

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΙΧΘΥΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΥΔΑΤΙΝΟΥ
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

«Η αύξηση και οι παράμετροι του φθορισμού της χλωροφύλλης ως δείκτες καταπόνησης του υφυδατικού αγγειόσπερμου *Stuckenia pectinata* από την ακτινοβολία και την αλατότητα»

Λαμπρινή Μαλέα

ΒΟΛΟΣ 2018

UNIVERSITY OF THESSALY
SCHOOL OF AGRICULTURAL SCIENCES
DEPARTMENT OF ICHTHYOLOGY AND AQUATIC
ENVIRONMENT

POSTGRADUATE MASTER'S THESIS

**« Growth and chlorophyll fluorescence parameters as indicators of
irradiance and salinity stress in submerged angiosperm *Stuckenia*
pectinata»**

Lamprini Malea

VOLOS 2018

Τριμελής Εξεταστική Επιτροπή:

- 1) **Δρ Αθανάσιος Εξαδάκτυλος**, Αναπληρωτής Καθηγητής, Γενετική Υδρόβιων Ζωικών Οργανισμών, Τμήμα Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Σχολή Γεωπονικών Επιστημών, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, *Επιβλέπων Καθηγητής*,
- 2) **Δρ Σωτήριος Ορφανίδης**, Τακτικός Ερευνητής, Υδροβιολογία-Θαλάσσια Βοτανική, Εργαστήριο Βενθικής Οικολογίας και Τεχνολογίας, Ινστιτούτο Αλιευτικής Έρευνας (ΕΛΓΟ-ΔΗΜΗΤΡΑ), *Μέλος*,
- 3) **Δρ Δημήτριος Βαφείδης**, Καθηγητής, Βιοποικιλότητα των Θαλάσσιων Βενθικών Ασπονδύλων και άμεση – έμμεση χρηστικότητα τους, Τμήμα Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Σχολή Γεωπονικών Επιστημών, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, *Μέλος*.

*Στους γονείς μου,
Γιώργο και Ματίνα,
που είναι πάντα δίπλα μου.*

Σας ευχαριστώ.

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Η εκπόνηση της παρούσας διπλωματικής εργασίας πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Βενθικής Οικολογίας & Τεχνολογίας του Ινστιτούτου Αλιευτικών Ερευνών (ΕΛΓΟ-ΔΗΜΗΤΡΑ). Αρχικά, θα ήθελα να ευχαριστήσω ολόψυχα τον Επιβλέποντα Ερευνητή Δρ Σωτήριο Ορφανίδη για την πολύτιμη βοήθεια, καθοδήγηση και συμβολή του τόσο κατά τη διεξαγωγή του πειράματος, όσο και κατά τη συγγραφή της παρούσας εργασίας.

Ακόμη θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά τον Επιβλέποντα Καθηγητή κ. Αθανάσιο Εξαδάκτυλο για τις ωφέλιμες και ενθαρρυντικές συμβουλές του καθ' όλα τα στάδια διεκπεραίωσης της εργασίας.

Θερμές ευχαριστίες οφείλω και στους διδάκτορες, υποψήφιους διδάκτορες και τεχνικό προσωπικό του Εργαστηρίου, ιδιαίτερα στην κα Νάκου για την πολύτιμη βοήθεια και τις συμβουλές της καθ' όλη τη διάρκεια διεξαγωγής του πειράματος και στον κ. Παπαδημητρίου για την προμήθεια του φυτικού υλικού.

Τέλος, ένα μεγάλο ευχαριστώ στην οικογένειά μου και στους δικούς μου ανθρώπους για την αμέριστη αγάπη, υπομονή και συμπαράστασή τους όλα αυτά τα χρόνια.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Το είδος *Stuckenia pectinata* (L.) Börner ανήκει στα υφυδατικά μακρόφυτα (αγγειόσπερμα) και βρίσκεται σε αφθονία σε γλυκά και υφάλμυρα εύτροφα ύδατα υψηλής θολερότητας. Στόχος της παρούσας εργασίας ήταν η μελέτη της ακτινοβολίας και της αλατότητας επάνω στη φωτοσυνθετική λειτουργία και την αύξηση του φυτού, χρησιμοποιώντας τις παραμέτρους του φθορισμού της χλωροφύλλης και το ρυθμό αύξησης ως δείκτες καταπόνησης. Πραγματοποιήθηκε παραγοντικό πείραμα που διήρκησε 10 ημέρες και προσδιορίστηκαν κατά μόνος και συνδυαστικά οι επιδράσεις της αλατότητας (δύο επίπεδα: 9 και 19) και της ακτινοβολίας (δύο επίπεδα: 50 και 200 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) στις φωτοσυνθετικές χρωστικές (Chl a , b), στις παραμέτρους του φθορισμού της χλωροφύλλης (F_v/F_m , $\Delta F/F_m'$, V_J , V_L , V_K/V_J , $\Delta V/\Delta t_0$, RC/ABS , ABS/RC , TR_0/RC , ET_0/RC , DI_0/RC , ϕ_{P_0} , ψ_{E_0} , ϕ_{E_0} , ϕ_{D_0} , δR_0 , PI_{ABS} , PI_{total}) και στο ρυθμό αύξησης, σε σταθερές συνθήκες θερμοκρασίας (24-26 °C) και φωτοπεριόδου ψ (14 ώρες φως). Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν την 1^η, 5^η και 8^η (και 10^η στην περίπτωση του ρυθμού αύξησης) ημέρα του πειράματος. Το εύτροφο θρεπτικό μέσο ανανεωνόταν κάθε ημέρα και αποτελούνταν από N-NO $_3$ (60 $\mu\text{mol/l}$) και P-PO $_4$ (4 $\mu\text{mol/l}$). Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι η υψηλή ακτινοβολία επηρέασε αρνητικά τη ροή ηλεκτρονίων στην οξειδωτική και την αναγωγική πλευρά του PSII, αλλά και την ροή ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς προς τους υποδοχείς ηλεκτρονίων στην αναγωγική πλευρά του PSI. Αντίθετα, στη χαμηλή ακτινοβολία καταπονήθηκε το φυτό αρχικά, όμως στη συνέχεια και με την πάροδο του χρόνου κατάφερε να εγκλιματισθεί. Η αλατότητα πράγματι επηρέασε αρνητικά συγκεκριμένα τμήματα της φωτοσυνθετικής διεργασίας, χωρίς όμως να προκαλέσει κάποια αναστολή στη λειτουργία του συνολικού μηχανισμού της φωτοσύνθεσης. Δείχτηκε ότι οι αυξημένες τιμές ακτινοβολίας μειώνουν τις αρνητικές επιδράσεις της αλατότητας στην αύξηση του είδους, όπως αποδεικνύεται από την ανταγωνιστική αλληλεπίδρασή τους και έτσι φαίνεται να συμβάλουν στην επιβίωσή του ακόμη και στις άνυδρες περιόδους, π.χ. τέλη άνοιξης ή αρχές φθινοπώρου, όπου οι επικρατούσες υψηλές ακτινοβολίες, απουσιάζοντας ευτροφισμού και θολερότητας στη στήλη του νερού, συνδυάζονται με υψηλές αλατότητες. Επιβεβαιώθηκε αφενός η ευρεία εξάπλωση του *S. pectinata* σε γλυκά ύδατα υψηλής θολερότητας, και σε υφάλμυρα εναλλασσόμενης θολερότητας και αφετέρου το γεγονός ότι το φυτό χρησιμοποιεί πολύπλοκους μηχανισμούς σε επίπεδο

