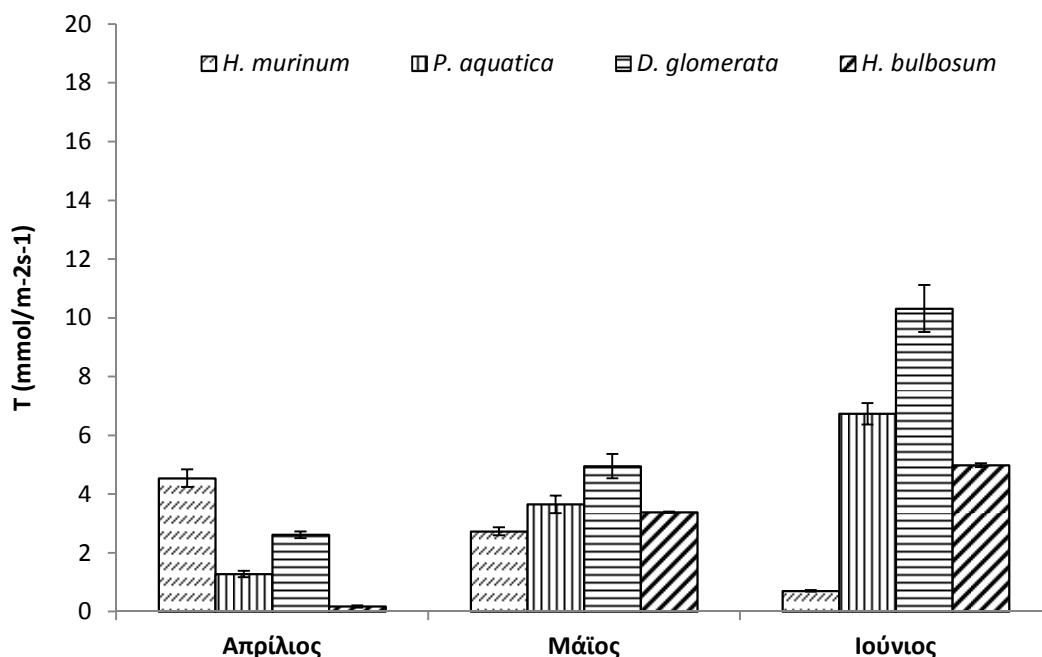
4.3 Φυσιολογικές παράμετροι. Διαπνοή – Αγωγιμότητα.

Η μεταβολή του ρυθμού διαπνοής (T) (Διάγραμμα 10) εμφάνισε μια έντονη διαφοροποίηση μεταξύ των αγρωστωδών. Σε όλα τα πολυετή είδη ο ρυθμός διαπνοής παρουσίασε αύξηση, εμφανίζοντας το μέγιστό του, στο τελευταίο στάδιο της ανάπτυξης των φυτών (Ιούνιος, στάδιο ωρίμανσης – καρποφορίας). Ο ρυθμός διαπνοής από το αρχικό στάδιο ανάπτυξης (βλαστικό) μέχρι το στάδιο ωρίμανσης, αυξήθηκε κατά 80%, 75% και 96%, στα είδη *P. aquatica*, *D. glomerata*, *H. bulbosum*, αντίστοιχα. Το γεγονός αυτό σημαίνει ότι πιθανόν τα πολυετή είδη δεν μπόρεσαν να ελέγξουν τη στοματική τους συσκευή ώστε να περιορίσουν τις διαπνευστικές τους απώλειες. Το αποτέλεσμα αυτό ενισχύεται και από το ότι χρονικά, οι μετρήσεις λάμβαναν χώρα το μεσημέρι (12:00), όπου παρατηρήθηκε και η μέγιστη τιμή της έντασης της ηλιακής ακτινοβολίας (Jones 1992).

Εξαιρέση αποτελεί το ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum*, το οποίο ολοκλήρωσε νωρίτερα το βιολογικό του κύκλο σε σχέση με τα πολυετή και μείωσε τις διαπνευστικές του απαιτήσεις, με την πάροδο της βλαστικής περιόδου, κατά 84% σε σχέση με τις αρχικές. Από αυτό συμπεραίνεται ότι προσπάθησε να περιορίσει το άνοιγμα της στοματικής του συσκευής, μειώνοντας έτσι τη φωτοσυνθετική του ικανότητα, προκειμένου να αποφύγει το υδατικό έλλειμμα. Μείωση της φωτοσύνθεσης συνεπάγεται μείωση του CO₂ και συνεπώς, μείωση της ενθάλπιας, γεγονός που ενισχύει την μικρή πτώση της E (Διάγραμμα 4), καθώς το ετήσιο

αγρωστώδες σταμάτησε τη βιολογική του δραστηριότητα κατά τα τέλη Μαΐου (Barbosa *et al.*, 2005).

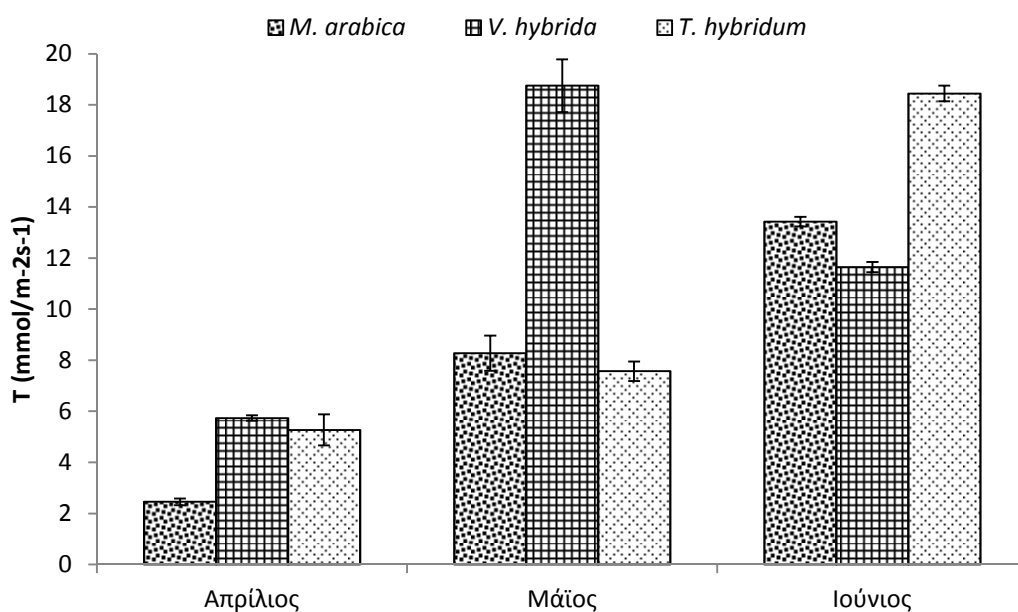
Πιο συγκεκριμένα στο αρχικό στάδιο ανάπτυξης, το ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum* και το πολυετές *D. glomerata*, εμφάνισαν τις πιο αυξημένες διαπνευστικές απαιτήσεις, ενώ κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου καθώς επίσης και στο στάδιο της ωρίμανσης τις πιο αυξημένες διαπνευστικές απαιτήσεις, εμφάνισαν τα πολυετή *P. aquatica* και *D. glomerata*. Πιο συγκεκριμένα, το είδος που εμφάνισε τις μεγαλύτερες διαπνευστικές απαιτήσεις μεταξύ των αγρωστωδών στην αρχή της βλαστικής περιόδου, είναι το ετήσιο *H. murinum*, ενώ σε όλα τα υπόλοιπα στάδια το πολυετές *D. glomerata* έχοντας τη μεγαλύτερη μεταβολή στο ρυθμό διαπνοής του. Τέλος, αξίζει να επισημανθεί, πως σε όλα τα στάδια της ανάπτυξης, οι ρυθμοί διαπνοής μεταξύ όλων αγρωστωδών διέφεραν στατιστικά σημαντικά (Πίνακας παραρτήματος 5 και 6), φανερώνοντας την ισχυρή επίδραση του φυτικού είδους στην διαπνευστική λειτουργία των εξεταζόμενων φυτικών ειδών.



Διάγραμμα 10. Ο ρυθμός διαπνοής ($T \pm SE$) των τεσσάρων αγρωστωδών (*H. murinum*, *P. aquatica*, *H. bulbosum*, *D. glomerata*) σε τρία διαφορετικά στάδια ανάπτυξης

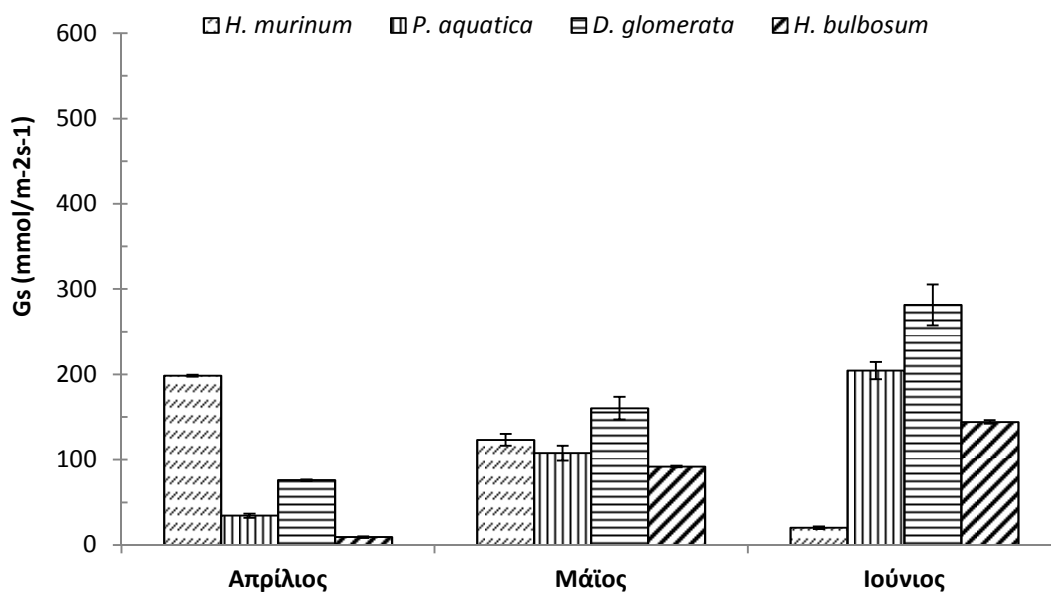
Η μεταβολή του ρυθμού διαπνοής στα ψυχανθή, παρουσίασε παρόμοια πορεία με εκείνη των αγρωστωδών, εμφανίζοντας τη μέγιστη τιμή στο τελευταίο στάδιο ανάπτυξης (Διάγραμμα 11). Πιο συγκεκριμένα, το είδος *M. arabica* διαφοροποιήθηκε στην πρώτη μέτρηση, σε σχέση με τα υπόλοιπα εξεταζόμενα είδη, διατηρώντας σχετικά χαμηλούς ρυθμούς διαπνοής. Τα υπόλοιπα δύο είδη, *V. hybrida* και *T. hybridum* εμφάνισαν τη μεγαλύτερη μεταβολή των τιμών, ενώ την στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση των επιπέδων του ρυθμού διαπνοής, σε όλα τα στάδια της ανάπτυξης εμφάνισε το ετήσιο είδος *V. hybrida* (Πίνακας παραρτήματος 7 και 8). Το είδος *T. hybridum* στο τέλος της βλαστικής περιόδου, παρουσίασε αύξηση στο ρυθμό διαπνοής.

