

Ανοικτό Πανεπιστήμιο Κύπρου

Σχολή Θετικών και εφαρμοσμένων επιστημών

Μεταπτυχιακό Πρόγραμμα

Διαχείριση και Προστασία Περιβάλλοντος

Μεταπτυχιακή Διατριβή



**Τα Ενεργειακά Αποθέματα της χαλέπιου πεύκης *Pinus halepensis*
Mill. ως Δείκτες Περιβαλλοντικής Καταπόνησης.**

Νικηφόρου Ανδριανή

Επιβλέπων Καθηγητής:

Σαρρής Δημήτριος

Μάιος 2021

Ανοικτό Πανεπιστήμιο Κύπρου

Σχολή θετικών και εφαρμοσμένων επιστημών

Μεταπτυχιακό Πρόγραμμα

Διαχείριση και Προστασία Περιβάλλοντος

Μεταπτυχιακή Διατριβή

**Τα Ενεργειακά Αποθέματα των Κωνοφόρων ως Δείκτες
Περιβαλλοντικής Καταπόνησης.**

Νικηφόρου Ανδριανή

Επιβλέπων Καθηγητής:

Σαρρής Δημήτριος

Η παρούσα μεταπτυχιακή διατριβή υποβλήθηκε προς μερική εκπλήρωση των απαιτήσεων για απόκτηση μεταπτυχιακού τίτλου σπουδών από τη Σχολή θετικών και εφαρμοσμένων επιστημών του Ανοικτού Πανεπιστημίου Κύπρου.

Μάιος 2021

Περίληψη

Η χαλέπιος πεύκη – *Pinus halepensis* Mill. απαντάται σε περιοχές που υπόκεινται σε εποχιακό έλλειμμα νερού. Παρά τους μηχανισμούς αντοχής στην ξηρασία και την φαινοτυπική πλαστικότητα του είδους αυτού, είναι μεταξύ των φυτικών ειδών που μπορεί να οδηγηθεί σε απονέρωση σε συνθήκες παρατεταμένης ξηρασίας. Σκοπός της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής είναι η διερεύνηση της επίδρασης της αυξανόμενης ξηρασίας στα ενεργειακά αποθέματα της πριν το όριο της απονέκρωση.

Σε αυτό το πλαίσιο, τα κύρια ερευνητικά ερωτήματα που καλείται η παρούσα μεταπτυχιακή μελέτη να απαντήσει είναι τα εξής. Α) Πως επιδρά η ξηρασία στα ενεργειακά αποθέματα της χαλέπιου πεύκης στα φύλλα, βλαστό, κλαδιά, φλοιώμα και ρίζες; Β) Αυξάνεται η ζήτηση των ενεργειακών αποθεμάτων, καταναλώνονται και το φυτό οδηγείται στην απονέκρωση ή μειώνεται η ζήτηση λόγω μειωμένης μεριστωματικής δραστηριότητας και προκαλείται συσσώρευση τους; Τέλος, διερευνάται η ωσμωτική προσαρμογή των ιστών της χαλέπιου πεύκης σε συνθήκες ξηρασίας.

Για την επίτευξη του σκοπού της μεταπτυχιακής διατριβής, έγινε εκτεταμένη βιβλιογραφική ανασκόπηση των τελευταίων 15 χρόνων πάνω στην μεταβολή των ενεργειακών αποθεμάτων της πεύκης κατά την ξηρασία. Επίσης, εξετάστηκαν πειραματικά δεδομένα από δημοσιευμένες εργασίες και από πειραματικά δεδομένα. Τα πειραματικά δεδομένα που προέκυψαν από δειγματοληψία φύλλων, βλαστών, κλαδιών, φλοιώματος και ριζών της χαλέπιου πεύκης σε βιότοπους με διαφορετική διαθεσιμότητα εδαφικής υγρασίας στην Ελλάδα και στην Γαλλία. Τα δεδομένα αναλύθηκαν στατιστικώς και έγιναν γραμμικές συσχετίσεις μεταξύ των ενεργειακών αποθεμάτων των διαφόρων ιστών και του υδατικού δυναμικού των πεύκων του εκάστοτε βιότοπου για την άνοιξη και το καλοκαίρι..

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, η ζήτηση των ενεργειακών αποθεμάτων δεν αυξάνεται λόγω ξηρασίας. Η πλειονότητα των ενεργειακών αποθεμάτων στους ιστούς των δέντρων δεν είχε στατιστικώς σημαντική αλλαγή όσο αυξανόταν η ξηρασία. Όμως στα κλαδιά των δέντρων (για το φλοιώμα της άνοιξης και το ξύλωμα του καλοκαιριού) εντοπίστηκε συσσώρευση ενεργειακών αποθεμάτων, φαινόμενο που είχε παρατηρηθεί και από άλλους μελετητές. Συνεπώς, η υδατική καταπόνηση φαίνεται να επηρεάζει πρώτα την μεριστωματική αύξηση των φυτών και στη συνέχεια τα ενεργειακά αποθέματα σύμφωνα με την βιβλιογραφική ανασκόπηση και τα αποτελέσματά μας. Πτωτική τάση παρουσιάστηκε στα σάκχαρα των βελονών και στο άμυλο του φλοιώματος κατά την καλοκαιρινή δειγματοληψία, γεγονός που δεν αποκλείεται το ενδεχόμενο να επήρσε η ξηρασία απευθείας στον ρυθμό της φωτοσύνθεσης. Αποτελεί δε ερώτημα για περαιτέρω διερεύνηση αν η αύξηση της αναλογίας σακχάρων προς άμυλο που εντοπίστηκε σε όλους τους ιστούς συμβαίνει λόγω της υδρόλυσης του αμύλου ως αποτέλεσμα του μηχανισμού της ωσμωτικής προσαρμογής στην ξηρασία.

Summary

The Aleppo pine – *Pinus halepensis* Mill. is commonly found in very dry habitats. Despite its mechanisms of drought resistance and its phenotypic plasticity, Aleppo pine is one of the plant species that can be driven to desiccation under prolonged drought. The aim of this dissertation is to investigate the impact of increasing drought stress on the Non-Structural Carbohydrates (NSC) of *P. halepensis* Mill before reaching the species desiccation threshold.

In this context, this dissertation aims to address the following research questions. A) What is the impact of drought on the NSCs of leaves, stems, shoots, bark phloem and roots? B) Is there an increase in the demand of NSCs under drought enhancement, which causes the NSCs to be consumed leading to pine mortality or is there a decrease in the demand of NSCs due to reduced meristematic activity which leads to accumulation of NSCs in the tissues? Secondly, this dissertation further investigates the osmotic adjustment of Aleppo pine under drought conditions.

In order to address the above research questions, an extensive literature review was carried out, over the past 15 years on the NSC dynamic of trees under drought. Additionally, experimental data were obtained from sampling of Aleppo pine tissues in habitats with different soil moisture availability in Greece and France. The data were analyzed via the SPSS program. Linear correlations were tested between the: NSCs of plant tissues (from leaves, stems, shoots, bark phloem and roots) and tree water potential of each habitat for spring and summer.

According to the results of this dissertation, the demand for NSCs does not increase due to drought stress. The data, indicated that NSCs did not significantly change for the majority of pine tissues, even as drought intensified. However, in shoots (of spring phloem and summer xylem) NSCs were found to accumulate; which has also been detected by others researches. Thus, water stress seems to primarily affect the meristematic growth of plants before a decline in NSCs can be observed, according to the literature review, in line with the finding of this work. In needles, an observed significant decrease in soluble sugar concentrations and a close to significant decrease in starch could be interpreted as a direct inhibition of drought on the photosynthesis rate. Furthermore, it remains a question whether the significant increase in the ratio of ‘Sugar/Starch’ observed in all tissues during summer, occurs due to the hydrolysis of starch for osmotic adaptation to drought.

Ευχαριστίες

Ολοκληρώνοντας την συγγραφή της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής, θα ήθελα να εκφράσω τις ευχαριστίες μου στα πρόσωπα που βοήθησαν σε όλη αυτή την πορεία που έφτασε στο τέλος. Μέσα από την διαδικασία της έρευνας, της επεξεργασίας δεδομένων και την συγγραφή έχω πλέον στην κατοχή μου νέες δεξιότητες και γνώσεις χάρη στην σημαντική και εποικοδομητική βοήθεια του Δρ. Σαρρή Δημήτριου.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τον καθηγητή Δρ. Σαρρή Δημήτριο για την βοήθεια που μου παρείχε όλο αυτό τον καιρό και για τις πολύτιμες συμβουλές του. Η στήριξη του και η άμεση απόκριση του όταν χρειαζόμουν κατευθυντήριες γραμμές ήταν καθοριστικά για την διεκπεραίωση της μεταπτυχιακής μου διατριβής.

Επιπλέον, θα ήθελα να ευχαριστήσω το προσωπικό του Ινστιτούτου Βοτανικής του Πανεπιστημίου της Βασιλείας για την συνεργασία και για τη βοήθεια στην ανάλυση των δειγμάτων, το προσωπικό του Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών για την υλικοτεχνική υποστήριξη και το ερευνητικό κέντρο IRSTEA (Aix-en-Provence) στην Γαλλία για την συνεργασία. Επίσης, ευχαριστώ το Ίδρυμα Κρατικών Υποτροφιών της Ελλάδα που χρηματοδότησε μέρος της έρευνας πεδίου και εργαστηριακής ανάλυσης μέσω του προγράμματος «ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ ΧΟΡΗΓΗΣΗΣ ΥΠΟΤΡΟΦΙΩΝ ΚΙΝΗΤΙΚΟΤΗΤΑΣ Ι.Κ.Υ. ΓΙΑ ΒΡΑΧΕΙΑ ΜΕΤΕΚΠΑΙΔΕΥΣΗ (SHORT TERMS) ΣΕ ΑΝΑΓΝΩΡΙΣΜΕΝΑ ΕΠΙΣΤΗΜΟΝΙΚΑ/ ΕΡΕΥΝΗΤΙΚΑ ΚΕΝΤΡΑ ΤΟΥ ΕΞΩΤΕΡΙΚΟΥ».

Τέλος, είμαι ευγνώμων για την στήριξη που είχα από όλα τα μέλη της οικογένειας μου και τους αγαπημένους μου φίλους που πίστεψαν σε εμένα. Ιδιαίτερα, θα ήθελα να ευχαριστήσω την αγαπημένη μου φίλη Χριστιάνα Αντωνουδιού για την έμπρακτη βοήθεια της. Χωρίς την στήριξη των αγαπημένων μου ανθρώπων καθώς και την καθοδήγηση του Δρ. Σαρρή Δημήτριου, δεν θα μπορούσα να φέρω εις πέρας την εργασία αυτή.

Περιεχόμενα

1.	Εισαγωγή	10
1.1	Εισαγωγή	10
1.2	Καταγραφή προβλήματος	11
1.3	Σημασία και αναγκαιότητα της μελέτης	12
1.4	Σκοποί και στόχοι	13
2.	Βιβλιογραφική ανασκόπηση	15
2.1	Κωνοφόρα δάση	15
2.1.1	Χαρακτηριστικά των κωνοφόρων ειδών	15
2.1.2	Κατανομή των κωνοφόρων δασών	16
2.1.3	Κωνοφόρα δάση, ανθρωπογενείς απειλές και κλιματική αλλαγή	19
2.1.4	Χαλέπιος πεύκη (<i>Pinus halepensis</i> Mill.)	26
2.2	Ενεργειακά αποθέματα	28
2.2.1	Φυσιολογία των φυτών	31
2.2.2	Μη δομικοί υδατάνθρακες (Non-structural carbohydrates, NSC)	29
2.2.3	Φυσιολογία γυμνόσπερμων	37
2.3	Περιβαλλοντικές καταπονήσεις	40
2.3.1	Υδατική καταπόνηση	42
2.3.1.1	Υδατική καταπόνηση και ωσμωτική προσαρμογή	44
2.3.1.2	Η επίδραση της υδατικής καταπόνησης στις λειτουργίες των φυτών	47
2.3.1.3	Υδατική καταπόνηση και απονέκρωση φυτικών οργανισμών	51
2.3.2	Καταπόνηση λόγω θερμοκρασίας	52
2.3.3	Η επίδραση των περιβαλλοντικών καταπονήσεων στους μη δομικούς υδατάνθρακες	53
2.3.4	Περιβαλλοντικές καταπονήσεις των Κωνοφόρων	54
3.	Μεθοδολογία	57
3.1	Ερευνητικά ερωτήματα	57
3.2	Περιοχές δειγματοληψίας	57
3.3	Θέσεις δειγματοληψίας και πειραματικό υλικό	60

3.4	Δειγματοληψία και επεξεργασία δειγμάτων	65
3.5	Εργαστηριακή επεξεργασία δειγμάτων	65
3.6	Μετρήσεις υδατικού δυναμικού	66
3.7	Προσδιορισμός φαινολογικού σταδίου	67
3.8	Στατιστική ανάλυση	70
4.	Αποτελέσματα	74
4.1	Αποτελέσματα πειραματικών δεδομένων μετά από επεξεργασία	74
4.1.1	Υδατικές συνθήκες ανά βιότοπο	74
4.1.2	Συσχετίσεις υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και συγκεντρώσεων ενεργειακών αποθεμάτων	76
4.1.2.1	Συσχετίσεις υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και συγκεντρώσεων μη δομικών υδατανθράκων (NSC)	77
4.1.2.2	Συσχετίσεις υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και συγκεντρώσεων σακχάρων	83
4.1.2.3	Συσχετίσεις υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και συγκεντρώσεων αμύλου	89
4.1.2.4	Συσχετίσεις υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και αναλογίας συγκεντρώσεων σακχάρων προς αμύλου	95
4.1.2.5	Συγκεντρωτικοί πίνακες συσχετίσεων υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και αποθεμάτων άνθρακα	101
5.	Συζήτηση-Συμπεράσματα-Εισηγήσεις	107
5.1	Συζήτηση	107
5.2	Περιορισμοί της μελέτης	115
5.3	Συμπεράσματα	115
5.4	Εισηγήσεις	116
	Βιβλιογραφία	118
	Παράρτημα I	128

Κεφάλαιο 1

Εισαγωγή

Αντικείμενο της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής είναι η μελέτη των ενεργειακών αποθεμάτων της χαλέπιου πεύκης ως δείκτες περιβαλλοντικής καταπόνησης. Για την μελέτη του θέματος αυτού έγινε μια εκτεταμένη βιβλιογραφική ανασκόπηση για την μεταβολή των ενεργειακών αποθεμάτων των κωνοφόρων δέντρων ως απόκριση στις περιβαλλοντικές καταπονήσεις. Η βιβλιογραφική ανασκόπηση έλαβε χώρα σε μελέτες ανά το παγκόσμιο και επιπλέον εξετάστηκαν πειραματικά δεδομένα πειραματικής μελέτης που έγινε το 2014. Η πειραματική μελέτη επικεντρώνεται στο είδος *Pinus halepensis* Mill., από το οποίο λήφθηκαν δείγματα μη δομικών υδατανθράκων από τους διάφορους ιστούς του. Ακολούθησε η στατιστική ανάλυση των δεδομένων και η συζήτηση των αποτελεσμάτων σε συνάρτηση με την παρούσα βιβλιογραφία επί του θέματος.

1.1 Εισαγωγή

Τα αέρια του θερμοκηπίου αυξάνονται συνεχώς από την περίοδο της Βιομηχανοποίησης. Τα κύρια αέρια του θερμοκηπίου είναι το Διοξείδιο του Άνθρακα (CO_2), το μεθάνιο (CH_4) και το Υποξείδιο του αζώτου (N_2O). Λαμβάνοντας υπόψη ότι το Διοξείδιο του άνθρακα είναι η βασική ένωση στην εξίσωση της φωτοσύνθεσης, τα δασικά οικοσυστήματα είναι σύμμαχοι για την απορρόφηση του αυξημένου ατμοσφαιρικού CO_2 .

Ο ατμοσφαιρικός άνθρακας (CO_2) εισέρχεται διαμέσου των ειδικών φυτικών κυττάρων – στόματα – και δεσμεύεται με την λειτουργία της φωτοσύνθεσης και είτε μεταφέρεται στους ιστούς που χρειάζεται ως σάκχαρα ή αποθηκεύεται προσωρινά ως άμυλο (Cui et al, 2019). Ο συνολικός άνθρακας των φυτικών ιστών είναι οι ονομαζόμενοι μη δομικοί υδατάνθρακες (Non Structural Carbohydrates – NSC) και αποτελούνται από τα σάκχαρα και το άμυλο. Οι μη δομικοί υδατάνθρακες παρέχουν ενέργεια για την λειτουργία της αναπνοής, όταν το ενεργειακό ισοζύγιο είναι αρνητικό (Martínez-Vilalta et al, 2016)

Οι βασικοί παράγοντες που επηρεάζουν την λειτουργία της φωτοσύνθεσης είναι η ατμοσφαιρική συγκέντρωση CO₂, η θερμοκρασία και η διαθεσιμότητα νερού, φωτός και θρεπτικών στοιχείων. Εάν κάποιος από αυτούς τους παράγοντες είναι υψηλότερος ή χαμηλότερος από τον βέλτιστο, καθορίζεται ως περιοριστικός παράγοντας για τις λειτουργίες των φυτών. Η μειωμένη εδαφική υγρασία είναι ένας συχνός περιοριστικός παράγοντας στην φύση, προκαλώντας υδατική καταπόνηση στα φυτά. Η υδατική καταπόνηση μπορεί να προκύψει λόγω ξηρασίας και χαμηλού υδατικού εδαφικού δυναμικού αλλά και λόγω αργής απορρόφησης νερού από το φυτό, ταχεία απώλεια νερού διαμέσου των στομάτων, όμως πιο συχνά συμβαίνει συνδυαστικά και με όλους αυτούς τους παράγοντες (Pallardy, 2008)

Ένας σημαντικός μηχανισμός αντιμετώπισης της υδατικής καταπόνησης είναι αυτός της ωσμωρύθμισης ή αλλιώς ωσμωτική προσαρμογή. Η ωσμωτική προσαρμογή, ενεργοποιείται όταν το υδατικό δυναμικό του εδάφους είναι εξαιρετικά χαμηλό και τα φυτικά κύτταρα πρέπει να αποκτήσουν ακόμη πιο χαμηλό δυναμικό για να διατηρηθεί η διαβάθμιση υδατικού δυναμικού στο σύστημα έδαφος-ρίζα-φυτό (Κωνσταντινίδου, 2003).

Η χαλέπιος πεύκη πέρα από την ωσμωτική προσαρμογή, έχει υψηλή φαινοτυπική πλαστικότητα, γεγονός που καθορίζει το είδος του ιδιαίτερα προσαρμοστικό στην ξηρασία και ιδιαίτερα χρήσιμο για δενδροφυτεύσεις. Η φαινοτυπική πλαστικότητα του είδους αυτού έχει αποδειχθεί από τα εξής χαρακτηριστικά του: την αναπαραγωγική αποτελεσματικότητα, την αποδοτική πρόσληψη του διαθέσιμου νερού και την αποτελεσματική χρήση νερού (Choury et al, 2016). Παρά τους μηχανισμούς αντοχής προς την ξηρασία, η χαλέπιος πεύκη συγκαταλέγεται στα κωνοφόρα είδη, και σύμφωνα με τον Rosner (2019) είναι μεταξύ των φυτικών ειδών που κινδυνεύουν περισσότερο από την ξηρασία και ελλοχεύει ο κίνδυνος της αποξήρανσης τους.

1.2 Καταγραφή προβλήματος

Η κλιματική αλλαγή είναι ίσως η μεγαλύτερη πρόκληση του πλανήτη και όλων των οργανισμών που τον απαρτίζουν. Τα βασικότερα χαρακτηριστικά της είναι η αύξηση της συχνότητας, της έντασης και της διάρκειας ακραίων κλιματικών φαινομένων όπως η ξηρασία, οι έντονες βροχοπτώσεις και οι ακραίες υψηλές και χαμηλές θερμοκρασίες (Piao et al, 2019). Η μέση παγκόσμια θερμοκρασία αυξήθηκε περίπου 0,6 °C μέσα στα τελευταία 100 χρόνια (Michelozzi et al, 2011), και οι προβλεπόμενες εκτιμήσεις αυξάνουν την μέση θερμοκρασία στην επιφάνεια της

γης έως το 2100 από 1,5 °C μέχρι και 4,5 °C σε σχέση με τα προ-βιομηχανικά επίπεδα (Meinshausen et al, 2011). Ως εκ τούτου, αυτές οι έντονες και ραγδαίες αλλαγές στο κλίμα του πλανήτη προκαλούν καταπονήσεις στους φυτικούς και όχι μόνο οργανισμούς.

Η ξηρασία επιδρά αρνητικά στην παραγωγικότητα των καλλιεργειών και των χερσαίων φυτικών οικοσυστημάτων καθώς και στη βιοποικιλότητα των φυτών (Zincak et al, 2016). Η ξηρασία έχει παγκόσμια επιρροή στον κύκλο του άνθρακα, αφού είναι ένα παγκόσμιο φαινόμενο το οποίο παρουσιάζεται σχεδόν σε όλες τις κλιματικές ζώνες (Zincak et al, 2016). Υπάρχει ιδιαίτερη αντίθεση στα αβιοτικά ερεθίσματα που δέχονται τα φυτά καθώς και τα κωνοφόρα τα οποία είναι το αντικείμενο της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής. Από την μια πλευρά ο πλανήτης γη είναι ένας πλανήτης πλούσιος σε άνθρακα (Hoch et al, 2003), και από την άλλη προβλέπεται μείωση του ετήσιου μέσου όρου βροχόπτωσης από 10% έως και περισσότερο από 20% σε ορισμένες περιοχές της λεκάνης της Μεσογείου (Sarris et al, 2007) και αύξηση της μέσης θερμοκρασίας. Ουσιαστικά οι φυτικοί οργανισμοί είναι κορεσμένοι από άνθρακα, ενώ δέχονται αυξημένης συχνότητας και διάρκειας καταπονήσεις υψηλότερων θερμοκρασιών και μειωμένης διαθεσιμότητας ύδατος.

Σε αυτό το πλαίσιο, θα πρέπει να σημειωθεί ότι τα δασικά οικοσυστήματα διατηρούν σημαντικό ρόλο στην άμβλυνση του προβλήματος της κλιματικής αλλαγής και ιδιαίτερα των εξαιρετικά έντονων φαινομένων. Συγκεκριμένα, η δασική βιομάζα και τα εδάφη θεωρείται ότι έχουν μεγάλες δυνατότητες προσωρινής και μακροπρόθεσμης αποθήκευσης άνθρακα (Reichl et al, 2006). Όπως έχει αναφερθεί, τα δέντρα αντιπροσωπεύουν περίπου το 90% της παγκόσμιας βιομάζας (Körner, 2012), γεγονός που τα καθιστά σύμμαχους στην απορρόφηση και μείωση του ατμοσφαιρικού CO₂.

1.3 Σημασία και αναγκαιότητα της μελέτης

Η μελέτη της επίδρασης της κλιματικής αλλαγής προς τα ενεργειακά αποθέματα της χαλέπιου πεύκης (*Pinus halepensis* Mill.) και κατ' επέκταση των κωνοφόρων και γενικότερα των δασών είναι εξέχουσας σημασίας ώστε να εκτιμηθεί ο κίνδυνος που διατρέχουν τα δάση, οι λειτουργίες τους και ιδιαίτερα ο ρόλος τους στον κύκλο του άνθρακα. Ένα κομμάτι των φυσιολόγων πιστεύουν ότι λόγω αβιοτικών καταπονήσεων, π.χ. ξηρασία, περιορίζεται ο φωτοσυνθετικός άνθρακας ενώ ένα άλλο κομμάτι των φυσιολόγων πιστεύει ότι περιορίζεται άμεσα η αύξηση, δηλαδή η

μεριστωματική δραστηριότητα των φυτών με αποτέλεσμα τα πεύκα καθώς και άλλα φυτικά είδη να οδηγούνται στην απονέκρωση.

1.4 Σκοποί και στόχοι

Σύμφωνα με τον McDowel (2011), όταν τα φυτά καταπονούνται υδατικά, μειώνεται η πρόσληψη άνθρακα και αυτό αναγκάζει τα φυτά να καταναλώνουν τους μη δομικούς υδατάνθρακες για σκοπούς μεταβολισμού, άμυνας και ωσμωρύθμιση και τελικά να λιμοκτονούν λόγω έλλειψης άνθρακα. Για να επιβεβαιωθεί η υπόθεση του McDowel, αναμένεται ότι όσο θα αυξάνεται η ξηρασία τόσο θα μειώνονται οι μη δομικοί υδατάνθρακες στους ιστούς του πεύκου.

Από την άλλη, ο Muller και άλλοι (2011) παρατήρησαν ότι η πρώτη απόκριση των φυτών στην υδατική καταπόνηση είναι η μείωση της μεριστωματικής δραστηριότητας, δηλαδή της αύξηση των φυτών. Η μείωση της αύξησης προκαλεί συσσώρευση των μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς λόγω μειωμένης ζήτησης για τον μεταβολισμό του φυτού. Για την επιβεβαίωση αυτής της υπόθεσης, αναμένεται ότι όσο θα αυξάνεται η ξηρασία τόσο θα παρατηρείται αύξηση των μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς του δέντρου που μελετήθηκε.

Ο σκοπός της μεταπτυχιακής διατριβής είναι η απάντηση των πιο κάτω ερωτημάτων:

- Τι συμβαίνει στην χαλέπιο πεύκη σε συνθήκες ξηρασίας και πώς προσαρμόζονται τα ενεργειακά της αποθέματα σε αυτού του είδους την καταπόνησης;
- Η παρατεταμένη ξηρασία μπορεί να προκαλέσει απονέκρωση της χαλέπιου πεύκης λόγω: μειωμένης φωτοσύνθεσης και κατανάλωσης του ολικού άνθρακα από τους ιστούς του δέντρου ή μπορεί να προκαλέσει μειωμένη μεριστωματική δραστηριότητα, απώλεια πίεσης σπαργής και τελικά υδραυλική κατάρρευση;
- Τι συμβαίνει με την ωσμωτική προσαρμογή των ιστών της χαλεπίου πεύκης σε συνθήκες ξηρασίας;

Στην παρούσα μεταπτυχιακή διατριβή, στόχος είναι να μελετηθεί η επίδραση του εξής περιοριστικού παράγοντα: της εδαφικής υγρασίας στα ενεργειακά αποθέματα της χαλεπίου πεύκης. Λόγω της κλιματικής αλλαγής αυτός ο περιοριστικός παράγοντας γίνεται όλο και πιο έντονος προς τα δασικά οικοσυστήματα. Έγινε λήψη δειγμάτων ιστών από: βελόνες, ξύλωμα

κλαδιών, φλοιώμα κλαδιών, ξύλωμα κορμού και ξύλωμα ρίζας. Τα δείγματα αφού επεξεργάστηκαν, προσδιορίστηκε η συγκέντρωση των μη δομικών υδατανθράκων, συμπεριλαμβανομένου των σακχάρων και του αμύλου. Οι συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων συσχετίστηκαν με την μείωση του υδατικού δυναμικού και αναλύθηκαν στατιστικά. Από τις συσχετίσεις αυτές αναμένεται να απαντηθούν τα ερευνητικά ερωτήματα τα οποία αναφέρθηκαν πιο πάνω.

Κεφάλαιο 2

Βιβλιογραφική ανασκόπηση

Η δασική βιομάζα και τα εδάφη θεωρείται ότι έχουν μεγάλες δυνατότητες προσωρινής και μακροπρόθεσμης αποθήκευσης άνθρακα (Reichl et al,2006). Συγκεκριμένα, τα δέντρα αντιπροσωπεύουν περίπου το 90% της παγκόσμιας βιομάζας, και κυριαρχούν στο μεγαλύτερο μέρος της φυσικής βλάστησης, με εξαίρεση τις πολικές περιοχές και ξηρές ζώνες (Körner, 2012). Για την παρούσα μεταπτυχιακή διατριβή θα αναφερθούν πιο κάτω τα χαρακτηριστικά των κωνοφόρων δασών στα οποία ανήκει και η χαλέπιο πεύκη – *Pinus halepensis* Mill, το είδος που θα μελετηθεί στη συνέχεια. Επιπλέον, θα γίνει βιβλιογραφική ανασκόπηση στις περιβαλλοντικές καταπονήσεις, τα ενεργειακά αποθέματα και πως αυτά επηρεάζονται από τις καταπονήσεις.

1.5 Κωνοφόρα δάση

Τα κωνοφόρα αποτελούν μια ομάδα ποικίλων και αρχαίων φυτών, η οποία προέκυψε πριν από πολλά εκατομμύρια χρόνια (Neale, 2019). Τα είδη των κωνοφόρων δασών ανήκουν στο υποάθροισμα του φυτικού βασιλείου: Coniferophytina (Schultz, 1990). Τα Coniferophytina θεωρείται ότι πρωτοεμφανίστηκαν κατά το κατώτερο Λιθανθρακοφόρο και όλα τους είναι ξυλώδη-δενδρώδη φυτά και διακρίνονται στις κλάσεις Ginkgoatae και Pinatae (Μπαμπαλώνας et al, 2004). Κοινό χαρακτηριστικό τους είναι ότι ανήκουν όλα στα γυμνόσπερμα. Ενώ υπάρχουν πολλά γνωρίσματα που συνδέονται με τα κωνοφόρα είδη, υπάρχουν κάποιες εξαιρέσεις που καθιστούν δύσκολο τον καθορισμό των ειδών αυτών (Neale et al., 2019).

2.1.1 Χαρακτηριστικά των κωνοφόρων ειδών

Τα κοινά χαρακτηριστικά των κωνοφόρων ειδών είναι ο μονός κορμός, το αιθαλές φύλλωμα, φέρουν τους σπόρους σε κώνους, είναι γυμνόσπερμα, και φέρουν ξεχωριστά τα αναπαραγωγικά όργανα είτε στο ίδιο δέντρο – τα μόνονικα είδη, είτε σε δύο διαφορετικά δέντρα-τα δίοικα είδη (Neale et al, 2019). Στα γυμνόσπερμα σε αντίθεση με τα αγγειόσπερμα, οι σπόροι τους

αναπτύσσονται μέσα σε σκληρά λέπια και δεν περικλείονται μέσα σε μια ωοθήκη όπως στους καρπούς της μηλιάς για παράδειγμα (McLoughlin, 2021).

Παρόλο που ο μονός κορμός και η ανάπτυξη σε ύψος είναι κοινά χαρακτηριστικά στα κωνοφόρα υπάρχουν και κάποια είδη κωνοφόρων τα οποία δεν ξεπερνούν το ένα μέτρο και έχουν θαμνώδη μορφή, όπως η οριζοντιόκλαδος άρκευθος, *Juniperus horizontalis*. Το φύλλωμα κάποιων ειδών είναι σε μορφή μακρόστενης βελόνας, όπως για παράδειγμα στα πεύκα, ενώ σε άλλα είδη όπως στο κυπαρίσσι και στη θούγια, τα φύλλα είναι επίπεδα και μοιάζουν με λέπια.

Σύμφωνα με τον Farjon (2018) υπάρχουν 615 είδη κωνοφόρων, αλλά αυτός ο αριθμός είναι μια εκτίμηση παρά ένα γεγονός. Σήμερα, τα είδη αυτά αναγνωρίζονται στις εξής οκτώ (8) οικογένειες: Pinaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae, Cupressaceae, Taxaceae, Sciadopityaceae, Phyllocladaceae και Cephalotaxaceae (Neale et al, 2019). Η οικογένεια Pinaceae περιλαμβάνει τα περισσότερα από τα σημερινά ζώντα φυτά των κωνοφόρων (Μπαμπαλώνας και άλλοι, 2004). Πολλά είδη της οικογένειας αυτής εξαπλώνονται ευρέως και σχηματίζουν εκτεταμένα δάση (Μπαμπαλώνας et al, 2004). Η οικογένεια Pinaceae θεωρείται η μεγαλύτερη από τις υπόλοιπες, περιλαμβάνοντας 11 μόνοικα γένη και στο σύνολο 215 είδη αειθαλών και φυλλοβόλων βελονοειδών κωνοφόρων από τα οποία τα μισά ανήκουν σε ένα μόνο γένος, το *Pinus* (Williams, 2009). Το γένος *Pinus* είναι το μεγαλύτερο και σημαντικότερο γένος κωνοφόρων, που περιλαμβάνει περίπου 95 είδη που είναι ευρέως διασκορπισμένα στο βόρειο ημισφαίριο (Diamantoglou et al, 1996). Τα είδη του γένους *Pinus* διαδραματίζουν εξέχοντα ρόλο στα μεσογειακά δάση λόγω της ευρείας κατανομής τους και της κοινωνικοοικονομικής τους σημασίας (del Rio et al, 2017).

2.1.2. Κατανομή των κωνοφόρων δασών

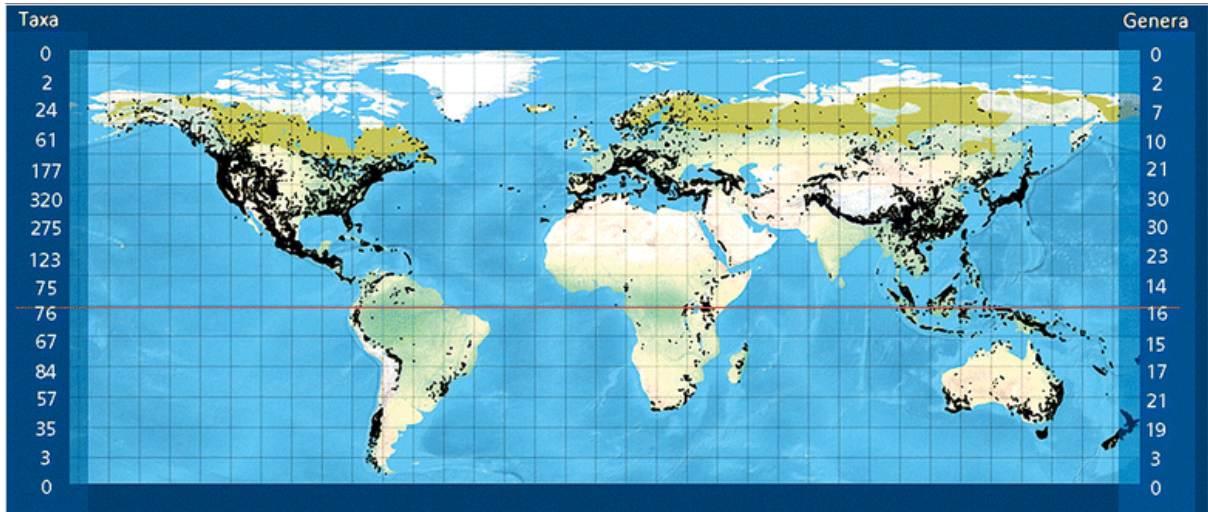
Όλα τα είδη δέντρων μπορούν να αναπτυχθούν μέχρι ένα υψόμετρο. Η περιφέρεια του οικότοπου όπου μπορούν να αναπτυχθούν τα δέντρα, ονομάζεται δενδροόριο, το οποίο συνήθως βρίσκεται σε υψηλά υψόμετρα και μεγάλα γεωγραφικά πλάτη (Körner, 2020). Τα δενδροόρια διαμορφώνονται παγκοσμίως όπου η μέση εποχική θερμοκρασία είναι στους 6 °C και είναι κοντά στο επίπεδο της θάλασσας στην Αρκτική και μπορεί να ξεπεράσει τα 4000 μέτρα στις υποτροπικές και τροπικές περιοχές (Körner, 2020). Σε ξηρές συνθήκες τα δενδροόρια είναι σε χαμηλότερα υψόμετρα ενώ σε πιο υγρές συνθήκες παρουσιάζεται σε χαμηλότερα υψόμετρα

(Körner, 2020). Ανά το παγκόσμιο, μόνο μερικά είδη μπορούν να υπάρχουν στο ανώτατο υψομετρικό όριο όπου μπορεί να ζήσει ένα δέντρο, δηλαδή το υψόμετρο που πέρα από αυτό δεν μπορούν να αναπτυχθούν δέντρα ανεξαρτήτως είδους (Körner, 2012).

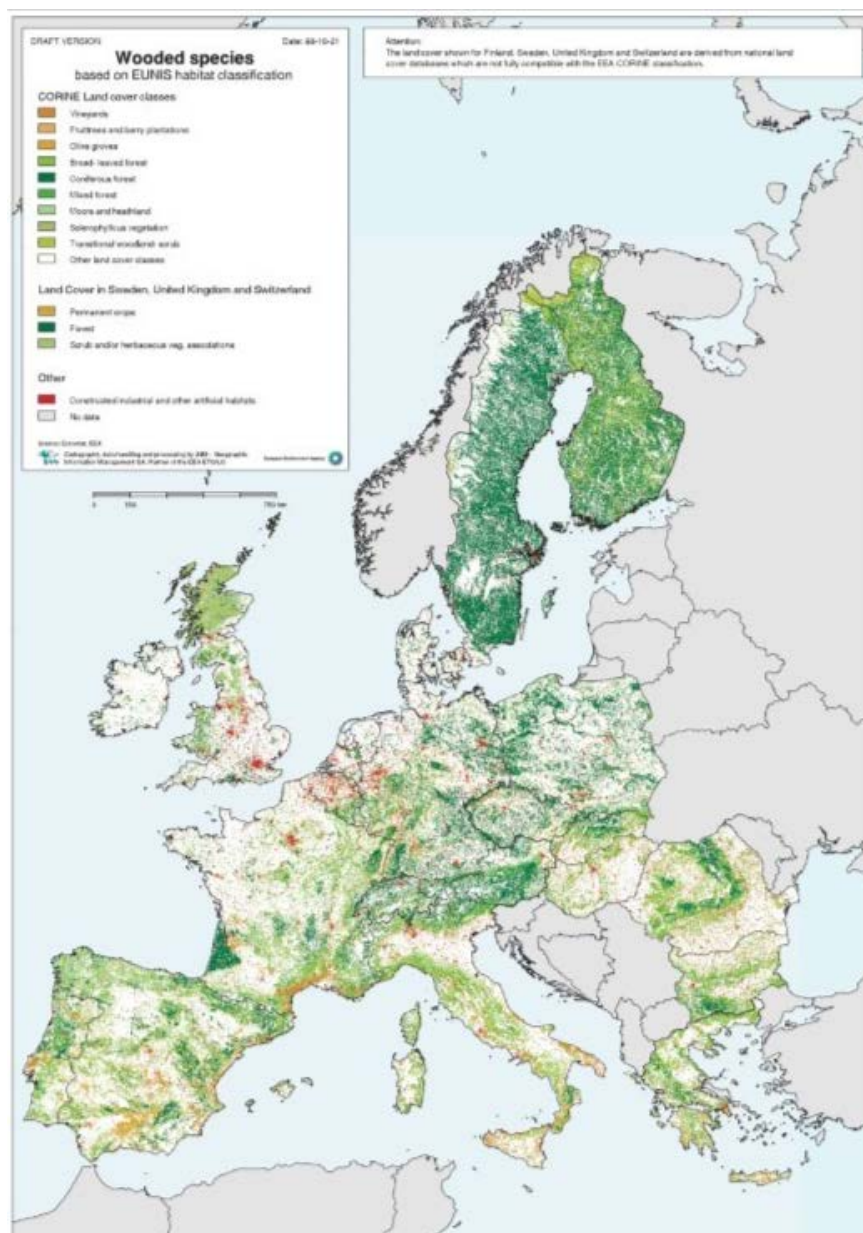
Τα κωνοφόρα δάση βρίσκονται σε μια ευρεία ζώνη σε όλο το βόρειο ημισφαίριο (Archibold, 1995). Είναι γνωστά από τα εκτεταμένα δάση των πεύκων και των ελάτων στα βόρεια μέρη της Αμερικής και της Ευρασίας και από τα πάρκα σε εύκρατες περιοχές με δροσερά κλίματα. Αλλά η φυσική τους κατανομή είναι πιο εκτεταμένη από αυτή. Τα κωνοφόρα ευδοκούν σε διάφορες περιοχές με ποικίλα υψόμετρα, ξεκινώντας από το επίπεδο της θάλασσας και φτάνουν μέχρι και σε υψόμετρο 5.000 μέτρων (Neale et al, 2019). Τα κωνοφόρα είναι ευρέως καταναμημένα σε όλα τα χερσαία τμήματα του κόσμου, εκτός της Ανταρκτικής (Neale et al, 2019).

Πιο συγκεκριμένα, τα κωνοφόρα δάση κυριαρχούν στο βόρειο ημισφαίριο και την Ευρασία, σχηματίζοντας δάση σε οροσειρές (βλ. Εικόνα 2.1). Σε αντίθεση με τα βόρεια κωνοφόρα δάση, τα τροπικά και τα νότια κωνοφόρα δεν τείνουν να σχηματίζουν δάση και συνήθως εμφανίζονται διάσπαρτα μεταξύ άλλων δέντρων ή θάμνων σε πολύ διαφορετικά οικοσυστήματα (Farjon, 2018).

Τα κωνοφόρα παρουσιάζονται σχεδόν σε όλους τους βασικούς τύπους βλάστησης. Εμφανίζονται στην τούνδρα, κυρίως στην μεταβατική ζώνη της ταϊγκας και τούνδρας, στις στέπες της Βόρειας Αμερικής και της κεντρικής Ασίας, στο Θιβέτ και στη Μογγολία, σε μέρη της Αφρικής, μέχρι και στην Παταγονία υπάρχουν κάποια ελάχιστα είδη. Αν και λίγα κωνοφόρα εμφανίζονται σε ερήμους, οι περισσότερες έρημοι στερούνται κωνοφόρων. Τα κέντρα με την μεγαλύτερη βιοποικιλότητα όσο αφορά τα κωνοφόρα είναι στην Ιαπωνία, στην βορειοδυτική πλευρά του Ειρηνικού των Ηνωμένων Πολιτειών Αμερικής και του Βανκούβερ, στην Καλιφόρνια, στο Νότιο Μεξικό, στη Γουατεμάλα, στη νότια Χιλή, στη Νέα Ζηλανδία, στην Τασμανία, στη Νέα Καληδονία, στη Νότια Ουαλία και Κουίνσλαντ, στη Νέα Γουινέα, στο Βόρνεο, στις Φιλιππίνες και στην Ταϊβάν. Αντίθετα, οι παράκτιες περιοχές του Ατλαντικού και Ινδικού ωκεανού δεν έχουν τέτοια ποικιλία ειδών, με εξαίρεση το Μαρόκο. (Farjon, 2017)



Εικόνα 2.1 Κατανομή των κωνοφόρων ειδών στον κόσμο (Farjon, 2018)



Εικόνα 2.2. Κατανομή των δασών στην Ευρώπη (ΕΕΑ, 2009)

Η κατανομή στηρίζεται στον χάρτη καλύψεων γης Corine του 1990 και τα κωνοφόρα απεικονίζονται με το έντονο πράσινο χρώμα, ενώ με το ανοικτό πράσινο τα δάση με διάφορα είδη δέντρων

2.1.3. Κωνοφόρα δάση, ανθρωπογενείς απειλές και κλιματική αλλαγή

Τα δασικά οικοσυστήματα, όπως και τα κωνοφόρα δάση, παρέχουν πολλαπλά αγαθά στον άνθρωπο (Garcia de la Serranna et al, 2015). Ανατρέχοντας χρόνια πίσω και μέχρι και σήμερα, ο άνθρωπος αξιοποιεί τις παραγωγικές λειτουργίες του δάσους, χρησιμοποιώντας την ξυλεία και άλλα παράγωγα του δασικού οικοσυστήματος. Επιπλέον, το δάσος παρέχει προστασία στην

διάβρωση των εδαφών μέσω των προστατευτικών λειτουργιών των ριζών των δέντρων . Τέλος, προσδίδει αναψυχή και ρυθμίζει το κλίμα συμβάλλοντας στον κύκλο του νερού και του άνθρακα και στην ποιότητα της ατμόσφαιρας. Όλα αυτά τα αγαθά ο άνθρωπος τα χρησιμοποιεί μη αειφόρα, υποβαθμίζοντας τα δάση.

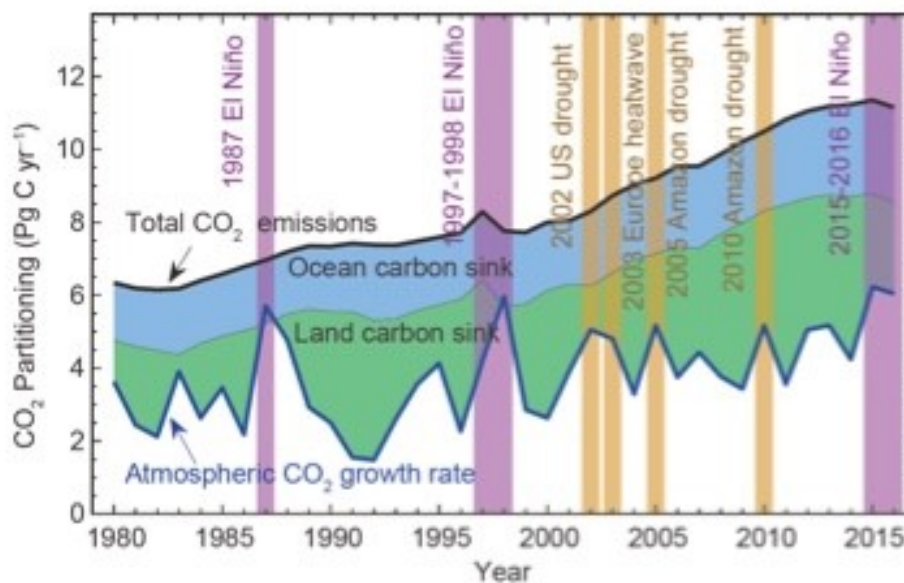
Η υλοτόμηση, η αποδάσωση και άλλες ανθρωπογενείς απειλές έχουν καταστήσει τα κωνοφόρα ως μια από τις πιο απειλούμενες ομάδες δέντρων. Η ταχεία ανάπτυξη και η υψηλή απόδοση είναι χαρακτηριστικά των κωνοφόρων δασών που οδήγησαν στην προτίμηση του ξύλου τους για εμπορικούς σκοπούς (Schulz, 1990). Σύμφωνα με την αξιολόγηση της κόκκινης λίστας απειλούμενων ειδών της Διεθνούς Ένωσης Προστασίας της Φύσης (IUCN) που δημοσιεύτηκε το 2013, το 34% όλων των κωνοφόρων ειδών απειλούνται υπό εξαφάνιση. (Farjon, 2018). Ενώ, το 2015 στη κόκκινη λίστα απαριθμήθηκαν 196 από τα 605 είδη κωνοφόρων, ως ευάλωτα, απειλούμενα ή κρίσιμα απειλούμενα (Neale et al., 2019).