αύξησης και συνολικής απόδοσης απ' ότι σε επίπεδο φυσιολογίας φωτοσύνθεσης, προκειμένου να ανταπεξέλθει στην περιβαλλοντική καταπόνηση.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	1
1.1. Φωτοσύνθεση.....	1
1.1.1. Ιδιότητες του φωτός.....	1
1.1.2. Δομή των χλωροπλαστών.....	2
1.1.3. Φωτοσυνθετικές χρωστικές.....	3
1.1.4. Φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης.....	4
1.1.5. Σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης.....	6
1.2. Φυσιολογία αβιοτικών καταπονήσεων.....	8
1.2.1. Η ακτινοβολία ως παράγοντας καταπόνησης.....	13
1.2.2. Η αλατότητα ως παράγοντας καταπόνησης.....	15
1.3. Βενθικά μακρόφυτα.....	18
1.4. Το αγγειόσπερμο <i>Stuckenia pectinata</i>	19
1.4.1. Μορφολογία και ανάπτυξη.....	20
1.4.2. Αναπαραγωγική οικολογία.....	21
1.4.3. Πληθυσμιακή γενετική.....	24
1.4.4. Η επίδραση της ακτινοβολίας στην οικοφυσιολογία του <i>Stuckenia pectinata</i>	25
1.4.5. Η επίδραση της αλατότητας στην οικοφυσιολογία του <i>Stuckenia pectinata</i>	27
1.5. Διαδραστικές και συσσωρευτικές επιδράσεις των ανθρωπίνων παραγόντων καταπόνησης.....	28
1.6. Σκοπός της εργασίας.....	29
2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ.....	30
2.1. Καλλιέργεια, συλλογή και εγκλιματισμός του φυτού στο εργαστήριο.....	30
2.2. Δείγματα.....	30
2.3. Προετοιμασία του θρεπτικού μέσου.....	31
2.4. Πειραματική διαδικασία.....	31
2.5. Μέτρηση του ρυθμού αύξησης.....	32
2.6. Φυσιολογική μελέτη.....	32

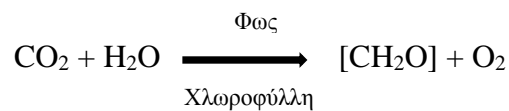
2.6.1. Φωτοσυνθετικές χρωστικές.....	32
2.6.2. Φθορισμός της χλωροφύλλης.....	33
2.6.2.1. Θεωρητικό υπόβαθρο.....	33
2.6.2.2. Φθορισμόμετρα ρυθμιζόμενου παλμού.....	34
2.6.2.3. Φθορισμόμετρα συνεχούς διέγερσης.....	36
2.6.2.3.1. JIP test.....	37
2.6.2.3.2. Παραδοχές στις οποίες στηρίζεται το JIP test.....	40
2.6.3. Μετρήσεις φθορισμομέτρου στο εργαστήριο.....	41
2.6.3.1. Φθορισμόμετρο ρυθμιζόμενου παλμού.....	41
2.6.3.2. Φθορισμόμετρο συνεχούς διέγερσης.....	41
2.7. Ατομικές και κύριες επιδράσεις της ακτινοβολίας και της αλατότητας.....	42
2.8. Στατιστική επεξεργασία.....	43
3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ.....	44
3.1. Ρυθμός αύξησης (GR).....	44
3.2. Χλωροφύλλες <i>a</i> και <i>b</i> (Chl <i>a</i> και Chl <i>b</i>).....	45
3.3. Προσδιορισμός των παραμέτρων φθορισμού της χλωροφύλλης.....	47
3.3.1. Μέγιστη φωτονιακή απόδοση (F_v/F_m).....	47
3.3.2. Ενεργός φωτονιακή απόδοση ($\Delta F/F_m'$).....	49
3.3.3. Σχετικός μεταβαλλόμενος φθορισμός στο σημείο J (V_J).....	50
3.3.4. Σχετικός μεταβαλλόμενος φθορισμός στο σημείο I (V_I).....	52
3.3.5. Λόγος V_K/V_J	54
3.3.6. Απορρόφηση ανά ενεργό κέντρο (ABS/RC).....	55
3.3.7. Σύλληψη ενέργειας ανά ενεργό κέντρο (TR_0/RC).....	56
3.3.8. Ροή ηλεκτρονίων ανά ενεργό κέντρο (ET_0/RC).....	58
3.3.9. Αποβολή θερμότητας ανά ενεργό κέντρο (DI_0/RC).....	59
3.3.10. Πυκνότητα των ενεργών κέντρων σε κάθε PSII (RC/ABS).....	60
3.3.11. Ρυθμός συσσώρευσης κλειστών κέντρων αντίδρασης στο PSII ($\Delta V/\Delta t_0$).....	62
3.3.12. Κβαντική απόδοση παγίδευσης του φωτός/πιθανότητας σύλληψης ενός απορροφούμενου φωτονίου (ϕ_{P_0}).....	64
3.3.13. Κβαντική απόδοση της μετατροπής της συλληφθείσας ενέργειας στο PSII σε ροή ηλεκτρονίων (ψ_{E_0}).....	65