Συγκρίνοντας τις δύο οικογένειες λιβαδικών φυτών (Διάγραμμα 10 και 11), προκύπτει ότι τα ψυχανθή εμφάνισαν μεγαλύτερες διαπνευστικές απαιτήσεις κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου, έχοντας περίπου τις διπλάσιες τιμές ρυθμού διαπνοής από τα αγρωστώδη, στο τέλος της βλαστικής περιόδου. Εξάιρεση αποτελεί το ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum*, κάτι το οποίο πιθανόν οφείλεται στο γεγονός ότι το είδος αυτό έκλεισε πολύ νωρίς το βιολογικό του κύκλο. Οι μεταβολές του ρυθμού διαπνοής στα διάφορα στάδια ανάπτυξης θα μπορούσαν να εξηγηθούν από τη μελέτη της στοματικής αγωγιμότητας κατά την ίδια χρονική περίοδο.



Διάγραμμα 11. Ο ρυθμός διαπνοής ($T \pm SE$) των τριών ψυχανθών (*M. arabica*, *T. hybridum*, *V. hybrida*) σε τρία στάδια ανάπτυξης

Από τη μεταβολή της στοματικής αγωγιμότητας (g_s) στα τρία διαφορετικά στάδια ανάπτυξης των αγρωστωδών (Διάγραμμα 12), γίνεται εμφανής η γενική τάση αύξησης αντίστοιχη με αυτή της διαπνοής (Διάγραμμα 10). Το είδος *D. glomerata* εμφάνισε τις υψηλότερες τιμές g_s ιδιαίτερα στο τελευταίο στάδιο ανάπτυξής του, ενώ το ετήσιο *H. murinum* εμφάνισε μείωση περίπου ίση με 90%. Αναλυτικότερα, στο αρχικό στάδιο της βλαστικής περιόδου, το ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum* και το πολυετές *D. glomerata*, εμφάνισαν τις πιο αυξημένες τιμές g_s , ενώ κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου καθώς επίσης και στο στάδιο της ωρίμανσης τις απαιτήσεις αυτές εμφάνισαν τα πολυετή *P. aquatica* και *D. glomerata*. Στο τελικό στάδιο της βλαστικής περιόδου, τα είδη που εμφάνισαν τις μεγαλύτερες τιμές g_s μεταξύ των υπολοίπων, ήταν το πολυετές αγρωστώδες *D. glomerata* και το πολυετές ψυχανθές *T. hybridum*.

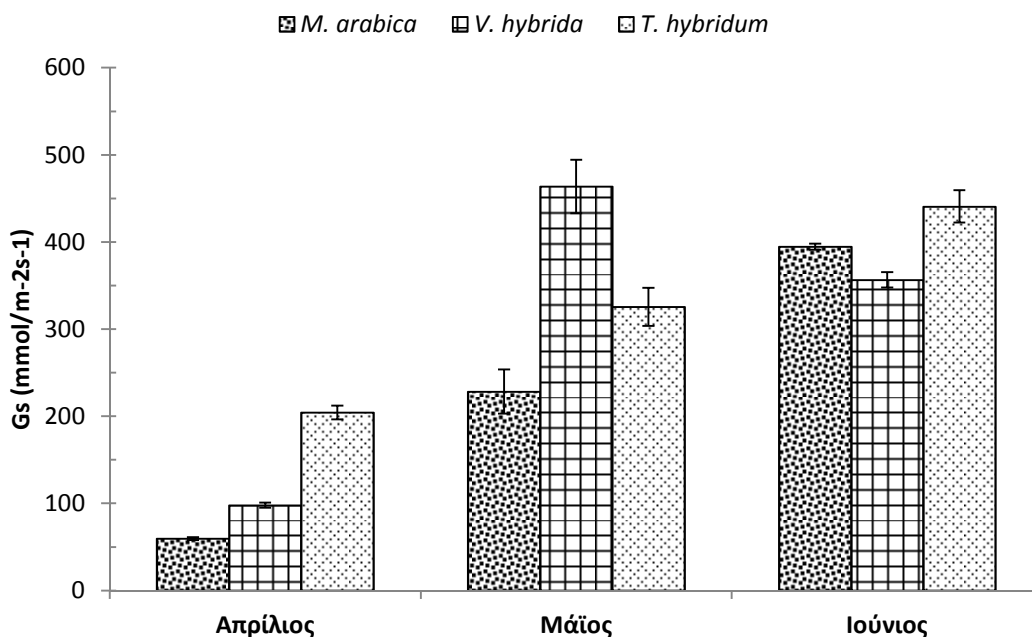


Διάγραμμα 12. Η στοματική αγωγιμότητα ($g_s \pm \text{SE}$) τεσσάρων αγρωστωδών (*H. murinum*, *P. aquatica*, *H. bulbosum*, *D. glomerata*) σε τρία στάδια ανάπτυξης

Μεταξύ των πολυετών ειδών, η *P. aquatica* εμφάνισε υψηλότερες τιμές g_s δικαιολογώντας σε μεγάλο ποσοστό τις υψηλές διαπνευστικές απώλειες. Συνεπώς,

μείωση του ρυθμού διαπνοής των ειδών πιθανόν οφείλεται σε μείωση της στοματικής τους αγωγιμότητας (Καρατάσιου 1999) και αντίστροφα.

Από τη μεταβολή της στοματικής αγωγιμότητας (g_s) τριών ψυχανθών (Διάγραμμα 13), γίνεται εμφανής η αύξηση που παρουσίασε η g_s σε όλα τα είδη. Στο αρχικό στάδιο ανάπτυξης τα τρία είδη εμφάνισαν διαφορές ως προς τα επίπεδα της στοματικής τους αγωγιμότητας.



Διάγραμμα 13. Η στοματική αγωγιμότητα ($g_s \pm SE$) τριών ψυχανθών (*M. arabica*, *T. hybridum*, *V. hybrida*) σε τρία στάδια ανάπτυξης

Εξετάζοντας την επίδραση του φυτικού είδους στην λειτουργία της στοματικής συσκευής ανά στάδιο ανάπτυξης, διαπιστώθηκε και στις δύο οικογένειες η ισχυρή επιρροή του σε όλα τα στάδια (Πίνακες Παραρτήματος 1, 2 και 3, 4 για τα αγρωστώδη και τα ψυχανθή αντίστοιχα). Δηλαδή, τόσο μεταξύ των πολυετών αγρωστωδών όσο και μεταξύ των πολυετών ψυχανθών παρουσιάστηκαν στατιστικά σημαντικές διαφοροποιήσεις της g_s . Παρόμοια εικόνα, καταγράφηκε και από τη συγκριτική αξιολόγηση της g_s μεταξύ του μονοετούς και των πολυετών ειδών, κάθε οικογένειας.

Συγκρίνοντας τις δύο οικογένειες, μεταξύ των ετήσιων λιβαδικών φυτών, το ψυχανθές *M. arabica* εμφάνισε μεγαλύτερες διαπνευστικές απαιτήσεις μέχρι το τέλος της βλαστικής περιόδου, ενώ το ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum* στα αρχικά στάδια

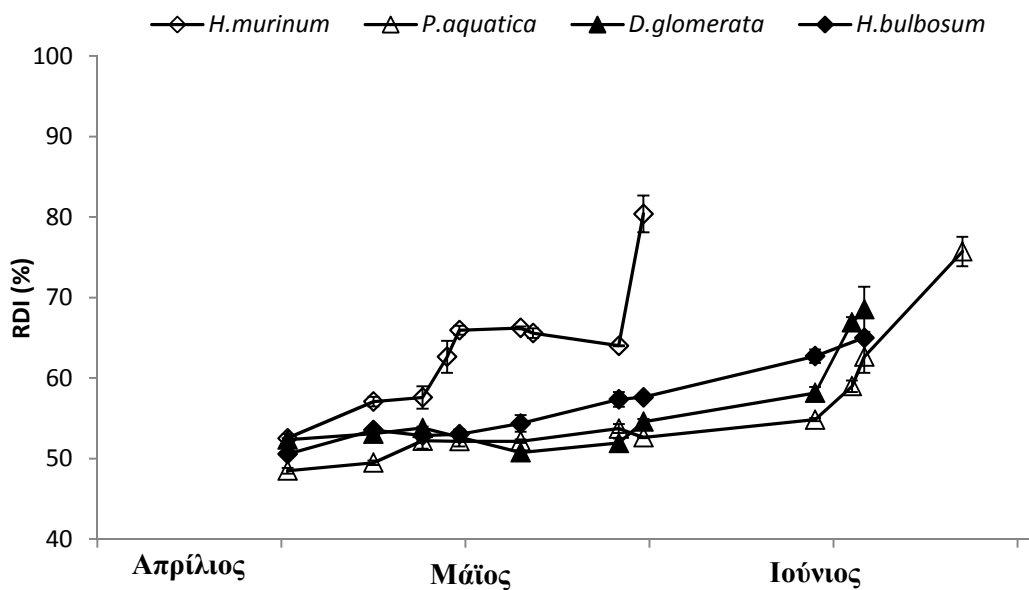
ανάπτυξης. Μεταξύ των πολυετών ειδών, τα ψυχανθή εμφάνισαν μεγαλύτερη διακύμανση στο ρυθμό διαπνοής από ότι τα αγρωστώδη, καθώς και υψηλότερες τιμές g_s . Ωστόσο, το ετήσιο είδος *V. hybrida* εμφάνισε τις υψηλότερες τιμές T και g_s κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου, ενώ το είδος *T. hybridum* στο στάδιο της ωρίμανσης.