Η αύξηση της συχνότητας, της έντασης και της διάρκειας των ακραίων κλιματικών φαινομένων - όπως η ξηρασία, οι έντονες βροχοπτώσεις, οι ακραίες υψηλές και χαμηλές θερμοκρασίες - αποτελούν τα βασικότερα χαρακτηριστικά της παγκόσμιας κλιματικής αλλαγής, η οποία αποτελεί μια από τις πιο σοβαρές προκλήσεις της ανθρωπότητας (Piao et al, 2019). Η ενίσχυση του υδρολογικού κύκλου της κλιματικής αλλαγής, σύμφωνα με τους Knap et al. (2008) προβλέπεται να οδηγήσει σε ακραία καιρικά φαινόμενα σχετικά με την ετήσια βροχόπτωση που χαρακτηρίζονται από εντονότερες βροχοπτώσεις και μεγαλύτερες περιόδους ανομβρίας μεταξύ τους.

Η κλιματική αλλαγή είναι ίσως η σημαντικότερη απειλή και για τα δάση. Παρότι τα δασικά οικοσυστήματα διαδραματίζουν κυρίαρχο ρόλο στη ρύθμιση του κλίματος, η συνεχιζόμενη απώλεια και υποβάθμιση βιοποικιλότητας λόγω της κλιματικής αλλαγής εξασθενεί την ικανότητα της βιοποικιλότητας να παρέχει ρύθμιση κλίματος. Από το 1880 η μέση θερμοκρασία αυξήθηκε κατά 0,85 °C, και τα δασικά είδη αντιδρούν με διαφορετικούς τρόπους σε αυτή την αλλαγή. Συγκεκριμένα τα δασικά είδη είτε προσαρμόζονται στον σημερινό τους βίοτοπο, είτε μεταναστεύουν ή εξαφανίζονται (Frischbier et al, 2019).

Σε αυτό το σημείο αξίζει να σημειωθεί ότι το φαινόμενο του θερμοκηπίου γίνεται εντονότερο καθώς αυξάνονται τα αέρια του θερμοκηπίου (GHGs) – διοξείδιο του άνθρακα (CO₂), δηλαδή το μεθάνιο (CH₄) και οξείδιο του αζώτου (N₂O). Καθώς εντείνεται το φυσικό φαινόμενο του θερμοκηπίου, η μέση θερμοκρασία αυξάνεται. Η αύξηση των αερίων του θερμοκηπίου οφείλεται σε ανθρωπογενείς παράγοντες και συγκεκριμένα στις καύσεις ορυκτών καυσίμων, στις χρήσεις γης και στην γεωργία. Το CO₂ αυξήθηκε από το 1750 μέχρι το 2011 κατά 40% από 278 ppm σε 390,5ppm (Ciais et al, 2013). Οι ανθρωπογενείς εκπομπές CO₂ στην ατμόσφαιρα μεταξύ 1750 και 2011 ήταν 555 ± 85 PgC. Το ένα δεύτερο τον ανθρωπογενών εκπομπών CO₂ παρέμειναν στην ατμόσφαιρα ενώ το υπόλοιπο δεσμεύτηκε και αποθηκεύτηκε στους κύκλους του άνθρακα στα χερσαία και θαλάσσια οικοσυστήματα (Ciais et al, 2013).

Τα τελευταία χρόνια, έχουν παρατηρηθεί πολύ έντονα κλιματικά γεγονότα, όπως ο καύσωνας στην Ευρώπη κατά τα έτη 2003 και 2010, η ξηρασία στον Αμαζόνιο το 2005 και 2010, καθώς επίσης και η καταιγίδα στην Ηνωμένες Πολιτείες της Αμερικής το 2014 (Piao et al, 2019). Αυτά τα κλιματικά γεγονότα απεικονίζονται στο διάγραμμα 2.1. και ταυτόχρονα παρουσιάζονται οι εκπομπές ορυκτών καυσίμων, τα αποθέματα άνθρακα σε ξηρά και θάλασσα για το χρονικό διάστημα από το 1980-2015. Η αυξημένη συγκέντρωση ατμοσφαιρικού διοξειδίου του άνθρακα (CO₂) και τα αυξημένα αποθέματα άνθρακα στα οικοσυστήματα σχετίζονται με τα έντονα καιρικά φαινόμενα μεγάλης διάρκειας. Το γεγονός αυτό αποδεικνύει ότι τα αποθέματα άνθρακα σε χερσαία οικοσυστήματα είναι ιδιαίτερα ευαίσθητα στα ακραία καιρικά φαινόμενα.



Διάγραμμα 2.1 Διακυμάνσεις των εκπομπών ορυκτών καυσίμων, του ρυθμού αύξησης του ατμοσφαιρικού CO₂ και των αποθεμάτων άνθρακα ξηράς και θάλασσας, για την περίοδο 1980-2016. Οι σκιασμένες περιοχές με μωβ παρουσιάζουν τις περιόδους όπου συνέβησαν έντονα καιρικά φαινόμενα. Ενώ οι περιοχές με κίτρινο σκιασμένο χρώμα παρουσιάζουν τα χρόνια με έντονη ξηρασία. (Piao S, et al 2019)

Σύμφωνα με τους Bussotti et al. (2015), οι συχνότεροι καύσωνες θα προκαλέσουν πρόωμη γήρανση στα δάση και συντομότερη βλαστική περίοδο καθώς επίσης πιθανόν να προκαλέσουν και απώλεια φωτοσυνθετικής επιφάνειας. Όσον αφορά την ξηρασία, σύμφωνα με τους Wang et al. (2018), δεν επιδρά μόνο στην ανάπτυξη των φυτών, στην κατανομή της βιομάζας και στην κατανομή της κοινότητας, αλλά και στην ανθεκτικότητα των οικοσυστημικών διαδικασιών (π.χ. τον κύκλο του άνθρακα) προς τα ακραία καιρικά φαινόμενα. Η απόκριση των οικοσυστημικών διεργασιών, και ιδιαίτερα του κύκλου του άνθρακα, στην ξηρασία είναι ένα θέμα μείζον σημασίας για την έρευνα της κλιματικής αλλαγής σε παγκόσμιο επίπεδο, δεδομένου ότι ο κύκλος του άνθρακα μπορεί να έχει επιπτώσεις στην κλιματική αλλαγή (Wang et al, 2018).

Η ξηρασία αποτελεί παγκόσμιο φαινόμενο με χωρικά και χρονικά χαρακτηριστικά που διαφέρουν σημαντικά από την μια περιοχή στην άλλη, επηρεάζοντας τόσο τις περιοχές με υψηλή όσο και με χαμηλή βροχόπτωση, δηλαδή σχεδόν σε όλες τις κλιματικές ζώνες (Pessoa et al, 2014). Περαιτέρω, η ξηρασία, αυξάνεται σε πολλά μέρη του κόσμου λόγω της κλιματικής αλλαγής και αυτή η τάση προβλέπεται να συνεχιστεί στο εγγύς μέλλον ιδίως στην λεκάνη της Μεσογείου (Lloret et al, 2018). Ως αποτέλεσμα, οι φυτικές κοινότητες βιώνουν μεγαλύτερες περιόδους ξηρασίας από τις συνηθισμένες.

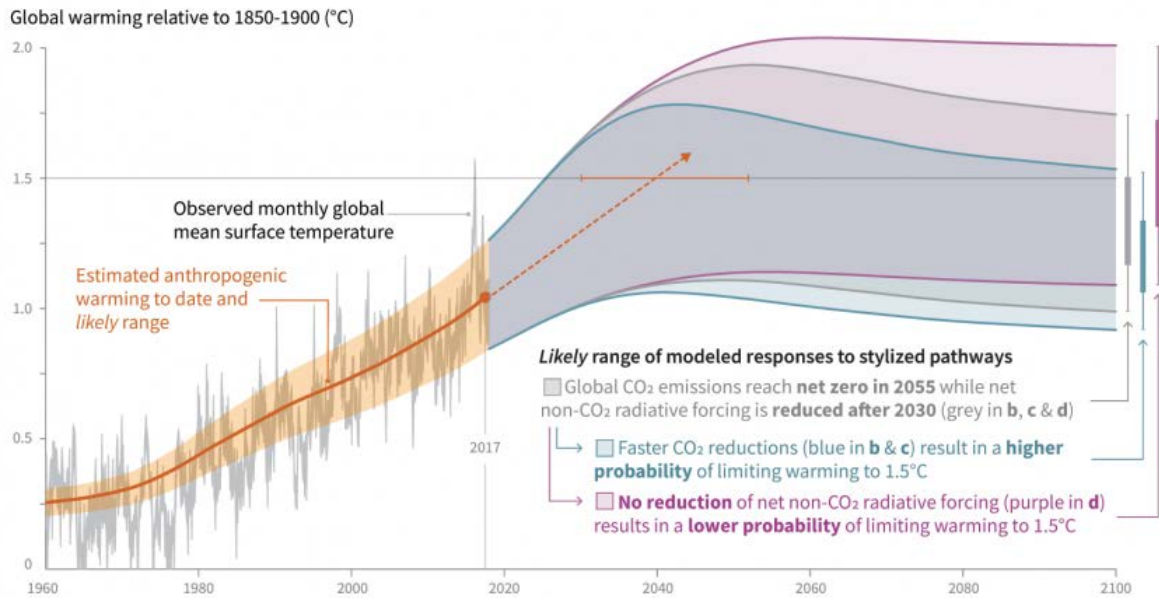
Στην περιοχή της Μεσογείου, η αυξημένη θνησιμότητα των δέντρων έχει αποδοθεί στην έντονη ξηρασία (Rodriguez-Carlcerada et al, 2017; Souden et al, 2020). Σύμφωνα με τους McDowell et al. (2008), σοβαρά φαινόμενα ξηρασίας έχουν συσχετιστεί με την περιφερειακή θνησιμότητα δασών παγκοσμίως. Προβλέπεται το φαινόμενο της θνησιμότητας δέντρων να εμφανίζεται πιο συχνά καθώς το κλίμα γίνεται πιο ζεστό και πιο ξηρό (Heres et al, 2014; Lucas-Borja et al, 2021). Οι κατανομές πολλών ειδών δέντρων σε υψηλά υψόμετρα έχουν μετατοπιστεί ως αποτέλεσμα της κλιματικής αλλαγής (Davis et al, 2020). Η κλιματική αλλαγή αναμένεται να επιδεινώσει τα γεγονότα νέκρωσης δασών (McDowell et al, 2008). Ωστόσο η πρόβλεψη παραμένει δύσκολη επειδή δεν είναι κατανοητοί οι μηχανισμοί επιβίωσης ή απονέκρωσης των δέντρων (McDowell et

al, 2008). Στο κεφάλαιο της υδατικής καταπόνησης θα αναφερθούν βιβλιογραφικά στοιχεία που σχετίζονται με τους μηχανισμούς προσαρμογής στην ξηρασία.

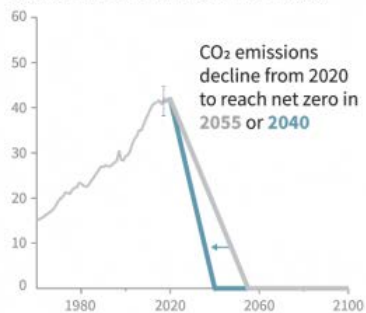
Όπως έχει αναφερθεί και στην αρχή του πρώτου κεφαλαίου, η βιομάζα των δασών και το έδαφος θεωρείται ότι έχουν μεγάλες δυνατότητες για προσωρινή και μακροπρόθεσμη αποθήκευση άνθρακα και σύμφωνα με αυτή τη θεωρία, έχει προταθεί να αυξηθούν οι δασικές εκτάσεις για την απορρόφηση του ατμοσφαιρικού διοξειδίου του άνθρακα -CO₂ - και τελικά την παρεμπόδιση της κλιματικής αλλαγής (Reihl et al, 2006). Δεδομένου ότι η κλιματική αλλαγή προκλήθηκε λόγω της απότομης αύξησης του CO₂ το οποίο ενισχύει το φαινόμενο του θερμοκηπίου με αποτέλεσμα την υπερθέρμανση του πλανήτη και όλα τα έντονα κλιματικά φαινόμενα που συνεπάγονται, η απορρόφηση της υψηλής συγκέντρωσης ατμοσφαιρικού άνθρακα από τα δάση θεωρητικά θα επίλυε το πρόβλημα της κλιματικής αλλαγής.

Για την πρόγνωση των μελλοντικών συγκεντρώσεων των αερίων του θερμοκηπίου, των χρήσεων της γης καθώς και του κλίματος, χρησιμοποιούνται τα κλιματικά μοντέλα. Σύμφωνα με τους Meinshausen et al. (2011), οι προβλεπόμενες εκτιμήσεις αυξάνουν την μέση θερμοκρασία στην επιφάνεια της γης έως το 2100, από 1,5 °C μέχρι και 4,5 °C σε σχέση με τα προ-βιομηχανικά επίπεδα. Στο πιο κάτω διάγραμμα 2.2.α, παρουσιάζονται οι προβλέψεις από το IPCC (2018) στηριζόμενες στους ρυθμούς αύξησης ή μείωσης των εκπομπών CO₂.

a) Observed global temperature change and modeled responses to stylized anthropogenic emission and forcing pathways

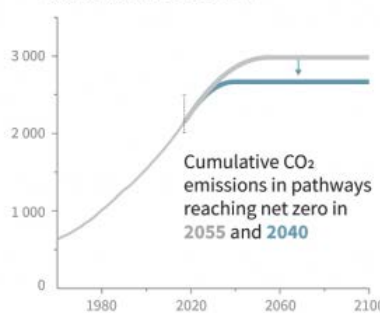


b) Stylized net global CO₂ emission pathways
Billion tonnes CO₂ per year (GtCO₂/yr)



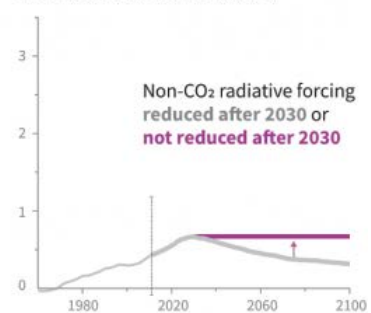
Faster immediate CO₂ emission reductions limit cumulative CO₂ emissions shown in panel (c).

c) Cumulative net CO₂ emissions
Billion tonnes CO₂ (GtCO₂)



Maximum temperature rise is determined by cumulative net CO₂ emissions and net non-CO₂ radiative forcing due to methane, nitrous oxide, aerosols and other anthropogenic forcing a

d) Non-CO₂ radiative forcing pathways
Watts per square metre (W/m²)



Διάγραμμα 2.2. (α) Παρουσιάζεται με πορτοκαλί χρώμα η αύξηση της μέσης παγκόσμιας θερμοκρασίας από το 1960 μέχρι το 2017. Από το 2017 μέχρι το 2100, παρουσιάζεται η προβλεπόμενη αύξηση θερμοκρασίας. Η πορτοκαλί διακεκομμένη γραμμή δείχνει την εκτιμώμενη αύξηση θερμοκρασίας αν συνεχιστεί ο τρέχων ρυθμός αύξησης. Η γκρι περιοχή του διαγράμματος εμφανίζει το πιθανό εύρος θερμοκρασίας, στηριζόμενο στον στόχο να μειωθούν στο 0 μέχρι το 2055 οι εκπομπές αερίων CO₂. Η μπλε περιοχή στο διάγραμμα, παρουσιάζει την απόκριση της θερμοκρασίας σε ταχύτερες μειώσεις εκπομπών CO₂, φτάνοντας σε μηδενικούς αριθμούς το 2040. Η μωβ περιοχή δείχνει την αύξηση της θερμοκρασίας για το σενάριο όπου οι παγκόσμιες εκπομπές CO₂ μηδενίζονται το 2055 ενώ οι καθαρές εκπομπές αερίων που δεν περιλαμβάνουν CO₂ δεν μειώνονται μέχρι το 2030 και μετά παραμένουν σταθερές. (IPCC, 2018)

Σχετικά με την απόκριση των αυξημένων συγκεντρώσεων ατμοσφαιρικού CO₂ προς τους φυτικούς οργανισμούς, έχουν γίνει διάφορες πειραματικές μελέτες. Αρκετές μελέτες αναφέρουν ότι η αύξηση του CO₂ έχει ως αποτέλεσμα τον σχηματισμό ευρύτερων δακτυλίων στα κωνοφόρα δέντρα, ενώ ορισμένες μελέτες δεν βρήκαν καμία διαφορά στο πλάτος των δακτυλίων (Yazaki et al, 2005). Οι ερευνητές Bader et al (2013), μελέτησαν τον εμπλουτισμό της ατμόσφαιρας με CO₂ σε μεικτό δάσος στην Ελβετία. Το πειραματικό μέρος της μελέτη είχε διάρκεια 8 χρόνια, όπου οι κόμης των δέντρων εκτίθεντο σε υψηλότερες συγκεντρώσεις ατμοσφαιρικού CO₂ – περίπου 550 ppm – κατά την διάρκεια της μέρας (Bader et al, 2013). Με τις μετρήσεις που έλαβαν από τα δέντρα, συμπέραναν ότι η ανάπτυξη των δέντρων στο συγκεκριμένο εύκρατο δάσος δεν περιορίζεται από τις συγκεντρώσεις του ατμοσφαιρικού CO₂, και ότι τα συγκεκριμένα είδη που μελετήθηκαν δεν θα αναπτυχθούν ταχύτερα σε μελλοντικές αυξήσεις των εκπομπών CO₂ (Bader, et al, 2013).

Μια άλλη μελέτη είχε γίνει σε τρία είδη δασικών δέντρων - ερυθρελάτες, πεύκους και σημύδες - στην Νορβηγία όπου για τέσσερα έτη μελετούσαν την βιομάζα των δέντρων αυτών σε αυξημένες συγκεντρώσεις CO₂ (McMurtrie et al, 2000). Οι συνολικές αποκρίσεις βιομάζας των δενδρυλλίων σε αυξημένες συγκεντρώσεις CO₂ δεν ήταν στατιστικά σημαντικές (McMurtrie et al, 2000). Από την άλλη η ανάλυση που έκαναν οι Ainsworth et al (2004) σε πειραματικές μελέτες εμπλουτισμού με CO₂ σε φυσικές συνθήκες, επιβεβαιώνει ορισμένα αποτελέσματα από προηγούμενα πειράματα κλειστών θαλάμων εμπλουτισμού. Μελετήθηκαν πειράματα 15 χρόνων που σχετίζονται με την μέθοδο FACE, δηλαδή τον εμπλουτισμό με CO₂ σε φυτά και οικοσυστήματα που αναπτύσσονται σε φυσικές συνθήκες χωρίς να είναι κλειστά. Οι μελέτες οι οποίες έγιναν στο παρελθόν σε κλειστούς θαλάμους και αυτές που έγιναν με την μέθοδο FACE, είχαν ως κοινά χαρακτηριστικά την αύξηση της βιομάζας του υπέργειου μέρους των φυτών, μειωμένη στοματική αγωγιμότητα και μειωμένο δείκτη φυλλικής επιφάνειας (Ainsworth et al, 2004).

Με την ίδια μέθοδο, εκείνη της FACE, ο Körner et al (2005), μελέτησαν την απόκριση εύκρατων δασικών δέντρων ύψους 35 μέτρων σε αυξημένο CO₂. Μετά από 4 χρόνια εμπλουτισμού, η φωτοσυνθετική ικανότητα δεν μειώθηκε, αν και τα δέντρα αναπτύσσονταν γρήγορα δεν απέδωσαν περισσότερη βιομάζα (Körner et al, 2005). Η πιο πρόσφατη θέση του Körner είναι ότι ζούμε σε ένα κορεσμένο κόσμο από CO₂, όπου η διέγερση της αύξηση μέσω της φωτοσύνθεσης περιορίζεται σε εύφορα εδάφη και ίσως σε νέες φυτεύσεις. Δεν είναι ακόμη ξεκάθαρο αν φυσική

επαναφορά κενών στα δασικά οικοσυστήματα θα είχε θετική επιρροή από το αυξημένο CO₂, επειδή οι ρίζες των υπάρχοντων δέντρων θα κατανάλωναν τα επιπλέον θρεπτικά στοιχεία του εδάφους (Körner, 2020). Η μόνη περίπτωση κάτω από την οποία η αυξημένη ατμοσφαιρική συγκέντρωση CO₂ θα μπορούσε να είναι αποτελεσματική στην αύξηση των φυτών είναι σε συνθήκες έντονης σκίασης (Körner, 2020).

2.1.4. Χαλέπιος πεύκη (*Pinus halepensis* Mill)

Το γένος *Pinus* είναι το σημαντικότερο της οικογένειας Pinaceae και των γυμνόσπερμων σύμφωνα με τον μεγάλο αριθμό ειδών που απαριθμούνται στην οικογένεια αυτή καθώς και στην υποάθροιση (Phlomis et al, 2007). Το γένος *Pinus* περιλαμβάνει 110 είδη, με τα μισά να ανήκουν στην υπόκλαση Pinaceae και αποτελούν περίπου το 20% των γυμνόσπερμων ειδών (Rundel et al, 2004). Τα είδη αυτά διαφοροποιούνται σαφώς από τα έλατα, τις ερυθρελάτες, άλλα κωνοφόρα και αγγειόσπερμα λόγω των ειδοποιών χαρακτηριστικών τους: ταχέως αναπτυσσόμενα είδη που αναγεννιέται μετά από διαταραχές τοπίου, άφθονη παραγωγή σπόρων από νεαρή ηλικία, αποτελεσματικοί μηχανισμοί για διασπορά σπόρων σε μεγάλες αποστάσεις και η ικανότητα τους να αποικίζουν σε φτωχά από θρεπτικά στοιχεία εδάφη (Rundel et al, 2004)

Στο γένος *Pinus* ανήκει το είδος *Pinus halepensis* Mill., γνωστό και ως χαλέπιος πεύκη. Αυτό το είδος έχει απασχολήσει ένα κομμάτι της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής. Συγκεκριμένα τα πειραματικά δεδομένα τα οποία αναλύθηκαν στο κεφάλαιο 3, η λήψη τους έγινε από το κωνοφόρο είδος *Pinus halepensis* Mill.

Η χαλέπιος πεύκη είναι το πιο διαδεδομένο είδος πεύκου στη Μεσόγειο και μπορεί να αναπτυχθεί κάτω από διαφορετικές κλιματολογικές συνθήκες (Novak et al, 2014; Garcia de la Serrana, 2015; Heras et al, 2016). Τα δάση αυτού του είδους πεύκου καλύπτουν περίπου 2.500.000 εκτάρια στη λεκάνη της Μεσογείου, κυρίως σε χαμηλά υψόμετρα – κάτω από 500 μέτρα – και κατά μήκος της ακτογραμμής (Mitsopoulos et al, 2013) . Καταλαμβάνει την νοτιότερη περιοχή των μεσογειακών δασών πεύκης και είναι ευρέως διαδεδομένο στο δυτικό τμήμα της Μεσογείου, συμπεριλαμβανομένης της Β. Αφρικής, τις νότιες περιοχές της Γαλλίας, της Ιταλίας, της ανατολικής Ισπανίας, της Ελλάδας και της Μάλτας (Chambel et al, 2013). Επίσης, απαντάται σε παράκτιες περιοχές της Κροατίας, της Αλβανίας και έχουν γίνει δενδροφυτεύσεις χαλέπιου πεύκης και στην Τουρκία, την Ιορδανία, το Ισραήλ, στο Λίβανο και στη Συρία (Chambel et al, 2013).

Η χαλέπιος πεύκη είναι ένα από τα πιο ξηρανθεκτικά είδη (Atzmon et al, 2004; Sprintsin et al, 2018; Hevia et al, 2020), παραδείγματος χάρη στο δάσος Yatir στο Ισραήλ, η ποσότητα νερού που δέχεται το συγκεκριμένο είδος πεύκου είναι ιδιαίτερα χαμηλή - η μέση βροχόπτωση της περιοχής είναι στα 285 mm - και για 6-8 μήνες είναι υπό συνεχόμενη ξηρασία (Klein et al, 2014). Επομένως, η χαλέπιος πεύκη απαντάται ευρέως σε περιοχές που υπόκεινται σε εποχιακό έλλειμα νερού, κυρίως σε μεσογειακές και ημι-άνυδρες συνθήκες σε όλη τη λεκάνη της Δυτικής Μεσογείου (Barreda et al, 2015).

Πίνακας 2.1. Χαρακτηριστικά της χαλέπιου πεύκης - *Pinus halepensis* Mill., συμπεριλαμβανομένου κοινού ονόματος, επιλεγμένων μορφολογικών χαρακτηριστικών, βιογεωγραφική περιοχή και βιότοπο. Οι αριθμοί σχετίζονται με τις συνθήκες που παρατηρούνται τακτικά στο πεδίο (Rundel et al, 2004)

Pinus taxon	Common name	Needle number	Needle length (cm)	Needle longevity (years)	Cone length (cm)	Height (m)	Biogeographic region	Habitat
<i>P. halepensis</i>	Aleppo pine	2(3)	6–12(15)	2	5–12	10–20(25)	Mediterranean Basin	Mediterranean coastal

Η χαλέπιος πεύκη είναι μεσαίου μεγέθους κωνοφόρο δέντρο που φτάνει σε ύψος 20-40 μέτρα (Pereira et al, 2018) και κάποια από τα μορφολογικά χαρακτηριστικά της παρουσιάζονται στον πίνακα 2.1. Το είδος πεύκης αυτό έχει ασημί-γκρί κλαδιά και ανοιχτό πράσινο φύλλωμα, με βελόνες μήκους 6-15 cm και κουκουνάρια μήκους από 5 έως 12 cm (Diamantoglou et al, 1996). Είναι ενδημικό είδος της Μεσογείου και γεωγραφικά είναι ευρέως διαδεδομένο στους βιότοπους της Ισπανίας μέχρι και σε αυτούς της Αλγερίας (Pereira et al, 2018). Στην Νότια Ευρώπη εμφανίζεται σε πολλές χώρες όπως η Ισπανία, Γαλλία, Ιταλία και Ελλάδα ενώ στην Βόρεια Αφρική απαντάται στο Μαρόκο, την Αλγερία και την Τυνησία (Pereira et al, 2018).

Αυτό το είδος πεύκης έχει φυσιολογικά χαρακτηριστικά τα οποία διασφαλίζουν την ανοχή του είδους αυτού στις υδατικές καταπονήσεις, όπως ταχέως αναπτυσσόμενο ριζικό σύστημα και στρατηγική εξοικονόμησης νερού (Pereira et al, 2018). Τα χαρακτηριστικά αυτά επιτρέπουν στην χαλέπιο πεύκη να ευδοκιμεί σε διαφορετικά είδη εδαφών όπου άλλα είδη δέντρων δυσκολεύονται να αναπτυχθούν και γι' αυτό τον λόγο έχει χρησιμοποιηθεί εκτενώς σε προγράμματα αναδάσωσης σε όλη την λεκάνη της μεσογείου τα τελευταία 100 χρόνια (Maestre et al, 2004). Σε περιοχές με

ημίξερης συνθήκες το είδος που επιλέγεται πιο συχνά για αναδασώσεις είναι η χαλέπιος πεύκη και ένα παράδειγμα είναι εκείνο της ανατολικής Ισπανίας όπου η χαλέπιος πεύκη αντιπροσωπεύει το 70% της συνολικής αναδασωμένης περιοχής (Manrique-Alba et al, 2020). Τα χαρακτηριστικά της χαλέπιου πεύκης της επιτρέπουν να χρησιμοποιηθεί ακόμη πιο εκτεταμένα σε μεγάλες μελλοντικές αναδασώσεις

Η ικανότητα ενός φυτικού είδους να εγκλιματίζεται σε διαφορετικές αβιοτικές αποκρίσεις καθορίζεται γενετικά (Baquedano et al, 2008). Έχει τεκμηριωθεί ότι τα φυτικά είδη μπορεί να παρουσιάσουν χαμηλή ή σημαντική ικανότητα εγκλιματισμού (Baquedano et al, 2008). Ο διαφορετικός βαθμός εγκλιματισμού και φαινοτυπικής πλαστικότητας έχουν αποδειχθεί ότι είναι επίσης διαφορετικός και μεταξύ των πληθυσμών ενός είδους (Baquedano et al, 2008). Όσο αφορά την χαλέπιο πεύκη, αρκετές έρευνες υπογραμμίζουν την σημαντική φαινοτυπική πλαστικότητα του είδους αυτού σε σχέση με τα διαφορετικά ανατομικά, αναπαραγωγικά και βλαστικά χαρακτηριστικά, τα οποία διευκολύνουν την προσαρμογή του σε ένα μεγάλο εύρος περιβαλλοντικών συνθηκών, αβιοτικών καταπονήσεων και διαταραχών (Luis et al, 2013). Η υψηλή φαινοτυπική πλαστικότητα του είδους έχει αποδειχθεί από τα χαρακτηριστικά του: αναπαραγωγική αποτελεσματικότητα, αποδοτική πρόσληψη του διαθέσιμου νερού και η αποτελεσματικότητα χρήση νερού (Choury et al, 2016). Παρ' όλους τους μηχανισμούς που έχουν τα κωνοφόρα για την αντιμετώπιση της υδατικής καταπόνησης, σύμφωνα με τον Rosner (2019) μεταξύ των φυτικών ειδών που κινδυνεύουν περισσότερο από την ξηρασία. Τις τελευταίες δεκαετίες παρουσιάστηκε αυξημένη θνησιμότητα σε δάση χαλέπιου πεύκης της νότιας Ισπανίας λόγω ξηρασίας, αν και αυτό το είδος είναι προσαρμοσμένο στην ξηρασία (del Rio et al, 2014).

2.2 Ενεργειακά αποθέματα

Τα δάση αντιπροσωπεύουν περίπου το 90% της παγκόσμιας βιομάζας του άνθρακα και μιλώντας με αριθμούς η βιομάζα των δασών περιλαμβάνει 500 Gt C, ενώ η συνολική συγκέντρωση στην ατμόσφαιρα 750 Gt C (Köerner, 2003). Μέσω της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης όλοι οι φυτικοί οργανισμοί και ιδιαίτερα τα δάση δεσμεύουν μεγάλες ποσότητες ατμοσφαιρικού άνθρακα, και σύμφωνα με αυτό μια σημαντική μείωση της έκτασης των δασών του πλανήτη επηρεάζει άμεσα την συγκέντρωση του CO₂. Το γεγονός αυτό καθιστά την συγκέντρωση το ατμοσφαιρικού άνθρακα ευαίσθητη στην καταστροφή των δασών και ενδεχομένως και στην αύξηση των δασών. Για παράδειγμα, αν υπάρξει μείωση της δασικής έκτασης, ο ατμοσφαιρικός άνθρακας θα

δεσμεύεται με μειωμένο ρυθμό από τους φυτικούς οργανισμούς, και εν τέλει θα προκύψει η αύξηση του στην ατμόσφαιρα. Στην αντίθετη περίπτωση, θεωρητικά, προστατεύοντας τα υπάρχοντα δάση και αυξάνοντας την έκτασή τους, το ατμοσφαιρικό CO₂ θα μειώνεται αφού θα δεσμεύεται από τους φυτικούς οργανισμούς.

Σημαντικό δυναμικό αποθήκευσης άνθρακα σε βιομάζα έχουν τα εύκρατα δάση – τα οποία απαντώνται σε γεωγραφικά πλάτη που κυμαίνονται από 25° έως 50° και περιλαμβάνουν δάση φυλλοβόλων, κωνοφόρων, πλατύφυλλων, μικτά δάση και τροπικά δάση (Smith, 2020). Ανάμεσα στα εύκρατα δάση, τα πιο παραγωγικά ορίζονται αυτά των πεύκων (Peihl et al, 2006). Τα δέντρα διακρίνονται από τους υπόλοιπους λειτουργικούς φυτικούς τύπους (PFTs) για το υψηλό ποσοστό ετεροτροφικού ιστού (π.χ. ξύλο), γεγονός που καθιστά τα δέντρα να έχουν υψηλότερες απαιτήσεις σε άνθρακα ανά φυλλική επιφάνεια (Sala et al, 2011).

Σύμφωνα με τους Sala et al. (2011), περίπου η μισή ξηρή βιομάζα των φυτών αποτελείται από άνθρακα, γεγονός που καθιστά αυτό το θρεπτικό στοιχείο ως το πιο άφθονο στους φυτικούς ιστούς. Οι σημαντικότερες ενώσεις άνθρακα είναι συνήθως οι μη δομικοί υδατάνθρακες (Non structural carbon – NSC), που είτε συσσωρεύονται είτε μειώνονται αναλόγως της σχέσης της φωτοσύνθεσης έναντι της αναπνοής και της ανάπτυξης (Hoch et al, 2003). Επομένως, η συγκέντρωση των μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς των φυτών θεωρείται μέτρο έλλειψης ή πλεονάσματος άνθρακα για την ανάπτυξη τους (Körner, 2003)

2.2.1 Φυσιολογία των φυτών

Για την κατανόηση και την ερμηνεία των δεδομένων αυτής της μεταπτυχιακής διατριβής, η φυσιολογία των φυτών είναι σημείο κλειδί. Η φυσιολογία των φυτών είναι η μελέτη των θεμελιωδών διαδικασιών των φυτών. Οι σημαντικότερες διαδικασίες που θα καθοδηγήσουν την πορεία της διατριβής είναι η φωτοσύνθεση, η αναπνοή, η λειτουργία των στομάτων καθώς και οι αποκρίσεις των φυτών σε περιβαλλοντικές καταπονήσεις.

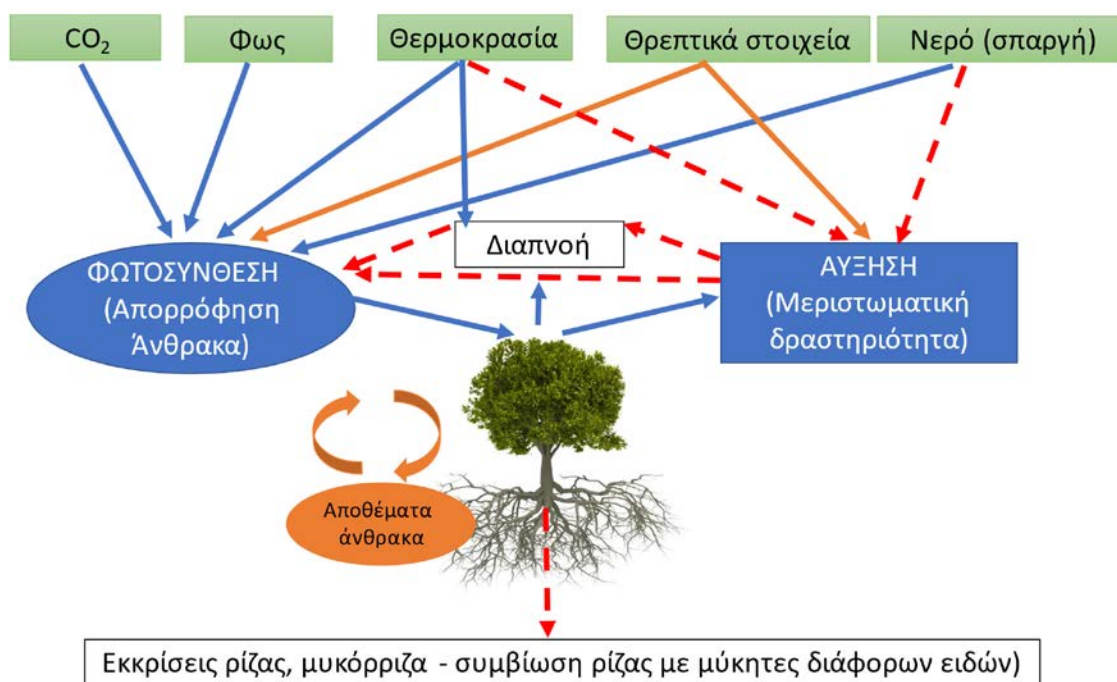
Κατά την διαδικασία της φωτοσύνθεσης, μια ιδιαίτερα πολύπλοκη βιολογική διεργασία, οι φυτικοί οργανισμοί όταν είναι εκτεθειμένοι στο φως χρησιμοποιούν νερό και διοξείδιο του άνθρακα το οποίο δεσμεύουν μέσω των στομάτων και παράγουν χημική ενέργεια δηλαδή την οργανική ουσία.

Όντας τα φυτά ετερότροφοι οργανισμοί, παράγουν μέσω της φωτοσύνθεσης, τους υδατάνθρακες που χρησιμοποιούν για τις βασικές τους λειτουργίες και την ανάπτυξη τους.

Στόματα ονομάζονται μικρές οπές στην επιφάνεια των φυτών που επιτρέπουν την επικοινωνία τους με το περιβάλλον και πιο συγκεκριμένα γίνονται ανταλλαγές αερίων μέσω αυτών. Σημαντική παράμετρος για την λειτουργία της φωτοσύνθεσης είναι τα στόματα να είναι ανοικτά. Οι βασικοί παράγοντες που επηρεάζουν το άνοιγμα των στομάτων και την αφομοίωση του άνθρακα είναι η ατμοσφαιρική συγκέντρωση CO₂, η διαθεσιμότητα ύδατος και φωτός, η θερμοκρασία και το έλλειμα κορεσμού του αέρα.

Οι υδατάνθρακες που παράγονται με την διαδικασία της φωτοσύνθεσης, κινούνται διαμέσου των αγγείων με την λειτουργία της διαπνοής. Η διαπνοή ουσιαστικά είναι η απώλεια ύδατος σε μορφή υδρατμών. Οι περισσότεροι υδρατμοί, περίπου το 90% ή και περισσότερο, διαφεύγουν μέσω των στομάτων, ενώ ένα μικρό ποσοστό από αυτούς περνά μέσα από την επιδερμίδα των φύλλων και της εφυμενίδας – στρώμα από κηρούς που καλύπτει την επιδερμίδα - και ένα μέρος διαφεύγει από τον φλοιό του κορμού και των κλαδιών (Pallardy, 2008)

Στην εικόνα 2.3 παρουσιάζονται οι περιβαλλοντικοί παράγοντες και πώς επηρεάζουν τις λειτουργίες των φυτών. Το φως και τη συγκέντρωση ατμοσφαιρικού CO₂ επηρεάζουν την παραγωγή υδατανθράκων από την φωτοσύνθεση, ενώ οι παράγοντες νερό, θερμοκρασία και θρεπτικά συστατικά επηρεάζουν και την παραγωγή υδατανθράκων αλλά και τις αποθήκες άνθρακα. (Fatichi et al, 2013).



Εικόνα 2.3. Η ανάπτυξη των φυτών όπως διαμορφώνεται στα τρέχοντα Δυναμικά Μοντέλα Παγκόσμιας Βλάστησης (DGVMs, μπλε βελη) και βασίζεται σε εμπειρικά στοιχεία (Επιπρόσθετα κόκκινα διακεκομμένα βέλη). Τα πορτοκαλί βέλη δείχνουν την ροή των θρεπτικών στοιχείων και πως επηρεάζουν την ανάπτυξη και τα αποθέματα άνθρακα που περιλαμβάνονται σε ένα υποσύνολο άλλων μοντέλων. (Fatichi et al, 2013)

2.2.2 Μη δομικοί υδατάνθρακες (Non-structural carbohydrates – NSC)

Οι υδατάνθρακες είναι τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης και πιο συγκεκριμένα είναι ενώσεις αποθηκευμένης πρωτογενούς ενέργειας και αποτελούν την βάση των περισσότερων οργανικών ουσιών που βρίσκονται στα φυτά (Pallardy, 2008). Είναι οι σημαντικότερες ενώσεις των φυτικών οργανισμών καθώς είναι τα κύρια συστατικά των κυτταρικών τοιχωμάτων, τα βασικά στοιχεία της σύνθεσης λιπιδίων και πρωτεϊνών, απαραίτητα στοιχεία για την λειτουργία της διαπνοής και αποτελούν απόθεμα άνθρακα (Pallardy, 2008). Οι μη δομικοί υδατάνθρακες είναι ποσοτικά οι σημαντικότερες ενώσεις αποθηκευμένου άνθρακα (Hoch et al, 2003)

Οι μη δομικοί υδατάνθρακες παίζουν καθοριστικό ρόλο στην ανακύκλωση άνθρακα στα δασικά οικοσυστήματα (Yang et al, 2016). Συγκεκριμένα, οι ενώσεις αυτές ενεργούν ως απόθεμα ενέργειας όταν ο ρυθμός της φωτοσύνθεσης είναι ανεπαρκής, επιτρέποντας την επιβίωση των φυτών όταν καταπονούνται καθώς και την επαναφορά τους μετά από τις καταπονήσεις (Yang et al, 2016). Τα φυτά που αναπτύσσονται σε βιότοπους με χαμηλές θερμοκρασίες ή έλλειμα νερού

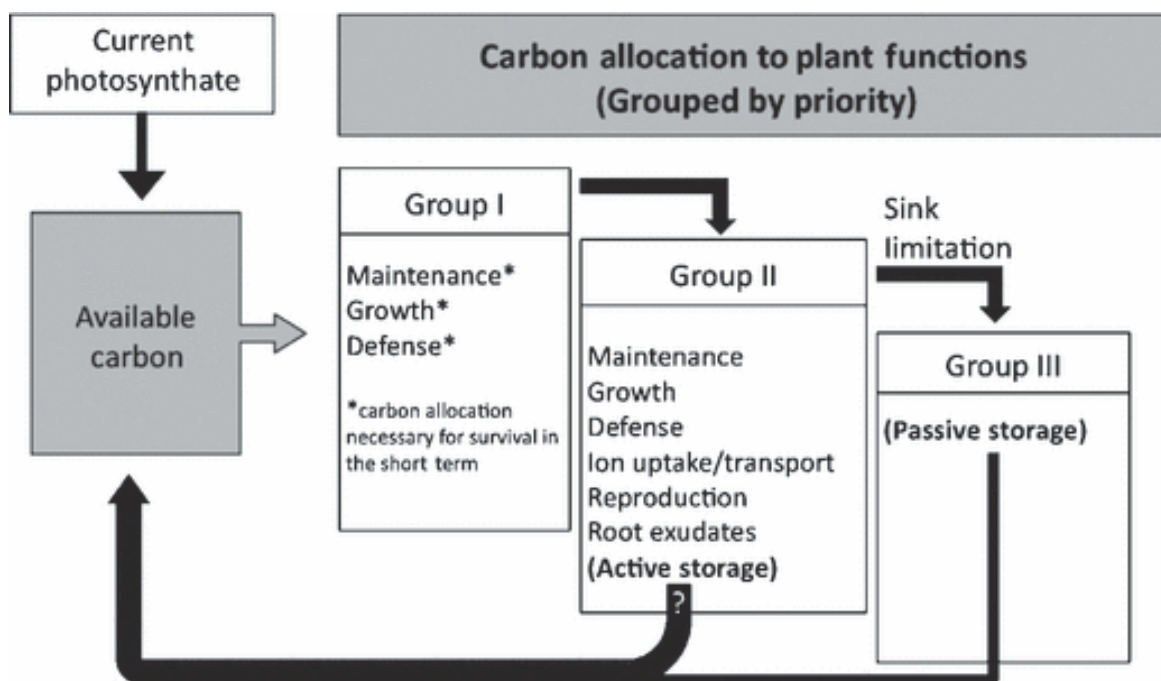
γενικά παρουσιάζουν υψηλές συγκεντρώσεις μη δομικών υδατανθράκων (Reyers-Bahamonde et al, 2021). Επομένως η ολοκληρωμένη κατανόηση της διακύμανσης των μη δομικών υδατανθράκων σε περιβαλλοντικές καταπονήσεις είναι σημαντική για την πρόβλεψη του κύκλου άνθρακα πως θα είναι στο μέλλον ως μέρος της προσπάθειας αντιμετώπισης της παγκόσμιας κλιματικής αλλαγής (Yang et al, 2016).

Οι μη δομικοί υδατάνθρακες αποτελούνται από τα σάκχαρα και το άμυλο, και διαδραματίζουν βασικό ρόλο στη ζωή των φυτών. Όπως έχει αναφερθεί και στο κεφάλαιο 2.2.1, ο ατμοσφαιρικός άνθρακας εισέρχεται διαμέσου των ειδικών κυττάρων – στόματα –, δεσμεύεται και μέσω της λειτουργίας της φωτοσύνθεσης μετατρέπεται σε υδατάνθρακα. Οι υδατάνθρακες αυτοί είτε μεταφέρονται ως σάκχαρα στους ιστούς του φυτικού οργανισμού όπου χρειάζονται είτε αποθηκεύονται προσωρινά σε μορφή αμύλου ή σακχάρων (Cui et al, 2019). Οι ενώσεις αυτές διανέμονται από τα φύλλα όπου παράγονται σε διάφορους ιστούς του φυτού για την ανάπτυξη, τον μεταβολισμό, την αποθήκευση, την άμυνα και την αναπαραγωγή των φυτών (Körner, 2003).