3.3.14. Κβαντική απόδοση της ροής ηλεκτρονίων από το PSII στους ενδιάμεσους φορείς (Φ_{E0}).....	67
3.3.15. Κβαντική απόδοση της αποβολής θερμότητας (Φ_{D0}).....	68
3.3.16. Απόδοση της μεταφοράς ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς στους τελικούς υποδοχείς του PSI (δR_0).....	70
3.3.17. Δείκτης φωτοσυνθετικής απόδοσης με βάση την απορρόφηση (PI_{ABS}).....	71
3.3.18. Δείκτης συνολικής απόδοσης της φωτοσύνθεσης που συμπεριλαμβάνει και την αναγωγή των τελικών υποδοχέων του PSI (PI_{total}).....	72
4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ.....	75
4.1. Επίδραση της ακτινοβολίας.....	75
4.2. Επίδραση της αλατότητας.....	83
4.3. Ατομικές και κύριες επιδράσεις της ακτινοβολίας και της αλατότητας.....	84
5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ.....	86
6. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ (ΕΛΛΗΝΙΚΗ).....	87
7. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ (ΞΕΝΟΓΛΩΣΣΗ).....	87
8. ABSTRACT.....	110
9. ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ.....	111

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1. Φωτοσύνθεση

Οι φωτοσυνθετικοί αυτότροφοι οργανισμοί μετατρέπουν την ηλιακή ενέργεια σε χημική μέσω της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης. Η φωτεινή ενέργεια αξιοποιείται για την παραγωγή οργανικών ενώσεων, οι οποίες προσφέρονται ως τροφή για τους υπόλοιπους ζωντανούς οργανισμούς (ετερότροφοι οργανισμοί) (Molles 2008). Η συνολική αντίδραση της φωτοσύνθεσης αποδίδεται με την παρακάτω εξίσωση για τα ανώτερα φυτά, τα φύκη και τα κυανοβακτήρια (Ridge 2005):



όπου το $[\text{CH}_2\text{O}]$ αντιπροσωπεύει μία υδαταθρακική μονάδα.

Η φωτοσύνθεση αποτελείται από τις καλούμενες φωτεινές αντιδράσεις, οι οποίες συνιστούν το φωτο-εξαρτώμενο τμήμα της φωτοσυνθετικής διεργασίας και χρειάζονται φως για να πραγματοποιηθούν και από τις σκοτεινές αντιδράσεις, οι οποίες αποτελούν το βιοσυνθετικό τμήμα της φωτοσύνθεσης για την παραγωγή οργανικών ενώσεων (Ridge 2005). Οι φωτεινές και σκοτεινές αντιδράσεις περιγράφονται αναλυτικά παρακάτω (Ενότητες 1.1.4 και 1.1.5).

1.1.1. Ιδιότητες του φωτός

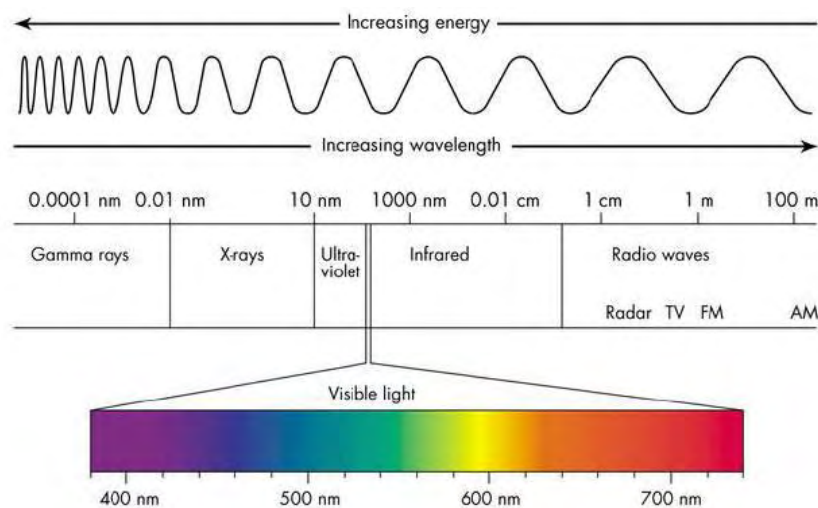
Η διάδοση του φωτός στο διάστημα γίνεται με τη μορφή κύματος, το οποίο χαρακτηρίζεται από τη συχνότητα και το μήκος κύματος (Molles 2008). Παρόλα αυτά, το φως αλληλεπιδρά με την ύλη ως σωματίδιο. Τα σωματίδια του φωτός λέγονται φωτόνια και φέρουν μια συγκεκριμένη ποσότητα ενέργειας, η οποία δίνεται από τον τύπο (Vandergriff 2007; Molles 2008):