Η στοματική αγωγιμότητα επηρεάζεται από μικροκλιματικούς παράγοντες όπως η σχετική υγρασία, το VPD και η θερμοκρασία (Massonnet *et al.*, 2007) Με την αύξηση του ελλείμματος υδρατμών στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος, η στοματική αγωγιμότητα συνήθως μειώνεται εξαιτίας της προσπάθειας των φυτών να κλείσουν τα στομάτιά τους προκειμένου να περιορίσουν τις απώλειες. Στην παρούσα έρευνα την εικόνα αυτή παρουσίασε μόνο το ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum*, το οποίο εμφάνισε απότομη μείωση της g_s , στο τελευταίο στάδιο του βιολογικού του κύκλου.

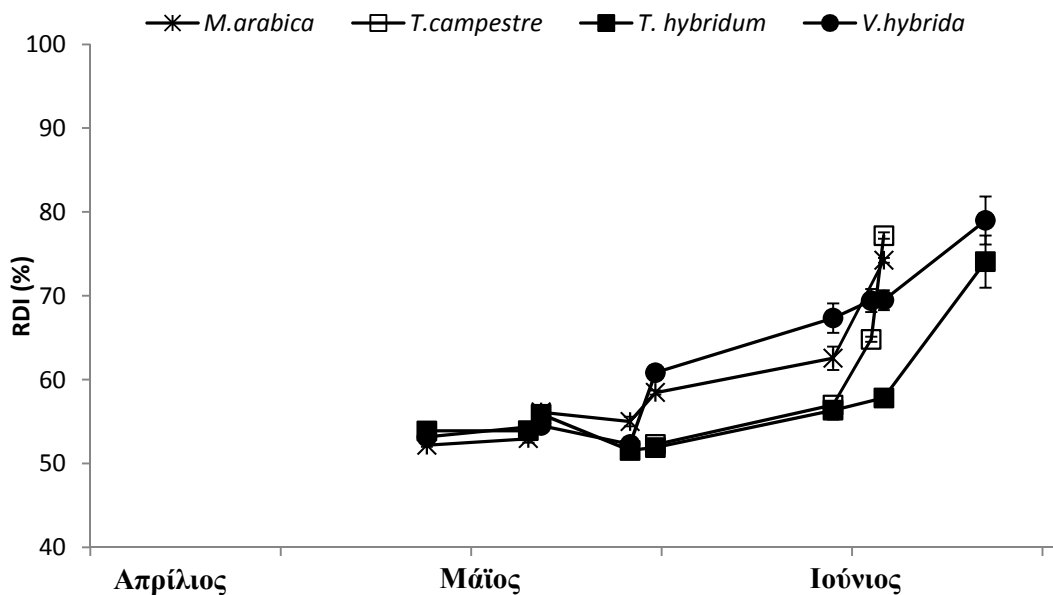
Σε κατάσταση υδατικής καταπόνησης τα φυτά που διαθέτουν μηχανισμούς αντοχής, ανταποκρίνονται άμεσα στη μεταβολή της σχετικής υγρασίας και στις υψηλές τιμές VPD, περιορίζοντας την κατανάλωση νερού (McDowell *et al.*, 2008). Η αντίδραση αυτή διαπιστώθηκε στο πολυετές αγρωστώδες *P. aquatica* και στο πολυετές ψυχανθές *T. hybridum* τα οποία διατήρησαν χαμηλό RWC σε χαμηλό Ψ, έχοντας το μικρότερο υδατικό έλλειμμα σε σύγκριση με τα υπόλοιπα λιβαδικά φυτά. Μεταξύ των δύο πολυετών, διαπιστώθηκε ότι το *P. aquatica* είχε τις λιγότερες διαπνευστικές απαιτήσεις, έχοντας σχεδόν υποδιπλάσιες τιμές T και g_s στο τέλος της βλαστικής περιόδου.

4.4 Κρίσιμο σημείο ξήρανσης - RDI

Η εποχιακή μεταβολή του δείκτη RDI, αποτελεί μέτρο έκφρασης του βαθμού ξήρανσης των φυτικών ιστών. Από την εποχιακή μεταβολή του RDI (Διάγραμμα 14 και 15), διαπιστώθηκε όπως ήταν αναμενόμενο μια αντίθετη τάση από την αντίστοιχη του RWC, σε όλα τα είδη. Οι τιμές του δείκτη αυξήθηκαν απότομα στο τελευταίο στάδιο ανάπτυξης, σε σχέση με το αρχικό. Η απότομη διακύμανση των τιμών με το χρόνο, ουσιαστικά υποδεικνύει ότι η ξήρανση των φυτικών ιστών πραγματοποιείται την περίοδο με τις δυσμενέστερες συνθήκες, δηλαδή αρχές καλοκαιριού.



Διάγραμμα 14. Εποχιακή μεταβολή του δείκτη ξήρανσης ($RDI \pm SE$) σε τέσσερα αγρωστώδη (*H. murinum*, *P. aquatica*, *H. bulbosum*, *D. glomerata*)



Διάγραμμα 15: Εποχιακή μεταβολή του δείκτη ξήρανσης ($RDI \pm SE$) σε τέσσερα ψυχανθή (*M. arabica*, *T. campestre*, *T. hybridum*, *V. hybrida*)

Σε αντίθεση, με τα ψυχανθή, τα αγρωστώδη, εμφάνισαν υψηλότερες τιμές σχεδόν κατά 15-20%. Το αποτέλεσμα αυτό παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον, εάν οι τιμές του RDI συνδυαστούν με τις αντίστοιχες του Ψ. Από το συσχετισμό αυτό προκύπτει ότι οι δύο οικογένειες, εμφάνισαν σε σχεδόν παρόμοιο Ψ διαφορετικό βαθμό ξήρανσης εκτός από το είδος *H. murinum*. Ως εκ τούτου, τα υψηλότερα ποσοστά του RDI, στα ψυχανθή, πιθανόν να υποδεικνύουν ότι τα είδη αυτά υπό συνθήκες υδατικής καταπόνησης, δεν μπόρεσαν να αναπτύξουν μηχανισμούς, που θα τους προσφέρουν μεγαλύτερη ανθεκτικότητα σε ξηροθερμικό περιβάλλον. Αντίθετα, το ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum*, μη έχοντας κάποιο μηχανισμό προσαρμογής στην ξηρασία, ολοκλήρωσε σύντομα το βιολογικό του κύκλο. Το αποτέλεσμα αυτό σε συνδυασμό με το γεγονός ότι η πλειοψηφία των ειδών είναι πολυετή, φανερώνει επιπρόσθετα, ότι οι ανωτέρω διαφοροποιήσεις μπορεί να οφείλονται και σε διαφορετική λειτουργία του ριζικού συστήματος.

Όσον αφορά την επίδραση του φυτικού υλικού στην εποχιακή μεταβολή των τιμών του RDI, παρατηρήθηκε παρόμοια εικόνα αντίστοιχη με αυτή του RWC. Δηλαδή σε κάθε στάδιο ανάπτυξης, οι σημαντικές διαφορές του δείκτη ξήρανσης παρουσιάστηκαν κυρίως μεταξύ του μονοετούς και των πολυετών αγρωστωδών (Πίνακας 5 και 6).

Πίνακας 5: Επίδραση του φυτικού υλικού στο RDI περιεχόμενο των αγρωστωδών (* $p < 0.05$, Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά).

Στάδια ανάπτυξης	Πηγή παραλλακτικότητας	B.E.	A.T.	M.T.	F.
Βλαστικό στάδιο	Φυτικό υλικό	3	84,92	28,30	27,72*
Αρχή ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	3	138,97	46,32	6,83*
Τέλος ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	3	1195,48	398,49	172,43*
Στάδιο ωρίμανσης (μονοετούς)	Φυτικό υλικό	3	3987,53	1329,18	121,57*
Στάδιο ωρίμανσης (πολυετών)	Φυτικό υλικό	2	188,43	94,21	3,19 ^{Μ.Σ.}

B.E. : Βαθμοί ελευθερίας, A.T.: Άθροισμα τετραγώνων, M.T.: Μεσή τιμή τετραγώνων

Πίνακας 6: Σημαντικές διαφορές του RDI μεταξύ των τεσσάρων αγρωστωδών (Μέθοδος LSD), * $p < 0.05$, Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά

Στάδια ανάπτυξης	1-2	2-3	3-4	1-3	1-4	4-2
Βλαστικό στάδιο	*	*	*	Μ.Σ.	*	*
Αρχή ανθοφορίας	*	Μ.Σ.	Μ.Σ.	*	*	Μ.Σ.
Τέλος ανθοφορίας	*	Μ.Σ.	*	*	*	*
Στάδιο ωρίμανσης (μονοετούς)	*	Μ.Σ	Μ.Σ	*	*	*
Στάδιο ωρίμανσης (πολυετών)		Μ.Σ	Μ.Σ			Μ.Σ.

1: *Hordeum murinum* 2: *Phalaris aquatica* 3: *Dactylis glomerata* 4: *Hordeum bulbosum*.

Αντίθετως, στα ψυχανθή παρουσιάστηκε σχεδόν σε όλα τα στάδια της ανάπτυξης, στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση των επιπέδων του RDI, τόσο μεταξύ των μονοετών όσο και μεταξύ των πολυετών (Πίνακας 7 και 8).

Πίνακας 7: Επίδραση του φυτικού υλικού στο RDI περιεχόμενο των ψυχανθών (* $p < 0.05$, Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά).