Το άμυλο είναι ωσμωτικά αδρανές και γι' αυτό δεν έχει άλλη λειτουργία πέρα από το να συσσωρεύεται στους αποθηκευτικούς ιστούς. Σε αντίθεση, τα σάκχαρα είναι ωσμωτικά ενεργά και γι' αυτό πέρα από το να συσσωρεύονται στους αποθηκευτικούς ιστούς, έχουν σημαντικό ρόλο στην διατήρηση της κυτταρικής ακεραιότητας και της λειτουργίας των αγγείων. (Piper et al, 2020). Το άμυλο μαζί με τα σάκχαρα και κάποιες άλλες ενώσεις άνθρακα και ανόργανα ιόντα, εμπλέκονται στην μεταφορά σήματος (Signaling), την ανεκτικότητα στις χαμηλές θερμοκρασίες, στην διατήρηση της σπαργής των κυττάρων, στην μεταφορά οργανικών στοιχείων στο φλοιώμα και πιθανόν στην επισκευή του ξυλώματος (Martínez-Vilalta et al, 2016)

Οι μη δομικοί υδατάνθρακες παρέχουν ενέργεια για την λειτουργία της αναπνοής και της ανάπτυξης, όταν το ενεργειακό ισοζύγιο είναι αρνητικό (Martínez-Vilalta et al, 2016). Δηλαδή όταν η ζήτηση άνθρακα υπερέρχει της φωτοσυνθετικής παραγωγής άνθρακα. Με λίγα λόγια όταν οι παραγόμενοι υδατάνθρακες ενός φυτικού οργανισμού δεν είναι επαρκείς λόγω μειωμένης φωτοσυνθετική ικανότητας, τότε οι μη δομικοί υδατάνθρακες υπόκεινται στην υδρόλυση και μετακινούνται στο σημείο όπου υπάρχει έλλειψη ενέργειας. Έτσι, οι μη δομικοί υδατάνθρακες είτε αποθηκεύονται είτε μειώνονται αναλόγως της ζήτησης και της προσφορά άνθρακα, δηλαδή αναλόγως της ανάπτυξη έναντι της φωτοσύνθεσης (Hoch et al, 2003).

Η αποθήκευση του άνθρακα συμβαίνει ενεργά ή παθητικά στους φυτικούς οργανισμούς. Η ενεργή αποθήκευση άνθρακα συμβαίνει όταν ο άνθρακας αποθηκεύεται εις βάρος της ανάπτυξης ή άλλων φυτικών λειτουργιών ενώ η παθητική αποθήκευση συμβαίνει όταν η προσφορά άνθρακα είναι μεγαλύτερη από την ζήτηση για τις διάφορες λειτουργίες (εικόνα 2.4) (Wiley et al, 2012).



Εικόνα 2.4. Κατανομή άνθρακα για τις λειτουργίες των φυτών – κατανεμημένα αναλόγως προτεραιότητας. Στην ομάδα I, περιλαμβάνονται οι λειτουργίες για την επιβίωση του φυτού. Στην ομάδα II περιλαμβάνονται διαδικασίες που δεν είναι άμεσα απαραίτητες για την επιβίωση του φυτού αλλά ενδέχεται να επηρεάσουν την επιβίωση μακροπρόθεσμα. Τέλος, όταν οι λειτουργίες της ομάδας II είναι κορεσμένες από υδατάνθρακες τότε ο άνθρακας αποθηκεύεται παθητικά – ομάδα III. (Wiley et al, 2012)

Η επιβίωση των φυτικών οργανισμών στηρίζεται στην συσσώρευση υδατανθράκων κατά την βλαστική περίοδο (Pallardy, 2008). Τα αειθαλή είδη χρησιμοποιούν κάποια ποσότητα από τους αποθηκευμένους υδατάνθρακες κατά την πρώιμη βλαστική περίοδο καθώς επίσης είναι ιδιαίτερα σημαντικοί για την αναγέννηση φυτών μετά από κλάδεμα των κλαδιών και μετά από αποξήρανση των οφθαλμών λόγω παγετού (Pallardy, 2008). Επιπλέον, η αποθήκευση υδατανθράκων είναι ιδιαίτερα σημαντική στα μακρόβια φυτά, για την αντιμετώπιση συνθηκών που μειώνουν την

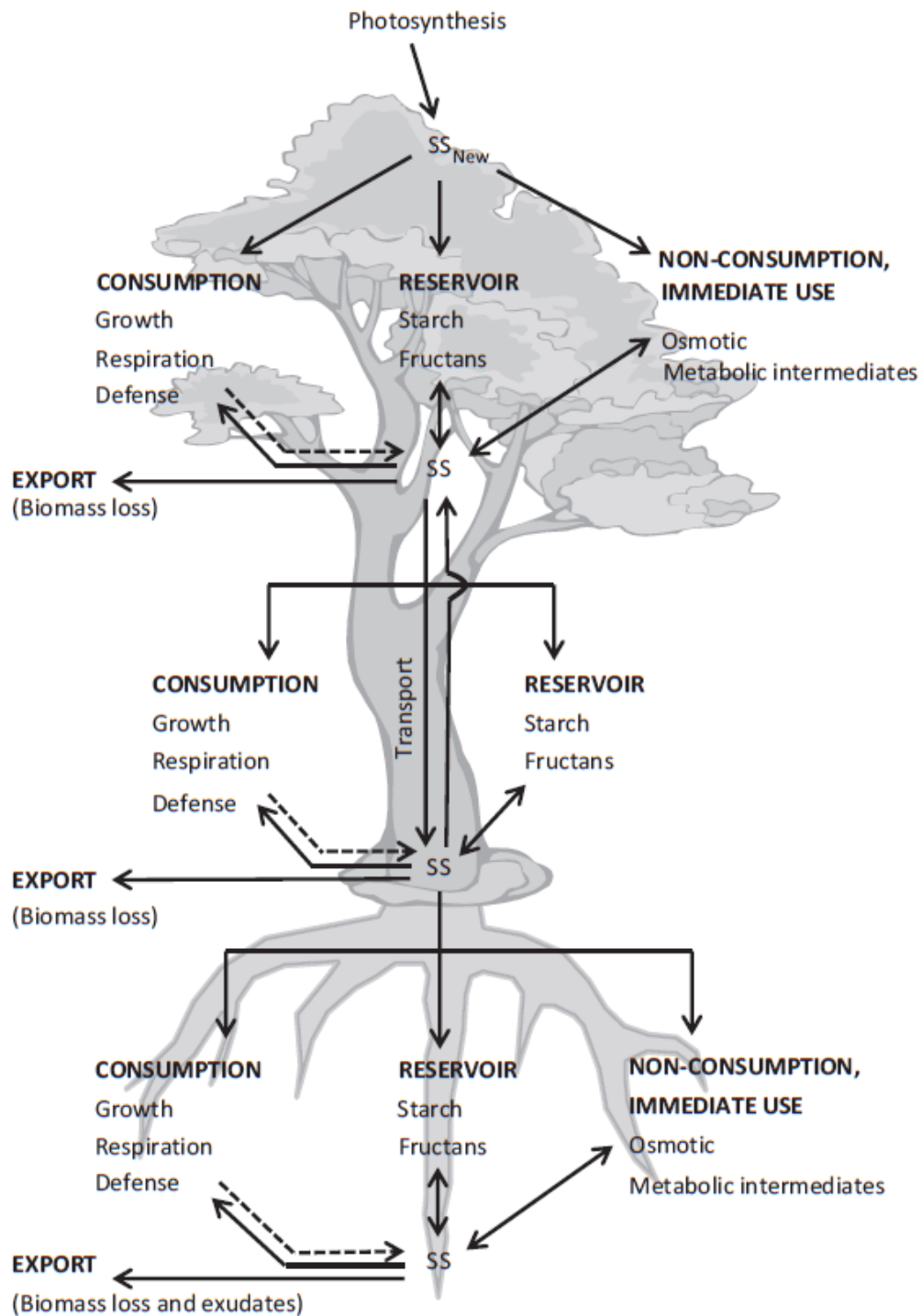
εισροή άνθρακα, συμπεριλαμβανομένης της σκιάς, της ξηρασίας, φυτοφάγων ζώων και των πυρκαγιών (Martínez-Vilalta et al, 2016).

Σύμφωνα με τους Lloret et al. (2018), σε μέσες συνθήκες οι μη δομικοί υδατάνθρακες δεν εξαντλούνται ποτέ πλήρως επειδή μια ορισμένη συγκέντρωση σακχάρων απαιτείται για την διατήρηση των άμεσων λειτουργιών των φυτών – ωσμωρύθμιση και μεταφορά σήματος (Signaling). Βέβαια, στα εύκρατα δάση, οι μη δομικοί υδατάνθρακες μπορεί να εξαντληθούν την περίοδο του χειμώνα είτε γιατί οι φωτοσυνθετικοί ιστοί είναι ανενεργοί είτε απορρίφθηκαν (Hoch et al, 2003). Η πρώτη περίπτωση αφορά τα αειθαλή φυτά ενώ στην δεύτερη περίπτωση οι μη δομικοί υδατάνθρακες απορρίπτονται από τα φύλλα που ρίχνουν τα φυλλοβόλα δέντρα κατά την διάρκεια του χειμώνα. Από την άλλη πλευρά, οι μη δομικοί υδατάνθρακες μπορεί να παρουσιάσουν έλλειψη στην περίοδο της μέγιστης ανάπτυξης (άνοιξη ή αρχές καλοκαιριού) γιατί η ζήτηση άνθρακα μπορεί να υπερβεί της προσφοράς υδατανθράκων που παράγονται με την φωτοσύνθεση (Hoch et al, 2003).

Οι υδατάνθρακες συσσωρεύονται σε διάφορους ιστούς και όργανα: στους οφθαλμούς, στα φύλλα, τους βλαστούς, στον κορμό, στις ρίζες, στους σπόρους και στους καρπούς, καθώς και στα αγγεία (Pallardy, 2008). Οι Martínez-Vilalta και άλλοι (2016) συγκέντρωσαν δεδομένα από 121 μελέτες για 177 φυτικά είδη και τα αποτελέσματα έδειξαν ότι κατά μέσο όρο οι μη δομικοί υδατάνθρακες αντιστοιχούσαν στο 10% της ξηρής βιομάζας των φυτών, με μεγαλύτερη συγκέντρωση στα φύλλα και χαμηλότερη στον κορμό, ενώ οι ρίζες είχαν ενδιάμεσες συγκεντρώσεις. Τα φύλλα είναι η βασική πηγή άνθρακα για τα δέντρα, ενώ τα βασικά αποθηκευτικά όργανα άνθρακα είναι τα κλαδιά, ο κορμός και οι ρίζες (Zhang et al 2021).

Παρόλο που ο κορμός έχει χαμηλότερες συγκεντρώσεις μη δομικών υδατανθράκων από τις ρίζες, αποτελεί μαζί με τα κλαδιά και τα φύλλα τον κύριο αποθηκευτικό ιστό. Ο κορμός, τα κλαδιά και τα φύλλα παράγουν περισσότερους υδατάνθρακες από το συνολικό ξηρό βάρος του δέντρου σε σχέση με τις ρίζες (Pallardy, 2008). Βέβαια η αναλογική κατανομή των υδατανθράκων στο υπέργειο και στο υπόγειο μέρος των δέντρων είναι μια συνάρτηση της ηλικίας των δέντρων επειδή ο λόγος ρίζας προς βλαστό μειώνεται σταδιακά με την αύξηση της ηλικίας (Pallardy, 2008).

Οι μη δομικοί υδατάνθρακες εμπλέκονται άμεσα ή έμμεσα σε όλες τις λειτουργίες πρωτογενούς και δευτερογενούς μεταβολισμού των φυτικών οργανισμών και μερικές από αυτές τις λειτουργίες όπως η ανάπτυξη περιλαμβάνουν μια σειρά από μεμονωμένες διαδικασίες οι οποίες επηρεάζονται από τα περιβαλλοντικά ερεθίσματα, λόγω χάρη η ξηρασία (Hartman et al, 2016). Στη εικόνα 2.5 παρουσιάζεται η κατανομή των μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς ενός δέντρου και τις φυτικές λειτουργίες που σχετίζονται με την κατανομή αυτών. Με την λειτουργία της φωτοσύνθεσης στην κόμη του φυτού παράγονται τα διαλυτά σάκχαρα (SS – Soluble Sugars), τα οποία είτε καταναλώνονται για κάποιες από τις βασικές λειτουργίες του φυτού: την αύξηση, την αναπνοή και την άμυνα προς τις διάφορες ασθένειες ή προσβολές είτε συσσωρεύονται και αποθηκεύονται στου διάφορους ιστούς. Τα διαλυτά σάκχαρα κινούνται διαμέσου του αγωγού ιστού και συγκεκριμένα του φλοιώματος, προς τα κλαδιά, τον κορμό και την ρίζα για να καταναλωθούν για τις λειτουργίες που προαναφέρθηκαν, να συσσωρευτούν ως άμυλο (ST) ή να χρησιμοποιηθούν άμεσα στην ώσμωση ή ως ενδιάμεσοι μεταβολίτες.



Εικόνα 2.5. Οι κύριοι ρόλοι και οι λειτουργίες των μη δομικών υδατανθράκων (NSC), στα διάφορα φυτικά όργανα. Τα διαλυτά σάκχαρα (SS) παράγονται με την λειτουργία της φωτοσύνθεσης και μετακινούνται στα όργανα του φυτού για άμεση χρήση στις διάφορες λειτουργίες: ανάπτυξη, αναπνοή, άμυνα προς τις διάφορες προσβολές. (Martínez-Vilalta et al, 2016)

Οι συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων στα δέντρα ποικίλουν ανάλογα με την εποχή και τον φυτικό ιστό (Hoch et al, 2003; Zhang et al, 2021). Οι χαμηλότερες τιμές υδατανθράκων θα παρατηρηθούν σε δύο περιόδους. Πρώτον, κατά τον λήθαργο όπου οι φωτοσυνθετικοί ιστοί είτε αποκόπτονται στην περίπτωση των φυλλοβόλων είτε είναι ανενεργοί στην περίπτωση των αιθαλή φυτών. Δεύτερον, κατά την βλαστική περίοδο όταν η ανάπτυξη είναι στον μέγιστο βαθμό, δηλαδή την άνοιξη και στις αρχές του καλοκαιριού όπου η ζήτηση άνθρακα πιθανόν να υπερέχει της προσφοράς (Hoch et al, 2003). Επομένως, οι μετρήσεις των συγκεντρώσεων των μη δομικών υδατανθράκων στους φυτικούς ιστούς, εξαρτώνται σε μεγάλο βαθμό από την στιγμή της δειγματοληψίας και τους ιστούς από τους οποίους θα γίνει η δειγματοληψία. Η καλύτερη στιγμή για την λήψη των δειγμάτων είναι όταν η ανάπτυξη είναι πιο ενεργή, δηλαδή στα μέσα του καλοκαιριού (Wang et al, 2018).

Τις τελευταίες δεκαετίες, σύμφωνα με τον Hartman et al. (2016), στο επίκεντρο των βιβλιογραφικών ανασκοπήσεων ήταν η δυναμική των μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς των δέντρων και των θάμνων, ωστόσο οι πρόσφατες μελέτες τονίζουν την δυσκολία της ακριβούς μέτρησής τους στους ιστούς των φυτών. Αυτή η δυσκολία περιορίζει τον τρόπο ποσοτικής σύγκρισης των αλλαγών των μη δομικών υδατανθράκων με τις διακυμάνσεις άλλων στοιχείων άνθρακα. Μόνο λίγες μελέτες έχουν διερευνήσει τις διακυμάνσεις του άνθρακα συμπεριλαμβανομένης της αύξησης, της αναπνοής και της αποθήκευσης.

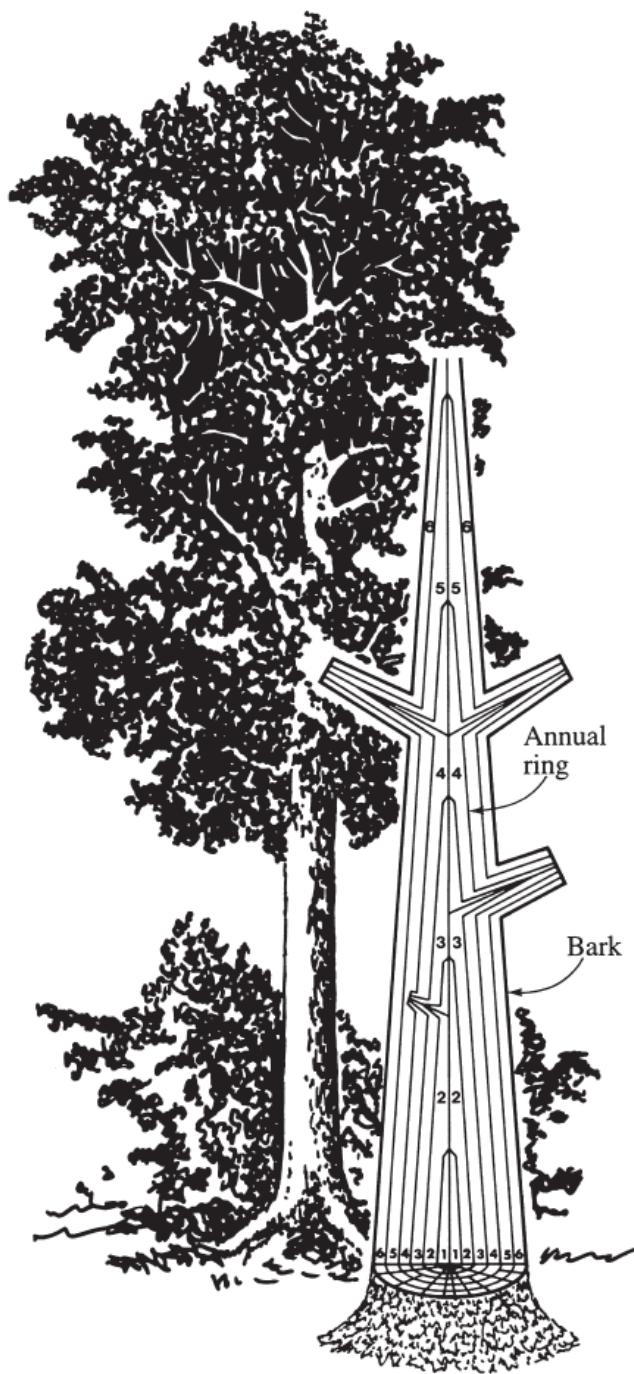
2.2.3 Φυσιολογία γυμνόσπερμων

Τα γυμνόσπερμα είδη, εκτός από ορισμένα, είναι αιθαλή. Η κόμη τους στηρίζεται από τον κορμό. Ο κορμός πέρα από την παροχή στήριξης, λειτουργεί και ως αποθηκευτικός χώρος νερού και υδατανθράκων. Επιπλέον, μέσω του κορμού μεταφέρονται νερό και ιχνοστοιχεία από την ρίζα προς την κόμη, ενώ με αντίθετη πορεία μεταφέρονται ορμόνες και υδατάνθρακες από τα τμήματα του δέντρου από όπου παράχθηκαν προς στα τμήματα όπου θα αποθηκευτούν ή θα χρησιμοποιηθούν για την ανάπτυξη του δέντρου. (Pallardy , 2008)

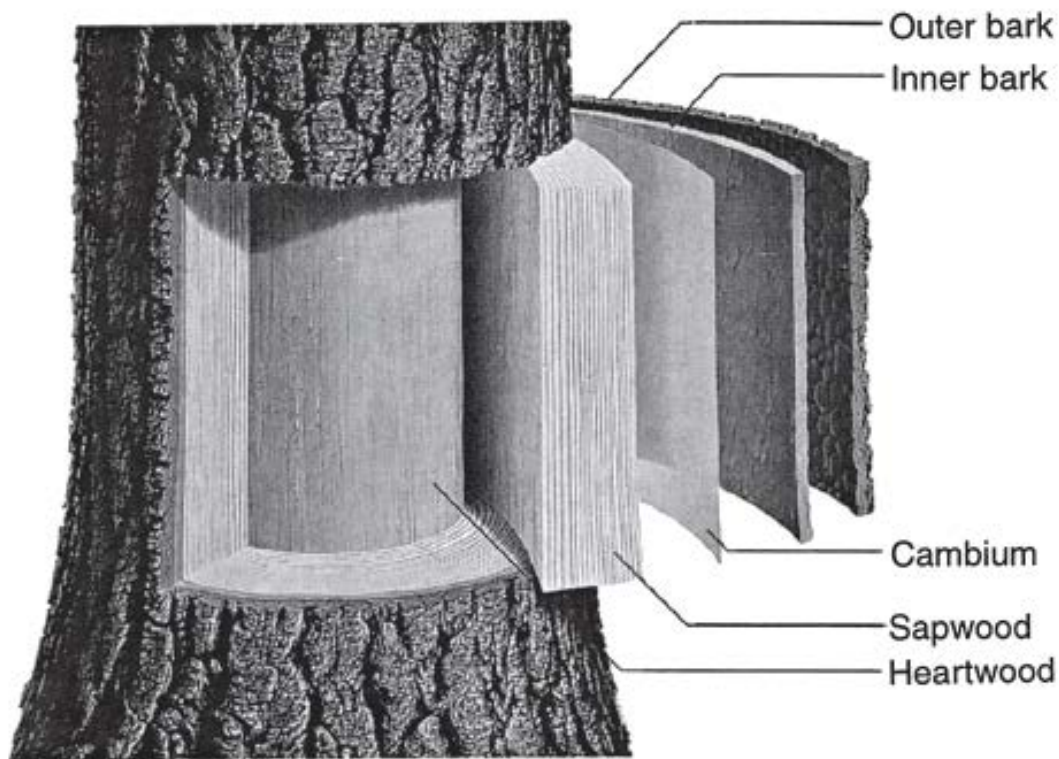
Ένας ώριμος κορμός δέντρου αποτελείται συνήθως από μια κωνική στήλη ξυλώματος η οποία αποτελείται από μια σειρά ετήσιων προσαυξήσεων (εικόνα 2.4), οι λεγόμενοι δακτύλιοι οι οποίοι φαίνονται σε μια οριζόντια τομή του κορμού. Στην κορυφή του κορμού και στην κορυφή κάθε

κλαδιού βρίσκονται τα σημεία όπου γίνεται η ανάπτυξη. Μεταξύ του φλοιού και του ξυλώματος του κορμού, των κλαδιών και των βασικών ριζών υπάρχει το κάμβιο, ο μεριστωματικός ιστός που είναι υπεύθυνος για την κατά πάχος αύξηση (εικόνα 2.5). (Pallardy, 2008).

Το ξύλωμα και το φλοίομα αποτελούν τον αγωγό ιστό ο οποίος είναι υπεύθυνος για τη μεταφορά του νερού και των θρεπτικών ουσιών στα φυτά. Το ξύλωμα συνίσταται από νεκρά αγωγά στοιχεία. Συγκεκριμένα στα γυμνόσπερμα άρα και στα πεύκα το ξύλωμα αποτελείται από τις τραχειίδες. Διαμέσου των τραχειίδων μεταφέρεται το νερό και τα θρεπτικά στοιχεία με ανοδική πορεία, από τις ρίζες προς το υπέργειο τμήμα των δέντρων. Αυτή η ανοδική πορεία που συμβαίνει στο ξύλωμα γίνεται χωρίς την ενεργό συμμετοχή του φυτού, αλλά χάρη στις διαφορές υδατικού δυναμικού που αναπτύσσονται μεταξύ των διαφόρων σημείων του φυτού. Σε αντίθεση, το φλοίομα απαρτίζεται από ζωντανά στοιχεία και η μετακίνηση των προϊόντων της φωτοσύνθεσης δεν γίνεται παθητικά όπως συμβαίνει στο ξύλωμα. Η καθοδική πορεία των φωτοσυνθετικών προϊόντων στο φλοίομα εξαρτάται από την ουσιαστική συμβολή και τον αποτελεσματικό έλεγχο που ασκείται από τον ίδιο τον φυτικό οργανισμό. (Δεληβόπουλος, 1994)



Εικόνα 2.6 Κάθετη τομή κορμού δέντρου που δείχνει το μοτίβο ετήσιων προσαυξήσεων καθώς και τους ετήσιους δακτυλίους. (Pallardy, 2008)



Εικόνα 2.7 Γενικευμένη δομή ενός κορμού δέντρου που δείχνει τους κυριότερους ιστούς, συμπεριλαμβανομένου του εξωτερικού φλοιού, του κάμβιου, του σομού και του εγκάρδιου ξύλου. (Pallardy, 2008)

2.3 Περιβαλλοντικές καταπονήσεις

Οι οργανισμοί έχουν ένα όριο βιολογικής δραστηριότητας πέραν του οποίου, η φυσιολογία τους ή το αναπαραγωγικό τους σύστημα δεν μπορεί να αντιμετωπίσουν την δεδομένη περιβαλλοντική κατάσταση (Körner, 2012). Σύμφωνα με τον Βερεσόγλου (2010), η εξάπλωση και η αφθονία των οργανισμών εξαρτάται πρωτίστως από τις τιμές των διάφορων αβιοτικών παραγόντων - όπως η ηλιακή ακτινοβολία, τα θρεπτικά στοιχεία, η θερμοκρασία, η σχετική υγρασία, η αλατότητα, το pH του εδάφους, η οργανική ουσία- και ο κάθε οργανισμός μπορεί να ευδοκιμήσει σε ένα συγκεκριμένο εύρος τιμών για κάθε αβιοτικό παράγοντα. Συμπερασματικά, ένας πληθυσμός για να υπάρχει σε μια περιοχή θα πρέπει να μπορεί να ανεχθεί τις ακραίες τιμές- είτε ψηλές είτε χαμηλές- κάθε αβιοτικού παράγοντα.

Πέρα από το εύρος τιμών που μπορεί να ανεχθεί ο κάθε οργανισμός, παραδείγματα περιβαλλοντικών καταπονήσεων είναι η υπερβολικά ψηλή ή απουσία της ηλιακής ακτινοβολίας, η έλλειψη νερού λόγω μειωμένων κατακρημνισμάτων ή επειδή τα φυτά δεν έχουν νερό σε διαθεσιμότητα λόγω της ψηλής του αλατότητας ή επειδή είναι παγωμένο. Ο Körner (2012) λέει ότι η έντονη καταπόνηση δεν είναι κάτι σύνηθες γιατί τα περισσότερα είδη φτάνουν σε ένα εύρος ορίων όπου οι ζωτικές διαδικασίες επιβραδύνονται και με αυτό τον τρόπο η καταστροφή τους είναι σπάνια.

Η αντίληψη των περιβαλλοντικών καταπονήσεων από τους φυτικούς οργανισμούς γίνεται με την διαδικασία της διακίνησης σημάτων. Η διακίνηση των σημάτων είναι μια σημαντική λειτουργία των οργανισμών, κατά την οποία αποκρίνονται σε εξωγενείς ή ακόμη και σε ενδογενείς παράγοντες. Οι οργανισμοί για να αποκριθούν σε αυτούς τους παράγοντες χρειάζονται ένα ερέθισμα, για παράδειγμα ελλιπή ηλιακή ακτινοβολία, παθογόνα, άνεμο, μη διαθέσιμο νερό κ.ά. Το κάθε ερέθισμα μπορεί να σηματοδοτήσει μορφογενετική έκφραση, μεταβολική δραστηριότητα, φαινοτυπικές τροποποιήσεις ή αντιμετώπιση καταπονήσεων. Το ερέθισμα αυτό για να προκαλέσει μια από αυτές τις δραστηριότητες, γίνεται αντιληπτό από υποδοχείς-πρωτεΐνες στα κύτταρα των οργανισμών και μεταβιβάζεται το σήμα στον τελικό δέκτη. (Κωσταντινίδου, 2003).

Στο παράδειγμα της μειωμένης εδαφικής υγρασίας, ο φυτικός οργανισμός αντιλαμβάνεται το ερέθισμα στα ριζικά τριχίδια και διαμέσου των κυττάρων μεταφέρεται σήμα προς το φύλλωμα. Ο οργανισμός αντιμετωπίζει αυτό τον εξωγενή παράγοντα κλείνοντας τα στόματα, για να περιορίσει την απώλεια νερού μέσω της εξατμισοδιαπνοής (Κωσταντινίδου, 2003). Κλείνοντας τα στόματα, αυτόματα σταματά η εισροή ατμοσφαιρικού άνθρακα με αποτέλεσμα να μειώνεται η φωτοσύνθεση. Η μείωση της φωτοσύνθεσης που προκύπτει από το κλείσιμο των στομάτων λόγω υδατικής καταπόνησης παρατηρήθηκε από διάφορους ερευνητές σε μελέτες που έγιναν από το 2016 μέχρι το 2018 στα είδη: οσπρίων, ξηρών φασολιών, αγγουριών και ρεβιθιών (Cui et al, 2019)

Σύμφωνα με τους Fattichi et al. (2013) η επίδραση των καταπονήσεων – υδατική, θερμοκρασίας, φωτός, διοξειδίου του άνθρακα – στους φυτικούς οργανισμούς έχει κάποια κοινά χαρακτηριστικά. Τα φυτά θέτουν ως προτεραιότητα την αποθήκευση μη δομικών υδατανθράκων ενώ αναστέλλουν την ανάπτυξη τους. Η συσσώρευση μη δομικών υδατανθράκων προέχει για τα φυτά γιατί διατηρεί

την ακεραιότητα του υδραυλικού συστήματος και μπορούν να διακινούνται τα σήματα (Signaling) διαμέσου των κυττάρων τους.

2.3.1. Υδατική καταπόνηση

Η υδατική καταπόνηση προκαλείτε από έλλειψη νερού, αυξημένη αλατότητα ή παγετό όπου το νερό δεν είναι διαθέσιμο για τα φυτά. Η έλλειψη νερού θεωρείται ο κύριος περιοριστικός παράγοντας για την εξάπλωση, την επιβίωση και την ανάπτυξη φυτών κυρίως σε οικοσυστήματα περιορισμένα σε νερό, ένα γεγονός που μπορεί να γίνει ακόμη πιο έντονο σύμφωνα με τις προβλέψεις για την κλιματική αλλαγή (Baquendano et al. 2008; Vilagrosa et al, 2012; Gonzalez-Casares et al, 2016). Στην Μεσόγειο, όπου παρουσιάζονται μήνες χωρίς βροχόπτωση η υδατική καταπόνηση είναι ο κύριος περιοριστικός παράγοντας για την ζωή των φυτών (Villar et al, 1999).

Η έλλειψη νερού στο έδαφος, επιφέρει πτώση του ωσμωτικού δυναμικού του εδάφους, που όταν κατέλθει σε χαμηλότερες τιμές από αυτές των φυτών προκαλείται ωσμωτική καταπόνηση στα κύτταρα, δηλαδή δυσχέρεια απορρόφησης νερού από το έδαφος και αύξηση της συγκέντρωσης ανόργανων ιόντων στο κύτταρο σε τοξικά επίπεδα (Κωνσταντινίδου, 2003). Η υδατική καταπόνηση μπορεί να προκύψει πέρα από το χαμηλό υδατικό δυναμικό του εδάφους, από αργή απορρόφηση νερού από το φυτό, ταχεία απώλεια νερού διαμέσου των στομάτων, ή συχνότερα με τον συνδυασμό των τριών αυτών παραγόντων (Pallardy, 2008).

Η υδατική καταπόνηση προκαλεί ένα ευρύ φάσμα μορφολογικών και φυσιολογικών τροποποιήσεων που επηρεάζουν αρνητικά την αύξηση και την παραγωγικότητά των φυτών (Ullah et al, 2018). Οι συνολικές επιδράσεις της υδατικής καταπόνησης εξαρτώνται κυρίως από το είδος του φυτού, τον γονότυπό του, την ηλικία του, το μέγεθος του καθώς και την διάρκεια και την ένταση της καταπόνησης (Gall et al, 2015). Γενικά η υδατική καταπόνηση περιορίζει την αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών, το ξηρό βάρος των φύλλων και των κλαδιών, τον δείκτη φυλλικής επιφάνειας, τον αριθμό των οφθαλμών, την κόμη των φυτών καθώς και την ανάπτυξη της ρίζας (Ullah et al, 2018).

Τα φυτά έχουν αναπτύξει ένα ευρύ φάσμα μορφολογικών και λειτουργικών μηχανισμών για να προσαρμοστούν στην ξηρασία. Ωστόσο, εάν η πίεση των κυττάρων του ξυλώματος αυξηθεί πολύ,

μπορεί να προκύψουν εμβολή στα κύτταρα, σπηλαιώση του ξυλώματος, και τελικά υδραυλική κατάρρευση (Vilagrosa et al, 2012).

Όπως έχει αναφερθεί και στο κεφάλαιο 2.2.3, το νερό μετακινείται διαμέσου του ξυλώματος με ανοδική πορεία από την ρίζα προς τα φύλλα λόγω αρνητικής πίεσης, και η αιτία της αρνητικής πίεσης είναι η διαπνοή στην κορυφή των αγγείων. Στην περίπτωση της ξηρασίας η διαπνοή γίνεται πιο έντονη και η περιεκτικότητα του νερού στο έδαφος είναι ιδιαίτερα χαμηλή, γεγονός που αυξάνει την τάση στα αγγεία. Καθώς αυξάνεται η τάση στα αγγεία του ξυλώματος, τα διαλυμένα αέρια μπορεί να σχηματίσουν φυσαλίδες, και αυτό το φαινόμενο ονομάζεται εμβολή (Μανέτας, 2003). Η εμβολή του ξυλώματος εμποδίζει την απορρόφηση νερού από το έδαφος και μεταφορά του προς την κόμη, και είναι μια από τις σημαντικές αιτίες μείωσης της παραγωγικότητας των φυτών κατά την διάρκεια της ξηρασίας (Hölttä et al, 2013). Σε περίπτωση εκτεταμένου σχηματισμού εμβολής, εμποδίζεται η ροή του νερού στο φυτό οδηγώντας ενδεχομένως σε ξήρανση κλαδιών ή ακόμη και θάνατο ολόκληρου του φυτού (Lens et al, 2013).

Στην φύση είναι πολύ συχνή η δημιουργία εμβολών στα κύτταρα του αγωγού ιστού (Hölttä et al, 2013). Οι εμβολές καθιστούν μη λειτουργικό τον αγωγό ιστό και θα ήταν καταστροφικές για τα φυτά αν δεν γίνονταν δομικές προσαρμογές ή αν δεν είχαν επισκευαστικές ικανότητες (Μανέτας, 2003). Τέτοιες προσαρμογές είναι τα βοηθία επικοινωνίας μεταξύ των στοιχείων του αγωγού ιστού (Lens et al, 2013) και τα στενότερα αγγεία που αυξάνουν τις αντιστάσεις στην ροή παρεμποδίζοντας την επέκταση των φυσαλίδων (Μανέτας, 2003). Οπότε, φυτά ξηρών οικοσυστημάτων διαθέτουν στενότερα αγγεία από εκείνα των υγρών οικοσυστημάτων. Σύμφωνα με τον Μανέτα (2003), όλα τα αγγεία των πολυετή φυτών και ιδιαίτερα αυτών που ζουν σε ξηρές συνθήκες υφίστανται εμβολή (Μανέτας, 2003). Νέα αγγεία δημιουργούνται κάθε χρόνο με την δευτερογενή ανάπτυξη και συνήθως το νέο ξύλωμα αναπτύσσεται προτού γίνει μη λειτουργικό εντελώς το παλιό (Μανέτας, 2003).

Αν και τα δέντρα μπορούν να ανακτήσουν την πλήρη υδραυλική λειτουργικότητά τους με την παραγωγή νέων αγγείων, υπάρχουν διάφορες μελέτες που αναφέρουν ότι ορισμένα φυτά υπό συγκεκριμένες συνθήκες μπορούν να ξαναγεμίσουν τα αγγεία που υπέστησαν εμβολή με νερό (Trifilò et al, 2019). Σύμφωνα με την Trifilò et al. (2019), η επιδιόρθωση της εμβολής έχει τεκμηριωθεί σε διάφορα είδη και αν και το φαινόμενο αυτό είναι υπό συζήτηση, τα πειραματικά

ευρήματα δείχνουν ότι οι αποθηκευμένοι μη δομικοί υδατάνθρακες στο παρέγχυμα του ξυλώματος παρέχουν ωσμωτικές δυνάμεις για να ξαναγεμίσουν νερό οι ιστοί που υπέστη εμβολή. Οι συγκεκριμένοι ερευνητές επέλεξαν 12 πλατύφυλλα είδη που διαφέρουν ως προς την ευπάθεια στην εμβολή και την ποσότητα του παρεγχύματος στο ξύλωμα, για να ελέγξουν την σχέση μεταξύ αφθονίας κυττάρων παρεγχύματος – διαθεσιμότητα μη δομικών υδατανθράκων και αντιστροφή εμβολής του ξυλώματος (Trifilò et al, 2019). Σύμφωνα με τα αποτελέσματα της πειραματικής τους μελέτης, υποστηρίζουν ότι η επαναπλήρωση των αγγείων που υπέστησαν εμβολή προκαλείται από την κινητοποίηση των μη δομικών υδατανθράκων (Trifilò et al, 2019). Αυτό παρατηρήθηκε κυρίως στα είδη με υψηλότερο ποσοστό κυττάρων παρεγχύματος ως πηγή υδατανθράκων ή και ως πηγή νερού και πιθανόν να αποτελεί σημαντικό παράγοντα για τον μηχανισμό ανάκτησης των κυττάρων του αγωγού ιστού (Trifilò et al, 2019).

Ακόμη μια πειραματική μελέτη είχε τα ίδια αποτελέσματα με αυτή της Trifilò et al. Οι Savi et al. (2016) μελέτησαν νεαρά φυτά ιθαγενών και μη ιθαγενών δέντρων της Ιταλίας, μειώνοντας το διαθέσιμο νερό και υποβάλλοντας τα σε παρατεταμένη ξηρασία μέχρι να προκληθεί εμβολή. Όταν αυξήσαν το διαθέσιμο νερό στα δέντρα, παρατήρησαν ότι τα είδη που ήταν πιο ξηρανθεκτικά μπόρεσαν είτε να περιορίσουν την δημιουργία εμβολής στα αγγεία είτε να αντιστρέψουν την εμβολή και να επαναφέρουν την υδραυλική τους λειτουργικότητα. Παρατηρήθηκε ότι η αντιστροφή της εμβολής ήταν ανάλογη με την ποσότητα διαλυτών σακχάρων. Αντ' αυτού οι μελετητές προτείνουν περαιτέρω μελέτη των μηχανισμών φυσιολογίας που σχετίζονται με την συσσώρευση μη δομικών υδατανθράκων και ρυθμού κατανάλωσης υπό υδατική καταπόνηση.

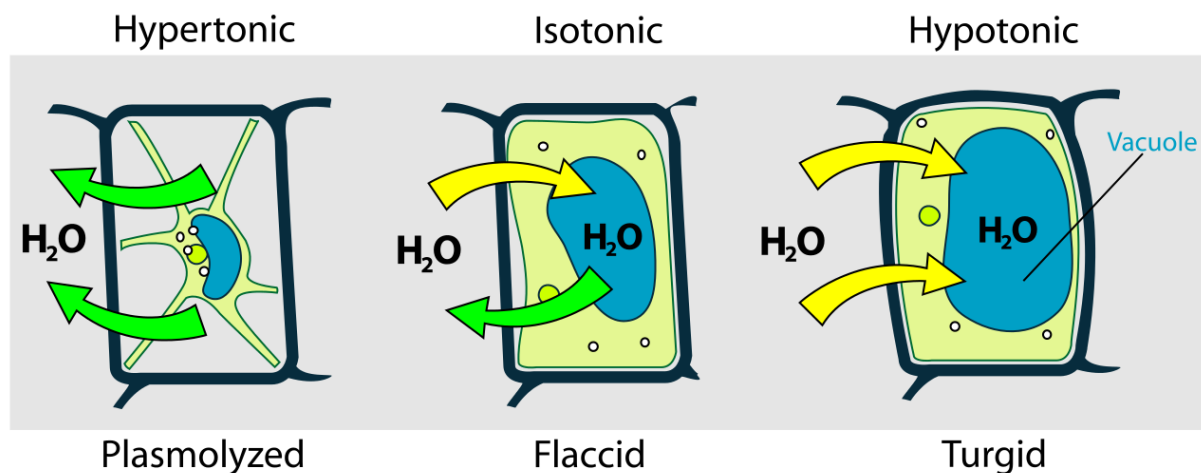
2.3.1.1 Υδατική καταπόνηση και ωσμωτική προσαρμογή

Ανάμεσα σε όλες τις αβιοτικές καταπονήσεις, οι πιο καταστροφικές είναι εκείνες της αλατότητας και της ξηρασίας (Singh et al, 2015). Οι φυτικοί οργανισμοί για να προσαρμοστούν σε αυτές τις καταπονήσεις έχουν υιοθετήσει διάφορες στρατηγικές, μεταξύ αυτών και η ωσμωτική προσαρμογή (Singh et al, 2015). Η ωσμωτική προσαρμογή ουσιαστικά διατηρεί την πρόσληψη νερού από το έδαφος ακόμη και όταν δεν είναι διαθέσιμο ή υπάρχει έλλειμμα νερού (Ali, 2010).

Στο κεφάλαιο αυτό αξίζει να σημειωθεί ότι ένα τυπικό φυτικό κύτταρο περιβάλλεται εξωτερικά από το κυτταρικό τοίχωμα, στο οποίο εφάπτεται εσωτερικά η εξωτερική κυτταροπλασματική μεμβράνη που περικλείει το κυτταρόπλασμα και τα διάφορα οργανίδια που και αυτά

περιβάλλονται από μεμβράνες (Μανέτας, 2003). Το νερό εισέρχεται και εξέρχεται διαμέσου των μεμβρανών αυτών, οι οποίες είναι ημιπερατές, με το φαινόμενο της ώσμωσης. Κατά την ώσμωση, τα μόρια του νερού διέρχονται από την ημιπερατή μεμβράνη από ένα λιγότερο συμπυκνωμένο υδατικό διάλυμα σε ένα πιο συμπυκνωμένο, σε μια προσπάθεια εξίσωσης των συγκεντρώσεων της διαλυμένης ουσίας και στις δύο πλευρές της μεμβράνης (Chesworth, 2008). Η αύξηση της πίεσης κατά μήκος της μεμβράνης που προκύπτει ονομάζεται ωσμωτική πίεση.

Στα φυτικά κύτταρα, το νερό απαντά στα χυμοτόπια, τα οποία ασκούν πίεση στο κυτταρόπλασμα και αυτό ασκεί πίεση προς το κυτταρικό τοίχωμα. Με αυτό τον τρόπο τα κύτταρα διατηρούν το σχήμα τους, ιδιαίτερα τα μη ξυλώδη κύτταρα. Στην εικόνα 2.8 παρουσιάζεται στα αριστερά το φυτικό κύτταρο όταν υποστεί πλασμύλωση και στα δεξιά όταν είναι σε σπαργή. Το κύτταρο όταν βρεθεί σε υπέρτονο διάλυμα τότε αφαιρείται το νερό για την εξισορρόπηση της ωσμωτικής πίεσης. Σε αντίθεση περίπτωση, όταν βρεθεί σε ένα υπότονο διάλυμα, τότε το νερό εισέρχεται στο κύτταρο.



Εικόνα 2.8. Πίεση σπαργής στα φυτικά κύτταρα (Μανέτας, 2003)

Γενικότερα, τα φυτά προσαρμόζονται στην ξηρασία είτε με την μείωση της απώλειας νερού με το κλείσιμο των στομάτων είτε διατηρώντας την πρόσληψη νερού (Sanders et al, 2012). Το τελευταίο σχετίζεται με την ωσμωτική προσαρμογή. Η ωσμωτική προσαρμογή (OA – Osmotic adjustment) είναι ένας μηχανισμός αντοχής στην υδατική καταπόνηση και απαντάται σε αρκετά είδη φυτών (Κωνσταντινίδου, 2003). Προκειμένου το υδατικό δυναμικό των κυττάρων να διατηρείται χαμηλό χωρίς απώλεια της σπαργής του, συσσωρεύονται στο κυτταρόπλασμα μεταβολίτες, οι ονομαζόμενοι ωσμωλύτες – ανόργανα ιόντα και κατιόντα, οργανικά οξέα, υδατάνθρακες και

αμινοξέα (Sanders et al, 2012 & Savi et al, 2016). Οι ωσμωλύτες είναι υδατοδιαλυτές ουσίες με κοινό χαρακτηριστικό τους το υδροξύλιο (-OH), παραδείγματος χάριν: φρουκτόζη, σουκρόζη, γλυκόζη, μαννιτόλη, σορβιτόλη, προλίνη (Sanders et al, 2012). Οι ωσμωλύτες πέρα από την διατήρηση της ενυδάτωσης και της σπαργής των κυττάρων, επιπλέον προστατεύουν τις κυτταρικές μεμβράνες, σταθεροποιούν τα ένζυμα και τις πρωτεΐνες και αποτρέπουν την οξείδωση.

Η ωσμωτική προσαρμογή, ενεργοποιείται όταν το υδατικό δυναμικό του εδάφους είναι εξαιρετικά χαμηλό και τα φυτικά κύτταρα πρέπει να αποκτήσουν ακόμη πιο χαμηλό δυναμικό για να διατηρηθεί η διαβάθμιση υδατικού δυναμικού στο σύστημα έδαφος-ρίζα-φυτό (Κωνσταντινίδου, 2003). Ο μηχανισμός αυτός παίζει σημαντικό ρόλο στα φυτά που αντιμετωπίζουν υδατική καταπόνηση. Βέβαια, η μείωση των αρνητικών επιπτώσεων της υδατικής καταπόνησης εξαρτάται από την χρονική στιγμή και την ένταση της καταπόνησης καθώς και την εγγενή ικανότητα του οργανισμού να χρησιμοποιεί αποτελεσματικά το νερό (Sanders et al, 2012). Σε κάποιους οργανισμούς, ο μηχανισμός αυτός βελτιώνει την απόδοση τους ενώ σε άλλους είναι αναποτελεσματικό και επιπλέον δεν είναι πολύ σαφές υπό ποιες συνθήκες εκφράζεται (Sanders et al, 2012). Συμπερασματικά, η μελέτη μεμονωμένων ειδών ως προς την απόκριση τους στην υδατική καταπόνηση θα είχε ιδιαίτερο ενδιαφέρον.

Κατά την διάρκεια της ξηρασίας, έχουν παρατηρηθεί στους υπέργειους ιστούς της ελιάς αυξημένες ποσότητες συγκεντρώσεων γλυκόζης και φρουκτόζης ως μηχανισμός ωσμωτικής προσαρμογής για αύξηση της ανθεκτικότητας στην ξηρασία (Dichio et al, 2008). Το ίδιο παρατηρήθηκε σε πειραματική μελέτη σε δέντρα ερυθρελάτης όπου τα αποθέματα άνθρακα δεν εξαντλήθηκαν στο υπέργειο τμήμα των δέντρων κατά την ξήρανσή τους λόγω ξηρασίας, ενώ οι ρίζες είχαν σοβαρές μειώσεις (Hartmann et al, 2013).