$$\text{Photon energy (E)} = h \cdot c / \lambda$$

h = σταθερά του Planck , c = ταχύτητα φωτός , λ = μήκος κύματος,

Το φάσμα της ηλιακής ακτινοβολίας που φτάνει στην επιφάνεια της Γης χωρίζεται σε 3 κατηγορίες: α) Την υπεριώδη περιοχή (Ultraviolet, UV) με μήκη κύματος μεταξύ

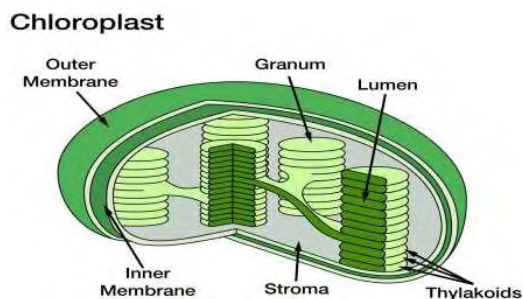
150nm και 400nm, β) την υπέρυθη περιοχή (Infrared, IR) με μήκη κύματος μεγαλύτερα των 700nm έως και 3000nm και γ) την ορατή περιοχή με μήκη κύματος από 400nm έως 700nm (Vandergriff 2007). Η υπέρυθη ακτινοβολία δεν φέρει αρκετή ποσότητα ενέργειας ώστε να διεγείρει τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης, ενώ η υπεριώδης ακτινοβολία λόγω της μεγάλης ποσότητας ενέργειας που φέρει, προκαλεί την καταστροφή του φωτοσυνθετικού μηχανισμού. Το ορατό φως (400nm – 700nm) συνιστά εκείνη την περιοχή ανάμεσα στο υπέρυθρο και το υπεριώδες φως, η οποία διεγείρει τις φωτοεξαρτώμενες αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης. Το ορατό φως λέγεται και φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία (photosynthetically active radiation, PAR) και αποτελεί το 45% της συνολικής ενέργειας του ηλιακού φάσματος που φτάνει στην επιφάνεια της θάλασσας (Molles 2008).



Εικόνα 1. Το φάσμα της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας (Πηγή: www.seven-health.com).

1.1.2. Δομή των χλωροπλαστών

Ο χλωροπλάστης αποτελεί το πιο σημαντικό τύπο πλαστιδίου, καθώς σε αυτό πραγματοποιείται η διαδικασία της φωτοσύνθεσης. Περιβάλλεται από μια διπλή



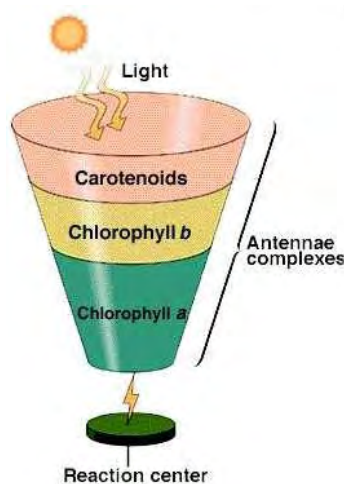
μεμβράνη, τον πλαστιδιακό φάκελο, που περικλείει το στρώμα, μέσα στο οποίο βρίσκεται ένα δίκτυο μεμβρανών (Μποζαμπαλίδης 2011). Οι μεμβράνες αυτές λέγονται θυλακοειδή, τα οποία σχηματίζουν αναδιπλώσεις στο χώρο και βρίσκονται σε συστοιχίες, τα καλούμενα

Εικόνα 2. Δομή του χλωροπλάστη (Yadufashije 2018).

grana (Staehelein 2003) (Εικ. 2). Κάθε granum περιέχει 2 έως 100 θυλακοειδή. Τα grana ενώνονται μεταξύ τους με ελασματοειδείς σχηματισμούς που λέγονται θυλακοειδή του στρώματος. Στο χλωροπλάστη εκτός από τα θυλακοειδή απαντώνται και ινίδια DNA, άμυλο, κοκκία φερριδίνης, κρυσταλλικά πρωτεϊνικά έγκλειστα και ριβοσωμάτια (Μποζαμπαλίδης 2011). Στις μεμβράνες των θυλακοειδών βρίσκονται τα δύο φωτοσυστήματα, το κυτοχρωμικό σύμπλοκο b_6f και η ATP-συνθετάση (Ridge 2005). Το φωτοσύστημα I (PSI) και η ATP-συνθετάση βρίσκονται στα θυλακοειδή του στρώματος, το φωτοσύστημα II (PSII) στα θυλακοειδή των grana, ενώ το κυτοχρωμικό σύμπλοκο b_6f κατανέμεται εξίσου σε όλα τα θυλακοειδή (Anderson 2002). Οι φωτεινές αντιδράσεις λαμβάνουν χώρα στα θυλακοειδή του χλωροπλάστη και οι σκοτεινές αντιδράσεις στο στρώμα του χλωροπλάστη (Ridge 2005).