Στάδια ανάπτυξης	Πηγή παραλλακτικότητας	B.E.	A.T.	M.T.	F.
Βλαστικό στάδιο	Φυτικό υλικό	3	75,08	25,028	16*
Αρχή ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	3	638,045	212,68	16,66*
Τέλος ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	3	1730,95	576,98	168,92*
Στάδιο ωρίμανσης	Φυτικό υλικό	1	90,012	90,012	1,25 ^{Μ.Σ.}

B.E.: Βαθμοί ελευθερίας, A.T.: Άθροισμα τετραγώνων, M.T.: Μέση τιμή τετραγώνων

Πίνακας 8: Σημαντικές διαφορές του RDI μεταξύ των τεσσάρων ψυχανθών (Μέθοδος LSD), * $p < 0.05$, Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά

Στάδια ανάπτυξης	1-2	2-3	3-4	1-3	1-4	4-2
Βλαστικό στάδιο	*	*	*	Μ.Σ	*	*
Αρχή ανθοφορίας	*	Μ.Σ	*	*	*	*
Τέλος ανθοφορίας	*	*	*	*	*	*
Στάδιο ωρίμανσης			Μ.Σ.			

1: *Medicago arabica*, 2: *Trifolium campestre*, 3: *Trifolium hybridum*, 4: *Vicia hybrida*

Το κρίσιμο σημείο ξήρανσης υπολογίστηκε στο στάδιο της ωρίμανσης και υποδηλώνει το σημείο εκείνο στο οποίο τα λιβαδικά φυτά επήλθαν σε μόνιμο μαρασμό. Στο στάδιο αυτό παρατηρήθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές ($P \leq 0.05$) μεταξύ των τιμών του RDI, μεταξύ των λιβαδικών ειδών (αγρωστώδη – ψυχανθή) (Πίνακες 10-13), ενώ σε κάθε κατηγορία σημαντικές διαφοροποιήσεις του RDI παρουσιάστηκαν μόνο στα αγρωστώδη (Πίνακας 10 και 12). Πιο συγκεκριμένα, στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης οι τιμές του RDI κυμάνθηκαν από 65.02 έως 80.39% στα αγρωστώδη, ενώ από 74.08 έως 79% στα ψυχανθή (Πίνακας 9).

Αναλυτικότερα, το ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum* παρουσίασε την υψηλότερη τιμή του RDI στο τέλος της βλαστικής του περιόδου (τέλη Μαΐου), ενώ μετά ακολούθησε το ετήσιο ψυχανθές *V. hybrida* το οποίο ολοκλήρωσε τον βιολογικό του κύκλο πολύ αργότερα (τέλη Ιουνίου). Επίσης, το πολυετές αγρωστώδες *P. aquatica* εμφάνισε παρόμοια τιμή RDI με το ετήσιο ψυχανθές *M. arabica* και το πολυετές ψυχανθές *T. hybridum*. Αξιοσημείωτο είναι ότι το ετήσιο ψυχανθές *M. arabica* έκλεισε νωρίτερα το βιολογικό του κύκλο με τις ίδιες απώλειες νερού σε σύγκριση με το πολυετές. Την χαμηλότερη τιμή RDI παρουσίασε το πολυετές αγρωστώδες *H. bulbosum* το οποίο διατήρησε σε χαμηλά επίπεδα το υδατικό του έλλειμμα.

Πίνακας 9. Το κρίσιμο σημείο ξήρανσης των λιβαδικών φυτών της χαμηλής μεσογειακής ζώνης, σε σύγκριση με το αντίστοιχο σχετικό υδατικό περιεχόμενό τους.

Λιβαδικά φυτά της χαμηλής μεσογειακής ζώνης	Κρίσιμο σημείο ξήρανσης (<i>critical threshold</i>) RDI (%)	Σχετικό υδατικό περιεχόμενο στο τέλος της βλαστικής περιόδου RWC (%)
<i>H. murinum</i>	80.39a	56.27
<i>P. aquatica</i>	75.73b	59.64
<i>D. glomerata</i>	68.54ce	66.35
<i>H. bulbosum</i>	65.02de	69.21
<i>M. arabica</i>	74.23	60.64
<i>T. campestre</i>	77.19	58.32
<i>T. hybridum</i>	74.08	61.61
<i>V. hybrida</i>	79.00	57.81

a, b, c, d, e : δείχνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των αγρωστωδών

Πίνακας 10: Επίδραση της φυτικού υλικού στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης των τεσσάρων αγρωστωδών.

Πηγή παραλλακτικότητας	B.E.	A.T.	M.T.	F.
Φυτικό υλικό	3	1485,64	495,214	15,07*

Πίνακας 11. Σημαντικές διαφορές του RDI μεταξύ των τεσσάρων αγρωστωδών

(Μέθοδος LSD), * $p < 0.05$, Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά

	1-2	2-3	3-4	1-3	1-4	4-2
Φυτικό Υλικό	*	*	Μ.Σ.	*	*	Μ.Σ.

1: *Hordeum murinum* 2: *Phalaris aquatica* 3: *Dactylis glomerata* 4: *Hordeum bulbosum*.

Πίνακας 12. Επίδραση της φυτικού υλικού στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης των

φυτικών ειδών (Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά)

Πηγή παραλλακτικότητας	B.E.	A.T.	M.T.	F.
Φυτικό υλικό	3	126,91	42,30	1,16 ^{Μ.Σ}

Πίνακας 13. Επίδραση της οικογένειας στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης των φυτικών

ειδών.

Πηγή παραλλακτικότητας	B.E.	A.T.	M.T.	F.
Οικογένεια	1	524,771	524,771	12,61*

Συγκριτικά, μεταξύ των ετήσιων λιβαδικών φυτών, το είδος *M. arabica* διατήρησε σε χαμηλότερα επίπεδα το ποσοστό ξήρανσής του, ενώ ακολούθησε το ψυχανθές *T. campestre* και το αγρωστώδες *H. murinum*. Αυτό υποδηλώνει ότι στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης, το είδος *M. arabica* εμφάνισε καλύτερη υδατική κατάσταση σε σχέση με τα άλλα δύο ετήσια είδη. Παρόμοιες τιμές παρουσίασε το αγρωστώδες *P. aquatica* και το ψυχανθές *T. hybridum*, ενώ μεγαλύτερο βαθμό

ξήρανσης εμφάνισαν τα αγρωστώδη *D. glomerata* και *H. bulbosum*. Από τη συγκριτική αξιολόγηση του δεικτή RDI, στο τελευταίο στάδιο της βλαστικής περιόδου, συνάγεται ότι τα ψυχανθή παρουσίασαν υψηλότερο κρίσιμο σημείο μαρασμού (~75%), σχεδόν 15% μικρότερο από το αντίστοιχο των αγρωστωδών. Το αποτέλεσμα αυτό υποδεικνύει τη μεγαλύτερη ευαισθησία των ψυχανθών σε περιοχές της χαμηλής μεσογειακής ζώνης.

4.5 Συγκριτική αξιολόγηση της συμπεριφοράς των αγρωστωδών και ψυχανθών φυτών στην υδατική καταπόνηση

Η υδατική κατάσταση του φυτού έχει βρεθεί ότι επηρεάζεται από το υδατικό δυναμικό, τις μεταβολές της στοματικής αγωγιμότητας και της φυλλικής επιφάνειας (Wilson 2000). Τα διάφορα είδη φυτών διαφέρουν στο ρόλο που έχει η στοματική λειτουργία στην εξασφάλιση εξέλιξής τους υπό συνθήκες υδατικού ελλείμματος. Ορισμένα γνωρίσματα (Bray 1997, Jain *et al.* 2001), κάνουν ορισμένα είδη να αντιλαμβάνονται γρήγορα τις πρώτες ενδείξεις ξηρασίας στην ατμόσφαιρα ή στο έδαφος. Η ικανότητα αυτή των φυτών να ελέγχουν τις διαπνευστικές τους απώλειες και να διατηρούν ένα θετικό ισοζύγιο, μπορεί να μελετηθεί με σχετικά μεγάλη ακρίβεια από τη μεταβολή της στοματικής αγωγιμότητας σε συνάρτηση με το υδατικό δυναμικό.

Αναλυτικότερα, τα προηγούμενα δεδομένα της εποχιακής μεταβολής της διαπνοής (Διάγραμμα 10) εάν συνδυαστούν με τα αντίστοιχα του Ψ (Διάγραμμα 5), δείχνουν ότι στα πολυετή αγρωστώδη, ο ρυθμός διαπνοής παρουσίασε αύξηση ανεξάρτητα από τη μεταβολή του Ψ. Παράλληλα, αύξηση εμφάνισε και η στοματική αγωγιμότητα (Διάγραμμα 12). Το γεγονός αυτό πιθανόν υποδεικνύει ότι υπό συνθηκές υψηλής έντασης ηλιακής ακτινοβολίας, τα φυτά δεν διαθέτουν μηχανισμούς ελέγχου της στοματικής τους συσκευής. Ως εκ τούτου συνεχίστηκαν οι απωλείες του νερού από τους φυτικούς ιστούς μέσω της διαπνοής με την επικράτηση δυσμενών κλιματικών συνθηκών. Όσον αφορά την οικογένεια των ψυχανθών, εάν συνδυαστούν τα δεδομένα της εποχιακής μεταβολής της διαπνοής (Διάγραμμα 11) με τα αντίστοιχα του Ψ (Διάγραμμα 6), δείχνουν ότι σε όλα τα είδη των ψυχανθών ο ρυθμός διαπνοής παρουσίασε αύξηση ανεξάρτητα από τη μεταβολή του Ψ. Παράλληλα, αύξηση εμφάνισε και η στοματική αγωγιμότητα (Διάγραμμα 13).

Συνεπώς μεταξύ των δύο οικογενειών, τα ψυχανθή εμφάνισαν σχετικά μεγάλες διαπνευστικές απαιτήσεις σε σχέση με τα αγρωστώδη σε συνδυασμό με το υδατικό του δυναμικό (Διάγραμμα 5 και 6). Πιο συγκεκριμένα, μεταξύ των ετήσιων λιβαδικών φυτών, το αγρωστώδες *H. murinum* εμφάνισε μεγαλύτερες τιμές T και g_s στην αρχή της βλαστικής περιόδου, ενώ το ψυχανθές *M. arabica* προς το τέλος αυτής, έχοντας χαμηλότερες τιμές Ψ σε σχέση με το αγρωστώδες. Αντίθετα, το πολυετές αγρωστώδες *D. glomerata* έκλεισε νωρίτερα το βιολογικό του κύκλο από το ετήσιο ψυχανθές *V. hybrida*, εμφάνισε παρόμοιες τιμές T, g_s και Ψ, ενώ το αγρωστώδες *H. bulbosum* παρουσίασε τις χαμηλότερες διαπνευστικές απαιτήσεις σε χαμηλότερο Ψ. Επίσης, το ψυχανθές *T. hybridum* εμφάνισε το υψηλότερο Ψ σε σύγκριση με τα υπόλοιπα πολυετή παρουσιάζοντας τις μεγαλύτερες τιμές σε T και g_s .