Μια άλλη μελέτη σε δέντρα του είδους *Pinus tabulaeformis*, έδειξε ότι οι μη δομικοί υδατάνθρακες εξαντλήθηκαν στο υπέργειο τμήμα των δέντρων για τις ανάγκες της αναπνοής, ωσμωτικής προσαρμογής και υδραυλικής επισκευής (Guo et al, 2021). Όταν αυξήθηκε το διαθέσιμο νερό στο έδαφος των δέντρων αυτών, αντί να καταναλωθεί το άμυλο για την αναγέννηση τους και την υδραυλική τους επαναφορά, παρατηρήθηκε σταθερή η συγκέντρωση αμύλου ή ακόμα αυξήθηκε σε βάρος της ανάπτυξης.

2.3.1.2 Η επίδραση της υδατικής καταπόνησης στις λειτουργίες των φυτών

Οι αλλαγές στις δυναμικές της εδαφικής υγρασίας των οικοσυστημάτων επηρεάζουν τις πιο κύριες οικοσυστημικές διαδικασίες, όπως η καθαρή πρωτογενής παραγωγή και την διαπνοή. Οι επιπτώσεις της μείωσης της εδαφικής υγρασίας στα φυτά είναι περίπλοκες, και εξαρτώνται από το στάδιο ανάπτυξης του φυτού, την ένταση και την διάρκεια της καταπόνησης (Cui et al, 2019). Συνήθως, τα φυτά προσαρμόζονται στην έλλειψη νερού με την μείωση της παραγωγικότητας καθώς το ύψος και η φυλλική επιφάνεια περιορίζονται στο ελάχιστο για να μειωθούν οι απώλειες διαπνοής και η υδατική καταπόνηση (Knapp et al, 2008).

Σύμφωνα με τους Sanders και Arndt (2012), η ωσμωτική προσαρμογή είναι βασικός μηχανισμός για την διατήρηση υψηλότερου φωτοσυνθετικού ρυθμού και υψηλότερου ρυθμού ανάπτυξης υπό υδατική καταπόνηση. Ο μηχανισμός αυτός παρέχει σπαργή στα κύτταρα και διατηρεί την απορρόφηση νερού. Η διατήρηση της σπαργής επιδρά άμεσα στην ανάπτυξη, η οποία είναι ιδιαίτερα ευαίσθητη σε περίπτωση απώλειας της σπαργής (Sanders et al, 2012)

Σύμφωνα με τους Fatichi και Körner (2013) και Klein et al. (2014), τα φυτά τείνουν να μειώνουν την ανάπτυξη τους σε χαμηλά επίπεδα υδατικής καταπόνησης, ενώ οι μη δομικοί υδατάνθρακες (NSC) συσσωρεύονται και αυξάνονται (Sala et al, 2010, Fatichi et al, 2013, Körner et al, 2013, Klein et al, 2014). Σε αντίθεση, οι McDowell και άλλοι (2008), υποστηρίζουν ότι για να αποφευχθεί η ξήρανση των φυτών από την υδατική καταπόνηση, τα φυτά κλείνουν τα στόματα με αποτέλεσμα η φωτοσύνθεση να σταματά και τα αποθέματα άνθρακα να εξαντλούνται και τέλος το φυτό να λιμοκτονεί ή να αδυνατεί να αντιμετωπίσει τις εντομολογικές ή μυκητολογικές προσβολές. Αν και η λιμοκτονία λόγω έλλειψης άνθρακα υποστηρίζεται από αρκετές έρευνες, δεν υπάρχουν άμεσες ενδείξεις μέχρι στιγμής γιατί δεν έχει αποδειχθεί ποτέ η πραγματική εξάντληση αποθεμάτων άνθρακα πριν από τη θνησιμότητα που προκαλείται από ξηρασία (Sala, 2019). Εν αντιθέσει, υπάρχουν ενδείξεις ότι τα ενήλικα δέντρα αποθηκεύουν επαρκή ποσότητες άνθρακα για να καλύψουν την ζήτηση που υπάρχει και ότι οι μειωμένη διαθεσιμότητα νερού σχετίζεται με αύξηση παρά μείωση αποθηκευμένου άνθρακα (Sala, 2019).

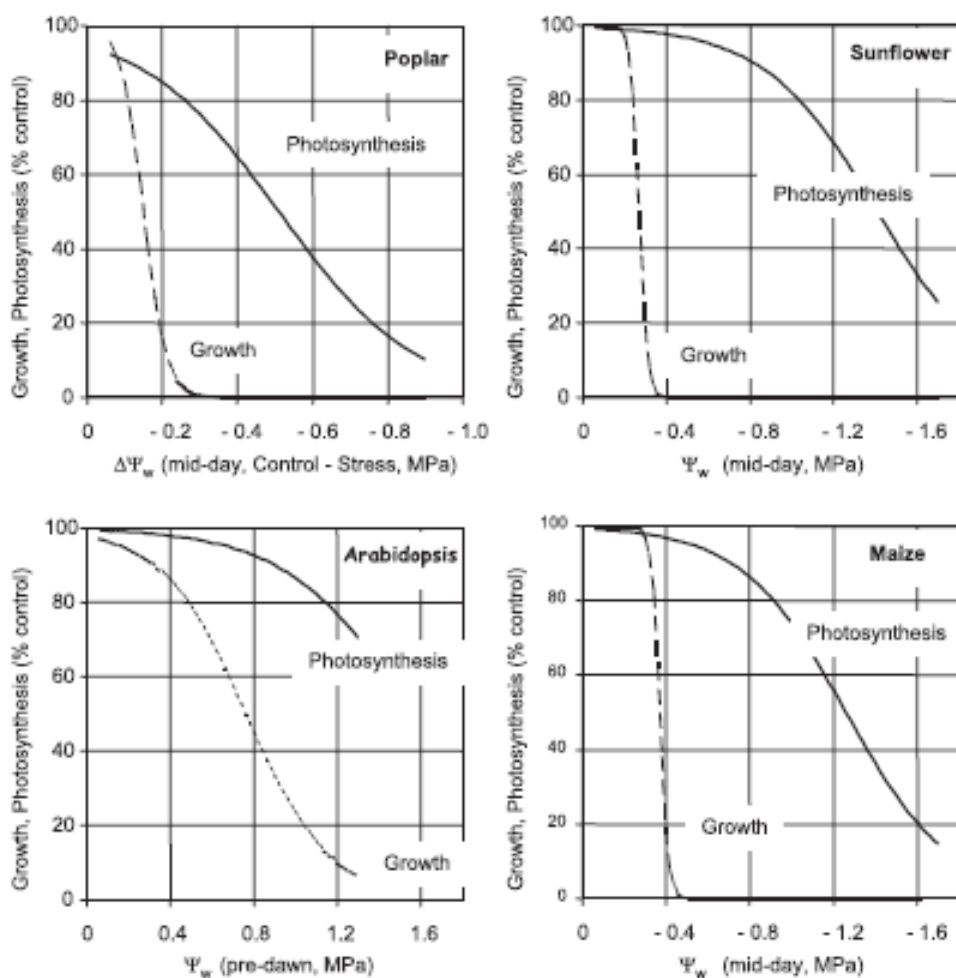
Αυτές οι αποκλίσεις που υπάρχουν στην βιβλιογραφία όσο αφορά την διακύμανση των μη δομικών υδατανθράκων στην ξηρασία, μπορεί να αποδοθεί εν μέρει στην διαφορετική ικανότητα του

ριζικού συστήματος του κάθε είδους να φτάνει σε διαφορετικά βάθη για απορρόφηση νερού, τον βαθμό της ξηρασίας και τις πιθανές διαφορετικές αποκρίσεις του κάθε ιστού (Yang et al, 2016).

Η μείωση της ανάπτυξης των δέντρων συμβαίνει πιο συχνά από την έλλειψη νερού συγκριτικά με οποιοδήποτε άλλο περιβαλλοντικό παράγοντα (Pallardy, 2008). Από όλες τις λειτουργίες του φυτικού οργανισμού που σχετίζονται με την ανάπτυξη τους, η δημιουργία κυττάρων είναι η πιο ευαίσθητη σε οποιαδήποτε μείωση της σπαργής των κυττάρων (Körner, 2015). Σύμφωνα με τον Körner, η υδατική καταπόνηση επηρεάζει πρώτα το μερίστωμα – συχνά όταν το υδατικό δυναμικό είναι μεταξύ $-0,5$ και $-0,8$ MPa – πριν μειωθεί η εισροή διοξειδίου του άνθρακα. Συμπερασματικά, η καμβιακή ανάπτυξη αναστέλλεται ενώ η φωτοσύνθεση συνεχίζει.

Οι υδατάνθρακες που παράγονται με την φωτοσύνθεση δεν χρησιμοποιούνται για τις δευτερεύουσες διεργασίες των φυτών αλλά μένουν αποθηκευμένοι στους αποθηκευτικούς ιστούς. Όσο μειώνεται το υδατικό δυναμικό, τόσο μειώνεται και η ανάπτυξη και η φωτοσύνθεση. Παρόλα αυτά η φωτοσύνθεση επηρεάζεται αργότερα από την ανάπτυξη (Muller, 2011 & Hartmann et al, 2016). Όταν η ανάπτυξη φτάσει σε μηδενικές τιμές, η φωτοσύνθεση λαμβάνει ακόμη μέρος στα φυτά με μειωμένους ρυθμούς, και αυτό παρατηρείται στα πιο κάτω διαγράμματα (διάγραμμα 2.2). Το μειωμένο υδατικό δυναμικό προκαλεί μειωμένη σπαργή στα κύτταρα και επηρεάζεται άμεσα η λειτουργία της ανάπτυξης οδηγώντας στην παθητική αποθήκευση των περισσιων μη δομικών υδατανθράκων (Körner, 2003). Όμως οι ενεργειακές ανάγκες για την αναπνοή και την ωσμωτική προσαρμογή μπορεί να μειώσουν τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων κατά την διάρκεια παρατεταμένης ξηρασίας μέχρι την νέκρωση των φυτών (McDowell, 2011).

Στο διάγραμμα 2.2 παρουσιάζονται οι καμπύλες ανάπτυξης και φωτοσύνθεσης και πώς επηρεάζονται από το υδατικό δυναμικό τεσσάρων φυτικών ειδών (λεύκη, ηλιοτρόπιο, αραβόσιτο και Αραβίδωση). Στις περιπτώσεις όλων των φυτικών ειδών, στα πρώτα στάδια μείωσης του υδατικού δυναμικού η ανάπτυξη τους μειώνεται. Συμπερασματικά, στην περίπτωση των υδατικών καταπονήσεων, η πρώτη λειτουργία των φυτικών οργανισμών που επηρεάζεται είναι εκείνη της ανάπτυξης. Καθώς η υδατική καταπόνηση παρουσιάζεται εντονότερη, τότε επέρχεται η μείωση και εντέλει ο εκμηδενισμός της φωτοσυνθετικής λειτουργίας.



Διάγραμμα 2.2. Σύγκριση των φυσιολογικών διεργασιών, της ανάπτυξης και της φωτοσύνθεσης, με μεταβλητή την διακύμανση του υδατικού δυναμικού για τα φυτά: Λεύκη, Ηλιοτρόπιο, Αραβόσιτο και Αραβίδογη. (Muller et al, 2011)

Από όλες τις διαδικασίες που σχετίζονται με την ανάπτυξη των φυτών, ο σχηματισμός κυττάρου παρουσιάζει περισσότερη ευαισθησία σε οποιαδήποτε μείωση της σπαργής, και ο σχηματισμός ιστού περιορίζεται από την ξηρασία πολύ πριν μειωθεί η παροχή άνθρακα λόγω των περιορισμών που προκαλούνται από την ανταλλαγή αερίων (Körner, 2013).

Τα σάκχαρα και το άμυλο έχουν σημαντικό ρόλο κατά την υδατική καταπόνηση. Η σουκρόζη σταθεροποιεί τις πρωτεΐνες και προστατεύει τα κύτταρα σχηματίζοντας μια μεμβράνη η οποία αποτρέπει την κατάρρευση του κυττάρου (Cui et al, 2019). Κατά την υδατική καταπόνηση, η συγκέντρωση αμύλου μειώνεται αλλά αυξάνεται εκείνη των σακχάρων στα περισσότερα φυτά. Όμως, πρέπει να σημειωθεί ότι σε μερικές μελέτες παρουσιάζεται αυξημένο το άμυλο σε συνθήκες

ξηρασίας (Cui et al, 2019). Σύμφωνα και με τον Körner (2003), το άμεσο αποτέλεσμα της έλλειψης νερού είναι η συσσώρευση μη δομικών υδατανθράκων. Η συσσώρευση των μη δομικών υδατανθράκων εις βάρος της ανάπτυξης τους, μπορεί να επιτρέψει στους φυτικούς οργανισμούς να αποτρέψουν ή να επανέλθουν μετά από εντομολογικές ασθένειες (Wiley et al, 2012). Εντούτοις, κατά την διάρκεια παρατεταμένης και με μεγάλη ένταση ξηρασίας, μπορεί να μειωθούν τα αποθέματα άνθρακα των δέντρων είτε συστηματικά είτε σε συγκεκριμένα όργανα (McDowell et al, 2011)

Εδώ αξίζει να σημειωθεί ότι σύμφωνα με τους Hartmann et al. (2016), η κατανόηση της δυναμικής των μη δομικών υδατανθράκων ως απόκριση προς την ξηρασία είναι πολύ περιορισμένη λόγω του ότι η έρευνα είναι επικεντρωμένη στις ολικές συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων και των υπέργειων τμημάτων των φυτών, αντί σε όλες τις λειτουργίες και τα όργανα τα οποία επηρεάζονται από την ξηρασία. Η αλληλεπίδραση των αποθεμάτων άνθρακα προς τις φυτικές λειτουργίες μέχρι στιγμής έχει μελετηθεί με την προσέγγιση οικοσυστήματος προς δέντρο ή κάτω από αυστηρά ελεγχόμενες πειραματικές συνθήκες σε νεαρά δέντρα ή σπορόφυτα (Hartmann et al, 2016). Σύμφωνα και με τον Hoch και Korner (2003), οι μη δομικοί υδατάνθρακες μελετήθηκαν τα τελευταία χρόνια εντούτοις, οι μελέτες εστίαζαν σε ένα μόνο είδος ή σε πολύ νεαρά φυτά κάτω των 5 ετών. Ενώ οι μελέτες των ώριμων δέντρων εστίαζαν σε συγκεκριμένους ιστούς των δέντρων. Συμπερασματικά, υπάρχει ένα κενό στην βιβλιογραφία για το πώς επηρεάζονται οι λειτουργίες και πώς κατανέμονται οι μη δομικοί υδατάνθρακες στους ιστούς ώριμων δέντρων στα οικοσυστήματά τους όταν καταπονούνται υδατικά.

Εν τούτοις, κάποιες πειραματικές μελέτες επικεντρώθηκαν στο πώς κατανέμονται οι συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων στους διάφορους ιστούς των δέντρων. Οι Rosas et al (2013), μελέτησαν τις συγκεντρώσεις μη δομικών υδατανθράκων για τρία μεσογειακά είδη (*Quercus ilex* L, *Arbutus unedo* L και *Phillyrea latifolia* L.), συλλέγοντας υλικό από τα φύλλα, τα κλαδιά και τον λαιμό των δέντρων για όλες τις εποχές του χρόνου. Το πείραμα ήταν μεγάλης διάρκειας και συγκεκριμένα έλαβε χώρα για 14 χρόνια. Παρατήρησαν ότι οι υψηλότερες συγκεντρώσεις μη δομικών υδατανθράκων βρισκόνταν στον λαιμό των δέντρων, δηλαδή στην βάση του κορμού, για όλα τα είδη. Είναι ιδιαίτερα ενδιαφέρον το γεγονός ότι σε ένα είδος – *Arbutus unedo* – οι συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων στον λαιμό των δέντρων επηρεάστηκαν μετά από 14 χρόνια παρατεταμένης ξηρασίας. Επίσης, συμπέραναν ότι η

φυλλόπτωση λόγω υδατικής καταπόνησης σχετίζεται με χαμηλές συγκεντρώσεις μη δομικών υδατανθράκων. Οι συγκεκριμένοι μελετητές προτείνουν ότι για την πρόβλεψη της ανταπόκρισης των μεσογειακών δασών στην συνεχιζόμενη κλιματική αλλαγή, υπάρχει η ανάγκη για πειραματικές μελέτες μεγάλης διάρκειας ώστε να κατανοήσουμε τις διάφορες αποκρίσεις των φυτικών ειδών στις περιβαλλοντικές καταπονήσεις.

2.3.1.3 Υδατική καταπόνηση και απονέκρωση φυτικών οργανισμών

Η κλιματική αλλαγή είναι ένας από τους σημαντικότερους παράγοντες που υποβαθμίζουν τα δάση (Camarero et al, 2017). Η υποβάθμιση των δασών είναι ένα φαινόμενο που προκαλεί πρόωρη απώλεια ζωτικότητας, μείωση αύξησης και αύξηση του ποσοστού θνησιμότητας (Camarero et al, 2017). Σε περιοχές με έλλειμα νερού, η υπερθέρμανση του πλανήτη μπορεί να εντείνει την υδατική καταπόνηση και να επιταχύνει τις διαδικασίες υποβάθμισης, επηρεάζοντας τα πιο ευαίσθητα στην ξηρασία είδη και πληθυσμούς (Camarero et al, 2017).

Σε περιοχές της Μεσογείου όπου έχει αναφερθεί ευρέως η απονέκρωση λόγω ξηρασίας των δασών και η θνησιμότητα των δέντρων, είναι ακόμα υπό συζήτηση αναφορικά με το πώς η κλιματική αλλαγή θα επηρεάσει την ανάπτυξη και την παραγωγικότητα των δασών (Manrique-Alba et al, 2020). Πειραματικές μελέτες απόκρισης των δασικών οικοσυστημάτων στην ξηρασία έχουν δείξει αυξημένη θνησιμότητα σε πολλές περιοχές σε όλο τον πλανήτη (Rodriguez-Calcerrada et al, 2017). Ωστόσο η πρόβλεψή της θνησιμότητας λόγω ξηρασίας είναι δύσκολη επειδή παίζουν ρόλο διάφοροι παράγοντες που πρέπει να ληφθούν υπόψη (Subedi et al, 2020). Η αύξηση της θνησιμότητας των δέντρων έχει συσχετιστεί όχι μόνο με την ξηρασία αλλά και με την αύξηση της θερμοκρασίας που εντείνει τον ενδοειδικό ανταγωνισμό (Manrique-Alba et al, 2020).

Πολλές θεωρίες έχουν προταθεί για να εξηγήσουν τους μηχανισμούς επιβίωσης και την θνησιμότητα που παρατηρήθηκαν τα τελευταία χρόνια (Garcia de la Serranna et al, 2015). Βιβλιογραφικά υπάρχουν δύο σενάρια για την απονέκρωση των φυτικών οργανισμών λόγω ξηρασίας: είτε καταρρέει το υδραυλικό τους σύστημα, είτε λιμοκτονούν από έλλειψη άνθρακα. Η υδραυλική κατάρρευση συμβαίνει όταν η ένταση της ξηρασίας είναι αρκετή για να προκαλέσει γενικευμένη σπηλαιώση στους ιστούς του ξυλώματος λόγω εξαιρετικά αρνητικού υδατικού δυναμικού σε σημείο που σπάζει η στήλη νερού και το υδραυλικό σύστημα του αγωγού ιστού υπόκειται σε βλάβη (Rosas et al, 2013). Από την άλλη, η λιμοκτονία λόγω έλλειψης άνθρακα

στηρίζεται στο κλείσιμο των στομάτων ως απόκριση της ξηρασίας, την διακοπή της λειτουργίας της φωτοσύνθεσης και η συνεχιζόμενη ζήτηση υδατανθράκων για τις μεταβολικές ανάγκες οδεύει στην εξάντληση των αποθηκευμένων ή την αδυναμία καταπολέμησης βιοτικών παραγόντων, όποιο από τα δύο συμβεί πρώτο θα προκαλέσει την αποξήρανση του οργανισμού (McDowell et al, 2008)

Βέβαια σύμφωνα με τους Rosas et al. (2013), οι προσβολές από βιοτικούς παράγοντες, όπως τα διάφορα παθογόνα και έντομα μπορούν να ενισχυθούν τόσο από την εξάντληση άνθρακα όσο και από την υδραυλική κατάρρευση. Ωστόσο αυτές οι υποθέσεις εξακολουθούν να είναι αμφιλεγόμενες και να απασχολούν και την παρούσα βιβλιογραφία.

2.3.2. Καταπόνηση λόγω θερμοκρασίας

Τα φυτά των εύκρατων περιοχών μπορούν να επιβιώσουν σε θερμοκρασίες από -5 έως -30 °C (Sharma et al, 2005), ανάλογα με το είδος του φυτού και την ανοχή που εμφανίζει σε παγετό. Στην Σιβηρία η μέση θερμοκρασίες του χειμώνα είναι περίπου -40°C και τα φυτά για να επιβιώσουν σε αυτές τις ιδιαίτερα χαμηλές θερμοκρασίες, προστατεύονται κάτω από το χιόνι ή διαχειμάζει το ρίζωμα τους κάτω από το χώμα. Σε αντίθεση, τα αειθαλή φυτά όπως ο πεύκος, η ερυθρελάτη, το έλατο και άλλα είδη, παραμένουν εκτεθειμένα στο χιόνι και επιβιώνουν από τον παγετό (Strimbech et al, 2015). Τα είδη αυτά χρησιμοποιούν πιθανόν μηχανισμούς αντοχής των χαμηλών θερμοκρασιών για την επιβίωση τους. Τέτοιοι μηχανισμοί είναι: α) σταθεροποίηση μεμβρανών για την αποφυγή της κρυστάλλωσης τους, β) συσσώρευση σακχάρων και άλλων μορίων που επηρεάζουν την ώσμωση και γ) η συσσώρευση αντιψυκτικών πρωτεϊνών (Κωνσταντινίδου, 2003).

Η λειτουργία του μεριστώματος – η βασική μονάδα της ανάπτυξης των φυτών - είναι πολύ πιο ευαίσθητη συγκριτικά με εκείνη της φωτοσύνθεσης (Wang et al, 2018). Οι χαμηλές θερμοκρασίες επηρεάζουν τον κυτταρικό πολλαπλασιασμό (μίτωση) σε επίπεδο που δύσκολα περιορίζουν την φωτοσύνθεση. Σύμφωνα και με τον Körner (2013), στους 5 °C τα περισσότερα φυτά που είναι προσαρμοσμένα στις χαμηλές θερμοκρασίες, αποδίδουν στο 50% όσον αφορά την φωτοσυνθετική τους λειτουργία ενώ η ανάπτυξη φτάνει σχεδόν σε μηδενικές τιμές. Επομένως, δεν αποτελεί έκπληξη το γεγονός ότι τα δέντρα που απαντώνται σε υψηλά υψόμετρα και δέχονται χαμηλές θερμοκρασίες περιέχουν υψηλότερες συγκεντρώσεις μη δομικών υδατανθράκων σε σχέση με τα δέντρα που απαντώνται σε χαμηλότερα υψόμετρα, όπως αποδεικνύει ο Günter Hoch στο

διδασκαρικό του (Hoch et al, 2003) και επιβεβαιώθηκε αργότερα σε 13 τοποθεσίες σε όλο τον κόσμο (Körner, 2021).

Η απόκριση των φυτών λόγω χαμηλών θερμοκρασιών είναι παρόμοια με αυτή στην υδατική καταπόνηση. Τα φυτά συσσωρεύουν μη δομικούς υδατάνθρακες, κάτι που παρατηρήθηκε τον 19^ο αιώνα ανιχνεύοντας το άμυλο χρησιμοποιώντας ιώδιο (Körner, 2003). Σύμφωνα με τον Körner (2008) έγιναν διάφορες μελέτες για την επίδραση του κρύου στην ανάπτυξη, όμως λίγες είχαν διερευνήσει την σχέση του παραγόμενου και αποθηκευμένου άνθρακα. Αυτές οι μελέτες αναφέρουν ότι όσο η θερμοκρασία μειώνεται τόσο αυξάνεται η συγκέντρωση των μη δομικών υδατανθράκων.

Όσον αφορά τις ρίζες, δύσκολα αναπτύσσονται σε θερμοκρασίες κάτω από 5 °C (Körner, 2013), μιας και κάτω από αυτή την θερμοκρασία, αναστέλλεται η κυτταρική διαίρεση και ο διαχωρισμός κυττάρων.

2.3.3 Η επίδραση των περιβαλλοντικών καταπονήσεων στους μη δομικούς υδατάνθρακες

Οι φυτικοί οργανισμοί είναι ευάλωτοι σε εξωτερικά ερεθίσματα κατά την ανάπτυξη τους, συμπεριλαμβανομένου και των φυτοφάγων ζώων, των εντομολογικών προσβολών, και των πυρκαγιών (Zhang et al, 2021). Οι φυτικοί ιστοί όταν υποστούν τραυματισμό, κινητοποιούν ταχέως τους μη δομικούς υδατάνθρακες για προστασία και ενεργοποιούν τις λειτουργίες της άμυνας. Η διατήρηση θετικής ισορροπίας μεταξύ του ζητούμενου και του παραγόμενου άνθρακα κατά τις καταπονήσεις και ιδιαίτερα κατά την διάρκεια της ξηρασίας συχνά θεωρείται μεγάλη πρόκληση για τα δέντρα (Klein et al, 2014).

Σύμφωνα με τους Muller et al. (2011), η υδατική καταπόνηση προκαλεί μείωση της ανάπτυξης και επομένως αύξηση του αποθηκευμένου άνθρακα. Αυτό συμβαίνει πιθανόν λόγω της μεταγενέστερης και πιο έντονης επίδρασης που επιδέχεται προς την ανάπτυξη σε σχέση με την φωτοσύνθεση. Οι μη δομικοί υδατάνθρακες συσσωρεύονται και στις περιπτώσεις όπου τα δέντρα υπόκειντο σε χαμηλές θερμοκρασίες, λόγω χάρη τα δέντρα καθώς πλησιάζει κανείς στα διάφορα δενδροόρια του πλανήτη (Körner, 2015). Τα δέντρα στα δενδροόρια δέχονται έντονες καταπονήσεις λόγω της έκθεσής τους στους απευθείας κρύους ανέμους. Όπως και στην περίπτωση

της υδατικής καταπόνησης, έτσι και σε αυτή των χαμηλών θερμοκρασιών, παρατηρείται συσσώρευση άνθρακα στους ιστούς, κάτι που είχε παρατηρηθεί και τον 19^ο αιώνα με την χρήση δοκιμών αμύλου σε ιστούς φύλλων τα οποία εκτέθηκαν σε χαμηλές θερμοκρασίες (Körner, 2015).

Αξίζει να σημειωθεί ότι η συσσώρευση μη δομικών υδατανθράκων στα κωνοφόρα καθώς και στα αειθαλή αγγειόσπερμα φυτικά είδη συμβαίνει και πριν την βλαστική περίοδο και αυτό υποδηλώνει ότι το άμυλο συσσωρεύεται για την στήριξη της μεταγενέστερης ανάπτυξης ή για τις μεταβολικές διαδικασίες όταν τα φυτά είναι σε λήθαργο (Martínez-Vilalta J., et al, 2016).

2.3.4 Περιβαλλοντικές καταπονήσεις των Κωνοφόρων

Οι περιβαλλοντικές καταπονήσεις στα δέντρα παρατηρούνται έντονα στα δενδροόρια. Δενδροόρια ονομάζονται τα σημεία όπου πέρα από αυτά δεν μπορούν να αναπτυχθούν τα δέντρα. Συνήθως βρίσκονται σε υψηλά υψόμετρα όπου οι χαμηλές θερμοκρασίες ή το παρατεταμένο χιόνι στο έδαφος εμποδίζουν την ανάπτυξη των δέντρων. Ο αντίκτυπος του δενδροόριου στη φυσιολογία των δέντρων, περιλαμβάνει περιορισμένη ανάπτυξη ιστών και στη συνέχεια περιορίζεται και η παραγωγή υδατανθράκων (Fettichi et al, 2013).

Σύμφωνα με τους Wang et al. (2018) έχουν προταθεί δύο υποθέσεις ως μηχανισμούς δημιουργίας των δενδροόριων: 1) η έλλειψη άνθρακα (CLH- Carbon Limitation Hypothesis) και 2) ο περιορισμός της ανάπτυξης (GLH- Growth Limitation Hypothesis). Η πρώτη υπόθεση έχει να κάνει με την έλλειψη υδατανθράκων λόγω μειωμένης φωτοσύνθεσης που προκαλείται από την χαμηλή θερμοκρασία. Ενώ η δεύτερη υπόθεση αφορά την άμεση αναστολή ανάπτυξης που προκαλείται από τις χαμηλές θερμοκρασίες ενώ έχει επαρκή συγκέντρωση υδατανθράκων.

Υποθέτοντας ότι οι μη δομικοί υδατάνθρακες μειώνονται καθώς αυξάνεται το υψόμετρο υποστηρίζεται η πρώτη υπόθεση της έλλειψης άνθρακα (CLH), ενώ υποθέτοντας ότι αυξάνονται καθώς αυξάνεται το υψόμετρο υποστηρίζει την δεύτερη υπόθεση (GLH). Συμπερασματικά, καθώς η καταπόνηση αυξάνεται, σύμφωνα με την πρώτη υπόθεση (CLH) ο άνθρακας καταναλώνεται ως επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών. Ενώ στην αντίθετη περίπτωση αποθηκεύεται για τις βασικές λειτουργίες του φυτικού οργανισμού για την επιβίωση του. Η υπόθεση GLH, επεξηγείται

με το γεγονός ότι το μερίστωμα – ο βασικός ιστός που προσδίδει ανάπτυξη - είναι πολύ πιο ευαίσθητη η λειτουργία του στις χαμηλές θερμοκρασίες συγκριτικά με την λειτουργία της φωτοσύνθεσης (Wang et al, 2018).

Πράγματι, είναι ευρέως αποδεδειγμένο ότι η ανάπτυξη, δηλαδή η δημιουργία οργάνων, δεν μπορεί να πραγματοποιηθεί στους 0 °C περίπου και η ανάπτυξη σταματά στους 5 °C, ενώ η φωτοσύνθεση σε κορεσμένα από φως φύλλα φτάνει το 50-70% της πλήρους λειτουργίας της στους 5 °C (Wang et al, 2018). Σύμφωνα και με τον Körner (2015), οι 5 °C είναι το κατώτερο όριο ανάπτυξης και ξυλογένεσης των δέντρων.

Το ανώτερο όριο ενός δάσους καθορίζεται πρωτίστως από την επίδραση χαμηλών θερμοκρασιών, επηρεάζοντας την ανάπτυξη τους. Αν και τα δενδρόρια καθορίζονται από το κλίμα μπορούν τοπικοί παράγοντες να μετατοπίσουν το δενδρόριο κάτω από το όριο που καθορίζεται από το κλίμα. Το δενδρόριο που καθορίζεται από το κλίμα βρίσκεται σε σημεία όπου η μέση θερμοκρασία είναι $6.7 \pm 0.8C$, ανεξάρτητα από το γεωγραφικό πλάτος (Körner, 2007)

Τα δέντρα στα δενδρόρια έχουν λεπτότερους κορμούς. Συγκεκριμένα στα δέντρα με ένα κορμό όπως και τα περισσότερα κωνοφόρα, η κορυφαία τους ανάπτυξη καθυστερεί όλο και περισσότερο καθώς τα δέντρα αναπτύσσονται και τα κλαδιά γίνονται κοντότερα και πιο συμπαγή (Körner, 2012).

Τα κωνοφόρα δέντρα, πέρα από τις έντονες καταπονήσεις που υπόκεινται στα δενδρόρια, καταπονούνται κατά διαστήματα και από έλλειψη νερού. Στα μεσογειακά οικοσυστήματα στα οποία απαντώνται τα περισσότερα κωνοφόρα είδη, παρουσιάζεται εποχική έλλειψη νερού και είναι ο κύριος παράγοντας που εμποδίζει την επιβίωση και την ανάπτυξη τους (López et al, 2009 & Vilagrosa et al, 2012). Σύμφωνα με τον Klein et al. (2014), κατά την διάρκεια παρατεταμένης ξηρασίας, η φωτοσύνθεση δεν αναστέλλεται εντελώς, εκτός από το πρωί και αργά το απόγευμα, παρόλα αυτά η ανάπτυξη νέων βελόνων συμβαίνει αποκλειστικά κατά την περίοδο της ξηρασίας.

Υπάρχουν οι εξής τρεις πολύ σημαντικοί προσαρμοστικοί μηχανισμοί, γνωστοί ως 'retranslocation, resorption και relocation', οι οποίοι αφορούν την μετακίνηση θρεπτικών στοιχείων από το φύλλωμα και τις ρίζες προς αποθήκευση, την απορρόφηση και την ανακατανομή των θρεπτικών

στοιχείων (Heras et al, 2017). Οι μηχανισμοί αυτοί αναπτύσσονται από τα φυτά για να έχουν διαθεσιμότητα θρεπτικών συστατικών απαραίτητα για την αύξηση τους (Heras et al, 2017). Αυτοί οι μηχανισμοί είναι συχνοί σε φυλλοβόλα και κωνοφόρα δέντρα της Μεσογείου (Heras et al, 2017) όπου η ξηρασία είναι ο κύριος περιοριστικός παράγοντας. Σύμφωνα με πειραματική μελέτη που έγινε στην Ισπανία (Heras et al, 2017), η χαλέπιος πεύκη παρουσίασε αυξητική τάση των συγκεντρώσεων των θρεπτικών ουσιών μετά από ξηρασία.

Κεφάλαιο 3

Μεθοδολογία

Η μεθοδολογία της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής περιλαμβάνει δύο μέρη. Αρχικά, έγινε βιβλιογραφική ανασκόπηση, συνοψίζοντας της σχετική διεθνή έρευνα των τελευταίων δεκαπέντε (15) ετών, αναφορικά με την μεταβολή των ενεργειακών αποθεμάτων των κωνοφόρων δέντρων στις περιβαλλοντικές καταπονήσεις, ανά το παγκόσμιο. Στη συνέχεια, έχουν συλλεγεί και εξεταστεί δεδομένα από δημοσιευμένες εργασίες. Επιπλέον έχουν χρησιμοποιηθεί πρωτογενή δεδομένα τα οποία έχουν συλλεγεί από τον Δρ. Δ. Σαρρή σε συνεργασία με το ερευνητικό κέντρο IRSTEA (Air-en-Provence) στην Γαλλία και αναλυθεί από το προσωπικό του Ινστιτούτου Βοτανικής του Πανεπιστημίου της Βασιλείας. Τα πρωτογενή δεδομένα χρησιμοποιήθηκαν αυτούσια και ακολούθως έγινε η στατιστική τους ανάλυση με σκοπό να απαντηθούν τα πιο κάτω ερευνητικά ερωτήματα.

3.1. Ερευνητικά ερωτήματα

Τα βασικά ερωτήματα που πρόκειται να απαντηθούν στην παρούσα εργασία είναι :

1. Τι συμβαίνει στην χαλέπιο πεύκη σε συνθήκες αύξησης της ξηρασίας και πώς επηρεάζονται τα ενεργειακά αποθέματά τους.
 - a. Αυξάνονται οι μη δομικοί υδατάνθρακες σε συνθήκες ξηρασίας;
 - b. Πως συμπεριφέρεται το άμυλο και πως τα σάκχαρα ξεχωριστά σε αυτές τις συνθήκες;
2. Τι μπορούμε να πούμε για τις ωσμωτικές προσαρμογές που κάνουν τα δέντρα στην ξηρασία;

3.2. Περιοχές δειγματοληψίας

Τα πρωτογενή δεδομένα που εξετάστηκαν στην παρούσα μεταπτυχιακή διατριβή, έχουν ληφθεί από περιοχές της Νότιας Ελλάδας και την Νότιας Γαλλίας κατά την άνοιξη και το καλοκαίρι του 2014. Τα δεδομένα αυτά αφορούν τους μη δομικούς υδατάνθρακες των ιστών της χαλέπιου πεύκης

(*Pinus halepensis* Mill.). Στον πιο κάτω πίνακα, καταγράφονται τα σημεία δειγματοληψίας και το ανάλογο κλίμα τους όπως προκύπτει από την κλιματική κατάταξη του de Martonne (Hydrological observatory of Athens, 2015). Στην Ελλάδα, έγινε η δειγματοληψία σε τρεις περιοχές, την Ελευσίνα, την Πάτρα και την Κυλλήνη Ηλείας. Οι περιοχές αυτές απαντούν στην νότια Ελλάδα. Το κλίμα της νότιας Ελλάδας είναι μεσογειακό, με ήπιους και υγρούς χειμώνες, σχετικά θερμά και ξηρά καλοκαίρια και με μακρές περιόδους ηλιοφάνειας κατά την μεγαλύτερη διάρκεια του έτους. Αντίθετα, το κλίμα της νότια Γαλλίας είναι πιο ψυχρό και με μικρότερη ξηρή περίοδο τους καλοκαιρινούς μήνες. Η επιλογή των περιοχών αυτών έγιναν ώστε να εμφανίζουν μια διαβάθμιση εδαφικής υγρασίας από ξηρότερες προς υγρότερες συνθήκες.

Χρησιμοποιήθηκε ο δείκτης ξηρότητας de Martonne, ώστε να ταξινομηθεί η κάθε περιοχή σε ένα κλιματικό σύστημα. Ο δείκτης αυτός χρησιμοποιεί τη βροχόπτωση και τη θερμοκρασία στη θέση της εξάτμισης και χρησιμοποιείται ευρύτατα για να εκτιμηθεί η ξηρότητα μιας περιοχής. Ο δείκτης δίνεται από την σχέση:

$$I = P / (T + 10),$$

Όπου P το ετήσιο ύψος της βροχής σε mm και T η μέση ετήσια θερμοκρασία σε °C. Ο δείκτης de Martonne μεταβάλλεται ανάλογα με την βροχόπτωση και αντιστρόφως ανάλογα με την θερμοκρασία. Στον πίνακα 3.1 παρουσιάζονται οι κατηγορίες κλιματικών τύπων αναλόγως της βροχόπτωσης και της θερμοκρασίας.

Πίνακας 3.1. Κλιματική κατάταξη του de Martonne (Croitoru et al, 2013)

Climate type	I_{DM} values
Arid	$I_{DM} < 10.0$
Semi-arid	$10.0 \leq I_{DM} < 20.0$
Mediterranean	$20.0 \leq I_{DM} < 24.0$
Semi-humid	$24.0 \leq I_{DM} < 28.0$
Humid	$28.0 \leq I_{DM} < 35.0$
Very humid	$35.0 \leq I_{DM} \leq 55.0$
Extremely humid	$I_{DM} > 55.0$

Πίνακας 3.2. Περιοχές δειγματοληψίας. Ταξινόμηση τους με το κλιματικό σύστημα με τον δείκτη ξηρότητας de Martonne

	Περιοχή	Κλίμα	Ετήσια βροχόπτωση	Μέση θερμοκρασία	Δείκτης ξηρότητας (I)
A.1	Ελευσίνα	Ημίξηρο	372,9 mm	18,90 °C	12,90
A2	Πάτρα	Μεσογειακό	580 mm	17,87 °C	20,81
A3	Κυλίνη Ηλείας	Υγρό	804 mm	17,21 °C	29,55
B1	Mitre	Υγρό	584 mm	14,50 °C	23,79
B2	Font-Blanche	Υγρό	752 mm	12,80 °C	32,98

Η Ελευσίνα είναι πόλη του νομού Αττικής και βρίσκεται 20km έξω από την Αθήνα. Κατέχει το ρεκόρ της υψηλότερης καταγεγραμμένης θερμοκρασίας στην Ευρώπη με 48 °C στις 10 Ιουλίου 1977 (Prezerakos, 1989). Σύμφωνα με τα κλιματικά στοιχεία του Μετεωρολογικού Σταθμού Ελευσίνας (1958-1977), το κλίμα της περιοχής είναι μεσογειακού τύπου με υγρό και ήπιο χειμώνα και θερμό, ξηρό καλοκαίρι. Όπως παρουσιάζονται τα κλιματικά στοιχεία των περιοχών στον Πίνακα 3.2, οι ετήσιες βροχοπτώσεις της Ελευσίνας κυμαίνονταν στα 372,9 mm και μέση θερμοκρασία 18,9 °C. Το κλίμα της Ελευσίνας σύμφωνα με τον δείκτη ξηρότητας de Martonne χαρακτηρίζεται ως «Ημίξηρο».

Η Πάτρα είναι η πρωτεύουσα του νομού Αχαΐας και της περιφέρειας της Δυτικής Ελλάδας, με μεσογειακό κλίμα. Η υψηλότερη θερμοκρασία που έχει καταγραφεί (1955-1997) είναι 41.3 °C ενώ η χαμηλότερη -4,5 °C. Η ετήσια βροχόπτωση για την Πάτρα σύμφωνα με τον κοντινότερο μετεωρολογικό σταθμό είναι 580 mm και η μέση θερμοκρασία 17,87 °C (EMY, 2021). Το κλίμα της Πάτρας σύμφωνα με τον δείκτη ξηρότητας de Martonne χαρακτηρίζεται ως «Μεσογειακό».

Η Κυλλίνη βρίσκεται στον νομό Ηλείας, στο δυτικότερο ακρωτήριο της Πελοποννήσου. Σύμφωνα με τον κοντινότερο μετεωρολογικό σταθμό της Ανδραβίδας, η ετήσια βροχόπτωση είναι 804mm και η μέση θερμοκρασία 17,21 °C (EMY, 2021). Ο δείκτης ξηρότητας της Κυλλίνης έχει τιμή I = 29,55 και σύμφωνα με την ταξινόμηση de Martonne το κλίμα της περιοχής χαρακτηρίζεται ως «Υγρό».

Η Font-Blanche απαντά στην νότια Γαλλία νοτιοανατολικά της Μασσαλίας και η περιοχή Saint Mitre βορειοδυτικά της Μασσαλίας. Η ετήσια βροχόπτωση στην πόλη της Μασσαλίας (1958-1977) είναι 535 mm και η θερμοκρασία της 15,25 °C (Klein et al, 2002). Το κλίμα της ευρύτερης περιοχής χαρακτηρίζεται ως «Μεσογειακό». Στην Saint Mitre, ο κοντινότερος σταθμός στην πόλη Istres, κατάγραψε βροχόπτωση 584 mm και μέση θερμοκρασία 14,5 °C. Οπότε ο δείκτης ξηρότητας υπολογίζεται 23,79 και χαρακτηρίζεται ως «Υγρό». Τέλος, στην περιοχή Font-Blanche καταγράφηκε την ίδια περίοδο 752 mm ετήσια βροχόπτωση και 12,8 °C μέση θερμοκρασία καθορίζοντας το κλίμα της ως «Υγρό».

3.3 Θέσεις δειγματοληψίας και πειραματικό υλικό

Το είδος που εξετάστηκε και έγιναν λήψεις δειγμάτων είναι το είδος πεύκου *Pinus halepensis* Mill., το οποίο είναι το πιο διαδεδομένο είδος πεύκου στη Μεσόγειο και μπορεί να αναπτυχθεί κάτω από διαφορετικές κλιματολογικές συνθήκες (Novak et al, 2014; Garcia de la Serrana, 2015; Heras et al, 2016). Είναι ένα από τα πιο ξηρανθεκτικά είδη (Atzmon et al, 2004; Sprintsin et al, 2018; Hevia et al, 2020) και για αυτό απαντάται ευρέως σε περιοχές που υπόκεινται σε εποχιακό έλλειμμα νερού (Barreda et al, 2015).

Τα δέντρα χαλέπιου πεύκης επιλέχθηκαν τυχαία με μόνες προϋποθέσεις να είναι εξωτερικά υγιή, γύρω τους να μην υπάρχουν κομμένα δέντρα που θα επηρέαζαν την ανάπτυξη τους και να είναι τα κυρίαρχα δέντρα του βιότοπου, δηλαδή να μην είναι στην σκιά άλλων δέντρων. Από κάθε περιοχή δειγματοληψίας (βλ. πίνακας 3.1), επιλέχθηκαν δύο θέσεις για λήψη δειγμάτων, μια περιοχή με ξηρότερο έδαφος και μια με υγρότερο έδαφος. Οι περιοχές σε ξηρότερο έδαφος ήταν σε νότιες εκθέσεις με κλίση ή σε κορυφή λόφων είτε λόγω τεχνητής αφαίρεσης τμήματος της ετήσιας βροχόπτωσης. Το τελευταία ισχύει για την περιοχή Font Blanche όπου με ειδικούς σωλήνες αφαιρείται από την πειραματική επιφάνεια το 30% περίπου της ετήσιας βροχόπτωσης πριν φτάσει στο έδαφος. Δειγματοληψία έγινε από 6 δέντρα ανά βιότοπο. Συνολικά έγιναν δειγματοληψίες από 60 δέντρα.