1.1.3. Φωτοσυνθετικές χρωστικές

Οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί έχουν την ικανότητα απορρόφησης της ηλιακής ενέργειας εξαιτίας των ειδικών μορίων που περιέχονται στους χλωροπλάστες (θυλακοειδή των grana και του στρώματος), τα οποία καλούνται φωτοσυνθετικές χρωστικές. Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές διακρίνονται ανάλογα με τη χημική τους δομή σε: α) χλωροφύλλες, β) καροτενοειδή και γ) φυκοβιλιπρωτεΐνες (συναντώνται στα κυανοφύκη και τα ροδοφύκη) (Ridge 2005). Όλα τα είδη χλωροφύλλης ανήκουν στις πορφυρίνες και στο μόριο τους υπάρχει ένας πορφυρικός δακτύλιος, ο οποίος προκύπτει από τη σύνδεση τεσσάρων πυρρολικών δακτυλίων (Μποζαμπαλίδης 2011). Μάλιστα η χλωροφύλλη *b* παρουσιάζει διαφορετική δομή από τη χλωροφύλλη *a* και συγκεκριμένα στο σημείο όπου η μεθυλική ομάδα του δεύτερου πυρρολίου έχει



αντικατασταθεί από μια αλδεϋδική ομάδα. Τα καροτενοειδή αποτελούν τερπενοειδείς ενώσεις υδρογονανθράκων και χωρίζονται στα καροτένια, που περιέχουν άνθρακα και υδρογόνο και στις ξανθοφύλλες, οι οποίες περιέχουν και οξυγόνο. Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές που συμμετέχουν στη διαδικασία της φωτοσύνθεσης, διακρίνονται σε κύριες και βοηθητικές, ανάλογα με τη λειτουργία που επιτελούν (Lichtenthaler 1987).

Εικόνα 3. Αναπαράσταση της φωτοσυλλεκτικής κεραίας (Πηγή: www2.mcdaniel.edu).

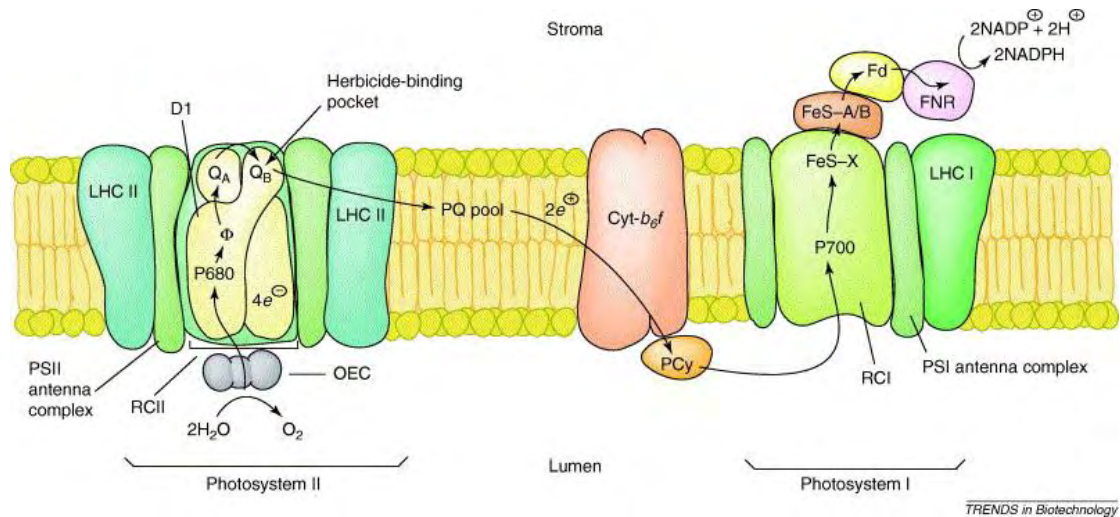
Στις κύριες φωτοσυνθετικές χρωστικές υπάγονται τα μόρια της χλωροφύλλης *a*, οι οποίες απαντώνται στα φωτοχημικά κέντρα των δύο φωτοσυστημάτων και έχουν την ικανότητα, έπειτα από την απορρόφηση του φωτός, να αποβάλλουν ένα ηλεκτρόνιο (ιονισμός) (Nelson & Yocum 2006). Στις βοηθητικές φωτοσυνθετικές χρωστικές συγκαταλέγονται οι χλωροφύλλες *b* και τα καροτενοειδή (συμπεριλαμβανομένων και των χλωροφυλλών *a*), οι οποίες απορροφούν σε χαμηλότερα μήκη κύματος (φωτόνια υψηλότερης ενέργειας) και διοχετεύουν την ενέργεια αυτή μέσω της μεταφοράς παλμού στα ενεργά κέντρα των φωτοσυστημάτων, δηλαδή στις χλωροφύλλες *a* (Ridge 2005). Τα καροτενοειδή εκτός από τη μεταφορά ενέργειας στα κέντρα αντίδρασης των φωτοσυστημάτων, συμβάλλουν και στην προστασία των μορίων χλωροφύλλης υπό συνθήκες παρατεταμένου και έντονου φωτισμού, μέσα από το φωτοεπαγόμενο κύκλο των ξανθοφυλλών (Horton *et al.* 1996; Niyogi 1999). Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές σχηματίζουν μαζί δομικές πρωτεΐνες, διαφορετικές ανάλογα με το εξελικτικό επίπεδο του οργανισμού, τα φωτοσυλλεκτικά σύμπλοκα I και II ή φωτοσυλλεκτικές κεραίες (Light Harvesting Complexes, LHC1 και LHCII για τα PSI και PSII, αντίστοιχα) (Kozioł *et al.* 2007). Οι φωτοσυλλεκτικές κεραίες λειτουργούν ως χοάνη καθώς διοχετεύουν, όπως προαναφέρθηκε, την ενέργεια των απορροφούμενων φωτονίων στα κέντρα αντίδρασης (Εικ. 3), σύμφωνα με την εξής αλληλουχία (Ridge 2005):