Η αρνητική σχέση μεταξύ των παραμέτρων αυτών αντιτίθεται με τα αποτελέσματα της πλειοψηφίας των ερευνητικών μελετών όπου υποστηρίζεται μείωση του ρυθμού διαπνοής και της στοματικής συσκευής με την ελάττωση του Ψ (Larcher 2003, Adejare and Umebese, 2007). Εντούτοις, παρόμοια συμπεριφορά με αυτή των ανωτέρω λιβαδικών φυτών, κάτω από συνθήκες υδατικού έλλειμματος, αναφέρεται από τους Lawror and Urtety (1993). Η αρνητική συμμεταβολή μεταξύ των παραμέτρων αυτών ενισχύεται και από τα ερευνητικά αποτελέσματα των Καρατάσιου (1999) και Kostopoulou *et al.* (2010), οι οποίοι μελέτησαν τους οικοφυσιολογικούς μηχανισμούς αντόχης στην ξηρασία, σε ετήσια αγρωστώδη και ετήσια ψυχανθή, αντίστοιχα.

Συνεπώς, το ετήσιο αγρωστώδες έφτασε στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης προς τα τέλη Μαΐου έχοντας το μεγαλύτερο υδατικό έλλειμμα. Στα μέσα Ιουνίου, έφτασαν στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης τα ετήσια ψυχανθή *M. arabica* και *T. campestre* και τα πολυετή αγρωστώδη *D. glomerata*, *H. bulbosum*. Αξίζει να σημειωθεί, ότι τα ετήσια ψυχανθή εμφάνισαν υψηλότερο υδατικό έλλειμμα, σε σχέση με τα πολυετή αγρωστώδη. Αυτό υποδηλώνει ότι τα πολυετή αγρωστώδη χρησιμοποίησαν αποτελεσματικότερα τις διαθέσιμες ποσότητες νερού, ενώ σε υψηλό έλλειμμα υδρατμών είχαν λιγότερες διαπνευστικές απαιτήσεις. Προς τα τέλη Ιουνίου, έφτασαν στο κρίσιμο σημείο ξήρανσης τα ψυχανθή *V. hybrida*, *T. hybridum* και το πολυετές αγρωστώδες *P. aquatica* με παρόμοιο υδατικό έλλειμμα. Μεταξύ των τριών, το υψηλότερο έλλειμμα εμφάνισε το ετήσιο ψυχανθές *V. hybrida*, ενώ το χαμηλότερο το πολυετές ψυχανθές *T. hybridum*. Παρ'όλα ταύτα, το πολυετές αγρωστώδες *P. aquatica* παρουσίασε τις λιγότερες διαπνευστικές απαιτήσεις σε χαμηλό υδατικό

έλλειμμα και χαμηλό Ψ, συγκριτικά με τα άλλα δύο είδη, ενώ το έλλειμμα υδρατμών την περίοδο εκείνη ήταν υψηλό.

Ειδικότερα, μεταξύ των τεσσάρων αγρωστωδών, το μεσογειακό είδος που φαίνεται να είναι ανθεκτικότερο στην υδατική καταπόνηση είναι το πολυετές *P. aquatica*. Το είδος αυτό πιθανόν διαθέτει βαθύ ριζικό σύστημα, γεγονός που του δίνει τη δυνατότητα να εκμεταλλεύεται τα βαθύτερα στρώματα του εδάφους, όπου η διαθεσιμότητα του νερού είναι αυξημένη, διατηρώντας έτσι ευνοϊκότερο υδατικό ισοζύγιο μέσα στο φυτικό ιστό του. Ωστόσο, είναι πιθανόν η καλύτερη προσαρμογή της *P. aquatica* στην ξηρασία, να στηρίζεται και σε φυσιολογικές προσαρμογές, όπως είναι η οσμωρύθμιση (Subbarao *et al.*, 2000α,β) και η μεταβολή της ελαστικότητας των κυτταρικών τοιχωμάτων (Da Matta *et al.* 2003, Martínez *et al.* 2004). Το αποτέλεσμα αυτό συγκλίνει με το αντίστοιχο των Bolger *et al.* (2007), οι οποίοι υποστηρίζουν ότι είδος αυτό εντάσσεται στην κατηγορία των ειδών με υψηλή αντοχή στην υδατική καταπόνηση.

5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Τα κυριότερα συμπεράσματα, που προκύπτουν από την έρευνα αυτή σχετικά με το κρίσιμο σημείο ξήρανσης των λιβαδικών φυτών στη χαμηλή μεσογειακή ζώνη, μπορούν να συνοψιστούν παρακάτω:

1. Από τη μελέτη της υδατικής κατάστασης των φυτών σε σχέση με το μικροπεριβάλλον τους συνάγεται ότι η αύξηση του ελλείμματος υδρατμών του μικροκλίματος και της ατμόσφαιρας, κατά τη βλαστική περίοδο αύξησε σταδιακά την αφυδάτωσή τους. Η μεγαλύτερη επίδραση του μικροκλίματος στην υδατική κατάσταση των φυτών, εμφανίστηκε στο ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum*, ενώ η μικρότερη στα πολυετή αγρωστώδη, τα οποία χαρακτηρίζονται από το μικρότερο υδατικό έλλειμμα.

2. Το ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum*, υιοθετεί μηχανισμό διαφυγής στην ξηρασία, κλείνοντας σύντομα το βιολογικό του κύκλο, ενώ τα ετήσια ψυχανθή έκλεισαν τον βιολογικό τους κύκλο αργότερα.

3. Το πολυετές αγρωστώδες *P. aquatica* φαίνεται πως προσαρμόστηκε καλύτερα στις συνθήκες της χαμηλής μεσογειακής ζώνης. Διαθέτει μηχανισμούς που του δίνουν τη δυνατότητα να αυξάνεται σε χαμηλό RWC (59.67%) και χαμηλό Ψ (-3.10MPa). Επίσης, το πολυετές ψυχανθές *T. hybridum* θα μπορούσε να θεωρηθεί ότι διαθέτει μηχανισμό αντοχής στην ξηρασία γιατί εμφάνισε χαμηλό Ψ (-2.92MPa) σε χαμηλό RWC (61.61%) γεγονός που του δίνει τη δυνατότητα να αυξάνεται σε χαμηλό υδατικό δυναμικό και χαμηλό σχετικό υδατικό περιεχόμενο (υψηλό υδατικό έλλειμμα).

4. Το κρίσιμο σημείο ξήρανσης εμφάνισε τη μεγαλύτερη διακύμανση στα αγρωστώδη, από 65.02 έως 80.39%, ενώ στα ψυχανθή κυμάνθηκε από 74.08 έως 79%. Το κρίσιμο σημείο ξήρανσης ήταν 80% για ετήσιο αγρωστώδες, 74-79% για ετήσια ψυχανθή, 65-75% για πολυετή αγρωστώδη, ενώ 74% για πολυετή ψυχανθή.

5. Σε λιβαδικά οικοσυστήματα της χαμηλής μεσογειακής ζώνης που βιώνουν συνθήκες έντονης υδατικής καταπόνησης, ιδιαίτερα κατά τη θερινή περίοδο, προτείνεται η ορθολογική διαχείρισή τους με τη χρήση σποράς με πολυετή είδη (*P. aquatica* και *T. hybridum*).

6. ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Στο μεσογειακό περιβάλλον, η επικράτηση ξηροθερμικών συνθηκών επιδρά ισχυρά στη χλωρίδα και στην χλωριδική ποικιλότητα, επηρεάζοντας έτσι σε μεγάλο βαθμό την παραγωγικότητα των μεσογειακών λιβαδικών οικοσυστημάτων. Ως εκ τούτου, κρίνεται σκόπιμη η εύρεση των ανθεκτικότερων λιβαδικών ειδών σε λιβάδια της χαμηλής ζώνης, με σκοπό την ορθολογική διαχείριση των σύγχρονων λιβαδικών οικοσυστημάτων που βιώνουν συνθήκες υδατικής καταπόνησης στις περιοχές της μεσογειακής ζώνης, ιδιαίτερα κατά τη θερινή περίοδο. Σκοπός της παρούσας έρευνας είναι: α) η επίδραση του μικροκλίματος στην υδατική κατάσταση των ετήσιων και πολυετών λιβαδικών φυτών, β) η μεταβολή του Ψ και του RWC κατά τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου, σε ετήσια και πολυετή λιβαδικά φυτά, γ) το κρίσιμο σημείο ξηράνσεως μεταξύ των δύο κύριων οικογενειών των λιβαδικών φυτών (αγρωστώδη – ψυχανθή) και δ) η αντοχή των λιβαδικών φυτών στην ξηρασία. Τα είδη που μελετήθηκαν ήταν τα αγρωστώδη: *Hordeum murinum*, *Phalaris aquatica*, *Dactylis glomerata*, *Hordeum bulbosum* και τα ψυχανθή: *Medicago arabica*, *Trifolium campestre*, *Trifolium hybridum*, *Vicia hybrida*. Μετρήθηκε το υδατικό δυναμικό, ο ρυθμός διαπνοής και η στοματική αγωγιμότητα ενώ υπολογίστηκαν, το σχετικό υδατικό περιεχόμενο [RWC], ο σχετικός δείκτης ξήρανσης [RDI] και το κρίσιμο σημείο ξήρανσης. Από τα αποτελέσματα προκύπτει ότι η αύξηση του ελλείμματος υδρατμών του μικροκλίματος και της ατμόσφαιρας, κατά τη βλαστική περίοδο αυξάνει σταδιακά την αφυδάτωση των φυτών. Η μεγαλύτερη επίδραση του μικροκλίματος στην υδατική κατάσταση των φυτών, εμφανίζεται στο ετήσιο αγρωστώδες *H. murinum*, το οποίο αποφεύγει την ξηρασία κλείνοντας σύντομα το βιολογικό του κύκλο. Το είδος που εμφάνισε τη μεγαλύτερη ανθεκτικότητα είναι το πολυετές αγρωστώδες *P. aquatica* το οποίο προσαρμόζεται καλύτερα στις συνθήκες της χαμηλής μεσογειακής ζώνης. Διαθέτει μηχανισμούς που του δίνουν τη δυνατότητα να διατηρεί χαμηλό RWC σε χαμηλό Ψ. Επίσης, το πολυετές ψυχανθές *T. hybridum* ίσως διαθέτει μηχανισμό αντοχής στην ξηρασία γιατί εμφάνισε χαμηλό Ψ σε χαμηλό RWC. Έτσι, σε λιβαδικά οικοσυστήματα της χαμηλής μεσογειακής ζώνης που βιώνουν συνθήκες έντονης υδατικής καταπόνησης, ιδιαίτερα κατά τη θερινή περίοδο, προτείνεται η ορθολογική διαχείρισή τους με τη χρήση σποράς με πολυετή είδη, με σκοπό την αύξηση και διατήρηση της παραγωγής.