Εικόνα 3.1 Ξηρός βιότοπος Ελευσίνας



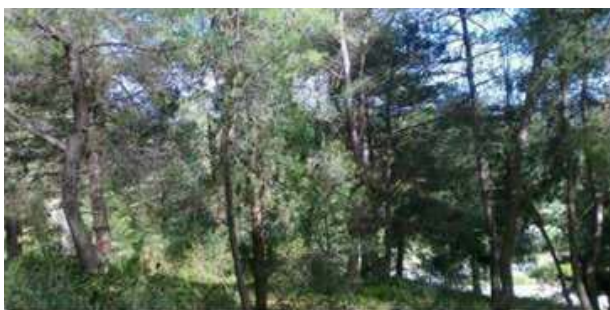
Εικόνα 3.2 Υγρός βιότοπος Ελευσίνας



Εικόνα 3.3 Ξηρός βιότοπος Πάτρας



Εικόνα 3.4 Υγρός βιότοπος Πάτρας



Εικόνα 3.5 Ξηρός βιότοπος Κυλλήνης



Εικόνα 3.6 Υγρός βιότοπος Κυλλήνης



Εικόνα 3.7 Ξηρός βιότοπος Font Blanche



Εικόνα 3.8 Υγρός βιότοπος Font Blanche



Εικόνα 3.9 Ξηρός βιότοπος Saint Mitre



Εικόνα 3.10 Υγρός βιότοπος Saint Mitre

Πίνακας 3.3 Χαρακτηριστικά δειγματοληψιών

Region	Sampling data		Latitude	Longitude	Altitude (m)	Slope (%)	Aspect
	Spring	Summer					
Eleusina Dry (ED)	18-04-14	02-09-14	23° 29' 16,8"	38°02'34,44"	119	10-25%	East
Eleusina Wet (EW)	22-04-14	02-09-14	23°28' 59,88"	38 ° 02' 34,8	185	15-20%	South
Patra Dry (PD)	15-03-14	31-08-14	21°44'45,17"	38°16'42.88"	0	0	
Patra Wet (PW)	25-04-14	31-08-14	21°48'47,93"	38°15'50,92"	392	10-15%	South
Killini Dry (KD)	26-04-14	30-08-14	21° 08' 27,6"	37°53'27,96"	219	30%	North
Killini Wet (KW)	28-04-14	30-08-14	21° 08' 34,8"	37°53'20,76"	180	10-15%	South
Font Blanche Dry (FD)	05-05-14	20-08-14	5° 02' 08,61"	43°27'35,15"	44	0	0
Font Blanche Wet (FW)	05-05-14	20-08-14	5°02' 23,2"	43°27'17,6"	135	0	0
St.Mitre Dry (MD)	06-05-14	21-08-14	5° 40' 42"	43° 14' 24"	430	0	0
St.Mitre Wet (MW)	06-05-14	21-08-14	5o 40' 44"	43o 14' 25"	430	0	0

W = Wet, D = Dry

3.4 Δειγματοληψία και επεξεργασία δειγμάτων

Η δειγματοληψία και η επεξεργασία δειγμάτων αφορά φυτικούς ιστούς της χαλέπιου πεύκης. Μετά από την επεξεργασία των δειγμάτων ακολούθησε η ποσοτικοποίηση της συγκέντρωσης των μη δομικών υδατανθράκων του κάθε φυτικού ιστού.

Από κάθε δέντρο έγινε η λήψη:

- δύο ακραίων τμημάτων κλαδιών με βελόνες Νότιου προσανατολισμού,
- δείγμα από το ξύλωμα του κορμού με την χρήση τρυπανιού Pressler,
- δύο δείγματα από τις ρίζες του δέντρου

Οι φυτικοί ιστοί από τους οποίους έγινε η ποσοτικοποίηση των μη δομικών υδατανθράκων είναι: το ξύλωμα του κορμού, οι βελόνες, το ξύλωμα και το φλοιώμα των κλαδιών και οι ρίζες (πίνακας 3.4).

Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν για δύο περιόδους του έτους: (α) την άνοιξη κατά την έναρξη της αυξητικής περιόδου και (β) στο τέλος του καλοκαιριού όπου η αύξηση είναι περιορισμένη λόγω της ξηρασίας.

Πίνακας 3.4. Ιστοί της χαλέπιου πεύκης από όπου πάρθηκαν δείγματα και πως έγινε η επιλογή τους.

A/A	Ονομασία ιστού	Επιλογή φυτικού ιστού ανά δέντρο
1	Ξύλωμα κορμού	Επιλογή των δέκα πρώτων δακτυλίων
2	Βελόνες	Επιλογή 10 βελόνων από κάθε κλαδί
3	Ξύλωμα κλαδιού	Αφαίρεση φλοιώματος από δύο κλαδιά
4	Φλοιώμα κλαδιού	Μέτρηση για δύο κλαδιά
5	Ρίζες	Επιλογή δύο τμημάτων ριζών

3.5. Εργαστηριακή επεξεργασία δειγμάτων

Τα δείγματα αφ' ότου επεξεργάστηκαν, έγινε ο προσδιορισμός της συγκέντρωσης μη δομικών υδατανθράκων, δηλαδή των σακχάρων (γλυκόζη, φρουκτόζη και σακχαρόζη) καθώς επίσης και της συγκέντρωσης αμύλου. Ο εν λόγω προσδιορισμός έγινε σε συνεργασία με το Ινστιτούτο Βοτανικής του Πανεπιστημίου της Βασιλείας στην Ελβετία. Τα κύρια σημεία της μεθοδολογίας περιλαμβάνουν (α) χρήση κατάλληλων ενζύμων (ισομεράση- isomeras, ινβερτάση – invertase, κλαράση-clarase) για την μετατροπή της φρουκτόζης, σακχαρόζης και του αμύλου σε γλυκόζη σε

διάφορα στάδια και στη συνέχεια (β) τον φωτομετρικό προσδιορισμό της γλυκόζης (Hoch et al. 2003). Συγκεκριμένα η εργαστηριακή επεξεργασία δειγμάτων ακολούθησε ως εξής:

1. Τα δείγματα ξηράθηκαν και τοποθετήθηκαν σε ειδικό μίξερ για να γίνει η μετατροπή τους σε λεπτόκοκκο υλικό.
2. Ακολούθησε εκχύλιση φυτικών ιστών με απεσταγμένο νερό για 30 λεπτά σε συνθήκες βρασμού.
3. Φυγοκέντριση του αποστάγματος.
4. Ένα κλάσμα του αποστάγματος επεξεργάστηκε με τα ένζυμα: ισομεράση και ινβερτάση για την μετατροπή της φρουκτόζης και της σακχαρόζης σε γλυκόζη (Διάλυμα Α)
5. Η γλυκόζη στη συνέχεια μετατράπηκε ενζυματικά σε 6-φωσφορική γλυκόζη (αντίδραση εξωκινάσης, εξωκινάνση από τη Sigma Diagnostics, St. Louis, MO, USA).
6. Το διάλυμα Α πλέον αποτελείτο από γλυκόζη και άμυλο. Στη συνέχεια επεξεργάστηκε με το ένζυμο κλαράση για την μετατροπή και του αμύλου σε γλυκόζη (“Clarase” from *Aspergillus oryzae*, Enzyme Solutions Pty Ltd., Croydon South, VIC, AUS) μέσω επώασης στους 40°C για 15 ώρες και έτσι προέκυψε το διάλυμα Β.

Η πιο πάνω διαδικασία επαναλήφθηκε για τον φωτομετρικό προσδιορισμό της γλυκόζης που αντιστοιχεί στο σύνολο των μη δομικών υδατανθράκων (NSC). Αφαιρώντας την γλυκόζη των NSC του διαλύματος Β από τα ελεύθερα σάκχαρα του διαλύματος Α, υπολογίστηκε η συγκέντρωση του αμύλου. Καθαρό άμυλο και γλυκόζη, φρουκτόζη και σακχαρόζη χρησιμοποιήθηκαν ως πρότυπα και πρότυπη σκόνη φυτών συμπεριλήφθηκε για τον έλεγχο της επαναληψιμότητας των εκχυλίσεων. Οι συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων (NSC) εκφράζονται με βάση το ποσοστό ξηρής ύλης (mg/g) (Hoch et al, 2003).

3.6 Μετρήσεις υδατικού δυναμικού

Το μέτρο ενδεχόμενης υδατικής καταπόνησης των φυτών είναι το υδατικό δυναμικό (Water potential, Ψ_w). Επιπλέον το υδατικό δυναμικό εκφράζει και την διαθεσιμότητα της εδαφικής υγρασίας. Η μέτρηση του υδατικού δυναμικού για κάθε περιοχή έγινε με τον θάλαμο πίεσης Schölander επί τόπου πριν την αυγή. Συγκεκριμένα το υδατικό δυναμικό μετρήθηκε για 2 κλαδίσκους με βελόνες για κάθε δέντρο, στο τέλος του καλοκαιρού του 2014. Στον θάλαμο πίεσης τοποθετείται το φύλλωμα – στην συγκεκριμένη περίπτωση οι βελόνες. Ο θάλαμος αυτός είναι

κλειστός αεροστεγός. Η πίεση που θα απαιτηθεί για να απομακρυνθεί το νερό από τα φύλλα ή τα κλαδιά των φυτών ισούται με το υδατικό δυναμικό και μετριέται με ένα εξωτερικό μανόμετρο.

3.7 Προσδιορισμός φαινολογικού σταδίου

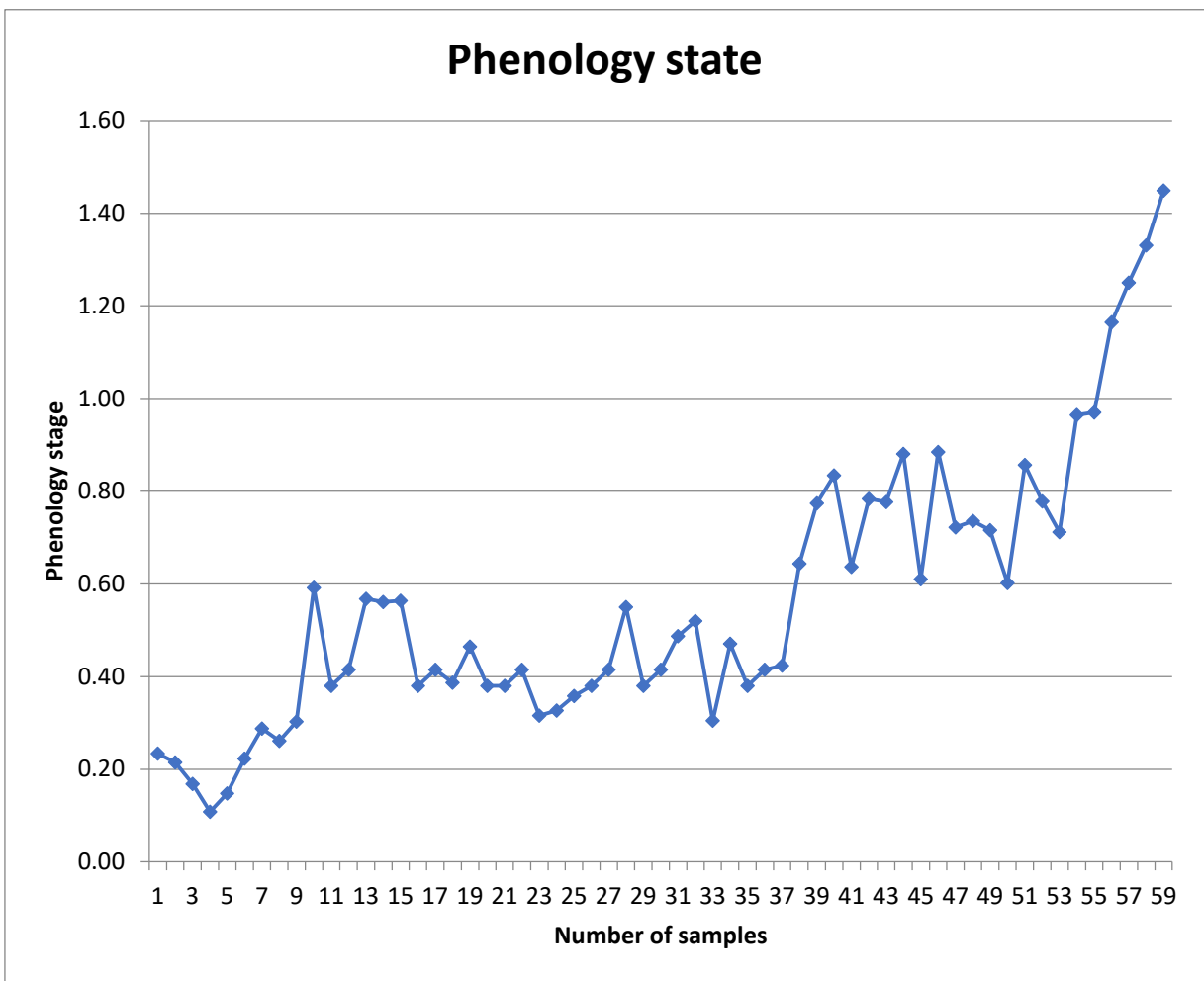
Τα επίπεδα των συγκεντρώσεων των μη δομικών υδατανθράκων (NSC) μπορεί να επηρεαστούν από το φαινολογικό στάδιο στο οποίο ανήκουν τα δέντρα (Körner, 2003). Ως αποτέλεσμα έγινε ο προσδιορισμός του αναπτυξιακού σταδίου κάθε δέντρου και όσα δέντρα είχαν πολύ πρόωμη ή πολύ καθυστερημένη αύξηση δεν χρησιμοποιήθηκαν. Ως δείκτης χρησιμοποιήθηκε το μήκος του ξυλώματος της φετινής χρονιάς σε σύγκριση με την περσινή.

Ο προσδιορισμός του φαινολογικού σταδίου έγινε υπολογίζοντας τον λόγο του μήκους ξυλώματος του 2014 προς της προηγούμενης χρονιάς την άνοιξη και το καλοκαίρι. Στη συνέχεια υπολογίζεται των δύο αυτών αποτελεσμάτων, δηλαδή της τιμής που βρέθηκε για την άνοιξη προς την τιμή του καλοκαιριού. Ο δείκτης φαινολογικού σταδίου ($\Delta\Phi$) υπολογίζεται όπως φαίνεται πιο κάτω:

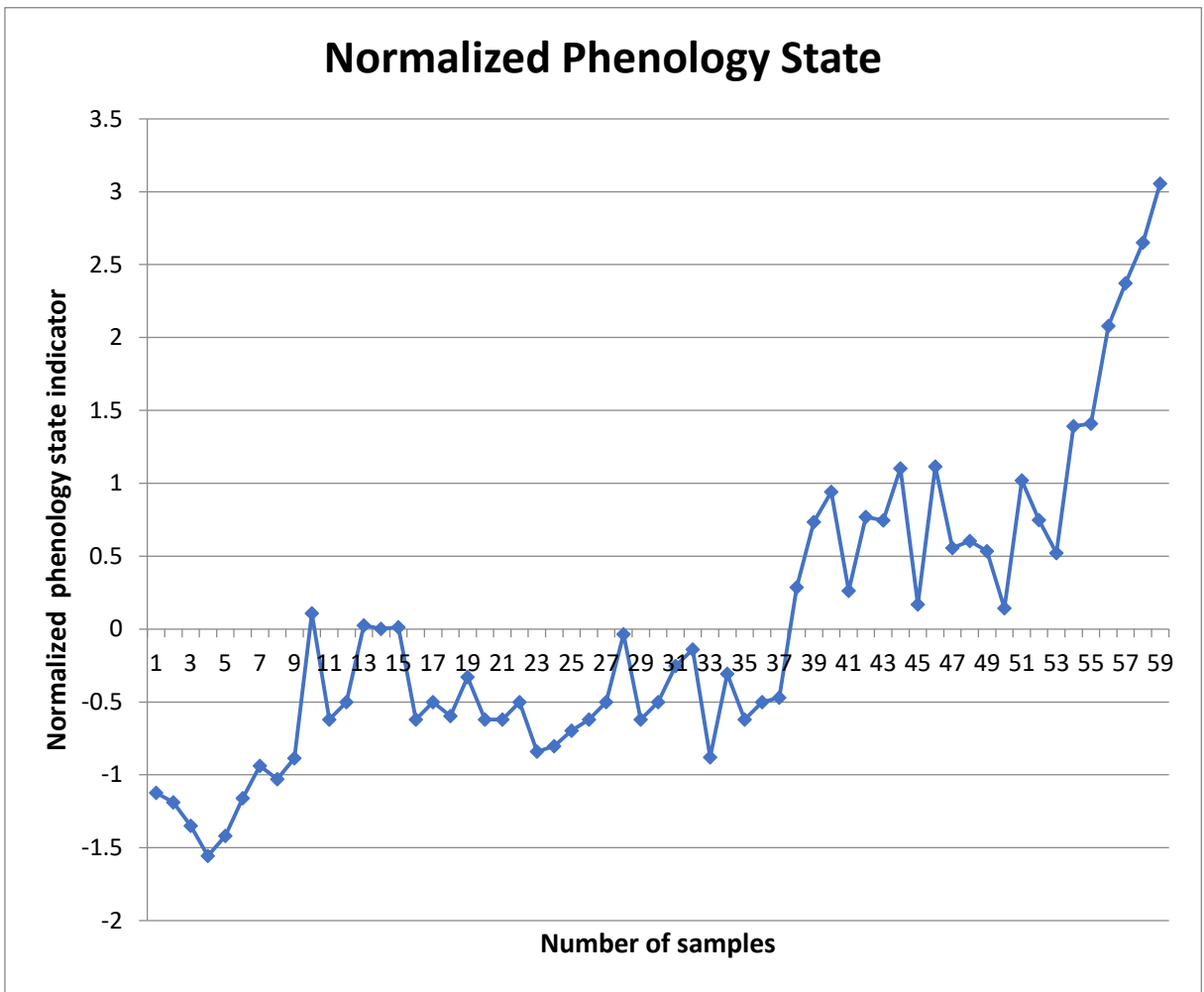
Δείκτης φαινολογικού σταδίου ($\Delta\Phi$) =

$$\frac{\text{μήκος ξυλώματος κλαδιού 2014 Άνοιξη}}{\text{μήκος ξυλώματος κλαδιού 2013 Άνοιξη}} \bigg/ \frac{\text{μήκος ξυλώματος κλαδιού 2014 Καλοκαίρι}}{\text{μήκος ξυλώματος κλαδιού 2013 Καλοκαίρι}}$$

Για το κάθε δέντρο αντιστοιχεί μια τιμή που παρουσιάζει το φαινολογικό στάδιο των κλαδιών κατά τη χρονική στιγμή της δειγματοληψίας. Οι τιμές του δείκτη φαινολογικού σταδίου για κάθε δέντρο παρουσιάζονται στο Διάγραμμα 3.1. Τα δέντρα που η τυπική απόκλιση των τιμών τους είναι πάνω από +1 και κάτω από -1 απορρίφθηκαν και δεν χρησιμοποιήθηκαν στο επόμενο στάδιο της στατιστικής ανάλυσης. Αυτές οι τιμές αντιστοιχούν στο εξής εύρος: από 0,29 μέχρι 0,85.



Διάγραμμα 3.1. Δείκτης φαινολογικού σταδίου κάθε δέντρου χαλέπιου πεύκης



Διάγραμμα 3.2. Κανονικοποιημένος δείκτης σταδίου για κάθε δέντρο χαλέπιου πεύκης

3.8 Στατιστική ανάλυση

Αφότου συλλέχθηκαν όλα τα δεδομένα σε αρχεία, για να γίνει η σύγκριση τους χρειάστηκε η στατιστική ανάλυση τους. Για την στατιστική ανάλυση χρησιμοποιήθηκε το πρόγραμμα SPSS και πραγματοποιήθηκε γραμμική συσχέτιση μεταξύ των ποσοτικών μεταβλητών με την χρήση του συντελεστή γραμμικής συσχέτισης Pearson's για την εκτίμηση του βαθμού συσχέτισης. Ο συντελεστής Pearson's (R) έχει εύρος τιμών [-1,1]. Στατιστικώς σημαντικές θεωρήθηκαν οι συσχετίσεις όπου ο συντελεστής στατιστική σημαντικότητας (P) ήταν μικρότερος του 0.05.

Σε κάποιες περιπτώσεις η κατανομή δεν ήταν κανονική και γι'αυτό τον λόγο έγινε ο έλεγχος κανονικότητας με το τεστ Kolmogorov-Smirnov και όπου η κατανομή δεν ήταν κανονική χρησιμοποιήθηκε ο συντελεστής συσχέτισης Spearman's (r_{sp}).

Πιο κάτω παρουσιάζονται οι πίνακες με το τεστ Kolmogorov-Smirnov για τις μετρήσεις της άνοιξης και του καλοκαιριού.

Πίνακας 3.5. Τεστ Kolmogorov-Smirnov για τις μετρήσεις της Ανοίξης

One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test

	WP	SugStem	SugShoot	SugRoot	SugNdls	SugBark	StarStem	StarShoot	StarRoot	StarNdls	StarBark
N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Normal Parameters ^{a,b}	-1.40	0.99	4.53	2.41	5.37	3.96	1.32	3.46	9.30	5.05	14.22
Std. Deviation	0.38	0.43	1.30	0.48	0.71	1.04	0.28	0.71	2.30	1.55	2.47
Most Extreme Differences	0.22	0.23	0.19	0.16	0.17	0.30	0.16	0.16	0.19	0.20	0.16
Positive	0.14	0.23	0.13	0.12	0.17	0.30	0.16	0.16	0.19	0.20	0.16
Negative	-0.22	-0.14	-0.19	-0.16	-0.12	-0.18	-0.16	-0.14	-0.13	-0.10	-0.16
Test Statistic	0.22	0.23	0.19	0.16	0.17	0.30	0.16	0.16	0.19	0.20	0.16
Asymp. Sig. (2-tailed)	.176 ^c	.133 ^c	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.012 ^c	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}

One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test

	WP	NscStem	NscShoot	NscRoot	NscNdls	NscBark	ratios sug/starch Stem	ratios sug/starch shoot	ratios sug/starch root	ratios sug/starch ndls	ratios sug/starch bark
N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Normal Parameters ^{a,b}	-1.40	2.31	7.99	11.71	10.42	18.18	0.74	1.36	0.27	1.15	0.28
Std. Deviation	0.38	0.65	1.48	2.60	1.71	2.93	0.24	0.47	0.05	0.35	0.07
Most Extreme Differences	0.22	0.29	0.21	0.16	0.17	0.13	0.18	0.17	0.23	0.20	0.15
Positive	0.14	0.29	0.21	0.16	0.13	0.13	0.18	0.11	0.23	0.17	0.11
Negative	-0.22	-0.16	-0.10	-0.11	-0.17	-0.09	-0.14	-0.17	-0.14	-0.20	-0.15
Test Statistic	0.22	0.29	0.21	0.16	0.17	0.13	0.18	0.17	0.23	0.20	0.15
Asymp. Sig. (2-tailed)	.176 ^c	.020 ^c	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.137 ^c	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}

Πίνακας 3.6. Τεστ Κολμογοροβ-Smirnov για τις μετρήσεις του Καλοκαιριού

One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test

	WP	SugStem	SugShoot	SugRoot	SugNdls	SugBark	StarStem	StarShoot	StarRoot	StarNdls	StarBark
N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Normal Parameters ^{a,b}	-1.40	1.45	5.67	3.61	3.03	4.60	0.66	1.58	3.69	2.02	2.52
Std. Deviation	0.38	0.58	1.89	0.58	0.82	0.81	0.17	0.55	2.86	1.77	1.85
Most Extreme Differences	0.22	0.20	0.31	0.23	0.19	0.19	0.17	0.16	0.26	0.22	0.31
Positive	0.14	0.20	0.31	0.23	0.19	0.19	0.10	0.15	0.26	0.22	0.31
Negative	-0.22	-0.18	-0.18	-0.14	-0.13	-0.12	-0.17	-0.16	-0.21	-0.17	-0.22
Test Statistic	0.22	0.20	0.31	0.23	0.19	0.19	0.17	0.16	0.26	0.22	0.31
Asymp. Sig. (2-tailed)	.176 ^c	.200 ^{c,d}	.006 ^c	.150 ^c	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.052 ^c	.168 ^c	.006 ^c

One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test

	WP	NscStem	NscShoot	NscRoot	NscNdls	NscBark	ratios sug/starch Stem	ratios sug/starch shoot	ratios sug/starch root	ratios sug/starch ndls	ratios sug/starch bark
N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Normal Parameters ^{a,b}	-1.40	2.11	7.25	7.31	5.06	7.12	2.21	3.97	1.36	2.59	2.98
Std. Deviation	0.38	0.68	2.00	2.79	2.30	2.18	0.66	1.63	0.72	1.92	1.99
Most Extreme Differences	0.22	0.21	0.23	0.28	0.20	0.19	0.28	0.21	0.14	0.23	0.21
Positive	0.14	0.21	0.23	0.28	0.20	0.19	0.17	0.21	0.14	0.23	0.21
Negative	-0.22	-0.16	-0.17	-0.18	-0.14	-0.16	-0.28	-0.14	-0.11	-0.15	-0.14
Test Statistic	0.22	0.21	0.23	0.28	0.20	0.19	0.28	0.21	0.14	0.23	0.21
Asymp. Sig. (2-tailed)	.176 ^c	.200 ^{c,d}	.136 ^c	.028 ^c	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.023 ^c	.200 ^{c,d}	.200 ^{c,d}	.139 ^c	.200 ^{c,d}

Σύμφωνα με τους πιο πάνω πίνακες οι συσχετίσεις των πιο κάτω με το υδατικό δυναμικό δεν ακολουθούν κανονική κατανομή:

- Σάκχαρα στο Φλοιώμα των κλαδιών (SugBark) την άνοιξη
- Μη δομημένοι υδατανθράκων στο Ξύλωμα του κορμού (NscStem) την άνοιξη
- Σάκχαρα στο Ξύλωμα κλαδιών (SugShoot) το καλοκαίρι
- Άμυλο στο Φλοιώμα των κλαδιών (StarchBark) το καλοκαίρι
- Μη δομικοί υδατανθράκων στις ρίζες (NscRoots) το καλοκαίρι
- Αναλογία σακχάρων προς άμυλο στο Ξύλωμα του κορμού (Ratios sug/starch Stem) το καλοκαίρι

Στα διαγράμματα των συσχετίσεων των πιο πάνω δεδομένων χρησιμοποιήθηκε μόνο ο συντελεστής συσχέτισης Spearman's (r_{sp}) για τους ελέγχους σημαντικότητας.

Κεφάλαιο 4

Αποτελέσματα

Στο τέταρτο κεφάλαιο παρουσιάζονται τα αποτελέσματα που προέκυψαν από τα πειραματικά δεδομένα μετά από επεξεργασία καθώς και από την βιβλιογραφική ανασκόπηση 15 ετών για την μεταβολή των ενεργειακών αποθεμάτων του δέντρου *Pinus halepensis* Mill στην ξηρασία.

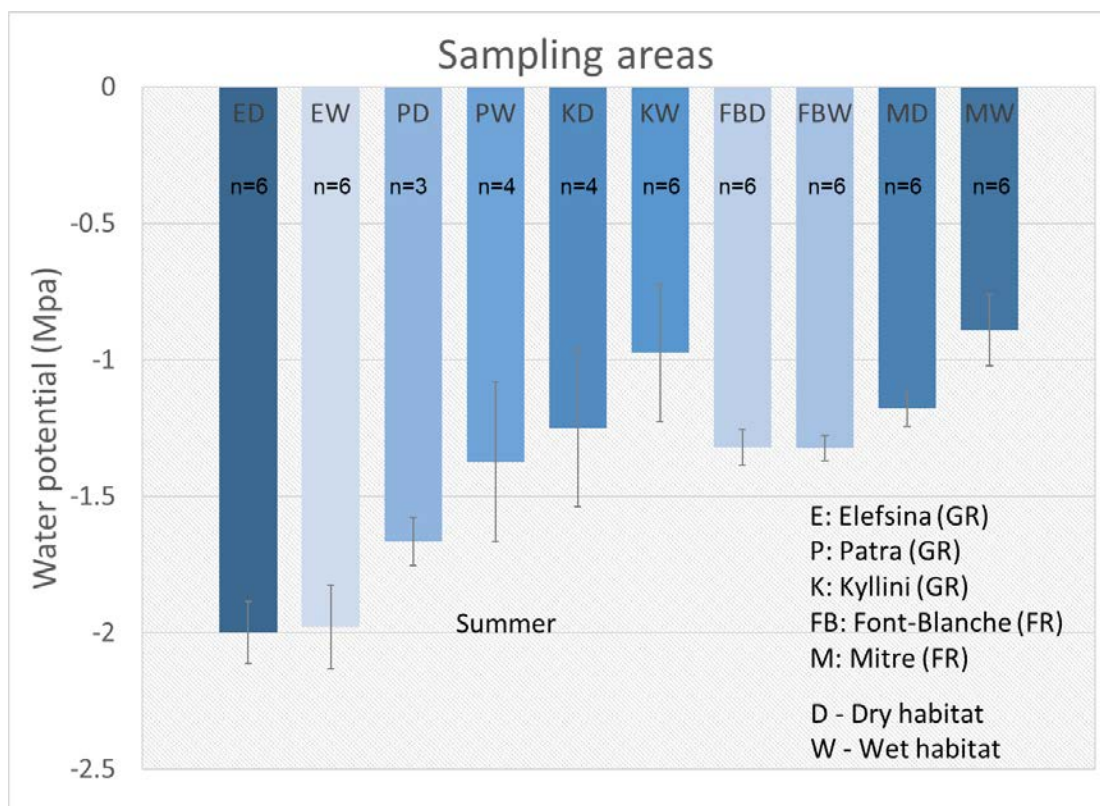
4.1. Αποτελέσματα πειραματικών δεδομένων μετά από επεξεργασία

Στα παρόν κεφάλαιο παρουσιάζονται τα αποτελέσματα των συσχετίσεων του υδατικού δυναμικού σε συνάρτηση με τις συγκεντρώσεων των μη δομικών υδατανθράκων/ των σακχάρων/ του αμύλου και της αναλογίας σακχάρων προς άμυλο στα διάφορα μέρη των πεύκων από όπου έγιναν οι δειγματοληψίες. Τα αποτελέσματα παρουσιάζονται σε μορφή διαγραμμάτων.

4.1.1 Υδατικές συνθήκες ανά βιότοπο

Στο διάγραμμα 4.1 παρουσιάζεται το υδατικό δυναμικό πριν την αυγή των δέντρων στα οποία έγιναν οι δειγματοληψίες για κάθε περιοχή. Στο διάγραμμα 4.1, από αριστερά προς δεξιά οι μπάρες αντιπροσωπεύουν τις περιοχές ως εξής: Ελευσίνα, Πάτρα, Κυλλήνη, Font-Blanche, Mitre. Η κάθε περιοχή έχει δύο μπάρες, η πρώτη μπάρα είναι η μέτρηση για τον ξηρό βιότοπο και η δεύτερη για τον υγρό βιότοπο.

Τα δέντρα της Ελευσίνας και για τους δύο βιότοπους εμφανίζουν την υψηλότερη καταπόνηση, έχοντας τις χαμηλότερες τιμές υδατικού δυναμικού και έχοντας στατιστικώς σημαντική διαφορά από τις υπόλοιπες περιοχές. Από την άλλη μεριά, ο υγρός βιότοπος της Κυλλήνης και της περιοχής Mitre έχουν στατιστικώς την μικρότερη υδατική καταπόνηση συγκριτικά με τις υπόλοιπες περιοχές.



Διάγραμμα 4.1. Υδατικό δυναμικό πριν την αυγή (Predawn water potential) για κάθε περιοχή όπου έγινε δειγματοληψία. Η μέτρηση του έγινε τέλος καλοκαιριού – αρχές φθινοπώρου το 2014.

4.1.2 Συσχετίσεις υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και συγκεντρώσεων ενεργειακών αποθεμάτων

Σύμφωνα με το κεφάλαιο 3, έγιναν συσχετισμοί δύο μεταβλητών, του υδατικού δυναμικού και των συγκεντρώσεων των ενεργειακών αποθεμάτων. Τα ενεργειακά αποθέματα αποτελούν: τα σάκχαρα, το άμυλο, οι μη δομικοί υδατάνθρακες και η αναλογία σακχάρων προς άμυλο. Αυτές οι συσχετίσεις έγιναν για τα 5 μέρη των δέντρων από όπου έγιναν οι δειγματοληψίες: Ξύλωμα κορμού (Stem), Ξύλωμα κλαδιών (Shoot), Ρίζα (Root), Βελόνες (Needles) και Φλοιώμα κλαδιών (Bark) για δύο χρονικές περιόδους, άνοιξη και καλοκαίρι.

Όπως έχει αναφερθεί και στην μεθοδολογία, στις συσχετίσεις των μεταβλητών έγινε η χρήση δύο συντελεστών συσχέτισης, του Pearson's (R) και του Spearman's (r_{sp}). Σε κάποιες περιπτώσεις η κατανομή δεν ήταν κανονική και γι'αυτό τον λόγο έγινε ο έλεγχος κανονικότητας με το τεστ Kolmogorov-Smirnov και όπου η κατανομή δεν ήταν κανονική χρησιμοποιήθηκε και ο συντελεστής Spearman's.

Όσο αφορά τις μετρήσεις της άνοιξης και σύμφωνα με τους πίνακες στο κεφάλαιο της μεθοδολογίας, οι τιμές των:

- Σακχάρων στο Φλοιώμα των κλαδιών (SugBark) και
- Μη δομημένων υδατανθράκων στο Ξύλωμα του κορμού (NscStem),

δεν έχουν κανονική κατανομή. Όσο αφορά τις μετρήσεις του καλοκαιριού μη κανονική κατανομή ακολουθούν οι τιμές των:

- Σακχάρων στο Ξύλωμα κλαδιών (SugShoot)
- Αμύλου στο Φλοιώμα των κλαδιών (StarchBark)
- Μη δομικών υδατανθράκων στις ρίζες (NscRoots)
- Αναλογίας σακχάρων προς άμυλο στο Ξύλωμα του κορμού (Ratios sug/starch Stem)

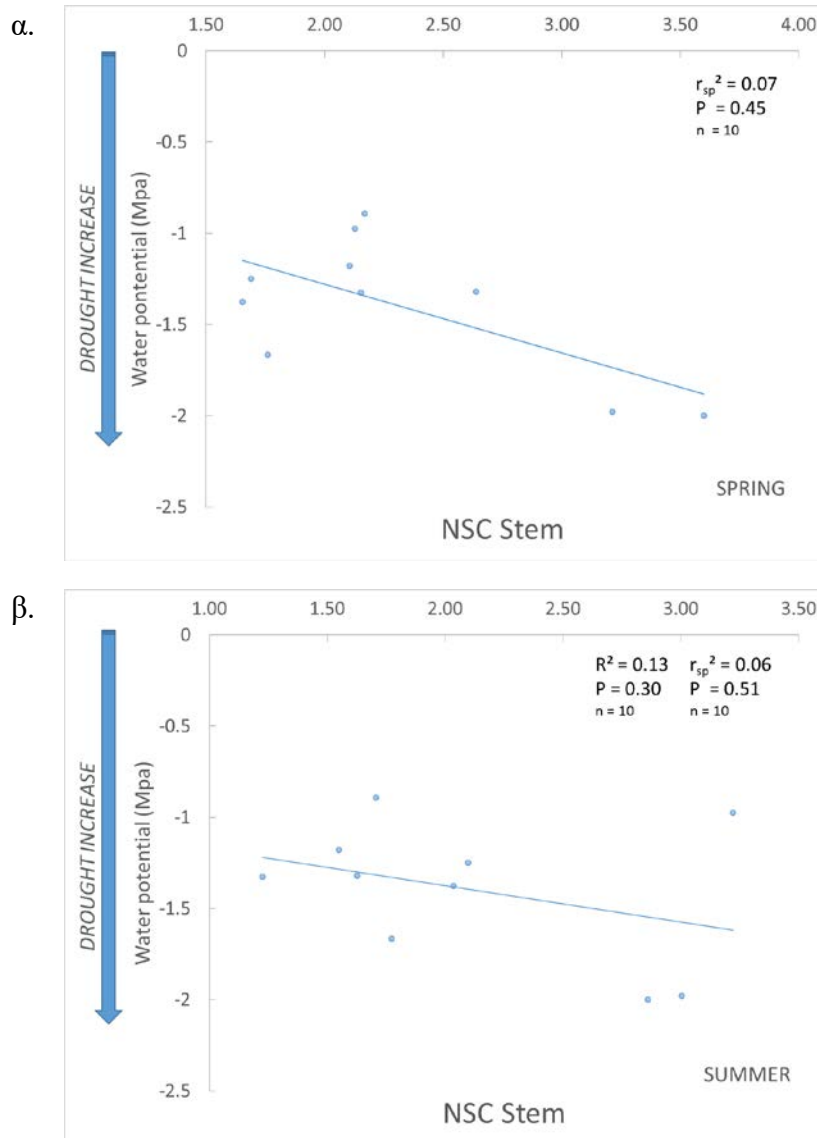
Τα πιο πάνω δεδομένα δεν ακολουθούν κανονική κατανομή και γι'αυτό τον λόγο θα χρησιμοποιηθεί μόνο ο συντελεστής συσχέτισης Spearman's (r_{sp}) για την ερμηνεία των διαγραμμάτων.

Στα διαγράμματα συσχετίσεων παρουσιάζονται τα τετράγωνα των δύο αυτών συντελεστών και ο αριθμός των μετρήσεων (n). Ο αριθμός των μετρήσεων για όλα τα διαγράμματα είναι 10, δύο λήψεις δειγμάτων - σε υγρό και ξηρό βιότοπο - για τις 5 περιοχές δειγματοληψίας (Ελευσίνα, Πάτρα, Κυλλήνη, Font-Blanche, Mitre). Οι δύο αυτοί συντελεστές καθορίζουν κατά πόσο οι δύο μεταβλητές που συσχετίζονται έχουν γραμμική συσχέτιση ή όχι. Στα διαγράμματα όπου οι συσχετίσεις δεν ακολουθούσαν κανονική κατανομή χρησιμοποιήθηκε μόνο ο συντελεστής συσχέτισης Spearman's. Στόχος είναι να βρεθούν ποια ενεργειακά αποθέματα και σε ποια τμήματα των δέντρων επηρεάζονται από την αύξηση του υδατικού δυναμικού και πώς επηρεάζονται.

4.1.2.1 Συσχετίσεις υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και συγκεντρώσεων μη δομικών υδατανθράκων (NSC)

Πιο κάτω παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων, για τα πέντε τμήματα των δέντρων - Ξύλωμα κορμού (Stem), Ξύλωμα κλαδιών (Shoot), Ρίζα (Root), Βελόνες (Needles) και Φλοίομα κλαδιών (Bark) - από όπου έγινε η δειγματοληψία για την περίοδο της άνοιξης και του καλοκαιριού. Σε όλα τα διαγράμματα υπάρχει ένα βέλος που δείχνει την αύξηση της ξηρασίας. Όσο πιο ξηρός είναι ο βιότοπος από όπου έγιναν οι δειγματοληψίες τόσο πιο χαμηλό είναι το υδατικό δυναμικό άρα και πιο έντονο το υδατικό στρες στα φυτά.

Στα διαγράμματα 4.2.α και 4.2.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων για το ξύλωμα του κορμού. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική ούτε κατά την διάρκεια της άνοιξης ούτε για το καλοκαίρι.

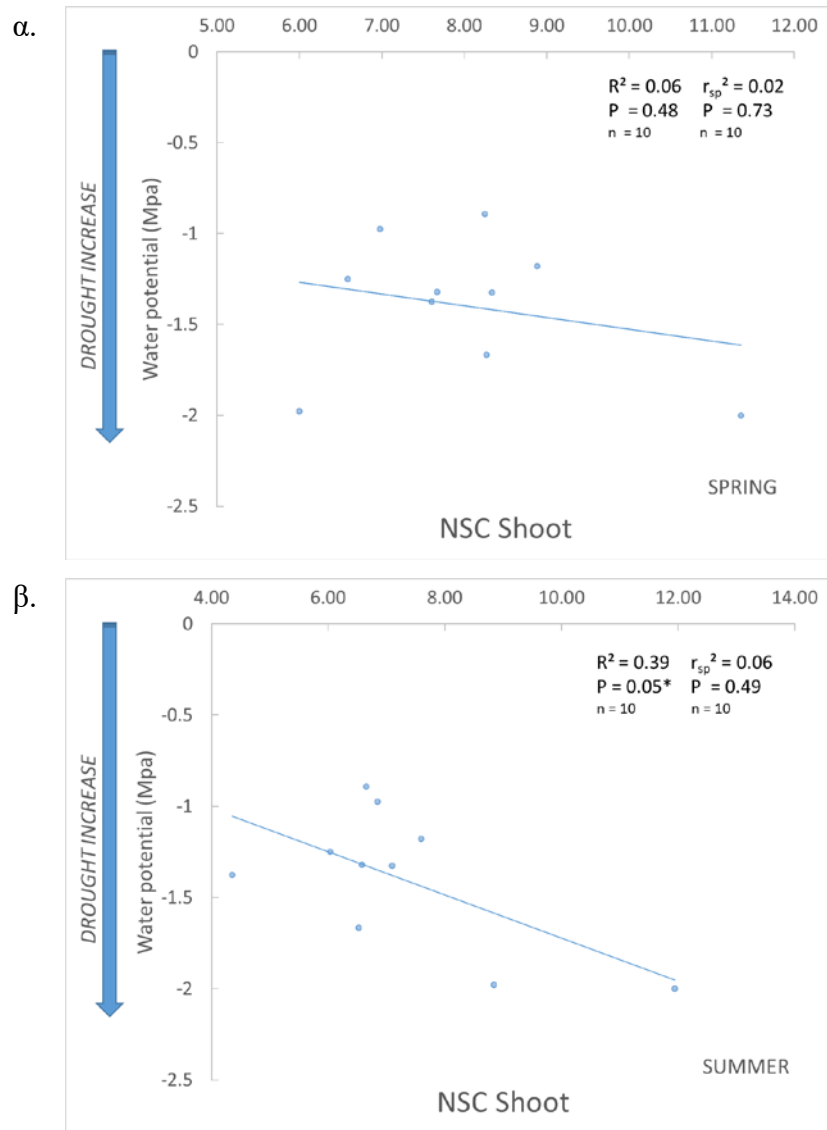


Διάγραμμα 4.2. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων (NSC) στο ξύλωμα του κορμού για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας.

(α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

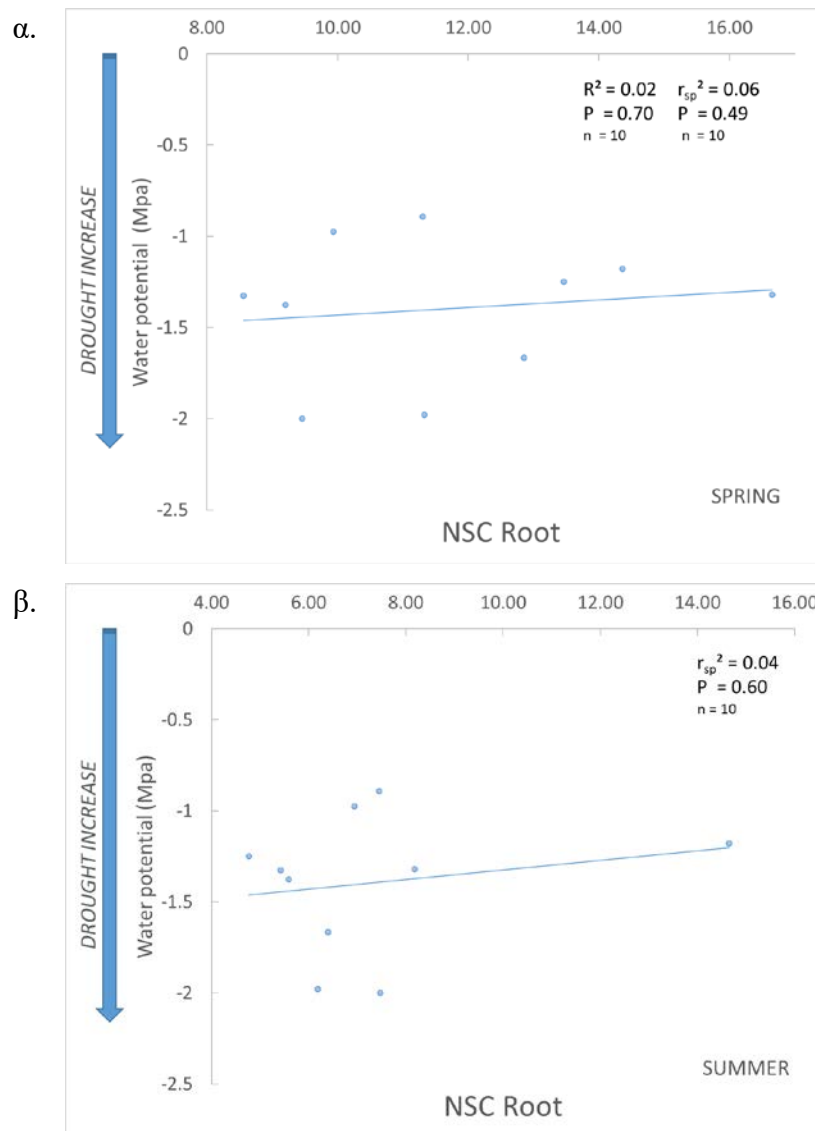
Στα διαγράμματα 4.3.α και 4.3.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων για το ξύλωμα των κλαδιών. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών είναι στατιστικώς σημαντική μόνο στις δειγματοληψίες του καλοκαιριού. Συγκεκριμένα καθώς μειώνεται το υδατικό δυναμικό, δηλαδή όσο αυξάνεται η ξηρασία, οι μη δομικοί υδατάνθρακες στους ιστούς του ξυλώματος των κλαδιών αυξάνονται.