καροτενοειδή → χλωροφύλλη *b* → χλωροφύλλη *a* → κέντρο αντίδρασης

Η μεταφορά ενέργειας στα κέντρα αντίδρασης των δύο φωτοσυστημάτων έχει ως αποτέλεσμα να αποβάλλονται υψηλού ενεργειακού φορτίου ηλεκτρόνια, οδηγώντας στη ροή ηλεκτρονίων και την παραγωγή αναγωγικής δύναμης (NADPH) και ενέργειας (ATP) (Μποζαμπαλίδης 2011). Μάλιστα το φωτοχημικό κέντρο του PSII λέγεται P₆₈₀ διότι η χρωστική παρουσιάζει μέγιστο απορρόφησης στα 680nm, ενώ του PSI είναι γνωστό και ως P₇₀₀, καθώς η χρωστική παρουσιάζει μέγιστο απορρόφησης στα 700nm (Ridge 2005).

1.1.4. Φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης

Οι φωτεινές αντιδράσεις λαμβάνουν χώρα στα θυλακοειδή του χλωροπλάστη και είναι απαραίτητη η παρουσία φωτός για την εκτέλεσή τους. Αρχικά, η παγιδευμένη ενέργεια ενός φωτονίου μεταφέρεται από το LHCII στο ενεργό κέντρο του PSII (P₆₈₀) το οποίο και ιονίζεται.



Εικόνα 4. Οι φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης (Πηγή: www.cell.com).

Ο πρώτος δέκτης ηλεκτρονίων στο P_{680} είναι η φαιοφυτίνη (Pheo) και εν συνεχεία το ηλεκτρόνιο μεταφέρεται στην κινόνη A (Q_A) από την ανηγμένη $Pheo^-$ και έπειτα στην κινόνη B (Q_B ή PQ) από την Q_A^- (Melis 1999). Με την αναγωγή της Q_B (Q_B^-) ολοκληρώνεται το στάδιο της σύλληψης της ενέργειας. Το ηλεκτρόνιο που έχει χάσει η P_{680}^+ αναπληρώνεται από την τυροσίνη Y_z της D1 πρωτεΐνης με σκοπό την οξείδωση της P_{680}^+ (Diner & Badcock 1996). Η τυροσίνη Y_z επανάγεται από το σύμπλοκο έκλυσης οξυγόνου (Oxygen Evolving Complex, OEC), το οποίο αποτελεί τον αρχικό δότη ηλεκτρονίων στο PSII (Umeha *et al.* 2011). Το OEC καταλύει τη φωτόλυση του νερού η οποία αποδίδεται με την παρακάτω αντίδραση:



Το μοριακό οξυγόνο (O_2) απελευθερώνεται στην ατμόσφαιρα, τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται στην τυροσίνη Y_z , ενώ τα πρωτόνια μεταφέρονται το μικροχώρο των θυλακοειδών (lumen).

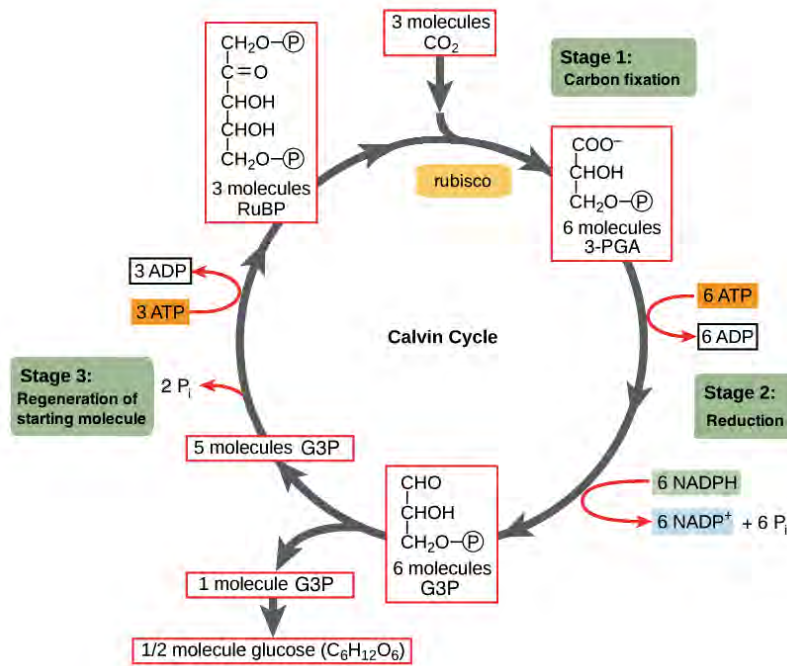
Για την πλήρη αναγωγή της Q_B^- είναι απαραίτητο ένα ακόμη ηλεκτρόνιο και δύο πρωτόνια που προέρχονται από το στρώμα των θυλακοειδών, και έτσι σχηματίζεται ο ενδιάμεσος φορέας πλαστοϋδροκινόνη (PQH_2). Η PQH_2 έπειτα κατευθύνεται προς το κυτοχρωμικό σύμπλοκο b_6f το οποίο και ανάγει, ενώ τα δύο πρωτόνια μεταφέρονται στο lumen. Το Q_B εφόσον έχει οξειδωθεί, επιστρέφει και προσδένεται εκ νέου στο PSII για την επόμενη μεταφορά στην οξειδοαναγωγική αλυσίδα. Από τα δύο ηλεκτρόνια που άφησε η PQH_2 , το ένα ηλεκτρόνιο μεταφέρεται με τη βοήθεια του κυτοχρώματος b_L (cyt b_L) σε μια κινόνη, η οποία ανάγεται σε πλαστοημικόνη (Q^-). Η πλαστοημικόνη