7. SUMMARY

Especially in the Mediterranean environment, the prevalence of xeric conditions strongly affects the conformation of the native flora and floristic diversity, thus affecting greatly the productivity of Mediterranean rangeland ecosystems. Therefore, it is appropriate to find the most resistant species in rangeland pastures of low zone for the rational management of current rangeland ecosystems that experience water stress conditions in the regions of the Mediterranean area, especially during the summer season. This study examines: a) the effect of the microclimate in the water state of annual and perennial rangeland plants, b) the change in Ψ and RWC during the growing season, annual and perennial forages c) the critical threshold point of desiccation tolerance between the two main families of rangeland plants (grass - legume) and d) tolerance of rangeland plants to drought. The species studied were the grasses: *Hordeum murinum*, *Phalaris aquatica*, *Dactylis glomerata*, *Hordeum bulbosum* and legumes: *Medicago arabica*, *Trifolium campestre*, *Trifolium hybridum*, *Vicia hybrida*. During the growth period, the water potential, transpiration rate and stomatal conductance were measured, while the relative water content [RWC], the indicator drying [RDI] and the critical point of drying were calculated. The results show that the increase in water vapor deficit of the microclimate and air during the growing period gradually increases the dehydration plant. The greatest effect of the microclimate in the water status of plants, appear in the annual grass *H. murinum*, which adopts a mechanism to avoid drought, closing soon its biological cycle. As reference, the resilience of rangeland plants in water stress condition, that the species showed the greatest resistance is the perennial grasses *P. aquatica* which seems best adapted to the conditions of low-Mediterranean zone. Incorporates mechanisms that enable him to maintain low RWC at low Ψ . Also, the perennial legume *T. hybridum* could be considered that exhibit a mechanism of resistance to drought, because it shows a low Ψ at low RWC. For this reason, in rangeland ecosystems of low Mediterranean area, where plants experience severe water stress conditions, especially during the summer season, it is proposed to rationalize their use of mixed perennial seeding species, in order to increase and obtain the rangeland production.

8. ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ

Πίνακας 1. Επίδραση του φυτικού υλικού στη στοματική αγωγιμότητα των αγρωστωδών (* $p < 0.05$).

Στάδια ανάπτυξης	Πηγή παραλλακτικότητας	B.E.	A.T.	M.T.	F.
Βλαστικό στάδιο	Φυτικό υλικό	3	105624,0	35207,9	31118,4*
Στάδιο ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	3	12819,5	4273,17	11,44*
Στάδιο ωρίμανσης	Φυτικό υλικό	3	182431	60810,4	71,06*

Πίνακας 2. Σημαντικές διαφορές της στοματικής αγωγιμότητας μεταξύ των αγρωστωδών (Μέθοδος LSD), * $p < 0.05$, Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά

Στάδια ανάπτυξης	1-2	2-3	1-3	1-4	2-4	3-4
Βλαστικό στάδιο	*	*	*	*	*	*
Στάδιο ανθοφορίας	Μ.Σ.	*	*	*	Μ.Σ.	*
Στάδιο ωρίμανσης	*	*	*	*	*	*

1: *Hordeum murinum* 2: *Phalaris aquatica* 3: *Dactylis glomerata* 4: *Hordeum bulbosum*.

Πίνακας 3. Επίδραση του φυτικού υλικού στη στοματική αγωγιμότητα των ψυχανθών (* $p < 0.05$).

Στάδια ανάπτυξης	Πηγή παραλλακτικότητας	B.E.	A.T.	M.T.	F.
Βλαστικό στάδιο	Φυτικό υλικό	2	56278,3	28139,2	224,47*
Στάδιο ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	2	139871,0	69935,7	20,34*
Στάδιο ωρίμανσης	Φυτικό υλικό	2	17778,3	8889,15	12,24*

Πίνακας 4. Σημαντικές διαφορές της στοματικής αγωγιμότητας μεταξύ των ψυχανθών (Μέθοδος LSD), * $p < 0.05$, Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά

Στάδια ανάπτυξης	1-2	2-3	1-3
Βλαστικό στάδιο	*	*	*
Στάδιο ανθοφορίας	*	*	*
Στάδιο ωρίμανσης	*	*	*

1: *Medicago arabica*, 2: *Vicia hybrida*, 3: *Trifolium hybridum*

Πίνακας 5. Επίδραση του φυτικού υλικού στο ρυθμό διαπνοής των αγρωστωδών (* $p < 0.05$).

Στάδια ανάπτυξης	Πηγή παραλλακτικότητας	B.E.	A.T.	M.T.	F.
Βλαστικό στάδιο	Φυτικό υλικό	3	52,949	17,65	121,36*
Στάδιο ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	3	13,0015	4,3338	12,50*
Στάδιο ωρίμανσης	Φυτικό υλικό	3	239,204	79,73	81,57*

Πίνακας 6. Σημαντικές διαφορές του ρυθμού διαπνοής μεταξύ των αγρωστωδών

(Μέθοδος LSD), * $p < 0.05$, Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά

Στάδια ανάπτυξης	1-2	2-3	1-3	1-4	2-4	3-4
Βλαστικό στάδιο	*	*	*	*	*	*
Στάδιο ανθοφορίας	*	*	*	Μ.Σ	Μ.Σ	*
Στάδιο ωρίμανσης	*	*	*	*	*	*

1: *Hordeum murinum* 2: *Phalaris aquatica* 3: *Dactylis glomerata* 4: *Hordeum bulbosum*.

Πίνακας 7. Επίδραση του φυτικού υλικού στο ρυθμό διαπνοής των ψυχανθών

(* $p < 0.05$).

Στάδια ανάπτυξης	Πηγή παραλλακτικότητας	B.E.	A.T.	M.T.	F.
Βλαστικό στάδιο	Φυτικό υλικό	2	31,45	15,72	24,02*
Στάδιο ανθοφορίας	Φυτικό υλικό	2	392,166	196,08 3	69,48*
Στάδιο ωρίμανσης	Φυτικό υλικό	2	124,34	62,16	210,18*

Πίνακας 8. Σημαντικές διαφορές του ρυθμού διαπνοής μεταξύ των ψυχανθών

(Μέθοδος LSD), * $p < 0.05$, Μ.Σ.: μη σημαντική διαφορά.

Στάδια ανάπτυξης	1-2	2-3	1-3
Βλαστικό στάδιο	*	Μ.Σ.	*
Στάδιο ανθοφορίας	*	*	Μ.Σ.
Στάδιο ωρίμανσης	*	*	*

1: *Medicago arabica*, 2: *Vicia hybrida*, 3: *Trifolium hybridum*

9. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Aasamaa, K., and Sober, A. (2011): Stomatal Sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *Environmental and Experimental Botany*.71:72-78.
- Acp-Eu Technical Centre For Agricultural and Rural Cooperation (Cta) P. O. Box 380, 6700 Aj Wageningen, The Netherlands 2007 - Issn 1873-8206.
- Adejare F.B., and Umebese, C.E. (2007): Stomatal resistance to low leaf water potential at different growth stages affects plant biomass in *Glycine max L.* *American Journal of Agricultural and Biological Sciences*.2:136-141.
- Barbosa, F.J., Silva, M., Silva, I., Coelho, A., and Savino, V. (2005): Behavior and performance of broiler strains reared under semi-intensive system with shaded areas. *Revista Brasileira de Ciência Avícola*.7:209-213.
- Bartlett, M.B, Scoffoni, C., and Sack, L. (2012): The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis.*Ecology letters*.15:393-405.
- Barrs, H.D., and Weatherley, P.E. (1962): A Re-Examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences*.15:413-428.
- Blum, A. (2009): Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research*.112:119–123.
- Blum, A. (2011): *Plant breeding for water limited environments*. Springer New York Dordrecht Heidelberg London, pp.258.
- Bolger, T., Garden, D., and Rivelli, A.R. (2007): Drought resistance of perennial grasses. *Proceedings of the 22nd Annual Conference of the Grassland Society of NSW*.
- Bray, E.A. (1997): Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science*.2:48–54.
- Brewer, C.A. (1992): Responses by stomata on leaves to microenvironmental conditions. Pages: 67-75 In C. A. Goldman (Ed.). *Tested Studies For Laboratory Teaching, Volume 13. Proceedings Of The 13th Workshop/Conference For Biology Laboratory Education (Able)*, pp. 191

- Chaplin, M. (2009): *Water Structure and Science*. London South Bank University. Retrieved 2009-07-07.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., and Pereira, J.S. (2003): Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*.30:239-264.
- Clarke, J.M, Richards R.A., and Condon, A. G. (1991): Effect of drought stress on residual transpiration and its relationship with water use of wheat. *Canadian Journal of Plant Science*. 71: 695-702.
- Clary, J. (2008): Rainfall seasonality determines annual/perennial grass balance in vegetation of Mediterranean Iberian. *Plant Ecology*. 195:13–20.
- Cocks P. S. (2001): Ecology of herbaceous perennial legumes: a review of characteristics that may provide management options for the control of salinity and waterlogging in dryland cropping systems. *Australian Journal of Agricultural Research*.52:137 – 151.
- Corcuera, L., Camarero, J.J., and Gil-Pelegr, E. (2004): Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees*.18:83–92.
- Corcuera, L., Camarero, J.J., and Gil-Pelegrín, E. (2002): Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees* 16:465–472.
- DaMatta, F.M., Chaves, A.R.M., Pinheiro, H.A., Ducatti, C., and Loureiro, M.E. (2003): Drought tolerance of two field-grown clones of *Coffea canephora*. *Plant Science*.164:111-117.
- Díaz-Pérez, J.C., Sutter, E.G., and Shackel, K. A. (1995): Acclimatization and subsequent gas exchange, water relations, survival and growth of microcultured apple plantlets after transplanting them in soil. *Physiologia Plantarum*. 95:225–23.
- Dixon, H.H. (1914): *Transpiration and the ascent of Sap in plants*. Macmillan And Co., Ltd, London, England, pp.216.
- Dusek D.A., Howell, T.A. and Steiner, J.L. (1993): Evaluation Of Electronic Temperature/Relative Humidity Sensors. R. G. Allen and C.M.U. Neale, Eds., *Management Of Irrigation And Drainage Systems, Integrated Perspectives*, Asce, New York, N.Y. 993-999.
- Evans, J.R., and Caemmerer, S.V. (1996): Carbon dioxide diffusion inside leaves. *Plant Physiology*. 110:339–346.