Διάγραμμα 4.3. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων (NSC) στο ξύλωμα των κλαδιών για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

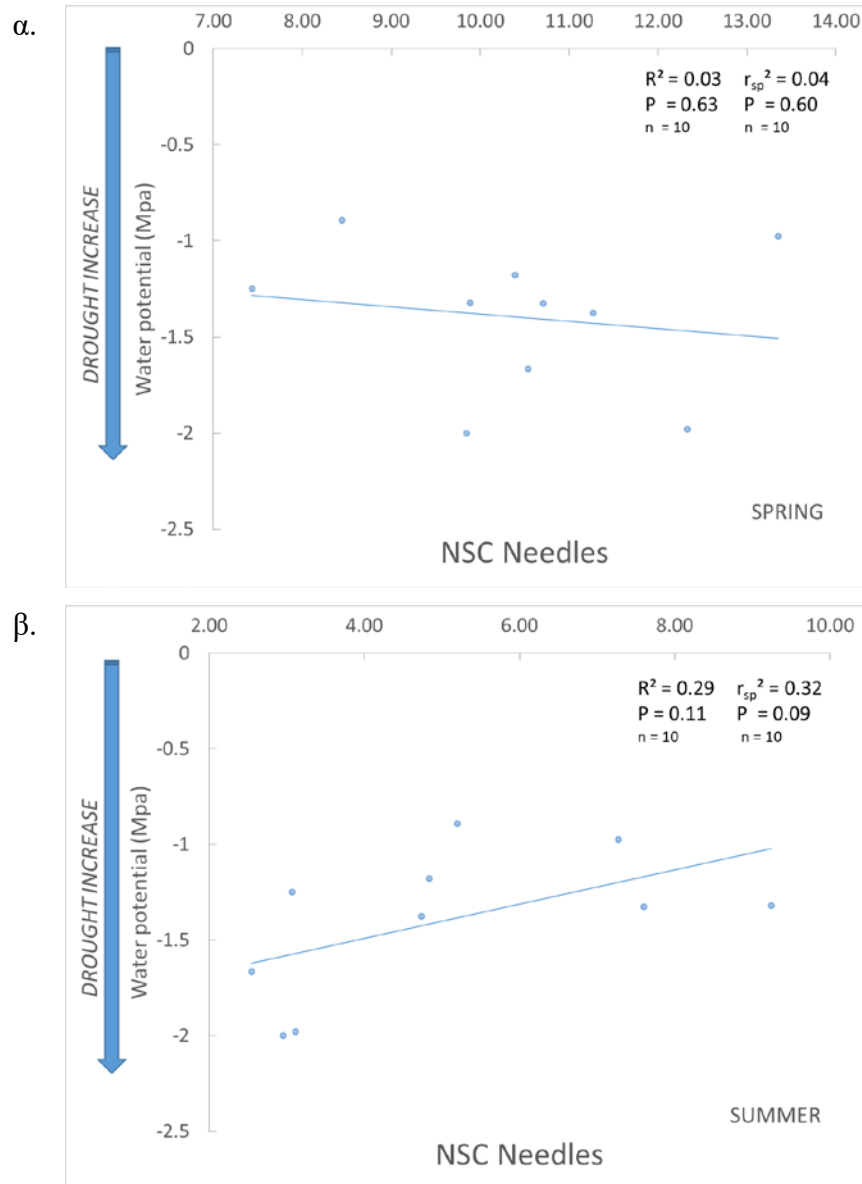
Στα διαγράμματα 4.4.α και 4.4.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς της ρίζας. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική ούτε την άνοιξη ούτε και στις δειγματοληψίες του καλοκαιριού.



Διάγραμμα 4.4. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων (NSC) στις ρίζες για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας.. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's

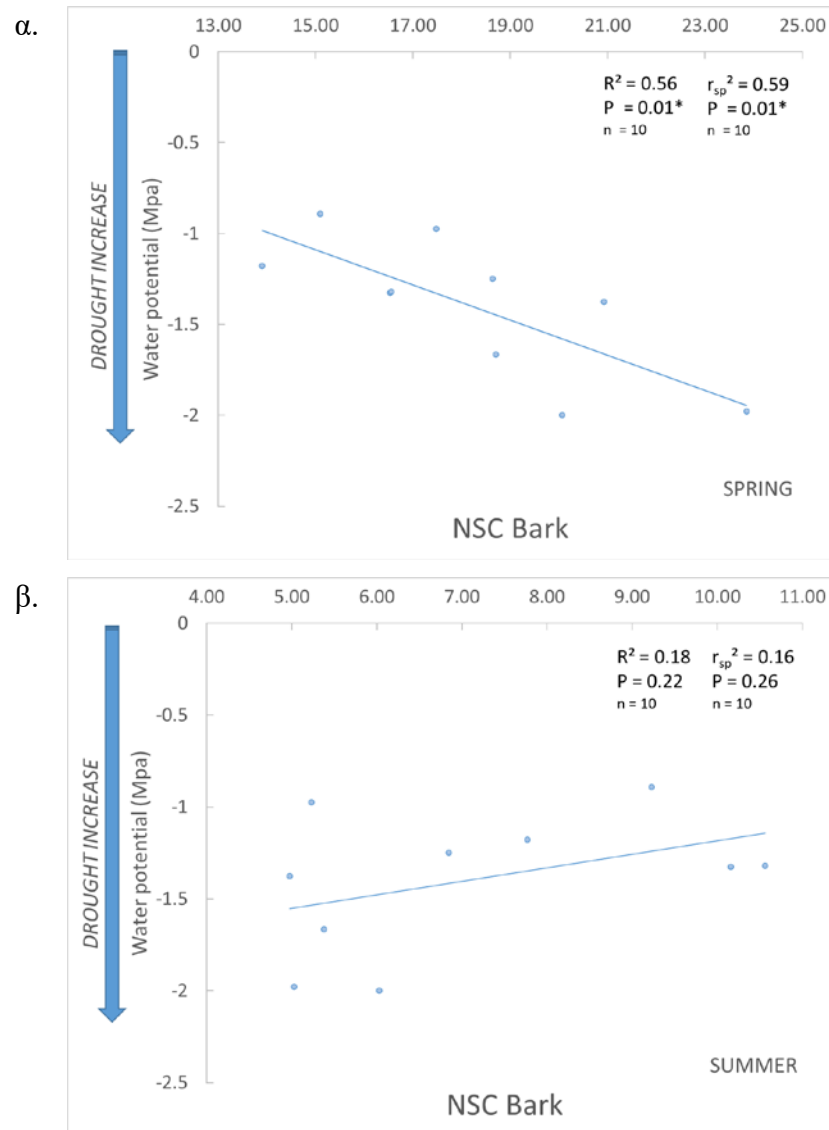
Στα διαγράμματα 4.5.α και 4.5.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων στις πευκοβελόνες. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική ούτε στις δειγματοληψίες της άνοιξης ούτε και σε αυτές του καλοκαιριού.



Διάγραμμα 4.5. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων (NSC) στις βελόνες για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's

Στα διαγράμματα 4.6.α και 4.6.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς του φλοιώματος των κλαδιών. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών είναι στατιστικώς σημαντική την άνοιξη ενώ το καλοκαίρι δεν είναι στατιστικώς σημαντική. Οι μετρήσεις των μη δομικών υδατανθράκων στο φλοιώμα των κλαδιών την άνοιξης (βλ. διάγραμμα 4.6.α) έχουν την τάση να αυξάνουν καθώς αυξάνεται η ξηρασία.



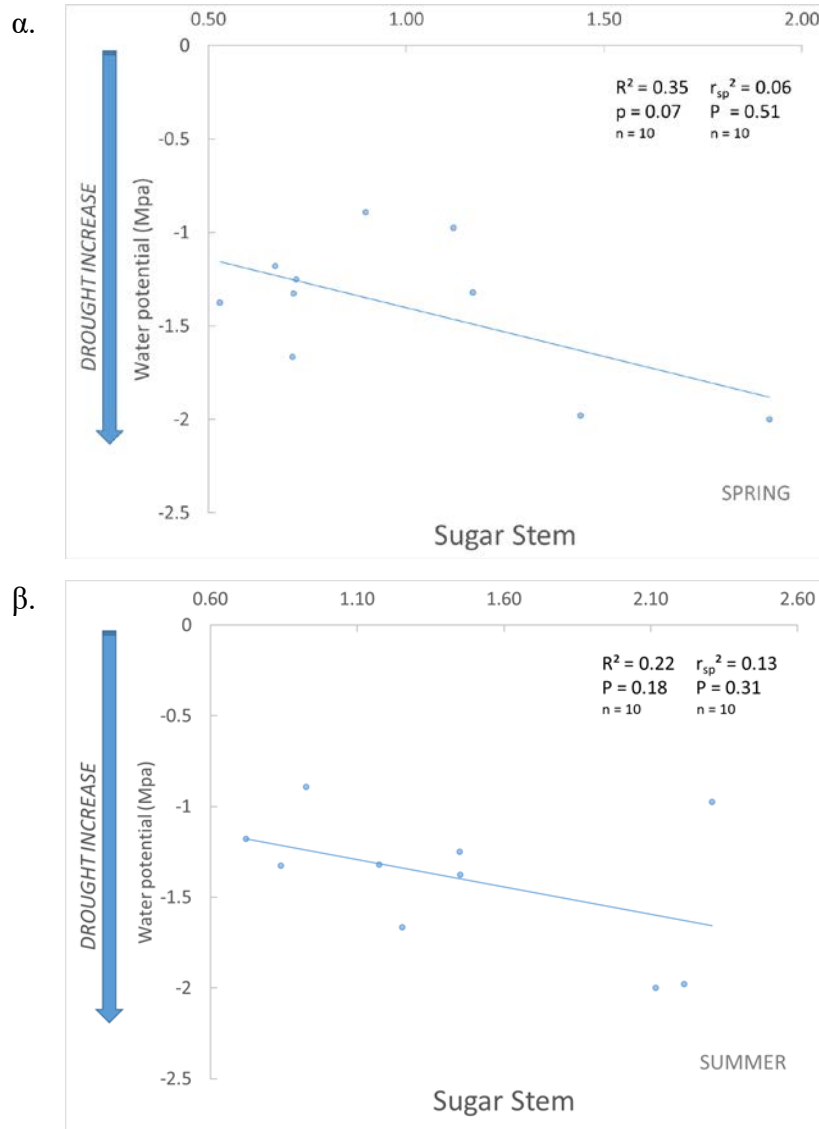
Διάγραμμα 4.6. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων (NSC) στο φλοιώμα των κλαδιών για το υγρό και ξηρό βίοτοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's

4.1.2.2 Συσχετίσεις υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και συγκεντρώσεων σακχάρων

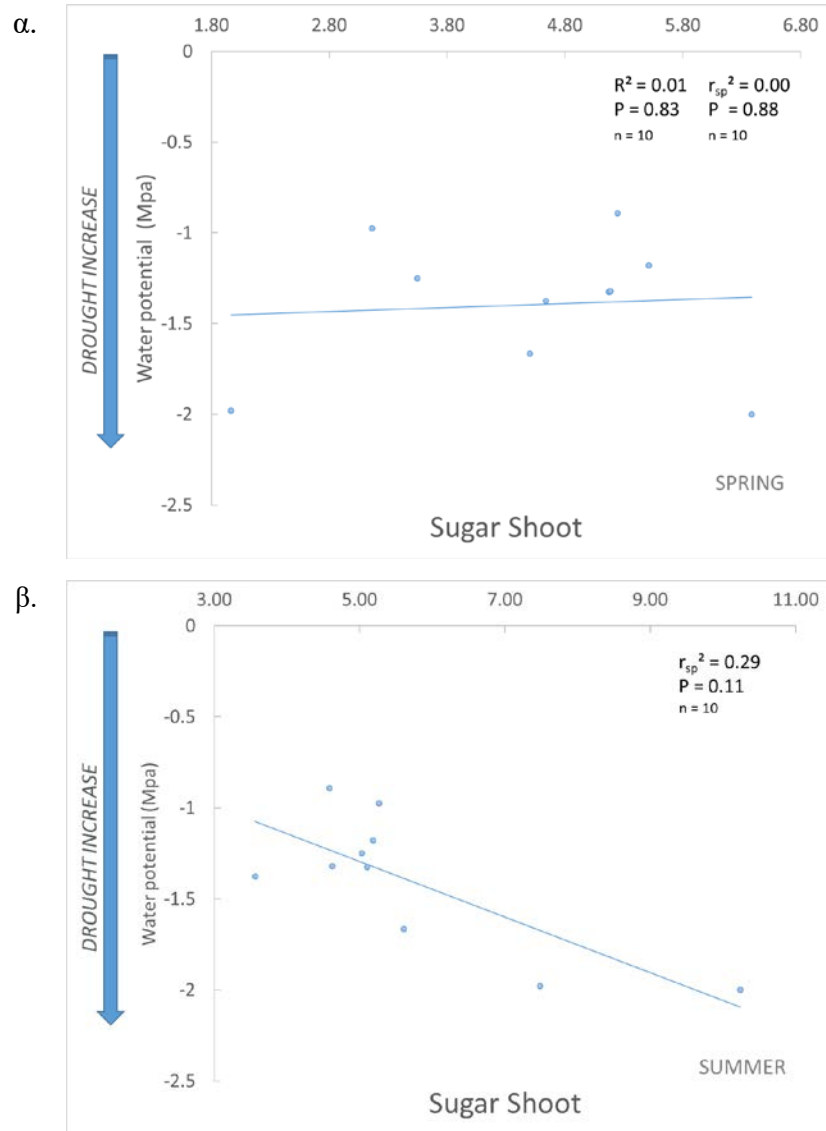
Πιο κάτω παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων, για τα πέντε τμήματα των δέντρων από όπου έγινε η δειγματοληψία για την περίοδο της άνοιξης και του καλοκαιριού.

Στα διαγράμματα 4.7.α και 4.7.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων στο ξύλωμα του κορμού. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική για καμία από τις δύο εποχές.



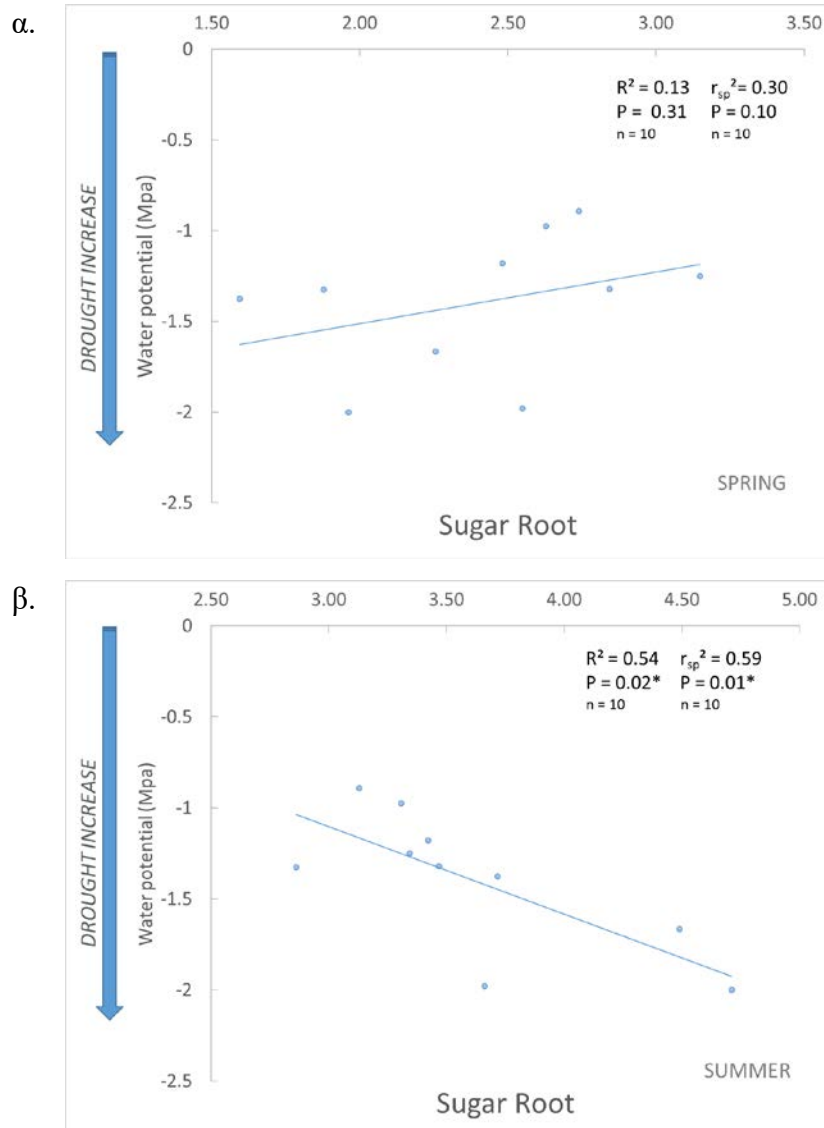
Διάγραμμα 4.7. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων στο ξύλωμα του κορμού για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι) Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.8.α και 4.8.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων στο ξύλωμα των κλαδιών. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική ούτε για τις δειγματοληψίες της άνοιξης ούτε και του καλοκαιριού.



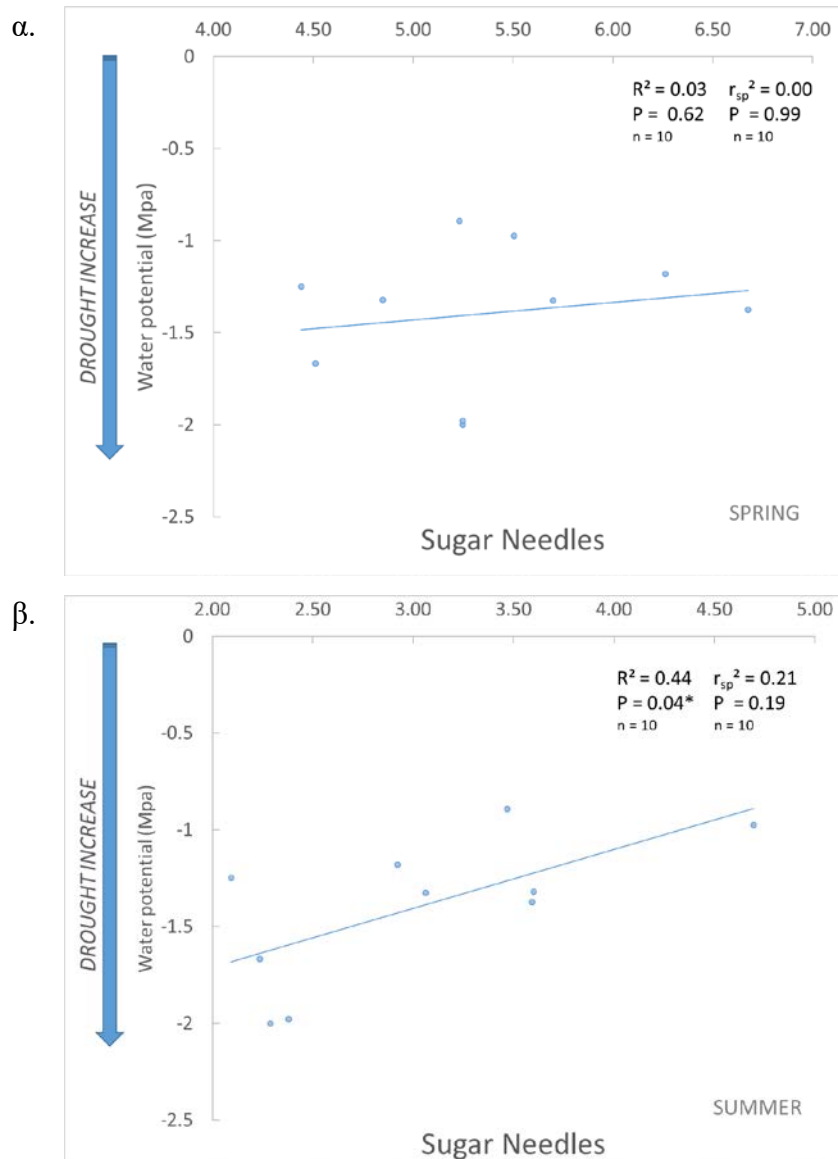
Διάγραμμα 4.8. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων στο ξύλωμα των κλαδιών για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι) Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.9.α και 4.9.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων στους ιστούς της ρίζας. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική για τις δειγματοληψίες της άνοιξης. Σε αντίθεση, το καλοκαίρι (βλ.διάγραμμα 4.9.β) υπάρχει ξεκάθαρα στατιστικώς σημαντική συσχέτιση μεταξύ των δύο μεταβλητών όπως δείχνουν και οι δυο συντελεστές συσχέτισης. Συγκεκριμένα όσο πιο ξηρός είναι ο βióτοπος από όπου έγιναν οι δειγματοληψίες τόσο αυξάνονται τα σάκχαρα στους ιστούς της ρίζας.



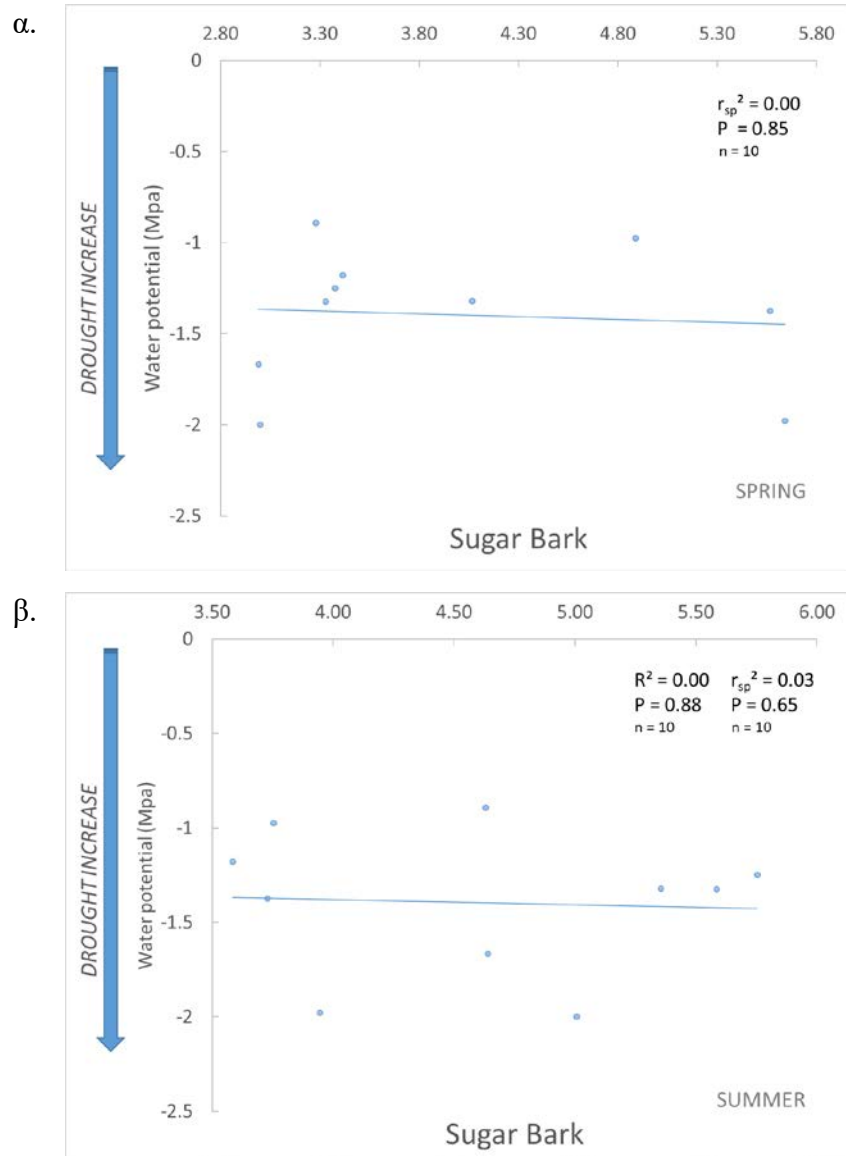
Διάγραμμα 4.9.. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων στη ρίζα για το υγρό και ξηρό βióτοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)
 Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.10.α και 4.10.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων στις πευκοβελόνες. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική για τις δειγματοληψίες της άνοιξης. Το καλοκαίρι υπάρχει στατιστικώς σημαντική συσχέτιση μεταξύ των δύο σύμφωνα με τον συντελεστή συσχέτισης Pearson's. Όσο αυξάνεται η ξηρασία τόσο μειώνονται τα σάκχαρα στους ιστούς της ρίζας.



Διάγραμμα 4.10. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων στις βελόνες για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι) Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.11.α και 4.11.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων στους ιστούς του φλοιώματος των κλαδιών. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική για τις δειγματοληψίες της άνοιξης ούτε του καλοκαιριού.

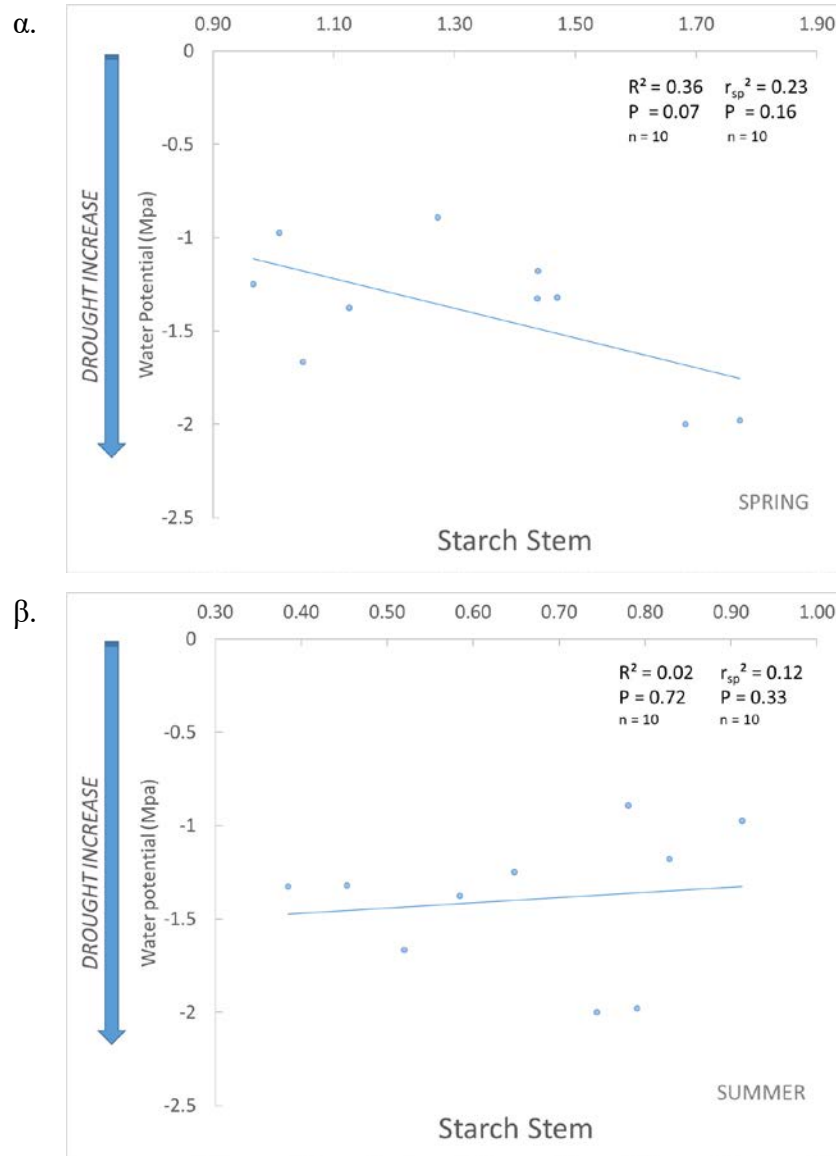


Διάγραμμα 4.11. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις των σακχάρων στο φλοιώμα των κλαδιών για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι) Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

4.1.2.3 Συσχετίσεις υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και συγκεντρώσεων αμύλου

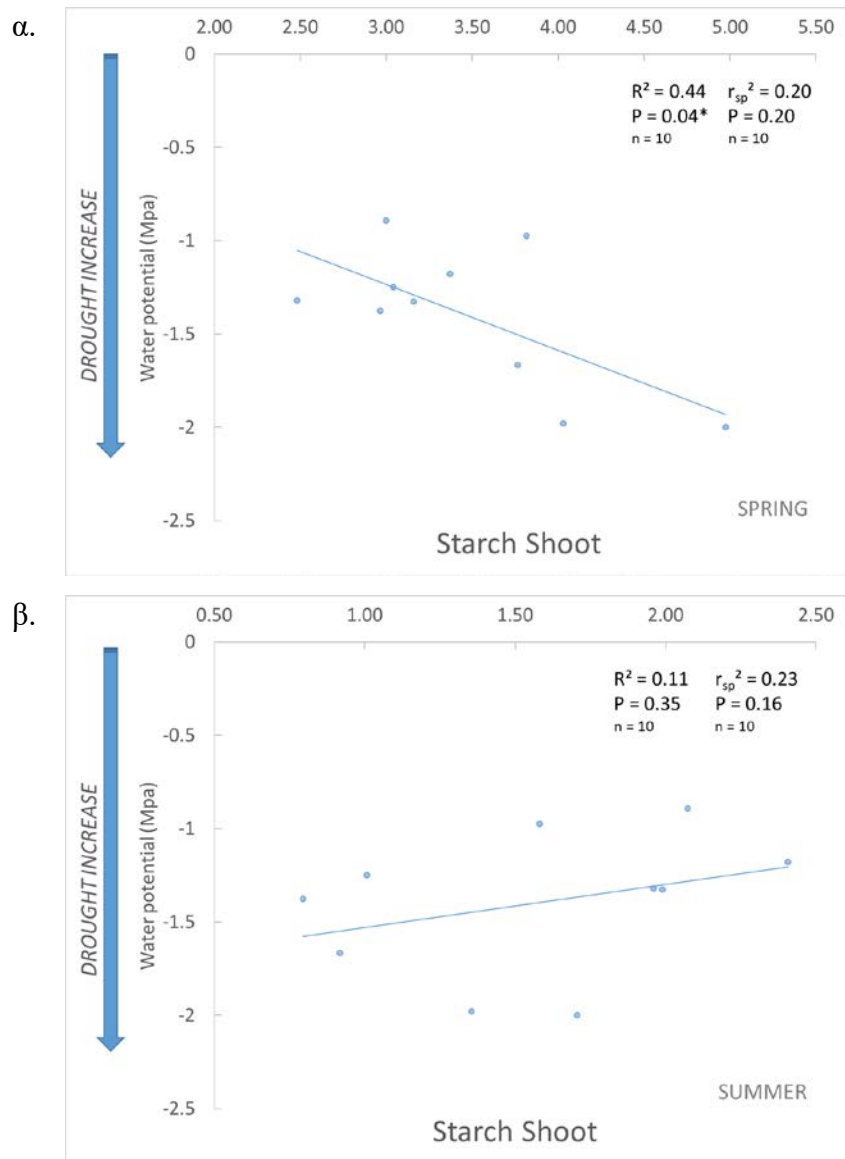
Πιο κάτω παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου, για τα πέντε τμήματα των δέντρων από όπου έγινε η δειγματοληψία για την περίοδο της άνοιξης και του καλοκαιριού.

Στα διαγράμματα 4.12.α και 4.12.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στους ιστούς του ξυλώματος του κορμού. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική για τις δειγματοληψίες των δύο εποχών.



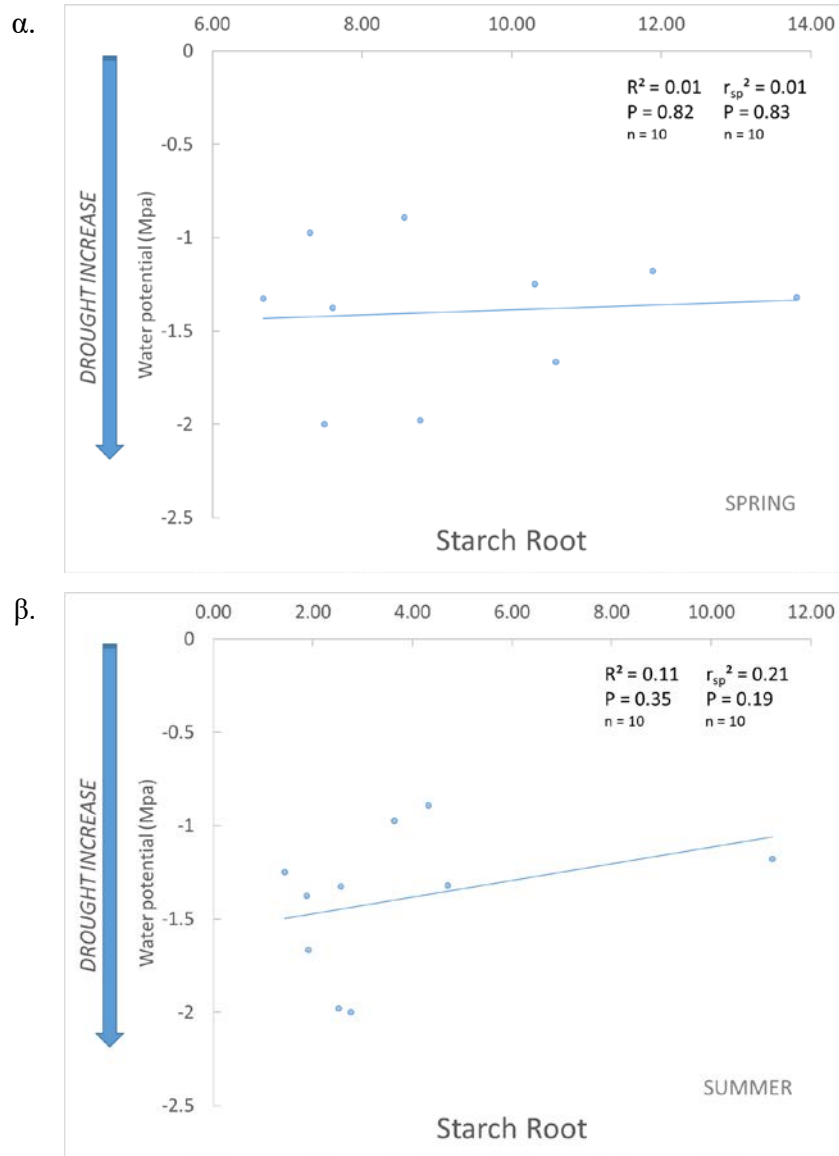
Διάγραμμα 4.12. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στο ξύλωμα του κορμού για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι) Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.13.α και 4.13.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στους ιστούς του ξυλώματος των κλαδιών. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών είναι στατιστικώς σημαντική, σύμφωνα με τον συντελεστή συσχέτισης του Pearson's, μόνο για την περίπτωση των δειγματοληψιών που έγιναν την άνοιξη. Καθώς το υδατικό δυναμικό αυξάνεται, δηλαδή όσο πιο ξηρός είναι ο βιότοπος δειγματοληψίας, το άμυλο έχει αυξημένες συγκεντρώσεις αμύλου στους ιστούς του ξυλώματος στα κλαδιά.



Διάγραμμα 4.13. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στο ξύλωμα των κλαδιών για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι) Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.14.α και 4.14.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στους ιστούς της ρίζας. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική για καμία από τις δύο εποχές.

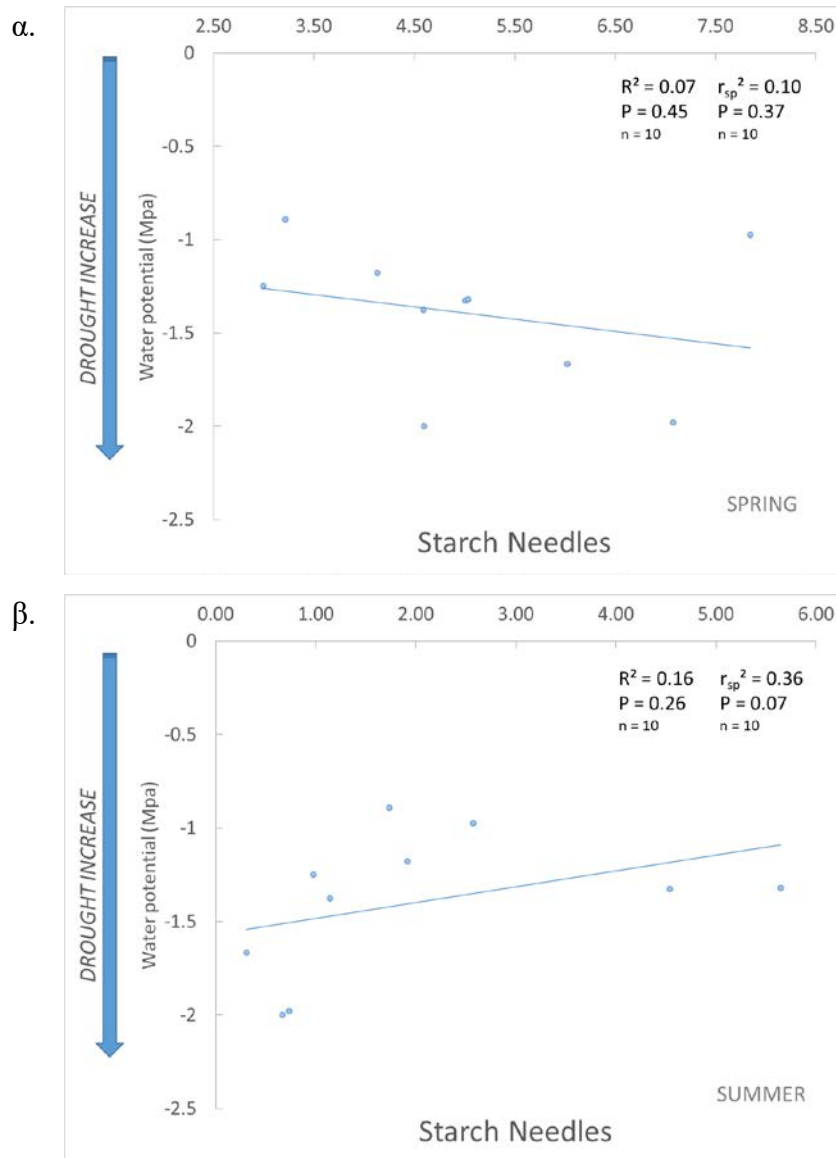


Διάγραμμα 4.14. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στην ρίζα για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας.

(α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.15.α και 4.15.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στους ιστούς των πευκοβελόνων. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών δεν είναι στατιστικώς σημαντική για καμία από τις δύο εποχές. Αξίζει να σημειωθεί ότι για τις δειγματοληψίες του καλοκαιριού (βλ. διάγραμμα 4.15.β) υπάρχει μια τάση προς στατιστικώς σημαντική συσχέτιση όπου όσο αυξάνεται η ξηρασία, τόσο μειώνεται το άμυλο στους ιστούς των πευκοβελόνων.

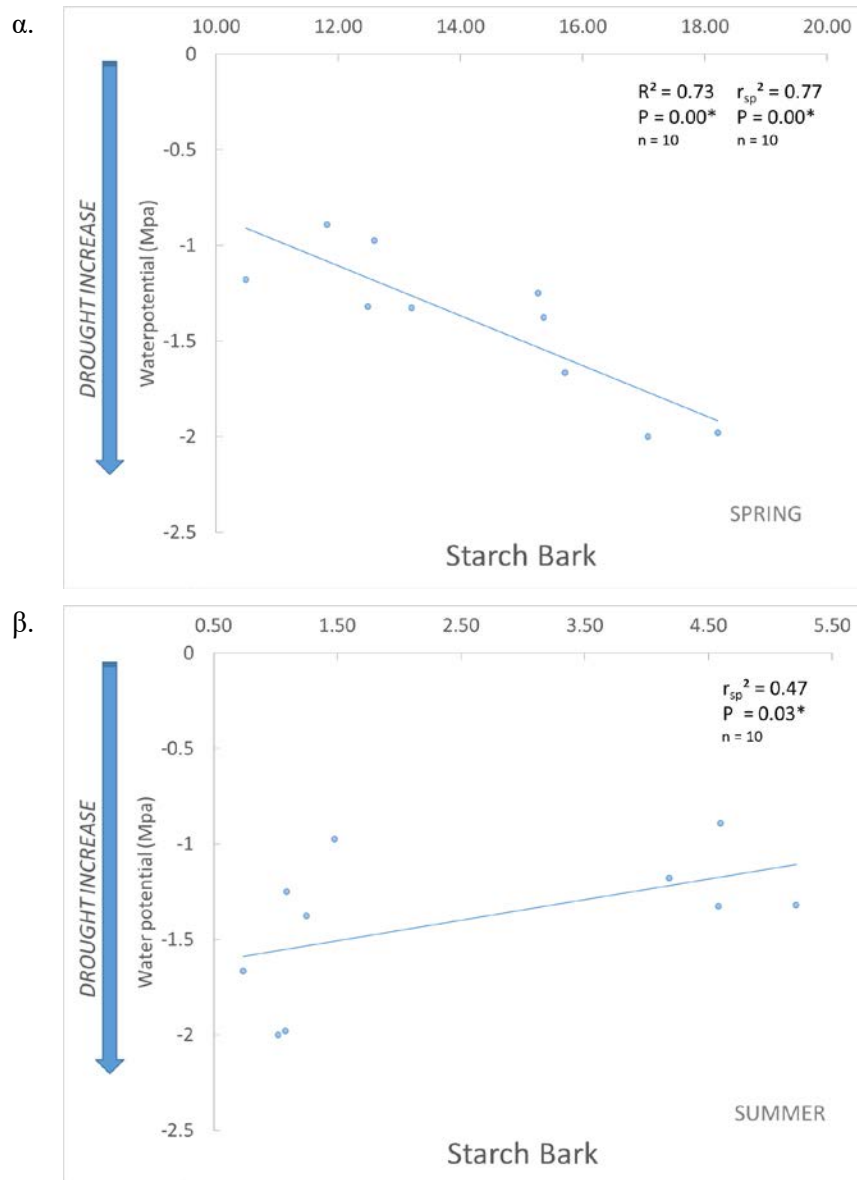


Διάγραμμα 4.15. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στις βελόνες για το υγρό και ξηρό βίοτοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας.

(α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's

Στα διαγράμματα 4.16.α και 4.16.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στον φλοιό των κλαδιών. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών είναι στατιστικώς σημαντική και για τις δύο εποχές: την άνοιξη (βλ. διάγραμμα 4.16.α) όσο αυξάνεται η ξηρασία τόσο αυξάνεται το άμυλο στους ιστούς του φλοιού, ενώ το καλοκαίρι (βλ. διάγραμμα 4.16.β) συμβαίνει το αντίθετο.



Διάγραμμα 4.16. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στο φλοιώμα των κλαδιών για το υγρό και ξηρό βίοτοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας.

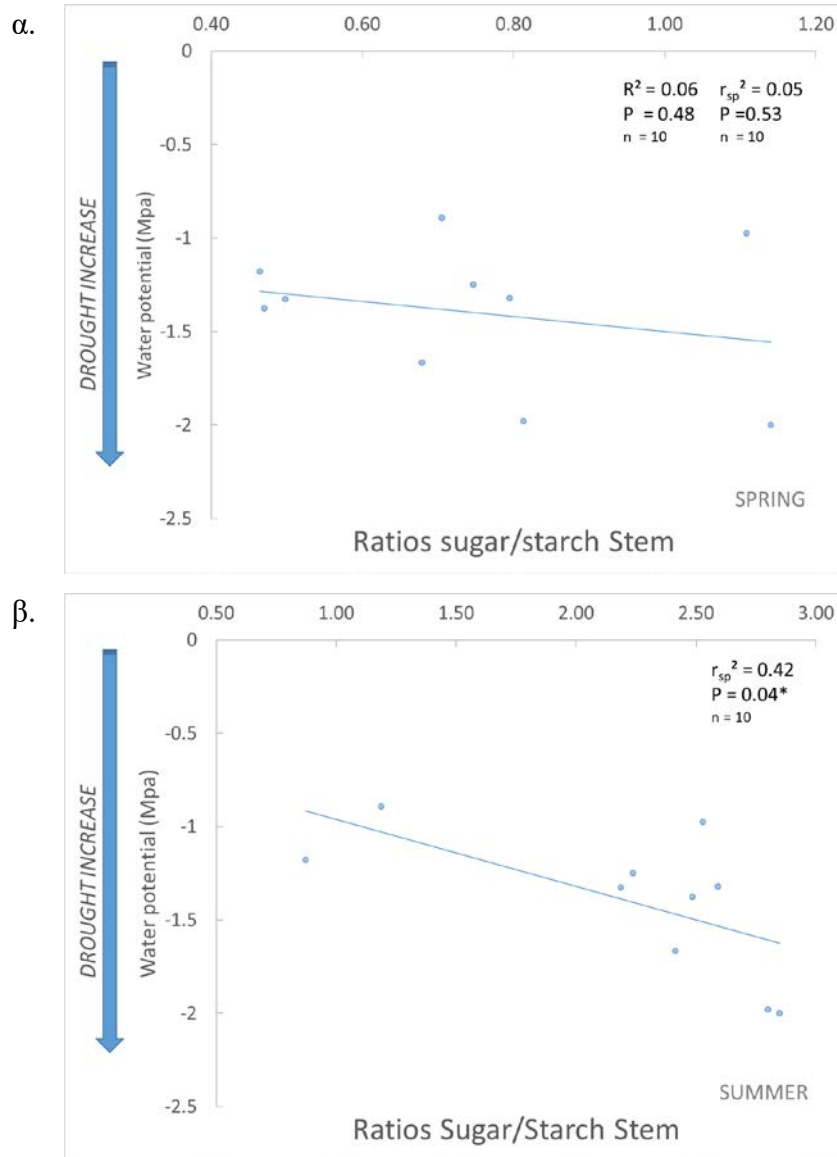
(α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

4.1.2.4 Συσχετίσεις υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και αναλογίας συγκεντρώσεων σακχάρων προς αμύλου

Πιο κάτω παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με την αναλογία των συγκεντρώσεων σακχάρων προς αμύλου, για τα πέντε τμήματα των δέντρων από όπου έγινε η δειγματοληψία για την περίοδο της άνοιξης και του καλοκαιριού.

Στα διαγράμματα 4.17.α και 4.17.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με την αναλογία των συγκεντρώσεων σακχάρων προς άμυλο στο ξύλωμα του κορμού. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών είναι στατιστικώς σημαντική μόνο για τις δειγματοληψίες του καλοκαιριού. Σύμφωνα με το διάγραμμα 4.17.β, οι δειγματοληψίες που έγιναν από ξηρούς βιότοπους έχουν υψηλότερη αναλογία σακχάρων προς άμυλο.