με την προσθήκη ενός ακόμη ηλεκτρονίου και δύο πρωτονίων σχηματίζει την πλαστοϋδροκινόνη (PQH₂) ώστε να επαναληφθεί η προαναφερθείσα διαδικασία (Baniulis *et al.* 2008; Rochaix 2011). Το δεύτερο ηλεκτρόνιο μεταφέρεται στην πρωτεΐνη Rieske, έπειτα στο κυτόχρωμα f και από εκεί στο δεύτερο φορέα, την πλαστοκυανίνη (PC). Στη συνέχεια, η PC μεταφέρει το ηλεκτρόνιο στο PSI, όπου ανάγει το ενεργό κέντρο P₇₀₀ με παρόμοιο τρόπο όπως συμβαίνει και στο PSII, αφού πρώτα έχει απορροφηθεί ένα φωτόνιο. Το ηλεκτρόνιο μεταφέρεται με τη σειρά σε ένα μόριο χλωροφύλλης (A₀), στη φιλοκινόνη (A₁), στις θειοσιδηρούχες ενώσεις (FeS_x, FeS_A, FeS_B) και τέλος στη φερρεδοξίνη (Fd). Έπειτα γίνεται μεταφορά του ηλεκτρονίου από τη φερρεδοξίνη με τη βοήθεια της αναγωγάσης του NADP στο NADP, το οποίο και ανάγεται δίνοντας το NADPH. Το NADPH αποτελεί τον τελικό δέκτη ηλεκτρονίων κατά μήκος της οξειδοαναγωγικής αλυσίδας. Κατά τη διάρκεια της γραμμικής ροής ηλεκτρονίων δημιουργείται μια κλίση συγκέντρωσης πρωτονίων, καθότι έχουν συσσωρευθεί πρωτόνια στο lumen των θυλακοειδών. Έτσι, τα πρωτόνια αυτά μεταφέρονται από το lumen στο στρώμα, μέσω του διαμεμβρανικού πρωτεϊνικού συμπλόκου ATP – συνθετάση με αποτέλεσμα την παραγωγή ATP. Τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων NADPH και ATP χρησιμοποιούνται κατά το επόμενο στάδιο της φωτοσύνθεσης, τις σκοτεινές αντιδράσεις.

1.1.5. Σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης

Οι σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης πραγματοποιούνται στο στρώμα του χλωροπλάστη και δεν απαιτούν φως αλλά τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων, δηλαδή του NADPH και ATP, ώστε να δεσμεύσουν το ατμοσφαιρικό CO₂. Αποτελούν το βιοσυνθετικό τμήμα της φωτοσύνθεσης όπου ο ανόργανος άνθρακας (CO₂ και δισσάνθρακικά, HCO₃⁻) μετατρέπεται σε οργανικές ενώσεις. Η μεταβολική αυτή πορεία που χαρακτηρίζει τα κυανοβακτήρια μέχρι και τα ευκαρυωτικά φύκη και φυτά, είναι γνώστη ως κύκλος C₃ ή κύκλος του Calvin (Ridge 2005).

Ο κύκλος του Calvin αποτελείται από τρία στάδια: α) το στάδιο της καρβοξυλίωσης, β) το στάδιο της αναγωγής και γ) το στάδιο της αναγέννησης (Ridge 2005). Στο στάδιο της καρβοξυλίωσης το μόριο-δέκτης, η 1,5 – διφωσφορική ριβουλόζη (RuBP) αντιδρά με το CO₂, παράγοντας ένα ασταθές προϊόν με έξι άτομα άνθρακα, το οποίο διασπάται σε δύο μόρια 3 – φωσφογλυκερικού οξέος (PGA). Η αντίδραση αυτή καταλύεται από το ένζυμο καρβοξυλάση/οξυγονάση της ριβουλόζης, εν συντομία Rubisco.