- Fanjul, L. and Barradas, V. C. (1985): Stomatal behavior of two heliophile understorey species of a tropical deciduous forest in Mexico. *Journal of Applied Ecology*.22:943–954.
- Fichtner, K, and Schulze, E-D. (1990): Xylem water flow in tropical vines as measured by a steady-state heating method. *Oecologia*.82:355-61.
- Frame, J. (2005): Forage Legumes for Temperate Grasslands. Science Pub. Inc., Enfield.
- Fricke, W. (2002). Biophysical limitation of cell elongation in cereal leaves. *Annals of Botany*. 90: 157-67.
- Fricke, W., Mc Donald, A.J.S. And Mattson-Djos, L., (1997). Why Do Leaves And Leaf Cells Of N-Limited Barley Elongate At Reduced Rates? *Planta* 202: 522-30.
- Ganji, A. F., Jabbar., R., and Morshedi, A. (2012): Evaluation of drought stress on relative water content, chlorophyll content and mineral elements of wheat (*Triticum aestivum* L.) Varieties. *Journal IJACS/2012/4-11/726-729*. ISSN 2227-670X.
- González, L., and González-Vilar, M. (2003): Determination of Relative Water Content. *Handbook of Plant Ecophysiology Techniques*. pp.207-212.
- Gurevich J, Scheiner, S.M., and Fox, G.A. (2006): *The Ecology of Plants*, 2nd. Edition. Sinauer. Associates, Inc., Sunderland, Ma. Additional Readings.
- Gurevitch, J., Scheiner S.M., and Fox. G.A. (2002): *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Höfler, K., Migsch, H., and Rottenburg, W. (1941). Über Die Austrocknungsresistenz Landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. *Forschungsdienst*, 12:50 – 61.
- Hsiao, T.C. (1988b): Measurements of plant water status. In: T.C. Hsiao (Ed.) *Plant-Water-Soil-Relationships*. Water Science. 104:27-36.
- Hudson, W. (1762): *Flora Anglica* 288
- Iannucci, A., Russo, M., Arena, L., Fonzo, N.Di and. Martiniello, P. (2002): Water deficit effects on osmotic adjustment and solute accumulation in leaves of annual clovers. *European Journal Agronomy*.16:111–122.
- Inoue, Y., Morinaga, S., and Shibayama, M. (1993): Non-Destructive Estimation of water status of intact crop leaves based on spectral reflectance measurements. *Japan Journal of Crop Science*. 62:462– 469.

- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). Report on the draft of the working group III contribution to the IPCC'S fifth assesmnet report.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007): Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 996.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2001): Climate Change 2001: The scientific basis. Contribution of working group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Houghton, J.T., Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell, C.A. Johnson (eds). Cambridge University Press Cambridge United Kingdom and New York, NY, USA, 881pp.
- Irmak, S., and Mutiibwa, D. (2009): On the dynamics of stomatal resistance: Relationships between stomatal behavior and micrometeorological variables and performance of Jarvis-type parameterization. Transactions of the ASABE 52:1923–1939.
- Jain, A.K., Basha, S.M., and Holbrook, C.C. (2001): Identification of drought-responsive transcripts in peanut (*Arachis hypogaea* L.). Molecular Biotechnology and Genetics.4:59-67.
- Jarvis, P.G. (1976): The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. Philosophical Transactions B. 273: 593–610.
- Jones, H.G (2007): Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. Journal of Experimental Botany.58:119–130.
- Jones, H.G. (1998): Stomatal control of photosynthesis and transpiration. Journal of Experimnetal Botany.49:387-398.
- Jones, H.G. (1992): Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology. Cambridge University Press 1992. 2nd ed. ISBN 0-521-41502-0.

- Karatasiou, M., and Noitsakis, B. (2010): Changes of the photosynthetic behaviour in annual C3 species at late successional stage under environmental drought conditions *Photosynthetica*.48:377-382.
- Karatasiou M., Noitsakis, B, and Koukoura, Z. (2009): Drought adaptation ecophysiological mechanisms of two annual legumes on semi- arid mediterranean grassland. *Scientific Research and Essay*.4:493-500.
- Kilic, H. and Tacettin Y., (2010): The effect of drought stress on grain yield, yield components and some quality traits of durum wheat (*Triticum Turgidum* Ssp. Durum) Cultivars. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 38:164 - 170.
- Knox B, Ladiges, P. and Evans, B. (1995): *Biology*. Mcgraw Hill, Sydney
- Koide R.T., Robichaux R.H., Morse S.R. and Smith C.M. (2000): Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. In: *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation* (Eds R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, & P.W. Rundel), Pp. 161-183. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands. Sack L., Cowan P.D., Jaikumar N. & Holbrook N.M. (2003) The 'Hydrology' Of Leaves: Co-Ordination Of Structure And Function In Temperate Woody Species. *Plant, Cell And Environment*, 26, 1343-1356.
- Tyree M.T. & Hammel H.T. (1972) Measurement Of Turgor Pressure And Water Relations Of Plants By Pressure Bomb Technique. *Journal Of Experimental Botany*, 23, 267-&. Höfler, K., Migsch, H., & Rottenburg, W. (1941). Über Die Austrocknungsresistenz Landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. *Forschungsdienst*, 12, 50 – 61.
- Koide, Rt., Robichaux, R., Morse, S., and Smith, C., (1991): Plant Water Status, Hydraulic Resistance And Capacitance. In: *Rw Pearcy, Jr Ehleringer, Ha Mooney, P Rundel, Editors. Physiological Plant Ecology: Field Methods and Instrumentation*. pp. 161-184.
- Kramer, P.J. and Boyer, J.S.(1995): *Water Relations Of Plants And Soils*. Academic Press, New York.
- Lambers, H. (2008): *Plant Physiological Ecology*. 2nd Edition. Springer Science Business Media, Llc. Isbn: 978-0-387-78340-6
- Lamn, R.F., James, A., Nakayama, E., and S. Francis (2007): *Developments in Agriculture Engineering 13. Microirrigation For Crop Production: Design, Operation And Management*. 1st Edition. Elsevier B.V. Oxford Ox5, Uk.

- Larcher, W. (2003): *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology And Stress Physiology Of Functional Groups*. Springer-Verlag 4th Ed. 2003, Xx, 513 P. Isbn 978-3-540-43516-7
- Lawlor, D.W. and Uptety, D.C. (1993): Effects of water stress photosynthesis of crops and the biochemical mechanism, p. 421-449. In: *Photosynthesis: Photoreactions to Plant Productivity*.
- Lazaridou, M., and Noitsakis, V. (2005): The effect of cutting in water balance of alfalfa plants. *Journal of Biological Research*.4:189-195.
- Levitt, J. (1980): *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Volume II, 2nd ed. Academic Press, New York
- Li, J. Guo, J., Giese, M., Gao, Y. Wei, H., Bruck, H. and Asch, F. (2012): Transpiration Response Of C3 And C4 Plants Of Northern Chinese Steppe Ecosystem To Water Vapor Pressure Deficits (Vpd). Tropentag, September 19-21, 2012, Gottingen - Kassel/Witzenhausen. “Resilience Of Agricultural Systems Against Crises”.
- Li-1600 Instruction Manual, (1989): Revision 6. Publication No. 8210-0030. Li-Cor, Inc., Lincoln, Nebraska – Usa
- Linnaeus, C. V. (1753) : *Species Plantarum* 1: 85. 1753, 2 Vols. [V. 1: 1-560; 2: 561-1200].
- Linnaeus, C.V. and Abraham D. J. (1755): *Centuria I. Plantarum* 4.
- Lodish H, Berk A, Zipursky S.L, Matsudaira P., David Baltimore, D. and Darnell, J. (2000): *Molecular Cell Biology*. Eds. H. Freeman, 4th Edition.
- Martìnez, J.P., Lutts, S., Schanck, A., Bajji, M., and Kinet, J.M. (2004): Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus* L? *Journal of Plant Physiology*. 161:1041-1051.
- Massonnet, C., Costes, E., Rambal, S., Dreyer, E. and Regnard, J.L. (2007): Stomatal regulation of photosynthesis in apple leaves: Evidence for different water-use strategies. *Annals of Botany*. 100:1347–1356.
- McDowell. N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., and Yezpez, E.A. (2008): Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*.178:719–739.