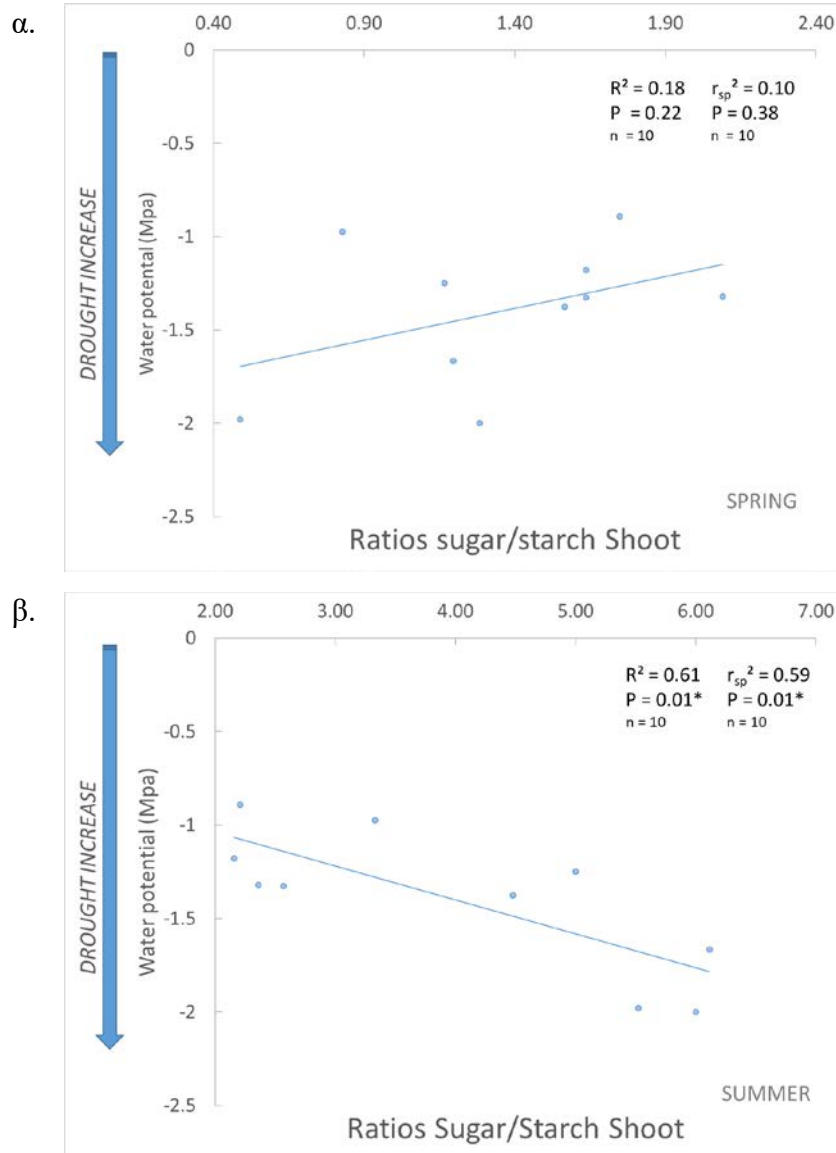


Διάγραμμα 4.17. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με την αναλογία συγκεντρώσεων σακχάρων προς άμυλο στο ξύλωμα του κορμού για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας.

(α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.18.α και 4.18.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με την αναλογία των συγκεντρώσεων σακχάρων προς αμύλου στο ξύλωμα των κλαδιών. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών είναι στατιστικώς σημαντική μόνο για τις δειγματοληψίες του καλοκαιριού. Όσο αυξάνεται η ξηρασία, τόσο αυξάνεται και η αναλογία των συγκεντρώσεων σακχάρων προς άμυλο στους ιστούς του φλοιού.

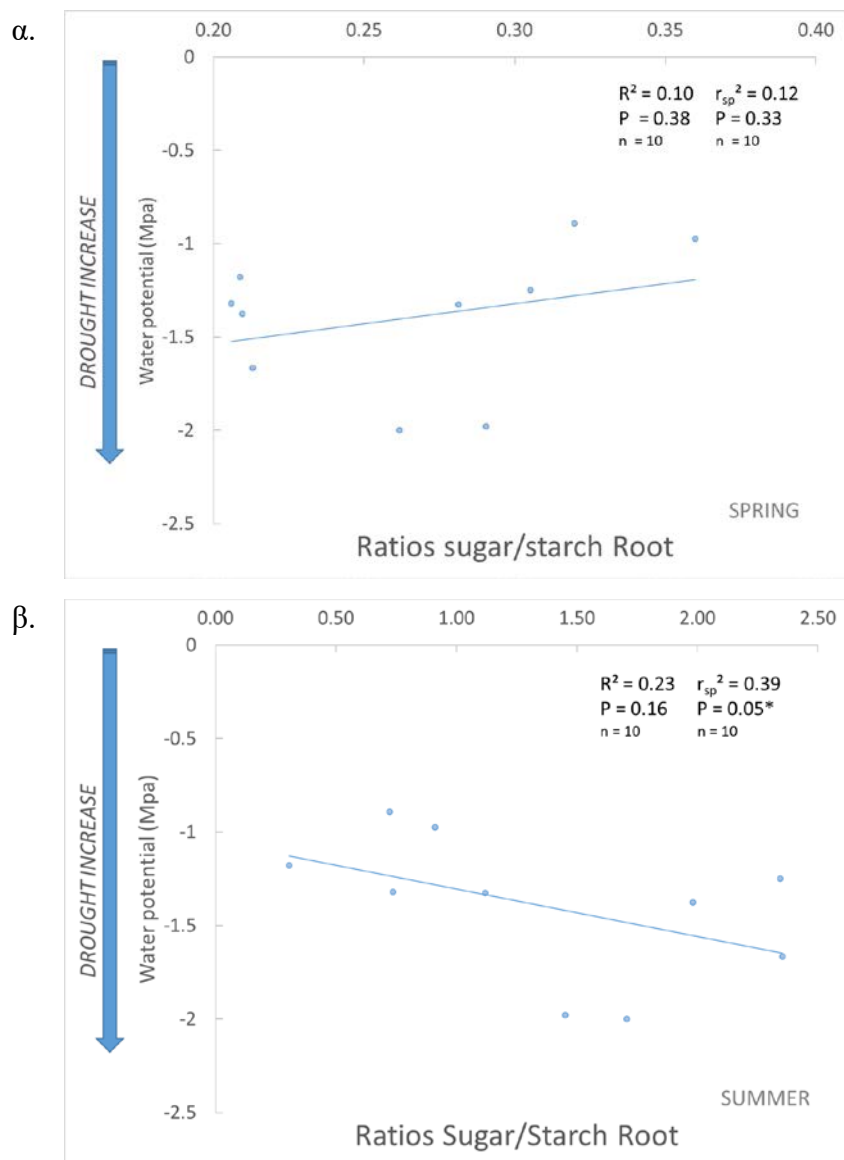


Διάγραμμα 4.18. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με την αναλογία συγκεντρώσεων σακχάρων προς άμυλο στο ξύλωμα των κλαδιών για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας.

(α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

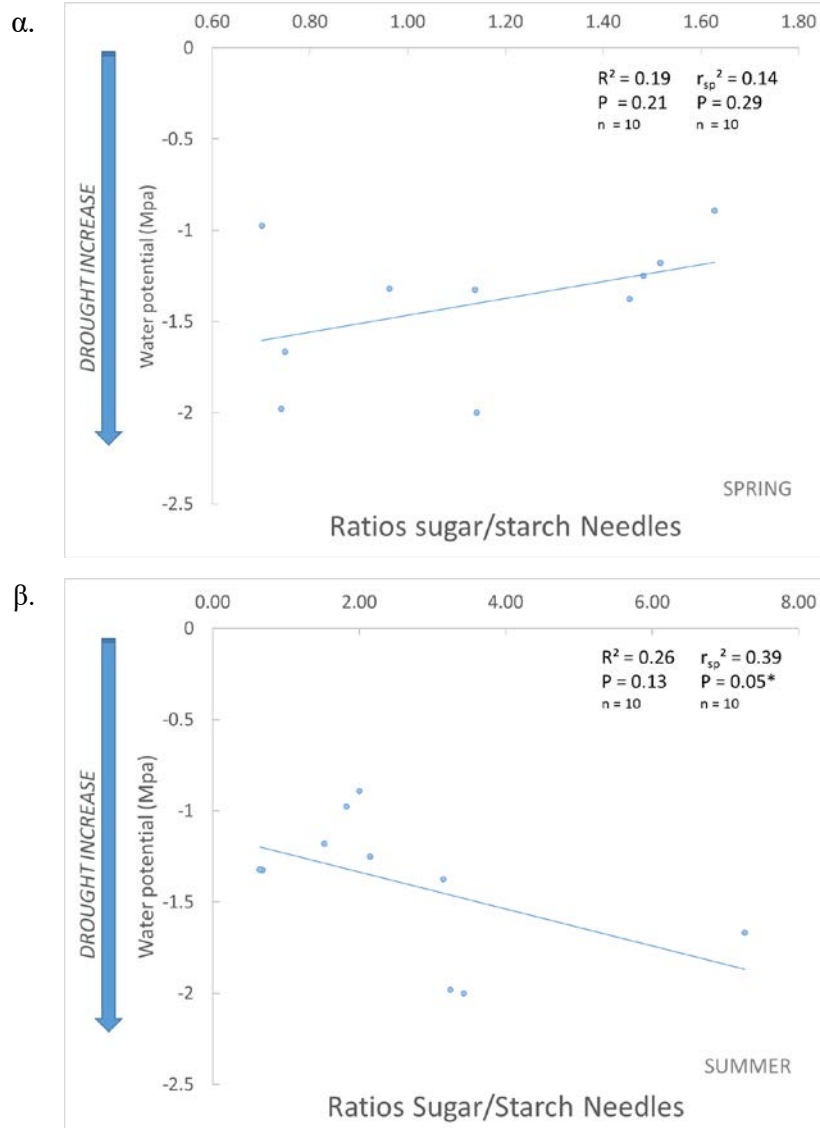
Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.19.α και 4.19.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με την αναλογία των συγκεντρώσεων σακχάρων προς αμύλου για τους ιστούς της ρίζας. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών είναι στατιστικώς σημαντική μόνο για τις δειγματοληψίες του Καλοκαιριού, σύμφωνα με τον συντελεστή συσχέτισης Spearman's. Καθώς αυξάνεται η ξηρασία, αυξάνεται και η αναλογία των σακχάρων προς το άμυλο και στις ρίζες.



Διάγραμμα 4.19. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με την αναλογία συγκεντρώσεων σακχάρων προς άμυλο στη ρίζα για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας. (α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι) Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.20.α και 4.20.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με την αναλογία των συγκεντρώσεων σακχάρων προς αμύλο στις βελόνες. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών είναι στατιστικώς σημαντική μόνο για τις δειγματοληψίες του καλοκαιριού. Όπως και στις περιπτώσεις του ξυλώματος του κορμού, του ξυλώματος των κλαδιών και στις ρίζες, το ίδιο ισχύει και στις βελόνες. Δηλαδή όσο αυξάνεται η ξηρασία τόσο αυξάνεται και η αναλογία σακχάρων προς άμυλο.

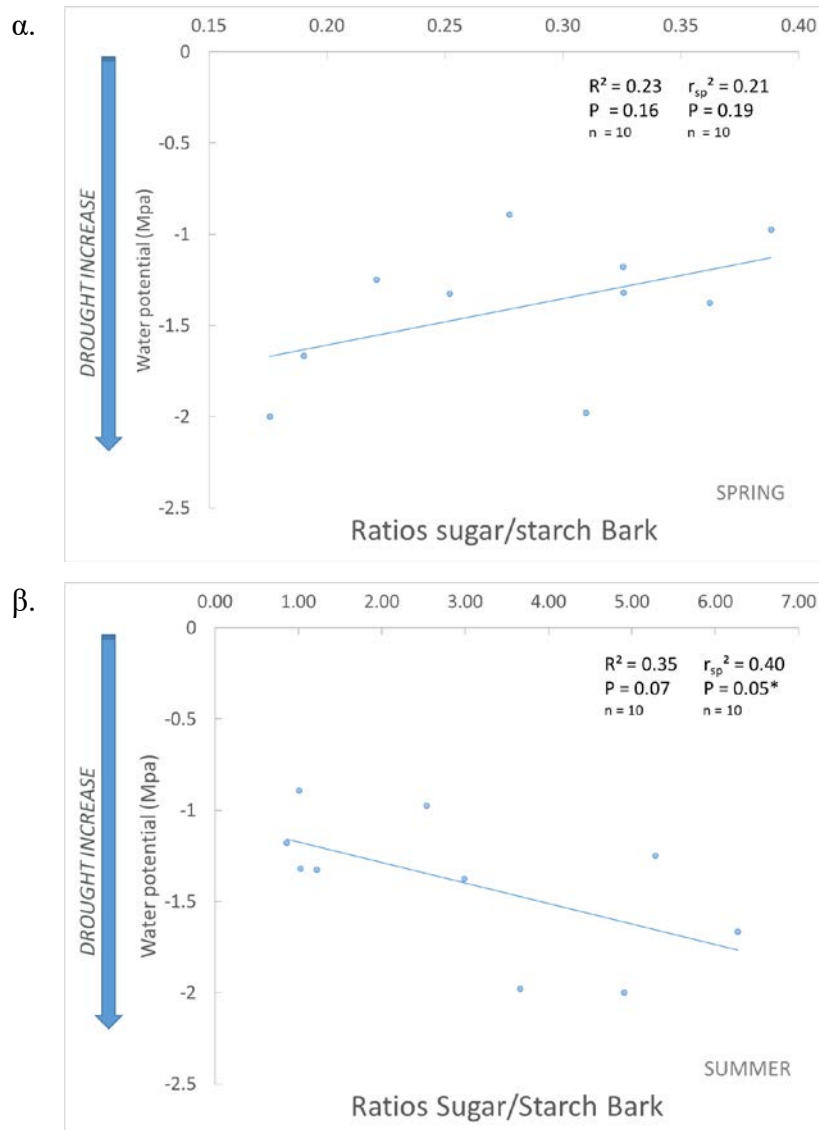


Διάγραμμα 4.20. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με την αναλογία συγκεντρώσεων σακχάρων προς άμυλο στις βελόνες για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας.

(α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Στα διαγράμματα 4.21.α και 4.21.β παρουσιάζεται η συσχέτιση του υδατικού δυναμικού με την αναλογία των συγκεντρώσεων σακχάρων προς αμύλου στον φλοιό των κλαδιών. Η συσχέτιση των δύο μεταβλητών είναι στατιστικώς σημαντική και για αυτούς τους ιστούς μόνο για τις δειγματοληψίες του Καλοκαιριού



Διάγραμμα 4.21. Συσχέτιση υδατικού δυναμικού με την αναλογία συγκεντρώσεων σακχάρων προς άμυλο στο φλοιώμα των κλαδιών για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας.

(α. Άνοιξη, β. Καλοκαίρι)

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

4.1.2.5 Συγκεντρωτικοί πίνακες συσχετίσεων υδατικού δυναμικού (Ψ_w) και αποθεμάτων άνθρακα

Οι συσχετίσεις του υδατικού δυναμικού με τα αποθέματα άνθρακα παρουσιάζονται συγκεντρωτικά στους πιο κάτω πίνακες.

Στον συγκεντρωτικό πίνακα 4.1 παρουσιάζονται συσχετίσεις του υδατικού δυναμικού και των μη δομικών υδατανθράκων (NSC). Κατά την περίοδο της άνοιξης έχουμε στατιστικώς σημαντική συσχέτιση του υδατικού δυναμικού και του φλοιού των κλαδιών. Η συσχέτιση αυτή είναι αρνητική, δηλαδή όσο μειώνεται το υδατικό δυναμικό τόσο αυξάνονται οι μη δομικοί υδατάνθρακες.

Όσο αφορά τις δειγματοληψίες του καλοκαιρού, υπάρχει εξίσου μια αρνητική συσχέτιση στατιστικώς σημαντική. Αυτή η συσχέτιση αφορά το ξύλωμα των κλαδιών σύμφωνα με τον συντελεστή Pearson's. Καθώς μειώνεται το υδατικό δυναμικό – όσο πιο ξηρός είναι ο βιότοπος – τόσο πιο αυξημένες είναι οι μετρήσεις μη δομικών υδατανθράκων στο ξύλωμα των κλαδιών.

Πίνακας 4.1. Συγκεντρωτικός πίνακας συσχετίσεων υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις μη δομικών υδατανθράκων (NSC) στα διάφορα τμήματα του δέντρου (Ξύλωμα κορμού/ Ξύλωμα κλαδιών/ Ρίζες/ Βελόνες/ Φλοιώμα κλαδιών) από όπου λήφθηκαν οι μετρήσεις για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας (n=10).

A. Άνοιξη, B. Καλοκαίρι

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's

Pearson's Correlations Spring						
	WP	NSC Stem	NSC Shoot	NSC Root	NSC Needles	NSC Bark
Pearson Correlation	1		-0.25	0.14	-0.17	-.749
R ²			0.06	0.02	0.03	0.56
Sig. (2-tailed)			0.48	0.70	0.63	0.01*
N	10		10	10	10	10
Spearman's Correlations Spring						
	WP	NSC Stem	NSC Shoot	NSC Root	NSC Needles	NSC Bark
Correlation Coefficient	1	-0.27	-0.13	0.25	-0.19	-0.77
rsp ²		0.07	0.02	0.06	0.04	0.59
Sig. (2-tailed)		0.45	0.73	0.49	0.60	0.01*
N	10	10	10	10	10	10
Pearson's Correlations Summer						
	WP	NSC Stem	NSC Shoot	NSC Root	NSC Needles	NSC Bark
Pearson Correlation	1	-0.36	-0.62		0.54	0.42
R ²		0.13	0.39		0.29	0.18
Sig. (2-tailed)		0.30	0.05*		0.11	0.22
N	10	10	10		10	10
Spearman's Correlations Summer						
	WP	NSC Stem	NSC Shoot	NSC Root	NSC Needles	NSC Bark
Correlation Coefficient	1	-0.24	-0.25	0.19	0.56	0.39
rsp ²		0.06	0.06	0.04	0.32	0.16
Sig. (2-tailed)		0.51	0.49	0.60	0.09	0.26
N	10	10	10	10	10	10

Πίνακας 4.2. Συγκεντρωτικός πίνακας συσχετίσεων υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις σακχάρων στα διάφορα τμήματα του δέντρου (Ξύλωμα κορμού/ Ξύλωμα κλαδιών/ Ρίζες/ Βελόνες/ Φλοίωμα κλαδιών) από όπου λήφθηκαν οι μετρήσεις για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας (n=10). Α. Άνοιξη, Β. Καλοκαίρι
Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Pearson's Correlations Spring						
	WP	Sugar Stem	Sugar Shoot	Sugar Root	Sugar Needles	Sugar Bark
Pearson Correlation	1	-0.59	0.08	0.36	0.18	
R ²		0.35	0.01	0.13	0.03	
Sig. (2-tailed)		0.07	0.83	0.31	0.62	
N	10	10	10	10	10	
Spearman's Correlations Spring						
	WP	Sugar Stem	Sugar Shoot	Sugar Root	Sugar Needles	Sugar Bark
Correlation Coefficient	1	-0.24	0.05	0.55	-0.01	0.07
rsp ²		0.06	0.00	0.30	0.00	0.00
Sig. (2-tailed)		0.51	0.88	0.10	0.99	0.85
N	10	10	10	10	10	10
Pearson's Correlations Summer						
	WP	Sugar Stem	Sugar Shoot	Sugar Root	Sugar Needles	Sugar Bark
Pearson Correlation	1	-0.46		-.734	.664	-0.06
R ²		0.22		0.54	0.44	0.00
Sig. (2-tailed)		0.18		0.02*	0.04*	0.88
N	10	10		10	10	10
Spearman's Correlations Summer						
	WP	Sugar Stem	Sugar Shoot	Sugar Root	Sugar Needles	Sugar Bark
Correlation Coefficient	1	-0.36	-0.54	-0.77	0.45	-0.16
rsp ²		0.13	0.29	0.59	0.21	0.03
Sig. (2-tailed)		0.31	0.11	0.01*	0.19	0.65
N	10	10	10	10	10	10

Στον συγκεντρωτικό πίνακα 4.2 παρουσιάζονται συσχετίσεις του υδατικού δυναμικού και των σακχάρων. Κατά την περίοδο της άνοιξης οι συσχετίσεις δεν είναι στατιστικώς σημαντικές. Σε αντίθεση, το καλοκαίρι η συσχετίσεις των ριζών και βελόνων με το υδατικό δυναμικό είναι στατιστικώς σημαντικές σύμφωνα με τον συντελεστή Pearson's.

Πίνακας 4.3. Συγκεντρωτικός πίνακας συσχετίσεων υδατικού δυναμικού με τις συγκεντρώσεις αμύλου στα διάφορα τμήματα του δέντρου (Ξύλωμα κορμού/ Ξύλωμα κλαδιών/ Ρίζες/ Βελόνες/ Φλοιώμα κλαδιών) από όπου λήφθηκαν οι μετρήσεις για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας (n=10).

A. Άνοιξη, B. Καλοκαίρι

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

Pearson's Correlations Spring						
	WP	Starch Stem	Starch Shoot	Starch Root	Starch Needles	Starch Bark
Pearson Correlation	1	-0.60	-.661	0.08	-0.27	-.853
R ²		0.36	0.44	0.01	0.07	0.73
Sig. (2-tailed)		0.07	0.04*	0.82	0.45	0.00*
N	10	10	10	10	10	10
Spearman's Correlations Spring						
	WP	Starch Stem	Starch Shoot	Starch Root	Starch Needles	Starch Bark
Correlation Coefficient	1	-0.48	-0.44	0.08	-0.32	-0.88
rsp ²		0.23	0.20	0.01	0.10	0.77
Sig. (2-tailed)		0.16	0.20	0.83	0.37	0.00*
N	10	10	10	10	10	10
Pearson's Correlations Summer						
	WP	Starch Stem	Starch Shoot	Starch Root	Starch Needles	Starch Bark
Pearson Correlation	1	0.13	0.33	0.34	0.39	
R ²		0.02	0.11	0.11	0.16	
Sig. (2-tailed)		0.72	0.35	0.34	0.26	
N	10	10	10	10	10	
Spearman's Correlations Summer						
	WP	Starch Stem	Starch Shoot	Starch Root	Starch Needles	Starch Bark
Correlation Coefficient	1	0.35	0.48	0.45	0.60	0.69
rsp ²		0.12	0.23	0.21	0.36	0.47
Sig. (2-tailed)		0.33	0.16	0.19	0.07	0.03*
N	10	10	10	10	10	10

Στον συγκεντρωτικό πίνακα 4.3 παρουσιάζονται οι συσχετίσεις του υδατικού δυναμικού και των συγκεντρώσεων αμύλου. Κατά την περίοδο της άνοιξης υπάρχουν δύο στατιστικώς σημαντικές συσχετίσεις, εκείνες του ξυλώματος των κλαδιών και του φλοιώματος των κλαδιών. Και οι δύο αυτές συσχετίσεις είναι αρνητικές, όσο μειώνεται το υδατικό δυναμικό υπάρχει στατιστικώς σημαντική αύξηση του αμύλου. Το καλοκαίρι υπάρχει στατιστικώς θετική συσχέτιση μεταξύ υδατικού δυναμικού και φλοιού κλαδιών σύμφωνα με τον συντελεστή Spearman's.

Πίνακας 4.4. Συγκεντρωτικός πίνακας συσχετίσεων υδατικού δυναμικού με την αναλογία των συγκεντρώσεων σακχάρων προς άμυλο στα διάφορα τμήματα του δέντρου (Ξύλωμα κορμού/ Ξύλωμα κλαδιών/ Ρίζες/ Βελόνες/ Φλοιώμα κλαδιών) από όπου λήφθηκαν οι μετρήσεις για το υγρό και ξηρό βιότοπο των 5 περιοχών δειγματοληψίας (n=10).

A. Άνοιξη, B. Καλοκαίρι

Όπου η κατανομή δεν είναι κανονική δίνεται μόνο ο συντελεστής Spearman's.

A.

Pearson's Correlations Spring						
	WP	ratios sug/starch Stem	ratios sug/starch shoot	ratios sug/starch root	ratios sug/starch needles	ratios sug/starch bark
Pearson Correlation	1	-0.25	0.43	0.31	0.43	0.48
R ²		0.06	0.18	0.10	0.19	0.23
Sig. (2-tailed)		0.48	0.22	0.38	0.21	0.16
N	10	10	10	10	10	10
Spearman's Correlations Spring						
	WP	ratios sug/starch Stem	ratios sug/starch shoot	ratios sug/starch root	ratios sug/starch needles	ratios sug/starch bark
Correlation Coefficient	1	-0.22	0.31	0.35	0.37	0.45
rsp ²		0.05	0.10	0.12	0.14	0.21
Sig. (2-tailed)		0.53	0.38	0.33	0.29	0.19
N	10	10	10	10	10	10

B.

Pearson's Correlations Summer						
	WP	ratios sug/starch Stem	ratios sug/starch shoot	ratios sug/starch root	ratios sug/starch needles	ratios sug/starch bark
Pearson Correlation	1		-0.780	-0.48	-0.51	-0.59
R ²			0.61	0.23	0.26	0.35
Sig. (2-tailed)			0.01*	0.16	0.13	0.07
N	10		10	10	10	10
Spearman's Correlations Summer						
	WP	ratios sug/starch Stem	ratios sug/starch shoot	ratios sug/starch root	ratios sug/starch needles	ratios sug/starch bark
Correlation Coefficient	1	-0.65	-0.77	-0.62	-0.62	-0.64
rsp ²		0.42	0.59	0.39	0.39	0.40
Sig. (2-tailed)		0.04*	0.01*	0.05*	0.05*	0.05*
N	10	10	10	10	10	10

Στον συγκεντρωτικό πίνακα 4.4 παρουσιάζονται συσχετίσεις του υδατικού δυναμικού και της αναλογίας συγκεντρώσεων σακχάρων προς άμυλο. Οι μετρήσεις της άνοιξης δεν έχουν κάποια στατιστικώς σημαντική συσχέτιση με το υδατικό δυναμικό. Σε αντίθεση, οι καλοκαιρινές μετρήσεις όλων των ιστών ανεξαιρέτως έχουν στατιστικώς σημαντική αρνητική συσχέτιση με το

υδατικό δυναμικό. Εν συντομία, οι ιστοί ολόκληρου του δέντρου έχουν αυξημένη αναλογία σακχάρων προς άμυλο. Όσο πιο ξηρός είναι ο βιότοπος από όπου έγιναν οι δειγματοληψίες τόσο αυξάνεται η αναλογία σακχάρων προς άμυλο.

Κεφάλαιο 5

Συζήτηση – Συμπεράσματα- Εισηγήσεις

5.1 Συζήτηση

Τα δάση είναι εξαιρετικά σημαντικά για την κοινωνία παρέχοντας πληθώρα υπηρεσιών. Τα κλιματικά μοντέλα παρουσιάζουν αυξημένες θερμοκρασίες και μειωμένες ετήσιες βροχοπτώσεις καθιστώντας το κλίμα πιο ζεστό και πιο ξηρό, γεγονός που επηρεάζει σοβαρά τα δασικά οικοσυστήματα. Σύμφωνα με αρκετές πρόσφατες μελέτες, παρουσιάζονται στοιχεία για τη θνησιμότητα των δέντρων που προκαλείται από την αυξημένη ξηρασία, καθορίζοντας την ως μια από τις σημαντικότερες περιβαλλοντικές καταπονήσεις στα δασικά είδη (Garcia de la Serrana et al, 2015). Η υπερθέρμανση του πλανήτη λόγω της κλιματικής αλλαγής πιθανότατα θα επιδεινώσει τις αρνητικές επιπτώσεις της περιορισμένης διαθεσιμότητας νερού.

Ο κύκλος του άνθρακα και του αζώτου είναι οι σημαντικότεροι των κύκλων των θρεπτικών στοιχείων για την αύξηση και την παραγωγικότητα των φυτών και επηρεάζονται αρνητικά λόγω των περιβαλλοντικών καταπονήσεων και ιδιαίτερα λόγω της ξηρασίας (Cui et al, 2021). Όλες οι οργανικές ενώσεις και συνεπώς και τα βιολογικά μακρομόρια των φυτών είναι κατασκευασμένα από άνθρακα (Adams, 2010). Ο άνθρακας εισέρχεται στα οικοσυστήματα διαμέσου των στομάτων των φυτών με την μορφή του ανόργανου διοξειδίου του άνθρακα και μετατρέπεται με την διαδικασία της φωτοσύνθεσης σε οργανικό άνθρακα. Ο δεσμευμένος άνθρακας χρησιμοποιείται για τον μεταβολισμό και την δόμηση βιομάζας, ενώ ένα μικρό ποσοστό του διατηρείται στην μορφή των μη δομικών υδατανθράκων – NSC (Martínez-Vilalta et al, 2016)

Η περιορισμένη διαθεσιμότητα νερού οδηγεί σε έλλειμμα νερού στους ιστούς των φυτών, γεγονός που επηρεάζει τις λειτουργίες των φυτών και μπορεί να επιφέρει την θνησιμότητα (Vilagrosa et al, 2012, Guo et al, 2021). Η σχέση μεταξύ της κατανομής των μη δομικών υδατανθράκων και της υδατικής καταπόνησης δεν έχει ερμηνευθεί επαρκώς (Guo et al, 2021). Βιβλιογραφικά αναφέρονται δύο υποθέσεις που σχετίζονται με την θνησιμότητα των φυτών λόγω ξηρασίας. Σύμφωνα με τον McDowell (2011), οι φυτικοί οργανισμοί αδυνατούν να δεσμεύσουν

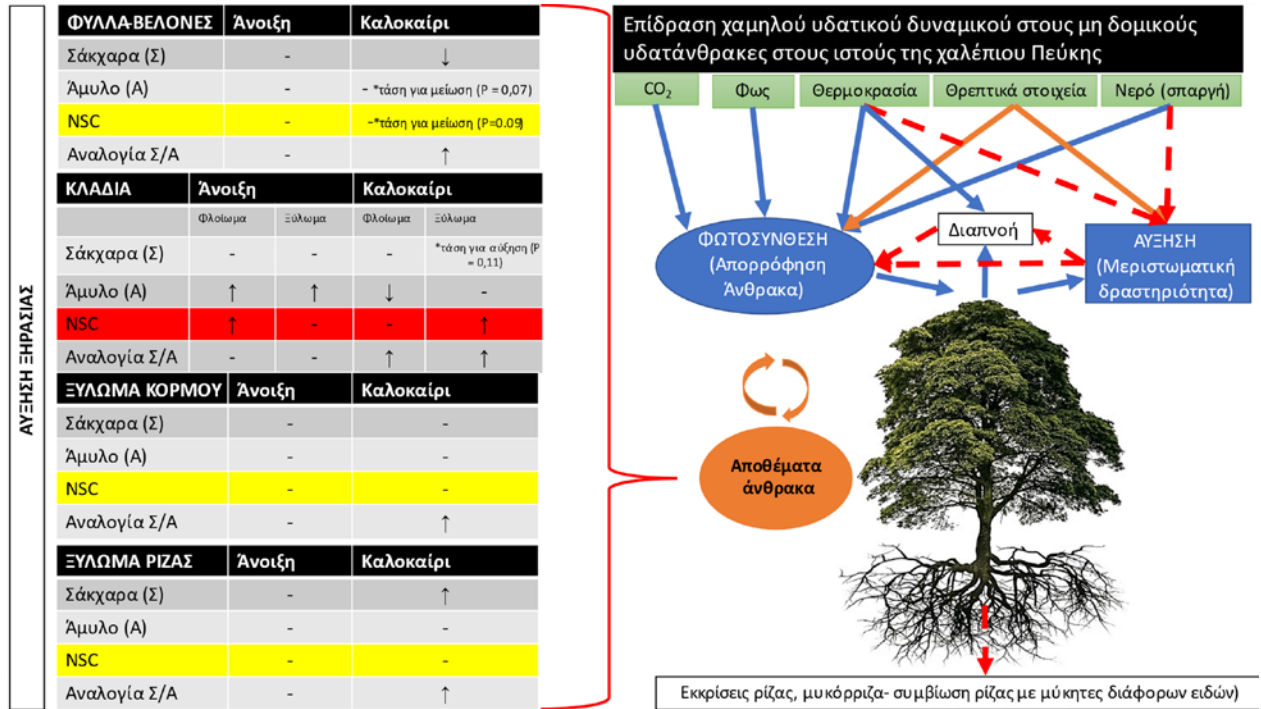
ατμοσφαιρικό άνθρακα και για την λειτουργία του μεταβολισμού χρησιμοποιούν τους μη δομικούς υδατάνθρακες. Η ζήτηση υδατανθράκων υπερέχει της παραγωγής και εν τέλει οδηγούνται στην απονέκρωση λόγω λιμοκτονίας άνθρακα (McDowell, 2011). Η δεύτερη υπόθεση αφορά την παρατήρηση των Muller et al. (2011), ότι η πρώτη απόκριση των φυτών στην υδατική καταπόνηση είναι η μείωση της μεριστωματικής δραστηριότητας, ενώ η φωτοσυνθετική δραστηριότητα επηρεάζεται αργότερα, γεγονός που προκαλεί συσσώρευση των μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς.

Η παρούσα μεταπτυχιακή διατριβή έχει ως σκοπό την διερεύνηση των δύο αυτών υποθέσεων. Το φυτικό είδος που μελετήθηκε είναι η χαλέπιος πεύκη και εξετάστηκε η επίδραση της ξηρασία στους μη δομικούς υδατάνθρακες των ιστών της κατά το έτος 2014. Σύμφωνα με την βιβλιογραφική ανασκόπηση, το κωνοφόρο είδος *Pinus halepensis* Mill., είναι ένα είδος ιδιαίτερης σημασίας για τα δασικά οικοσυστήματα. Είναι ευρέως κατανεμημένο σε διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές λόγω της φαινοτυπικής πλαστικότητας που παρουσιάζει και της ανθεκτικότητας του στην ξηρασία. Οι δειγματοληψίες των μη δομικών υδατανθράκων έγιναν από πέντε διαφορετικούς ιστούς του δέντρου για δύο εποχές του χρόνου, συμπεριλαμβανομένης και της πιο ξηρής περιόδου. Επιπλέον, οι δειγματοληψίες έγιναν από βιότοπους που διέφεραν ως προς τις μέσες βροχοπτώσεις και το υδατικό εδαφικό δυναμικό.

Ουσιαστικά, σύμφωνα με τις περιοχές και τις εποχές δειγματοληψίας έγινε μια διαβάθμιση της υδατικής καταπόνησης των δέντρων, από την πιο έντονη καταπόνηση που συμβαίνει στον ξηρό βιότοπο στην περιοχή της Ελευσίνας και στην πιο ήπια καταπόνηση στον υγρό βιότοπο στην περιοχή Mitre της Γαλλίας. Καθώς εντείνεται η υδατική καταπόνηση αναμένεται να αυξηθούν οι μη δομικοί υδατάνθρακες για να επιβεβαιωθεί η υπόθεση που υποστηρίζει ο Muller (2011) ή να μειωθούν για να επιβεβαιωθεί η λιμοκτονία από άνθρακα όπως υποστηρίζει ο McDowell (2011).

Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν σε διάφορους ιστούς της χαλέπιου πεύκης: στις βελόνες, στο φλοίομα και ξύλωμα των κλαδιών, στο ξύλωμα του κορμού και στο ξύλωμα της ρίζας. Ο κορμός, τα κλαδιά και οι ρίζες είναι υπεύθυνες για την μεταφορά νερού από τα ριζικά τριχίδια προς τις βελόνες και αυτοί οι τρεις ιστοί είναι οι κύριοι αποθηκευτικοί ιστοί των μη δομικών υδατανθράκων στα ξυλώδη φυτά (Tomasella et al, 2019). Στον διάγραμμα 5.1 παρουσιάζονται συγκεντρωτικά τα αποτελέσματα της πειραματικής μελέτης για όλους τους ιστούς της χαλέπιου πεύκης μετά από στατιστική ανάλυση, σε συνάρτηση με την εκτίμηση για τους παράγοντες που

επιδρούν στην αύξηση των φυτών όπως παρουσιάζονται στα τρέχοντα Δυναμικά Παγκόσμια Μοντέλα Βλάστησης (DGVMs) (Fatichi et al, 2013).



Διάγραμμα 5.1. Στο αριστερό μέρος του διαγράμματος παρουσιάζεται η τάση των μη δομικών υδατανθράκων σε συνάρτηση με την ξηρασία και τον τύπο φυτικού ιστού όπως εκτιμήθηκαν στον πλαίσιο της παρούσας διατριβής, ενώ στο δεξί μέρος φαίνεται ένα μοντέλο για το πως οι αβιοτικοί παράγοντες μπορούν να επιδράσουν στην φυσιολογία, στα αποθέματα άνθρακα και στην αύξηση των δέντρων (Fatichi et al, 2013). Τα μπλε βέλη δείχνουν τις σχέσεις που χρησιμοποιούνται στα Δυναμικά Παγκόσμια Μοντέλα Βλάστησης (DGVM) και με πορτοκαλί τις σχέσεις από εμπειρικά δεδομένα του συγγραφέα. Με κόκκινη σκίαση παρουσιάζονται οι στατιστικώς σημαντικές μεταβολές για τα NSC.

Κατά τις δειγματοληψίες της άνοιξης στους ιστούς των βελόνων, καθώς εντείνεται η υδατική καταπόνηση, δεν υπήρξε κάποια στατιστικώς σημαντική αλλαγή στους μη δομικούς υδατάνθρακες και στην αναλογία των σακχάρων προς το άμυλο. Αντίθετα, στην καλοκαιρινή δειγματοληψία παρατηρήθηκε μείωση των σακχάρων, γεγονός που υποδηλώνει μειωμένη φωτοσύνθεση και αυξημένη ζήτηση άνθρακα στους συγκεκριμένους ιστούς. Οι ερευνητές Guo et al (2021) παρατήρησαν και αυτοί μείωση στα σάκχαρα σε υδατική καταπόνηση στο κωνοφόρο *Pinus tabulaeformis*. Η μελέτη έλαβε χώρα σε ελεγχόμενο περιβάλλον και μελετήθηκε η επίδραση της ξηρασίας στους μη δομικούς υδατάνθρακες των τριών ετών δέντρων (Guo et al, 2021). Επιπλέον, μετά από την υδατική καταπόνηση, επανάφεραν την υδατική υγρασία στο βέλτιστο για να παρατηρήσουν την επίδραση της μειωμένης ξηρασίας στους μη δομικούς υδατάνθρακες (Guo et al, 2021). Στην περίπτωση των βελόνων η μείωση της ξηρασίας δεν είχε κάποια επιρροή στα σάκχαρα (Guo et al, 2021).

Σύμφωνα με τους Guo et al. (2021), η μείωση των σακχάρων στις βελόνες ερμηνεύεται από το γεγονός ότι τα παραγόμενα σάκχαρα – τα φωτοσυνθετικά προϊόντα – κινούνται από τις βελόνες από όπου παράχθηκαν προς τις ρίζες λόγω της αυξανόμενης ζήτησης. Η συσσώρευση των σακχάρων, μεταφερόμενα από τις βελόνες προς τις ρίζες, ερμηνεύεται και από το γεγονός ότι το βάθος της ρίζας είναι ζωτικής σημασίας για την επιβίωση των φυτών σε ξηρασία (Zincak et al, 2016). Η επιβίωση των φυτών σε μεσογειακά περιβάλλοντα συνδέεται με την αύξηση των ριζών τους καλοκαιρινούς μήνες (Villar-Salvador et al, 2013). Επομένως, η συσσώρευση σακχάρων στην ρίζα εις βάρος των βελόνων ερμηνεύεται από την ωσμωτική προσαρμογή και από το γεγονός ότι είναι ιδιαίτερα σημαντικό να συνεχίζει να αναπτύσσεται η ρίζα ώστε να βρει διαθέσιμο νερό. Στην δική μας περίπτωση όντως υπάρχει αύξηση των σακχάρων στις ρίζες χωρίς να υπάρχει μεταβολή στο άμυλο των ριζών. Το γεγονός αυτό δεν είναι υπέρ της υπόθεσης ότι το άμυλο υδρολύθηκε στις ρίζες για να οδηγήσει σε αύξηση των εκεί σακχάρων λόγω ωσμωτικής προσαρμογής στην ξηρασία.. Έχει βρεθεί ότι το σύνολο των διαλυτών σακχάρων στα είδη πεύκης *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* και *Pinus brutia*, μειώθηκε από τον Απρίλιο μέχρι τον Ιούνιο και αυξήθηκε τον Αύγουστο και τον Οκτώβριο (Deligöz et al, 2019), κάτι που παρατηρήθηκε και στις ρίζες της χαλέπιου πεύκης για τον μήνα Αύγουστο, όπως διαφαίνεται και στις μετρήσεις της παρούσας πτυχιακής διατριβής. Η αύξηση του αμύλου και των διαλυτών σακχάρων είναι πιθανόν αποτέλεσμα του ενεργού ελέγχου των μη δομικών υδατανθράκων ως απόκριση για αυξημένη αντοχή στην ξηρασία (Deligöz et al, 2019). Όμως, δεν αποκλείεται να υπάρχει επίδραση της

ξηρασίας και απευθείας στο ρυθμό φωτοσύνθεσης με αποτέλεσμα να μειώνονται τα σάκχαρα στις βελόνες αλλά και το άμυλο στο φλοιώμα.

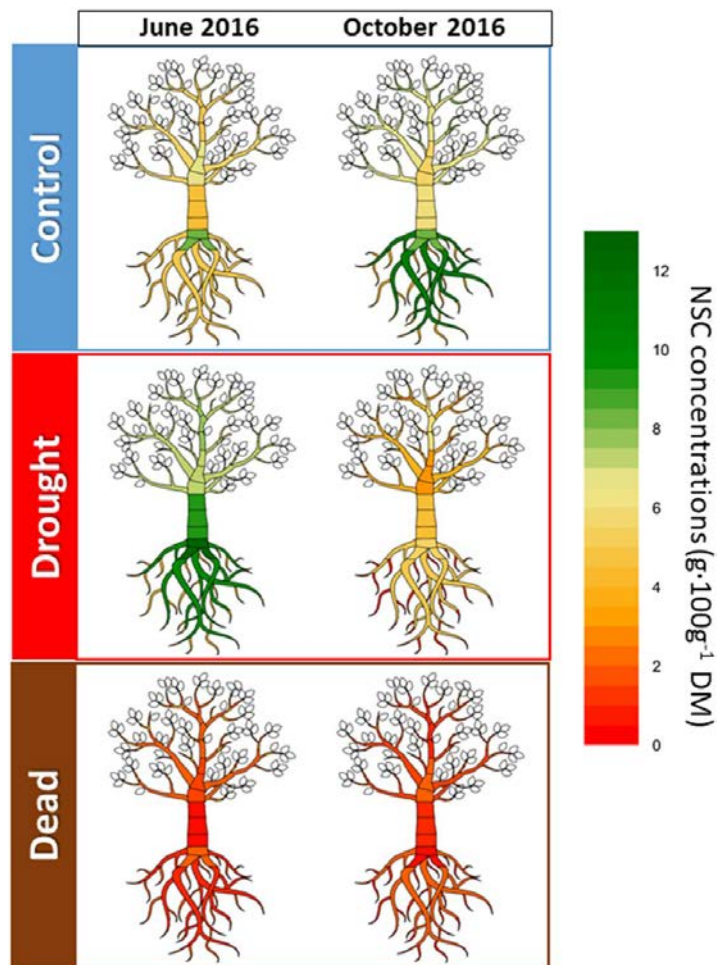
Στο ξύλωμα και στο φλοιώμα των κλαδιών της χαλέπιου πεύκης παρατηρήθηκε αύξηση των συγκεντρώσεων του αμύλου ως αντίδραση στην ξηρασία όσο αφορά τις μετρήσεις την άνοιξης. Οι Zlobing et al. (2018) μελέτησαν σπορόφυτα *Pinus sylvestris* L. και παρατήρησαν ότι καθώς αυξανόταν η υδατική καταπόνηση, αυξανόταν και το άμυλο στο υπέργειο τμήμα. Το άμυλο αυξήθηκε κατά 83,2% στα φυτά στα οποία παρεχόταν νερό στο 50% της υδατοχωρητικότητας (Water Holding Capacity; WHC) του υποστρώματος και κατά 30,8% στα φυτά όπου η παροχή νερού ήταν σταθερή στο 25% της υδατοχωρητικότητας, συγκριτικά με τα φυτά μάρτυρες στα οποία έδιναν το 100% (Zlobin et al, 2019). Η αύξηση του αμύλου στα κλαδιά καθώς αυξάνεται η ξηρασία μπορεί να ερμηνευτεί από το γεγονός ότι όσο καταπονείται το φυτό τόσο μειώνεται η μεριστωματική δραστηριότητα. Καθώς μειώνεται η μεριστωματική δραστηριότητα, περιορίζεται και ζήτηση άνθρακα και ως αποτέλεσμα ο άνθρακας συσσωρεύεται στους ιστούς των κλαδιών, καθώς τα κλαδιά θεωρούνται αποταμιευτικός ιστός. Το ίδιο αναφέρεται και από τους Villar et al. (1999), σύμφωνα με τους οποίους οι μη δομικοί υδατάνθρακες αυξήθηκαν ελαφρώς στην χαλέπιου πεύκη καθώς καταπονείται υδατικά.

Ακόμη μια πειραματική μελέτη επιβεβαιώνει τα αποτελέσματα της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής. Οι ερευνητές Lin et al. (2018) μελέτησαν την επίδραση του αποκλεισμού των βροχοπτώσεων σε δέντρα πεύκου *Pinus massoniana*, ηλικίας 25 ετών, και τις συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων σε βελόνες και κλαδιά. Κατά τα πρώτα στάδια της ξηρασίας (115^η μέχρι 542^η μέρα χωρίς βροχόπτωση) η συγκέντρωση των μη δομικών υδατανθράκων στις βελόνες αυξήθηκε κατά 90% και μειώθηκε κατά 15% σε σύγκριση με τους μάρτυρες στα τελευταία στάδια του πειράματος (542^η μέχρι 1032^η) (Lin et al, 2018). Η αύξηση κατά 90% στους μη δομικούς υδατάνθρακες συνέβη επειδή στα πρώτα στάδια της υδατικής καταπόνησης, περιορίστηκε η αύξηση του φυτού ενώ η φωτοσυνθετική λειτουργία δεν επηρεάστηκε αρνητικά (Lin et al, 2018). Το ισοζύγιο παροχής και ζήτησης υδατανθράκων διαταράχθηκε και γι' αυτό το λόγο παρατηρήθηκε η αύξηση των μη δομικών υδατανθράκων. Καθώς η ξηρασία παρατεινόταν χρονικά, επίδρασε στην λειτουργία της φωτοσύνθεσης και οι παραγόμενοι από την φωτοσύνθεση υδατάνθρακες δεν μπορούσαν να καλύψουν τις απαιτήσεις για τον μεταβολισμό των δέντρων με αποτέλεσμα την κατανάλωση των αποθηκευμένων μη δομικών υδατανθράκων (Lin et al, 2018). Σε σύγκριση με τις βελόνες, τα κλαδιά παρουσίασαν λιγότερη ευαισθησία στην ξηρασία αφού ουσιαστικά οι βελόνες ήταν το πρώτο τμήμα του δέντρου που επηρεάστηκε και μετά ακολούθησαν

τα κλαδιά (Lin et al, 2018), γεγονός που παρατηρήθηκε και στην περίπτωση των μετρήσεων της χαλέπιου πεύκης της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής.

Οι Deng et al. (2020), όπως και οι Lin et al. (2018) μελέτησαν την επίδραση της ξηρασίας στους μη δομικούς υδατάνθρακες στο είδος πεύκου *Pinus massoniana*. Σε αντίθεση με τους Lin et al. (2018) που επέλεξαν δέντρα στο φυσικό τους οικοσύστημα, οι Deng et al. (2020) έστησαν το πείραμα τους σε ελεγχόμενο πειραματικό χώρο και μελέτησαν φυτεμένα σε γλάστρα φυτά ηλικίας 2 ετών. Τα διαλυτά σάκχαρα παρουσίασαν αυξητική τάση σε όλους τους ιστούς των φυτών που καταπονούνταν με μειωμένη εδαφική υγρασία σε σύγκριση με τα φυτά μάρτυρες (Deng et al, 2020). Στην περίπτωση της υδατικής καταπόνησης, υπήρξε μειωμένη αύξηση η οποία δεν οφείλεται στην έλλειψη άνθρακα σύμφωνα με τις μετρήσεις των μελετητών (Deng et al, 2020).

Στην πρόσφατη βιβλιογραφία, βρέθηκαν μελέτες που πραγματοποιήθηκαν κυρίως σε είδη της οικογένειας Pinaceae ή Fagaceae που εξέτασαν την δυναμική των μη δομικών υδατανθράκων μετά από ξηρασία. Η οικογένεια Pinaceae περιλαμβάνει τα κωνοφόρα πεύκα ενώ στην οικογένεια Fagaceae το πιο συχνό είδος που μελετήθηκε είναι εκείνο της οξιάς. Μια σημαντική μελέτη που έγινε το 2019 από τους Chuste et al., αφορά την επιβίωση της οξιάς κάτω από συνθήκες παρατεταμένης ξηρασίας. Ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζει το διάγραμμα 5.1 στο οποίο καταγράφονται οι διακυμάνσεις των μη δομικών υδατανθράκων στα δέντρα οξιάς καθώς αυξάνεται η υδατική καταπόνηση. Παρατηρείται ότι στα δέντρα οξιάς που δέχονται υδατική καταπόνηση τον Ιούνιο συγκριτικά με τα φυτά μάρτυρες, υπάρχει αυξημένη συγκέντρωση μη δομικών υδατανθράκων στα κλαδιά, στον κορμό και στις ρίζες λόγω αύξησης των σακχάρων (Chuste et al, 2019). Φαίνεται ότι τα φυτά τα οποία υπόκειντο σε καταπόνηση αποθήκευαν τους υδατάνθρακες τους και δεν γινόταν η χρήση τους για την αύξηση τους. Το γεγονός ταιριάζει με την στατιστικώς σημαντική αύξηση των NSC που εντοπίσαμε στα κλαδιά σε συνθήκες αύξησης της υδατικής καταπόνησης το καλοκαίρι λόγω της τάσης αύξησης των σακχάρων. Εν τούτοις, καθώς η καταπόνηση συνεχιζόταν παρατηρήθηκε μείωση στους μη δομικούς υδατάνθρακες (Chuste et al, 2019). Εξίσου ενδιαφέρουσα είναι η παρατήρηση που έκαναν οι μελετητές, σύμφωνα με την οποία σε όλα τα νεκρά δέντρα οι συγκεντρώσεις σακχάρων και αμύλου δεν ήταν μηδενικές. Όμως, για να προσδιοριστεί εάν τα απονεκρωμένα δέντρα είχαν φτάσει σε «θανατηφόρο» όριο συγκέντρωσης μη δομικών υδατανθράκων απαιτείται περαιτέρω έρευνα (Chuste et al, 2019). Δεν μπορεί να αποκλειστεί η πιθανή συμβολή ανεπάρκειας θρεπτικών συστατικών ή υδραυλικής κατάρρευσης που οδηγούν στην απονέκρωση των δέντρων (Chuste et al, 2019).



Εικόνα 5.1. Κατανομή των μη δομικών υδατανθράκων (NSC) εντός των φυτικών ιστών κατά το τρίτο έτος της πειραματικής μελέτης, για δύο ημερομηνίες: Ιούνιος 2016 (αριστερά), και Οκτώβριος 2016 (δεξιά). Οι χρωματισμοί καθορίζουν την συγκέντρωση NSC: ξεκινώντας από το κόκκινο που δείχνει τις χαμηλότερες συγκεντρώσεις και το πράσινο που αντιπροσωπεύει τις μέγιστες (Chuste et al, 2019).

Το 2015 μελετήθηκε η απόκριση δύο γυμνόσπερμων ειδών στην ξηρασία από τους Duan et al. Η πειραματική μελέτη έλαβε μέρος σε θερμοκήπια κάτω από ρυθμιζόμενους περιβαλλοντικούς παράγοντες και τα είδη που απασχόλησαν τους ερευνητές είναι τα εξής δυο γυμνόσπερμα είδη: *Pinus radiata* και *Callitris rhomboidei*. Τα φυτά εκτέθηκαν προοδευτικά σε ξηρασία μέχρι τον κυτταρικό τους θάνατο (Duan et al, 2015). Πριν την θνησιμότητα τους παρουσιάστηκε εκτεταμένη σπηλαίωση στο ξύλωμα τους αλλά δεν παρατηρήθηκε σημαντική μείωση των μη δομικών υδατανθράκων σε κανένα από τα δύο είδη (Duan et al, 2015), γεγονός το οποίο δεν παρατηρήθηκε ούτε στην περίπτωση της χαλέπιου πεύκης της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής.

Η αναλογία σακχάρων προς άμυλο υπολογίστηκε στο πλαίσιο της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής για κάθε ιστό της χαλέπιου πεύκης και για την αξιολόγηση της κινητοποίησης των δύο που προκαλείται από την ωσμωρρύθμιση λόγω ξηρασίας (Piper, 2011). Εξέχουσας σημασίας είναι το γεγονός ότι στις καλοκαιρινές μετρήσεις των ενεργειακών αποθεμάτων στην χαλέπιο πεύκη, η αναλογία σακχάρων προς άμυλο και της ξηρασίας αυξάνεται όσο αυξάνεται και η ξηρασία και είναι στατιστικώς σημαντική για όλους ανεξαιρέτως τους ιστούς. Τα δείγματα από του ιστούς λήφθηκαν τέλος του καλοκαιριού όπου η αύξηση θεωρητικά είναι περιορισμένη λόγω της ξηρασίας. Η αναλογία σακχάρων προς άμυλο αυξάνεται καθώς αυξάνεται η υδατική καταπόνηση στις βελόνες, στο φλοίωμα και ξύλωμα των κλαδιών, στο ξύλωμα του κορμού και στο ξύλωμα της ρίζας. Όταν η αναλογία σακχάρων προς άμυλο αυξάνεται, το άμυλο διασπάται σε σάκχαρα για κάλυψη ωσμωτικών αναγκών. Το γεγονός ότι η αύξηση της αναλογίας αυτής παρατηρείται το καλοκαίρι όπου η ξηρασία είναι πιο έντονη λόγω απουσίας βροχοπτώσεων, παραπέμπει στον προσαρμοστικό μηχανισμό της ωσμωρρύθμισης.

Η ωσμωρρύθμιση είναι ο κύριος μηχανισμός με τον οποίο τα κύτταρα διατηρούν την σπαργή τους όταν καταπονούνται υδατικά λόγω ξηρασίας (Zivcak et al, 2016, Ivanov et al, 2018) ή αλατότητας (Sanders et al, 2012). Ωσμωτικές ενώσεις συσσωρεύονται εντός των κυττάρων, παράδειγμα αυτών των ενώσεων είναι τα διαλυτά σάκχαρα τα οποία προκύπτουν από την υδρόλυση του αμύλου (Lloret, 2018), καθώς και άλλες οργανικές και ανόργανες ουσίες. Τα διαλυτά σάκχαρα έχουν σημαντικό ρόλο στην ωσμωρρύθμιση των φυτών που καταπονούνται (Silva et al, 2010). Οι ωσμωτικές ενώσεις προκαλούν πιο αρνητικό ωσμωτικό δυναμικό, αυξάνοντας την ωσμωτική δύναμη με την οποία απορροφούν νερό από το περιβάλλον τους, και πρόκειται για μηχανισμό ο οποίος προστατεύει τις κυτταρικές πρωτεΐνες, τα ένζυμα και τις κυτταρικές μεμβράνες διατηρώντας τα ενυδατωμένα (Sanders et al, 2012). Η ωσμωρρύθμιση ουσιαστικά, επιτρέπει στα φυτά που καταπονούνται υδατικά να διατηρούν υψηλότερο φωτοσυνθετικό ρυθμό και αύξηση (Sanders et al, 2012).

Σύμφωνα με τον Cui (2019), η υδατική καταπόνηση μπορεί να αυξήσει τα σάκχαρα και να μειώσει τις συγκεντρώσεις αμύλου στα περισσότερα φυτά, δηλαδή να αυξήσει την αναλογία σακχάρων προς άμυλο. Αναφέρεται ότι το κωνοφόρο είδος *Pinus silvestris* L. παρουσίασε ενεργή συσσώρευση ωσμωλυτών – συμπεριλαμβανομένου και σακχάρων - λόγω ήπιας υδατικής καταπόνησης. Με την αύξηση της έντασης της υδατικής καταπόνησης αυξήθηκε περαιτέρω η συσσώρευση των ωσμωλυτών (Ivanov et al, 2017).

5.2 Περιορισμοί της μελέτης

Η παρούσα μεταπτυχιακή διατριβή παρουσιάζει ιδιαίτερα σημαντικές πληροφορίες για το πώς και γιατί διαμορφώνονται οι συγκεντρώσεις των μη δομικών υδατανθράκων σε κάθε ιστό της χαλέπιου πεύκης – *Pinus halepensis* Mill. – υπό συνθήκες αυξανόμενης ξηρασίας. Ο κύριος περιορισμός της μελέτης είναι η απουσία πολυπληθών μελετών της απόκρισης των μη δομικών υδατανθράκων της χαλέπιου πεύκης σε περιβαλλοντικές καταπονήσεις και ιδιαίτερα στην ξηρασία. Υπάρχει ανάγκη για μελέτη των ενεργειακών αποθεμάτων στους ιστούς της χαλέπιου πεύκης, καθώς είναι ένα είδος ιδιαίτερα σημαντικό για τα δασικά οικοσυστήματα και τις μελλοντικές αναδασώσεις.

Επιπλέον χρειάζεται σίγουρα περαιτέρω διερεύνηση της δυναμικής των μη δομικών υδατανθράκων για διαφορετικά είδη δέντρων σε περιβαλλοντικές καταπονήσεις. Η περαιτέρω διερεύνηση της δυναμικής των ενεργειακών αποθεμάτων σε πληθώρα ειδών θα προωθήσει την καλύτερη κατανόηση της συσσώρευσης των μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς των φυτών και γενικότερα των βασικών στρατηγικών κατανομής NSC. Τέλος, θα μπορεί να φωτιστεί, δηλαδή να δοθούν περισσότερες πληροφορίες για το πώς αποκρίνονται τα ενεργειακά αποθέματα των φυτών προς τις διάφορες αβιοτικές καταπονήσεις.

5.3 Συμπεράσματα

Οι μη δομικοί υδατάνθρακες είτε συσσωρεύονται είτε μειώνονται ανάλογα με τη σχέση ζήτησης και προσφοράς, και με τη σχέση αύξησης και φωτοσύνθεσης (Hoch et al, 2003). Στα δέντρα χαλέπιου πεύκης που μελετήθηκαν, φαίνεται ότι δεν υπάρχει ούτε το ενδεχόμενο έλλειψης άνθρακα ούτε η τάση προς λιμοκτονία λόγω της ξηρασίας στις συνθήκες που εξετάστηκαν. Αντίθετα, τα δέντρα τα οποία απαντώνται σε ξηρότερους βιοτόπους συσσώρευσαν μεγαλύτερη ποσότητα μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς των κλαδιών τους. Συνολικά, τα αποτελέσματα δείχνουν ότι όλα τα δέντρα που μελετήθηκαν διατηρούν μια καλή ισορροπία μεταξύ της ζήτησης άνθρακα και της φωτοσύνθεσης γεγονός που υποδηλώνει ότι υπάρχουν προσαρμοστικοί μηχανισμοί (Körner, 2021), μεταξύ των οποίων η μείωση λόγου βλαστού προς ρίζα και η ωσμωρύθμιση (Κωσταντινίδου, 2003), ως απόκριση προς την ξηρασία.

Τα υψηλά επίπεδα μη δομικών υδατανθράκων στους ιστούς των βλαστών κατά την αυξημένη υδατική καταπόνηση είναι αναμενόμενα γιατί το ίδιο φαινόμενο παρατηρήθηκε και από άλλους μελετητές (Körner C., 2003; Duan et al, 2015; Zlobing et al, 2018; Chuste et al, 2019; Tomasella et al, 2019; Deng et al, 2020). Η υδατική καταπόνηση φαίνεται να επηρεάζει πρώτα την μεριστωματική αύξηση των φυτών και στη συνέχεια τα ενεργειακά αποθέματα, σύμφωνα με τα αποτελέσματα της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής.

Οι ιστοί που παρουσίασαν πτωτική τάση σε ενεργειακά αποθέματα είναι οι βελόνες και το φλοίομα των κλαδιών κατά την καλοκαιρινή δειγματοληψία. Οι βελόνες παρουσίασαν μειωμένη συγκέντρωση σακχάρων και το φλοίομα μειωμένη συγκέντρωση αμύλου όσο αυξανόταν η ξηρασία. Η μεμονωμένη μείωση σακχάρων στους ιστούς των βελονών σε συνδυασμό με την αύξηση στους ιστούς της ρίζας, ερμηνεύεται από το γεγονός ότι τα παραγόμενα φωτοσυνθετικά προϊόντα κινούνται από τις βελόνες προς τις ρίζες λόγω αυξανόμενης ζήτησης. Η αυξημένη ζήτηση σακχάρων στους ιστούς της ρίζας πιθανόν να οφείλεται στην ωσμωτική προσαρμογή και για την αποφυγή εμβολής των αγγείων. Όμως δεν αποκλείεται να υπάρχει απευθείας επίδραση της ξηρασίας στο ρυθμό της φωτοσύνθεσης με αποτέλεσμα την μείωση των σακχάρων στις βελόνες και το άμυλο στο φλοίομα.

Ιδιαίτερο ενδιαφέρον έχει η αυξητική τάση της αναλογίας σακχάρων προς άμυλο καθώς αυξάνεται το έλλειμμα νερού στα δέντρα της χαλέπιου πεύκης της παρούσας μεταπτυχιακής διατριβής. Όλοι ανεξαιρέτως οι ιστοί παρουσίασαν αύξηση της αναλογίας αυτής στο τέλος του καλοκαιριού. Αποτελεί ερώτημα προς περαιτέρω διερεύνηση αν η αύξηση της αναλογίας αυτής συμβαίνει λόγω της υδρόλυσης του αμύλου υπό συνθήκες ξηρασίας (Silva et al, 2010). Η υδρόλυση του αμύλου όταν τα φυτά καταπονούνται είναι μια συχνή απόκριση και αυτό συνδράμει στην συσσώρευση σακχάρων στους ιστούς των φυτών (Martinez-Villata, 2016; Cui et al., 2019).

5.4 Εισηγήσεις

Αν και υπάρχουν αρκετές μελέτες που επικεντρώθηκαν στην σημασία των μη δομικών υδατανθράκων για τη διατήρηση της υδραυλικής ακεραιότητας σε ξηρές περιόδους του χρόνου, απουσιάζει η πλήρης εικόνα των μηχανισμών που διέπουν την αντίδραση των φυτών προς το έλλειμμα νερού. Υπάρχει η ανάγκη για σχεδιασμό πειραματικών μελετών τόσο σε ελεγχόμενες όσο και σε συνθήκες πεδίου που να περιλαμβάνει την ανάλυση των συγκεντρώσεων των μη

δομικών υδατανθράκων στους ιστούς των φυτών: φύλλωμα, ξύλωμα και φλοίομα κλαδιών, ξύλωμα κορμού και ρίζες ξεχωριστά. Όσες περισσότερες μελέτες υπάρχουν στην βιβλιογραφία οι οποίες θα στοχεύουν στην διερεύνηση του τι συμβαίνει στον κάθε ιστό ξεχωριστά ενός φυτικού οργανισμού σε συνθήκες καταπόνησης, τόσο μεγαλύτερη δυναμική θα έχουν και τα αποτελέσματα που απορρέουν σε αυτή την μεταπτυχιακή διατριβή.

Επιπλέον, θα είχε ιδιαίτερο ενδιαφέρον ο σχεδιασμός πειραματικών μελετών για την διερεύνηση της δυναμικής των μη δομικών υδατανθράκων σε όλους του ιστούς των φυτών, ως απόκριση στην ξηρασία. Θα ήταν σημαντικό η εν λόγω μελέτη να γίνεται μέχρι την θνησιμότητα των δέντρων ώστε να γίνουν αντιληπτοί οι μηχανισμοί που υπάρχουν πριν την θνησιμότητα ενός δασικού είδους ή ακόμη και ενός δάσους λόγω την παρατεταμένης ξηρασίας.

Βιβλιογραφία

1. Adams J. (2010) Plants and the carbon cycle. In: *Vegetation-Climature Interaction*. 181-220. Springer, Berlin
2. Ainsworth E.A., Long S.P. (2004) What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. In: *New phytologist*. 165:2, 351-372
3. Ali M.H. (2010) Plant: A machinery of water absorption. In: *Fundamentals of irrigation and on-farm water management*. 1, 219-270
4. Archibold O.W. (1995) The coniferous forests. In: *Ecology of World Vegetation*. Springer, Dordecht
5. Atzmon N., Moshe Y., Schiller G. (2004) Ecophysiological response to severe drought in *Pinus halepensis* Mill. Trees of two provenances. In: *Plant Ecology*. 15-22
6. Bader M.K.F., Leuzinger S., Keel S.G., Siegwolf R. T. W., Hagedorn F., Schleppe P., Körner C. (2013) Central European hardwood trees in a high-CO₂ future: synthesis of an 8-year forest canopy Co₂ enrichment project. In: *Journal of Ecology*. 101, 1509-1519
7. Baquedano F.J., Valladares F., Castillo F.J. (2008) Phenotypic plasticity blurs ecotypic divergence in the response of *Quercus coccifera* and *Pinus halepensis* to water stress. In: *European Journal of Forest Research*. 127: 495-506
8. Barreda G.S., Linares J. C., Camarero J.J. (2015) Reduced growth sensitivity to climate in bark-beetle infested Aleppo pines: Connecting climatic and biotic drivers of forest dieback. In: *Forest Ecology and Management*. 357, 126-137
9. Bussotti F., Pollastrini M., Holland V., Brüggemann W. (2015) Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. In: *Environmental and Experimental Botany*. 111, 91-113
10. Camarero J.J., Linares J.C., Sanguesa-Barreda G., Sanchez-Salguero R., Gazol A., Navarro-Cerrillo R.M., Carreira J.A. (2017) The multiple causes of forest decline in Spain: drought, historical logging, competition and biotic stressors. In: *Dendroecology*. 307-323
11. Chambel M. R., Climent J., Pichot C., Ducci F. (2013) Mediterranean Pines (*Pinus halepensis* Mill. and *Pinus brutia* Ten.). In: *Forest trees breeding in Europe*. 229-265
12. Chesworth W. (2008) Osmosis. In: *Encyclopedia of Soil Science*. Springer, Dordecht.
13. Choury Z., Shestakova T.A., Himrane H., Touchan R., Kherchouche D., Camarero J.J., Voltas J., (2016) Quarantining the Sahara Desert: growth and water-use efficiency of Aleppo pine in the Algerian Green Barrier, In: *European Journal of Forest Research*. 136, 139-152

14. Chuste P-A., Maillard P., Breda N., Jevillain J., Thirion E., Wortemann R., Massonnet C. (2019) Sacrificing growth and maintaining a dynamic carbohydrate storage are key processes for promoting beech survival under prolonged drought conditions. In: *Trees*. 34, 381-394
15. Ciais, P., Sabine, G., Bala, L., Bopp, V., Brovkin, J., Canadell, A., Chhabra, R., DeFries, J., Galloway, M., Heimann, C., Jones, C., Le Quéré, R.B., Myneni, S., Piao and P. Thornton (2013) Carbon and Other Biogeochemical Cycles. In: *Climate Change*. The Physical Science Basis. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA
16. Croitoru A.E., Piticar A., Mircea A., Burada C. (2013) Spatiotemporal distribution of aridity indices based on temperature and precipitation in the extra-Carpathian regions of Romania. In: *Theoretical and applied climatology*. 12, 597–607
17. Cui G., Zhang Y., Zhang W., Lang D., Zhang X., Li Z., Zhang X. (2019) Response of Carbon and Nitrogen Metabolism and Secondary Metabolites to Drought Stress and Salt Stress in Plants. In: *J. Plant Biology*. 62, 387-399
18. Davis E.L., Brown R., Daniels L., Kavanagh T., Gedalof Z. (2020) Regional variability in the response of alpine treelines to climate change. In: *Climatic change*. 162, 1365-1384
19. Deligöz A., Cankara F. G. (2019) Differences in physiological and biochemical responses to summer drought of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* and *Pinus brutia* in a natural mixed stand. In: *Journal of forestry research*. 31, 1479-1487
20. Del Rio M., Rodriquez-Alonso J., Bravo-Oviedo A., Ruiz-Peinado R., Canellas I., Gutierrez E. (2014) Aleppo pine vulnerability to climate stress is independent of site productivity of forest stands in southeastern Spain. In: *Trees*. 28, 1209-1224
21. Del Rio M., (2017) Mediterranean Pine Forests: Management Effects on Carbon Stocks. In: *Managing Forest Ecosystems*. 34, 301-327
22. Deng X., Xiao W., Shi Z., Zeng L, Lei L. (2020) Combined Effects of Drought and Shading on Growth and Non-Structural Carbohydrates in *Pinus massoniana* Lamb. Seedlings. In: *Forests*. 11:1, 18-34
23. Diamantoglou S., Banilas G.P. (1996) *Pinus pinea* L. (Stone Pine) and *Pinus halepensis* Mill. (Aleppo Pine). In: *Trees IV*. 389-406
24. Dichio B., Margiotta G., Xiloyiannis C., Bufo S.A., Sofo A., Cataldi T.R.I. (2008) Changes in water status and osmolyte contents in leaves and roots of olive plants (*Olea europaea* L.) subjected to water deficit. In: *Trees*. 23, 247-256
25. Duan H., O’Grady A.P., Duursma R.A., Choat B., Huang G., Smith R.A., Jiang Y., Tissue D.T. (2015) Drought responses of two gymnosperm species with contrasting

- stomatal regulation strategies under elevated [CO₂] and temperature. In: *Tree physiology*. 35 756-770
26. Farjon, A. (2018) The Kew Review: Conifers of the World. In: *Kew Bulletin*. 73: 8.
 27. Farjon A. (2017) The distribution and ecology of conifers. In: *A handbook of the World's Conifers*. 23-26
 28. Fatichi S., Leuzinger S., Korner C. (2013) Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. In: *New phytologist*. 201:4, 1086-1095
 29. Frischbier, N., Nikolova, P.S., Brang, P. KlumppR., Aas G., Binder F. (2019) Climate change adaptation with non-native tree species in Central European forests: early tree survival in a multi-site field trial. In: *European Journal of Forest Research*. 138:6, 1015-1032
 30. Gall H.L, Philippe F., Domon J.M., Gillet .F, Pelloux J., Rayon C. (2015) Cell wall metabolism in response to abiotic stress. In: *Plants* 4:112–166
 31. Garcia de la Serrana R., Vilagrosa A., Alloza J.A. (2015) Pine mortality in southeast Spain after an extreme dry and warm year: interactions among drought stress, carbohydrates and bark beetle attack. In: *Trees*. 29, 1791-1804
 32. Gonzalez-Casares M., Pompoa-Garcia M., Camarero J.J. (2016) Differences in climate–growth relationship indicate diverse drought tolerances among five pine species coexisting in Northwestern Mexico. In: *Trees*. 31, 531-544
 33. Guo X., Peng C., Li T., Huang J., Song H., Zhu Q., Wang M. (2021) The Effects of Drought and Re-Watering on Non-Structural Carbohydrates of *Pinus tabulaeformis* Seedlings. In: *Biology*. 10:4, 281-298
 34. Hartmann H., Ziegler W., Trumbore S. (2013) Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. In: *Functional ecology*. 27, 413-427
 35. Heras J., Hernandez-Tecles E.j., Moya D. (2017) Seasonal nutrient retranslocation in reforested *Pinus halepensis* Mill. stands in Southeast Spain. In: *New Forests*. 48, 397-413
 36. Heres A.M., Camarero J.J., Lopez B.C., Martinez-Vilalta J. (2014) Declining hydraulic performances and low carbon investments in tree rings predate Scots pine drought-induced mortality. In: *Tree Rings*. 28, 1737-1750
 37. Hevia A., Campelo F., Chambel R., Vieira J., Alia R., Majada J, Sanchez-Salguero R. (2020) Which matters more for wood traits in *Pinus halepensis* Mill., provenance or climate? In: *Annals of Forest Science*. 77:55

38. Hoch G., Körner Ch. (2008) Growth and carbon relations of tree line forming conifers at constant vs. variable low temperatures. In: *Journal of Ecology*. 97:1, 57-66
39. Hoch G., Richter A., Körner Ch. (2003) Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. In: *Plant, cell and Environment*. 26, 1067-1081
40. Hoch G., Körner C. (2003) The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison. In: *Oecologia*. 135, 10-21
41. Hölttä T., Sperry J. (2013) Plant Water Transport and Cavitation. In: *Transport and Reactivity of Solutions in Confined Hydrosystems*. 173-181
42. IPCC, (2018) Summary for Policymakers. In: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)].
43. Ivanov Y.V., Zlobin I.E., Kartashov A.V., Pashkovskiy P.P., Kuznetsov V.I. V. (2018) Scale of physiological processes sensitivity to PEG-induced stress in Scots pine seedlings. In: *Russian journal of plant physiology*. 65:4
44. Klein, A., (2002). Daily dataset of 20th century surface air temperature and precipitation series for the European Climate Assessment. In: *International Journal of Climatology*, 22, 1441–1453.
45. Klein T., Hoch G., Yakir D., Körner C. (2014) Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest. In: *Tree Physiology*. 34, 981-922
46. Knapp A.K., Beier C., Briske D.D., Classen A.T., Luo Y., Reichstein M., Smith M.D., Smith S.D., Bell J.E., Fay P.A., Heisler J.L., Leavitt S.W., Sherry R., Smith B., Weng E. (2008) Consequences of more extreme precipitation regimes for terrestrial ecosystems. In: *Bioscience*. 58:9. 811–821
47. Körner C. (2021) Tools shape paradigms of Plant-Environment Interactions. In: *Progress in botany*. 85, 1-43
48. Körner C. (2020) Climatic Controls of the Global High Elevation Treelines. In: *Encyclopedia of the World's Biomes*. 275-281
49. Körner Ch. (2015) Paradigm shift in plant growth control. In: *Current Opinion in Plant biology*. 25:107-114

50. Körner Ch. (2013) Growth controls photosynthesis – Mostly. In: *Nova Acta Leopoldina NF 114*. 391, 273 –283.
51. Körner Ch. (2012) Alpine Treelines. In: *Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits*. Springer. Basel
52. Körner Ch. (2003) Carbon limitation in trees. In: *Journal of Ecology*. 91, 4-17
53. Lens F., Tixier A., Cochard H., Sperry S.H., Jansen S., Herbette S. (2013) Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. In: *Current Opinion in Plant Biology*. 16:3, 287-292
54. Lin T., Zheng H., Huang Z., Wang J. Zhu J. (2018) Non-Structural Carbohydrate Dynamics in Leaves and Branches of *Pinus massoniana* (Lamb.) Following 3-Year Rainfall Exclusion. In: *Forests*. 9:6, 315-330
55. Lloret F, Sapes G., Rosas T., Galiano L., Saura-Mas S., Sala A., Martinez Vilata J. (2018) Non-structural carbohydrate dynamics associated with drought-induced die-off in woody species of a shrubland community. In: *Annals of Botany*. 121, 1383-1396
56. López, R., Rodríguez-Calcerrada, J., Gil, L. (2009) Physiological and morphological response to water deficit in seedlings of five provenances of *Pinus canariensis*: potential to detect variation in drought-tolerance. In: *Trees*. 23, 509-519
57. Lucas-Borja M.E., Andivia E., Candel-Perez D., Linares J.C., Camarero J.J. (2021) Long term forest management drives drought resilience in Mediterranean black pine forest. In: *Trees*.
58. Luiz M., Cufar K., Filippo A., Novak K., Papadopoulos A., et al (2013) Plasticity in Dendroclimatic Response across the Distribution Range of Aleppo Pine (*Pinus halepensis*). In: *Plos one*. 9:1.
59. Maestre F., Cortina J. (2004) Are *Pinus halepensis* plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? In: *Forest Ecology and Management*. 198:1-3, 303-317
60. Manrique-Alba A., Begueria S., Molina A.J., et al (2020) Long-term thinning effects on tree growth, drought response and water use efficiency at two Aleppo pine plantations in Spain. In: *Science of the total Environment*. 728, 138536
61. Martínez-Vilalta J., Sala A., Asensio D., Galliano L., Hoch G., Palacio S., Piper F.I., Lloret F. (2016) Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. In: *Ecological monographs*. 86:4, 495-516
62. McDowell N. (2011) Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. In: *Plant Physiology*. 155, 1051-1059
63. McDowell N., Pockman W. T., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G., Yezzer E.A. (2008) Mechanisms of plant survival and mortality

- during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? In: *New Phytologist*. 178:4, 719-739
64. McLoughlin S. (2021) Gymnosperms. In: *Encyclopedia of Geology* (Second edition).
 65. McMurtrie R.E., Dewar R.C., Medlyn E.B., Jeffreys M.P. (2000) Effects of elevated [CO₂] on forest growth and carbon storage: a modelling analysis of the consequences of changes in litter quality/quantity and root exudation. In: *Plant and Soil*. 224, 135-152
 66. Meinhausen M., Smith S.J., Calvin K., Daniel J.S., Kainuma M.L.T., Lamarque J-F., Matsumoto K., Montzka S.A., Raper S.C.B., Riahi K., Thomson A., Velders G.J.M., Vuuren D.P.P. (2011) The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. In: *Climatic Change*. 109:213-241
 67. Mitsopoulos I.D., Dimitrakopoulos A.P. (2014) Estimation of canopy fuel characteristics of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) forests in Greece based on common stand parameters. In: *European journal of forest research*. 133, 73-79
 68. Muller B, Pantin F., Genard M., Turc O., Freixes S., Piques M., Gibon Y. (2011) Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. In: *Journal of Experimental Botany*, 62:6, 1715-1729
 69. Neale D.B., Wheeler N.C. (2019) The Conifers. In: *The Conifers: Genomes, Variation and Evolution*. 1-21
 70. Novak K., Luis M., Raventos J., Cufar K. (2013) Climatic signals in tree-ring widths and wood structure of *Pinus halepensis* in contrasted environmental conditions. In: *Trees*. 27, 927-936
 71. Pallardy G. S. (2008) Carbohydrates. In: *Physiology of woody plants* (Third Edition) pages 199-215
 72. Pallardy G. S. (2008) The woody plant body. In: *Physiology of woody plants* (Third Edition) pages 9-38
 73. Pallardy G. S. (2008) The woody plant body. In: *Transpiration and Plant Water Balance* (Third Edition) pages 325-366
 74. Peichl M., Arain A. (2006) Above and belowground ecosystem biomass and carbon pools in an age-sequence of temperate pine plantation forests. In: *Agricultural and Forest Meteorology*. 140, 51-63
 75. Pereira C., Montalban I.A., Correia S.I., Canhoto J., Moncalean P. (2018) Aleppo pine *Pinus halepensis* Mill. Part of the Forestry Sciences book series. FOOSC. Vol.84. 155-166
 76. Pessoa F., Lidon F., Reboredo F. (2014) Drought effects on Portuguese forest cover. In: *World forests*. 19, 67-96

77. Phlomion C., Chagne D., Pot D., Kumar S. et al (2007) Pines. In: *Forest Trees*. 29-32.
78. Piao S., Zhang X., Chen A., Liu Q., Lian X., Wang X., Peng S., Wu X. (2019) The impacts of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: A review, In: *Science China Earth Sciences*. 62:10, 1551-1563
79. Piper F. I., Paula S. (2020) The Role of Nonstructural Carbohydrates Storage in Forest Resilience under Climate Change. In: *Current Forestry Reports*. 6, 1–13
80. Piper F.I. (2011) Drought induces opposite changes in the concentration of non-structural carbohydrates of two evergreen *Nothofagus* species of differential drought resistance. In: *Annals of forest science*. 68:2, 415-424
81. Prezerakos N. G. (1989) A Contribution to the Study of the Extreme Heatwave over the South Balkans in July 1987. In: *Meteorology and Atmospheric Physics*. 41, 216-271
82. Reyes-Bahamonde C., Piper F.I., Cavieres L.A. (2021) Carbon allocation to growth and storage depends on elevation provenance in an herbaceous alpine plant of Mediterranean climate. In: *Oecologia*. 195, 299-312
83. Rodriguez-Calcerrada J., Sancho-Knapik D., Martin-StPaul N.K., Limousin J-M., McDowell N.G., Gill-Pelegrin E. (2017) Drought-Induced Oak Decline—Factors Involved, Physiological Dysfunctions, and Potential Attenuation by Forestry Practices. In: *Tree Physiology*. 7, 419-451
84. Rosas T., Galiano L., Ogaya R., Penuelas J., Martinez-Vilalta J. (2013) Dynamics of non-structural carbohydrates in three Mediterranean woody species following long-term experimental drought. In: *Plant Science*.
85. Rosner, S., Johnson, D.M., Voggeneder K., Domec J.C. (2019) The conifer-curve: fast prediction of hydraulic conductivity loss and vulnerability to cavitation. In: *Annals of Forest Science* 76: 82.
86. Rundel P.W., Richardson D.M., (2004) Temperate ecosystems/ Pins. In: *Encyclopedia of forest sciences*. 1430-1441
87. Sala A. (2019) Lack of direct evidence for the carbon-starvation hypothesis to explain drought-induced mortality in trees. In: *Pnas*. 106 (26) E68
88. Sala A., Fouts W., Hoch G. (2011) Carbon storage in trees: Does relative carbon supply decrease with tree size? In: *Size- and age-related changes in tree structure and function. Tree physiology*. 4, 287-306. Springer, Dordrecht
89. Sala A., Piper F., Hoch G. (2010) Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. In: *New Phytologist*. 186, 274–281.
90. Sanders G.J., Arndt S.K. (2012) Osmotic Adjustment Under drought conditions. In: Aroca R. (eds) *Plant Responses to Drought Stress*. Springer, Berlin, Heidelberg.

91. Sarris D., Christodoulakis D., Körner C. (2007) Recent decline in precipitation and tree growth in the eastern Mediterranean. In: *Global change biology*. 13, 1187-1200
92. Savi T., Casolo V., Luglio J., Bertuzzi S., Trifilo P., Lo Gullo M.A., Nardini A. (2016) Species-specific reversal of stem xylem embolism after a prolonged drought correlates to endpoint concentration of soluble sugars. In: *Plant Physiology and Biochemistry*. 106, 198-207
93. Schulz A. (1990) Conifers. In: *Sieve Elements*. 63-88
94. Sharma P., Sharma N., Deswal R. (2005) The molecular biology of the low-temperature response in plants. In: *BioEssays*. 27:10. 1048-1059
95. Silva E.N., Ferreira-Silva S., Viegas R.A., Silveira J.A.G. (2010) The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants. In: *Environmental and experimental botany*. 69:3, 279-285.
96. Singh M., Kumar J., Singh S., Singh V.P., Prasad S.M. (2015) Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review. In: *Reviews in environmental science and bio/technology*. 14, 407-426
97. Smith J.M.B. (2020) Temperate forest. In: Encyclopedia Britannica. <https://www.britannica.com/science/temperate-forest>. Accessed 18 April 2021.
98. Souden S., Ennajeh M., Ouledali S., Massoudi N., Cochard H., Khemira H. (2020) Water relations, photosynthesis, xylem embolism and accumulation of carbohydrates and cyclitols in two Eucalyptus species (*E. camaldulensis* and *E. torquata*) subjected to dehydration–rehydration cycle. In: *Trees*. 34, 1439-1452
99. Sprintsin S., Shapiro M., Sprintsin M., Zaidenberg R., Denisyuk E. (2017) Effect of Aleppo Pine Plantations (*Pinus halepensis*) on the Transformation of the Semidesert Landscapes of Southeast Israel. In: *Arid Ecosystems*. 8:1, 22-27
100. Strimbeck G.R., Schaberg P.G., Fossdal C.G., Schroder W.P., Kjellsen T.D. (2015) Extreme low temperature tolerance in woody plants. In: *Frontiers in Plant Science*. 6, 884
101. Subedi M.R., Xi W., Edgar C.B., Rideout-Hanzak S, Yan M. (2020) Tree mortality and biomass loss in drought-affected forests of East Texas, USA. In: *Journal of Forestry Research*. 32, 67-80
102. Tomasella M., Petrusa E., Petruzzellis F., Nardini A., Valentino C. (2020) The possible role of non-structural carbohydrates in the regulation of tree hydraulics. In: *International journal of molecular sciences*. 21:1, 144-164
103. Trifilò P., Kiorapostolou N., Petruzzellis F., Vitti S., Petit G., Lo Gullo M.A., Nardini A., Casolo V. (2019) Hydraulic recovery from xylem embolism in excised

- branches of twelve woody species: Relationships with parenchyma cells and non-structural carbohydrates. In: *Plant Physiology and Biochemistry*. 139, 513-520
104. Ullah A., Manghwar H., Shaban M. et al (2018) Phytohormones enhanced drought tolerance in plants: a coping strategy. In: *Environmental Science Pollution Research*. 25, 33103–33118
 105. Vilagrosa A., Chirino E., Peguero-Pina J., Barigah T., Cochard H., Gil-Pelegrín E. (2012) Xylem Cavitation and Embolism in Plants Living in Water-Limited Ecosystems. In: Aroca R. (eds) *Plant Responses to Drought Stress*. Springer, Berlin, Heidelberg
 106. Villar-Salvador P., Penuelas J.L., Jacobs D.F. (2013) Nitrogen nutrition and drought hardening exert opposite effects on the stress tolerance of *Pinus pinea* L. seedlings. In: *Tree physiology*. 33:2, 221-232
 107. Villar-Salvador P, Ocana L, Penuela J., Carrasco I. (1999) Effects of water stress conditioning on the water relations, root growth capacity, and the nitrogen and non-structural carbohydrate concentration of *Pinus halepensis* Mill. (Aleppo pine) seedlings. In: *Annals of forest science*. 56:6, 459-465
 108. Wang QW., Liu CG, Zhou W., Qi L., Zhou L., Yu D., Dai L. (2018) Mobile carbon supply in trees and shrubs at the alpine treeline ecotone. In: *Plant Ecology* 219, 467-479
 109. Wang, Y., Meng, B., Zhong, S., Wang D., Ma J., Sun W. (2018) Aboveground biomass and root/shoot ratio regulated drought susceptibility of ecosystem carbon exchange in a meadow steppe. In: *Plant and Soil*. 432: 1-2, 259 - 272
 110. Wiley E., Helliker B. (2012) A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. In: *New phytologist*. 195:2, 285-289
 111. Williams G.C.(2009) Introducing Conifers. In: *Conifer Reproductive Biology*. 3-12. Springer, Dordrech
 112. Yang Q., Zhang W., Li M., Wang S. (2016) Different responses of non-structural carbohydrates in above-ground tissues/organs and root to extreme drought and re-watering in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) saplings. In: *Trees*. 30,1863-1871
 113. Yazaki K., Maruyama Y., Mori S., Koike T., Funada R. (2005) Effects of elevated carbon dioxide concentration on wood structure and formation in trees. In: *Plant responses to air pollution and global change*. 88-97
 114. Zhang J., Liu L. (2021) Effects of pruning intensity of nonstructural carbohydrates of *Populus alba* x *P. talassica* in the arid desert region of Northwest China. In: *Journal of Forestry Research*. 32, 823-830
 115. Zivcak M., Brestic M., Sytar O. (2016) Osmotic adjustment and plant adaptation to drought stress. In: *Drought stress tolerance in plants*. 1, 105-143

116. Zlobin I.E., Ivanov Y.V., Kartashov A.V., Sarvin B.A., Stavrianidi A.N., Kreslavski V.D., Kuznetsov V.V. (2019) Impact of weak water deficit on growth, photosynthetic primary processes and storage processes in pine and spruce seedlings. In: *Photosynthesis Research*. 139: 307-323
117. Βερεσόγλου Σ. Δ. (2010) Οικολογία. Γαρταγάνης. Θεσσαλονίκη
118. Δεληβόπουλος Σ.Γ. (1994) Μορφολογία και ανατομία φυτών. Πήγασος, Θεσσαλονίκη
119. Κωνσταντινίδου Ε.Ι. (2003) Φυσιολογία αβιοτικών καταπονήσεων. Γαλάτης Β., Γανωτάκης Δ., Γκανή-Σπυροπούλου Κ., Καραμπουρνιώτης Γ., Κοτζαμπάσης Κ., Κωνσταντινίδου Ε.Ι., Μανέτας Ι., Ρουμπελάκη-Αγγελάκη Κ.Α (2003) Φυσιολογία φυτών από το μόριο στο περιβάλλον. Πανεπιστημιακές εκδόσεις Κρήτης. Ηράκλειο
120. Κωνσταντινίδου Ε-Ι. Α. (2003) Φυσιολογία φυτών σε αβιοτικές καταπονήσεις. Εκδόσεις Reprotime Α.Ε. Θεσσαλονίκη
121. Μανέτας Ι. (2003) Πρόσληψη και μεταφορά νερού. . Γαλάτης Β., Γανωτάκης Δ., Γκανή-Σπυροπούλου Κ., Καραμπουρνιώτης Γ., Κοτζαμπάσης Κ., Κωνσταντινίδου Ε.Ι., Μανέτας Ι., Ρουμπελάκη-Αγγελάκη Κ.Α (2003) Φυσιολογία φυτών από το μόριο στο περιβάλλον. Πανεπιστημιακές εκδόσεις Κρήτης. Ηράκλειο
122. Μπαμπαλώνας Δ., Κόκκινη Σ. (2004) Συστηματική βοτανική. Εκδόσεις Αιβάζη. Θεσσαλονίκη
123. 'Water holding capacity' Encyclopedia of Soil Science. (2008) Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Ι

ΔΙΑΔΙΚΑΣΙΑ ΚΑΙ ΧΡΟΝΟΔΙΑΓΡΑΜΜΑ ΥΠΟΒΟΛΗΣ ΕΝΤΥΠΩΝ ΚΑΙ ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗΣ ΔΙΑΤΡΙΒΗΣ

- I. Με τη λήξη του εξαμήνου πριν την έναρξη της Διατριβής: Κατάθεση του Εντύπου ΑΠΚΥ 61 -Αρχική δήλωση θέματος στον Ακαδημαϊκό/ή Υπεύθυνο/η. Η φοιτήτρια έχει ορίσει την ερευνητική περιοχή και το θέμα σε συνεργασία με το μέλος Διδακτικού Ερευνητικού Προσωπικού που θα αναλάβει την επίβλεψη.
- II. Εντός του πρώτου μήνα του πρώτου εξαμήνου της Διατριβής: Κατάθεση του Εντύπου ΑΠΚΥ 62 - Τελική δήλωση θέματος στον Ακαδημαϊκό Υπεύθυνο. Η φοιτήτρια έχει οριστικοποιήσει το θέμα σε συνεργασία με το μέλος Διδακτικού Ερευνητικού Προσωπικού που έχει αναλάβει την επίβλεψη και υποβάλλει μια περίληψη και ένα χρονοδιάγραμμα εργασιών. Ορίζεται η Τριμελής Επιτροπή.
- III. Εντός του πρώτου μήνα του δεύτερου εξαμήνου της Διατριβής: Κατάθεση του Εντύπου ΑΠΚΥ 157 μαζί με κείμενο 5000 - 6000 λέξεων.
- IV. Στις αρχές του τελευταίου μήνα του δεύτερου εξαμήνου της Διατριβής : Υποβολή της Διατριβής στην πλατφόρμα τηλεκπαίδευσης και την τριμελή επιτροπή. Στη διατριβή έχουν ενσωματωθεί οι διορθώσεις και τα σχόλια του μέλους Διδακτικού Ερευνητικού Προσωπικού που έχει αναλάβει την επίβλεψη.
- V. Ως τις 14 Μαΐου: υποστήριξη της Διατριβής.
- VI. Ως τις 30 Μαΐου: τελικές διορθώσεις και κατάθεση της Διατριβής σε τελική μορφή στην πλατφόρμα τηλεκπαίδευσης και στη Βιβλιοθήκη του Ανοικτού Πανεπιστημίου Κύπρου.