- Meehl, G.A., Stocker, T. F., Collins, W., P. Friedlingstein, A. Gaye, J. M. Gregory, A. Kitoh, R. Knutti, J. Murphy, A. Noda, S.C.B. Raper, I. Watterson, A. Weaver And Z.-C. Zhao (2007) "Global Climate Projections", Chapter 10 Of Ipcc Fourth Assessment Report, Ipcc, Cambridge, Cambridge University Press.
- Moran, M.J., and Shapiro, H.N. (2006): Fundamentals Of Engineering Thermodynamics" 5th Edition, John Wiley & Sons, Inc.
- Naser, A.A., Pereira, M.E., Ahmad, I., Duarte, A.C., and Umar, S. (2012): Phytotechnologies: Remediation of environmental contaminants. CRC Press. ISBN: 1439875189.
- Noitsakis, B. (1988): Dynamique de croissance en relation avec le potential hydrique foliaire chez deux especes fourrageres. *Agronomie*.8:115-120.
- Parvaiz, A., and Prasad, M.N.V. (2012): Environmental Adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change. Springer Science Business Media, Llc. ISBN: 978-1-4614-0814-7.
- Paul, E.V. and Sharma, S. (2010): Proline metabolism and its implications for plant-environment interaction. *Arabidopsis Book*.pp 23.
- Prenger, J.J. and Peter, L. P. (2006): Greenhouse Condensation Control: Understanding And Using Vapor Pressure Deficit (VPD). Ohio State University Food, Agricultural And Biological Engineering, Wooster, Oh
- Radzhi, A. D. (1970): *Novosti Sistematiki Vysshchikh Rastenii Leningrad*. 7: 238. Vol. 1+.
- Raupach, M.R. and Finnigan, J.J. (1988): Single-layer models of evaporation from plant canopies are incorrect but useful, whereas multilayer models are correct but useless: Discuss. *Australian Journal of Plant Physiology*. 15:705 – 716.
- Raven, P.H., Ray F. E., and Eichhorn, S.E. (2005): *Biology of plants*. 7th Edition. (New York: W. H. Freeman And Company). ISBN: 0-7167-1007-2.
- Rawson, H.M., J. E. Beggand, and Woodward, R. G., (1977): The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta*.134:5–10.
- Rodriguez-Iturbe, I., and Porporato, A. (2004): *Ecohydrology of watercontrolled ecosystems: Soil Moisture and Plant Dynamics*. Cambridge University Press. Cambridge, Uk.
- Sardans, J. and Peñuelas, J. (2013): Plant-Soil Interactions in Mediterranean forest and shrublands: Impacts Of Climatic Change. *Plant and Soil*. 365:1–33.

- Siddique M.R.B., Hamid, A., and Islam M.S. (2000): Drought stress effects on water relations of wheat. *Botany Bulletin Academic Sinica*.41:35-39.
- Slatyer , R.O. (1967): *Plant-Water Relationships*. Academic Press. N.Y.
- Slatyer, R.O. and Taylor, S.A. (1960): Terminology In *Plant-Soil-Water Relations*. *Nature*, 187:922-924.
- Smith, -G. R., Evers, G.W., Ocumpaugh, W.R., and Rouquette F. M.. (2008): Forage Legumes For Texas. Proceedings: Adjusting To High Fuel And Fertilizer Prices Research Center Technical Report No. 2008-01
- Steel, R.G.D and Torrie, J.H. (1980): *Principles and Procedures Of Statistics. A Biometrical Approach*. 2nd Ed., Mcgraw Hill Inter. Book Co. Tokyo, Japan.
- Steudle, E. (2001): The Cohesion-Tension Mechanism and The Acquisition Of Water By Plant Roots. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 52: 847–75.
- Subbarao, G.V., Nam, N.H., Chauhan, Y.S., and Johansen, C. (2000b): Osmotic adjustment, water relations and carbohydrate remobilization in pigeonpea under water deficits. *Journal of Plant Physiology*. 157: 651-659.
- Subbarao, G.V., Y.S. Chauhan, and C. Johansen. (2000a): Patterns of osmotic adjustment in pigeonpea -its importance as a mechanism of drought resistance. *European Journal of Agronomy*. 12:239-249.
- Taiz, L., and Zeiger, E. (1991): *Plant Physiology*. 1st Ed. The Benjamin/Cummings Publishing Co. Redwood City, Ca. 565 P
- Taiz, L., and Zeiger, E. (1998): *Plant Physiology*. 2nd Ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Ma, Usa
- Terry, A.H., and Dusek, D.A. (1995): Comparison of vapor-pressure-deficit methods – southern high plains. *Journal of Irrigation and drainage Engineering*.121:191-198.
- Turner, N.C. (1981): Techniques and experimental approaches for measurement of plant water status. *Plant and Soil*.58:339-366.
- Volaire, F. and Mark, N. (2006): Summer Dormancy in Perennial Temperate Grasses. *Annals of Botany*. 98:927–933.
- Volaire, F., Seddaiu, G., Ledda, L., and Lelievre, F. (2009): Water deficit and induction of summer dormancy in perennial Mediterranean grasses. *Annals of Botany*. 103:1337–1346.

- Volaire, F, Norton, M.R., Norton, G.M., and Lelievre, F. (2005): Seasonal patterns of growth, dehydrins and water-soluble carbohydrates in genotypes of *Dactylis glomerata* varying in summer dormancy. *Annals of Botany*. 95:981–990.
- Volaire, F., and Thomas, H. (1995): Effects of drought on water relations, mineral uptake, water-soluble carbohydrates accumulation and survival of 2 contrasting populations of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Annals of Botany*.75: 513-524.
- Volaire, F., Conejero, G., and Lelievre, F. (2001): Drought survival and dehydration tolerance in *Dactylis glomerata* and *Poa bulbosa*. *Australian Journal of Plant Physiology*. 28:743–754.
- Von Schreber, -J. C. D. (1804). *Deutschland Flora* 1(4): 16, Abt. 1, Band 4, Heft 16.
- Wang, P.J., Suleiman, B.S. and Nelson C.J. (2008): Morpho-physiological responses of several fescue grasses to drought stress. *Hortscience Journal*.43:776-783.
- Wang, Z., Huang, B., Bonos, S.A., and Meyer, W.A. (2004): Abscisic acid accumulation in relation to drought tolerance in Kentucky bluegrass. *Hortscience*.39: 1133-1137.
- Weatherley, P.E. (1950): Studies in the water relations of the cotton plant. The field measurement of water deficits in leaves. *New Phytologist*. 49:81-87.
- Wilhite, D.A. (2000): Drought planning and risk assessment: status and future directions. *Annals of Arid Zone*. 39:211–230.
- Xu, Z. and Zhou G. (2008): Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*. 59:3317–3325.
- Xue, Q., Zhou, Z., Musick, J.T., Stewart, B.A., and Dusek, D.A. (2003): Root growth and water uptake in winter wheat under deficit irrigation. *Plant and Soil*.257:151-61.

Ελληνική Βιβλιογραφία

- Αθανασιάδης Ν., (1986β): *Δασική Φυτοκοινωνιολογία*. Τμήμα Δασικής Βοτανικής. Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης.
- Γαλάτης, Β., Γανωτάκης, Δ., Γκάνη-Σπυροπούλου, Κ., Καραμπουρνιώτης, Γ., Κοτζαμπάσης, Κ., Κωνσταντινίδου, Ελ-Ι., Μανέτας, Ι., και Ρουμπελάκη-

- Αγγελάκη Κ.Α. (2003): Φυσιολογία Φυτών: από το μόριο στο περιβάλλον. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης.
- Γεωργίου Κ., Θάνος, Κ., Ριζοπούλου, Σ. και Μελετίου - Χρήστου, Μ.Σ (2013): Οικοφυσιολογία φυτών. Εκδόσεις Δίαυλος.
- Καραμπουρνιώτης, Γ.Α και Λιακόπουλος, Γ. (2009): Οικοφυσιολογία Μεσογειακών φυτών. Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών, Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών.
- Καρατάσιου Μ., Κωστοπούλου, Π., Πολυβίου, Μ. και Κυπριανού Χ. (2008): Οικοφυσιολογική προσέγγιση της αντοχής τριών πολυετών αγρωστωδών στην ξηρασία. (www.elet.gr).
- Καρατάσιου, Μ.Δ. (1999): Οικοφυσιολογία της αποτελεσματικότητας χρησιμοποίησης νερού σε μεσογειακά ποολίβαδα. Διδακτορική Διατριβή. Επιστημονική Επετηρίδα του Τμήματος Δασολογίας και Φυσικού Περιβάλλοντος Α.Π.Θ. Παράρτημα 4 Τόμος ΛΗ/1995, σελ. 171.
- Κιτσάκη, (2008): Φυσιολογία Φυτών. Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών, Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών.
- Μαντρατζή, Π.Ι. (2003): Οικοφυσιολογική προσαρμοστικότητα του πουρναριού (*Quercus coccifera*, L.) υπό βόσκηση όπως αυτή επηρεάζεται από την αρχιτεκτονική του φυλλώματός του Διδακτορική Διατριβή. Α.Π.Θ.
- Νοϊτσάκης, Β., και Παπαναστάσης, Β. (1992): Λιβαδική Οικολογία. Πανεπιστημιακή Έκδοση Γιαχούδη – Γιαπούλη Ο.Ε.
- Νοϊτσάκης, Β. (1988): Μορφολογικοί και Φυσιολογικοί Μηχανισμοί Προσαρμογής Ποωδών Λιβαδικών Φυτών Στην Ξηρασία. Γεωτεχνικά, 285-100.
- Ντάφης, Σ. (1973): Ταξινόμηση της δασικής βλαστήσεως της Ελλάδας. Επιστημονική Επετηρίδα Της Γεωπονικής Και Δασολογικής Σχολής, Τομ. Ιε', Τεύχος Β, Θεσσαλονίκη.
- Παπαναστάσης, Β. (2006): Λιβαδοπονία Ξηροθερμικών Περιοχών (Range Science Of Xerothermic Areas). Πρακτικά 5^{ου} Πανελληνίου Λιβαδοπονικού Συνεδρίου Ηράκλειο Κρήτης, 1-3 Νοεμβρίου 2006.
- Ρακήμπε, Π. (2007): Διερεύνηση της σημασίας επιλεγμένων παραμέτρων στην ανάλυση κύκλου ζωής ενός χώρου διάθεσης στερεών αποβλήτων. Διδακτορική διατριβή, Α.Π.Θ.

Μεταπτυχιακή Διατριβή Παρασκευής Εξαδακτύλου. Το κρίσιμο σημείο ξήρανσης των λιβαδικών φυτών

Τσέκος, Ι. (2003): Φυσιολογία Φυτών. Τόμος Ι. Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης. Εκδοτικός Οίκος Αδελφών Κυριακίδη Α.Ε.