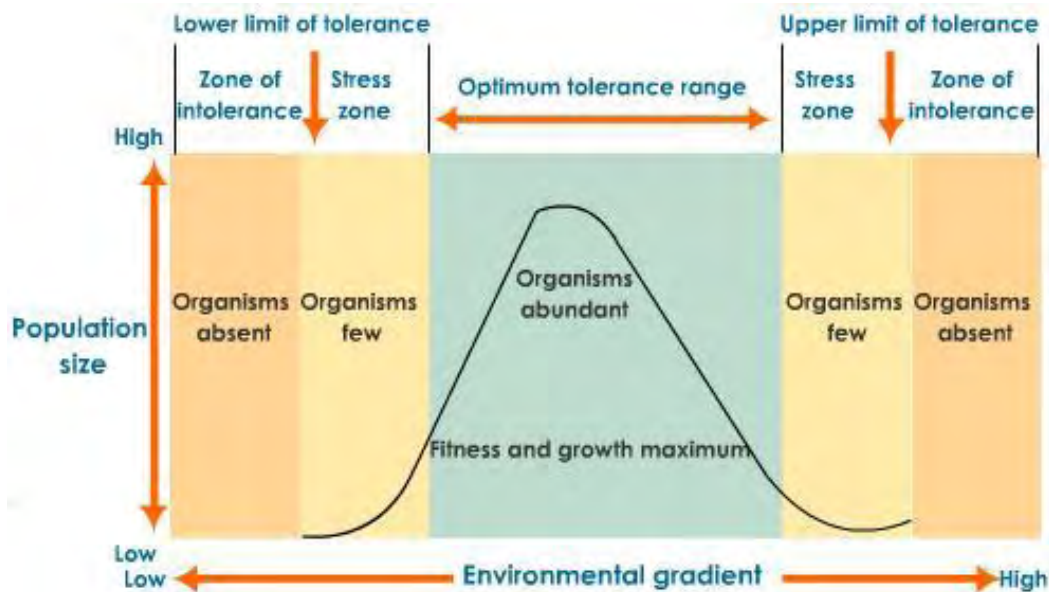


Εικόνα 5. Ο κύκλος του Calvin (Πηγή: www.khanacademy.org).

Η Rubisco αποτελεί ένα μεγάλο και αρχαίο ένζυμο, το οποίο παρουσιάζει ομοιομορφία ανάμεσα στους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς, εκτός των αναερόβιων φωτοσυνθετικών βακτηρίων. Στο στάδιο της αναγωγής, το PGA ανάγεται σε 3 - φωσφογλυκεριναλδεΐδη, ένα σάκχαρο και συγκεκριμένα τριόζη με 3 άτομα άνθρακα. Για την αναγωγή ενός μορίου PGA είναι απαραίτητο ένα μόριο ATP και ένα μόριο NADPH_2 . Τέλος, στο στάδιο της αναγέννησης το $1/6$ των παραγόμενων μορίων της τριόζης χρησιμοποιείται για την παραγωγή σακχάρων, αμινοξέων και λιπαρών οξέων. Τα υπόλοιπα $5/6$ των μορίων τριόζης χρησιμοποιούνται για την αναγέννηση της 1,5 - διφωσφορικής ριβουλόζης, η οποία θα δεσμεύσει CO_2 , ώστε να επαναληφθεί η παραπάνω διαδικασία (Ridge 2005). Τα κύρια τελικά προϊόντα του κύκλου του Calvin αποτελούν η σακχαρόζη, η οποία συνίσταται από γλυκόζη και φρουκτόζη και το άμυλο που αποτελεί πολυμερές της γλυκόζης. Τα προϊόντα αυτά αποτελούν χρήσιμες πηγές ενέργειας για τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς με σκοπό να καλύπτονται οι μεταβολικές ανάγκες τους.

1.2. Φυσιολογία αβιοτικών καταπονήσεων

Κάθε ζωντανός οργανισμός καταναλώνει ενέργεια με στόχο τη διατήρηση της δομικής του οργάνωσης και την εκτέλεση σημαντικών διεργασιών, όπως η κυτταρική βιοσύνθεση και μεταφορά, ώστε να επιτευχθεί μια σταθερή κατάσταση στον οργανισμό. Η διατήρηση αυτής της κατάστασης υπό μεταβαλλόμενες εξωτερικές συνθήκες καλείται ομοιόσταση (homeostasis). Οποιαδήποτε περιβαλλοντική αλλαγή η οποία προκαλεί διαταραχή της ομοιόστασης καλείται βιολογική καταπόνηση (biological stress) (Hopkins and Hüner 2009). Ο οικοφυσιολόγος Larcher (1987) αναφερόμενος στα φυτά όρισε την καταπόνηση ως «μία κατάσταση στην οποία οι αυξανόμενες απαιτήσεις που προκύπτουν επάνω στο φυτό, οδηγούν σε μία αποσταθεροποίηση της αρχικής κατάστασης, η οποία ακολουθείται από μια κανονικότητα και βελτιωμένη αντίσταση».



Εικόνα 6. Απεικόνιση του εύρους ανοχής για έναν παράγοντα καταπόνησης (Πηγή: image.wistatutor.com/content/organisms-environment/environmental-gradient.jpeg).

Οι καταπονήσεις στα φυτά διακρίνονται σε δύο κατηγορίες: στις βιοτικές δηλαδή σε αυτές που προκαλούνται από άλλους οργανισμούς (π.χ. έντομα, ασθένειες) και στις αβιοτικές ή φυσικοχημικές δηλαδή αυτές που προκύπτουν από πλεόνασμα ή έλλειψη στο φυσικό ή χημικό περιβάλλον (Κωσταντινίδου 2003). Η περιοχή επίδρασης ενός παράγοντα μέσα στην οποία μπορεί το φυτό να επιβιώσει και να επιτελεί τις βιολογικές και φυσιολογικές του λειτουργίες

λέγεται εύρος ανοχής (range of tolerance) και μάλιστα μέσα σε αυτή την περιοχή υπάρχει ένα σημείο βέλτιστης λειτουργίας. Αν τα επίπεδα του αβιοτικού παράγοντα βρίσκονται εκτός του εύρους ανοχής για το συγκεκριμένο είδος (Κωσταντινίδου 2003), τότε επέρχεται η γήρανση που οδηγεί τελικά στο θάνατο (Hopkins and Hüner 2009). Κάθε παράγοντας που πλησιάζει ή ξεπερνά τα όρια ανοχής καλείται περιοριστικός παράγοντας ή περιοριστική συνθήκη, ενώ οι ζώνες στις οποίες δεν μπορεί να επιβιώσει ο οργανισμός λέγονται ζώνες μη ανοχής (zones of intolerance) (Κωσταντινίδου 2003).

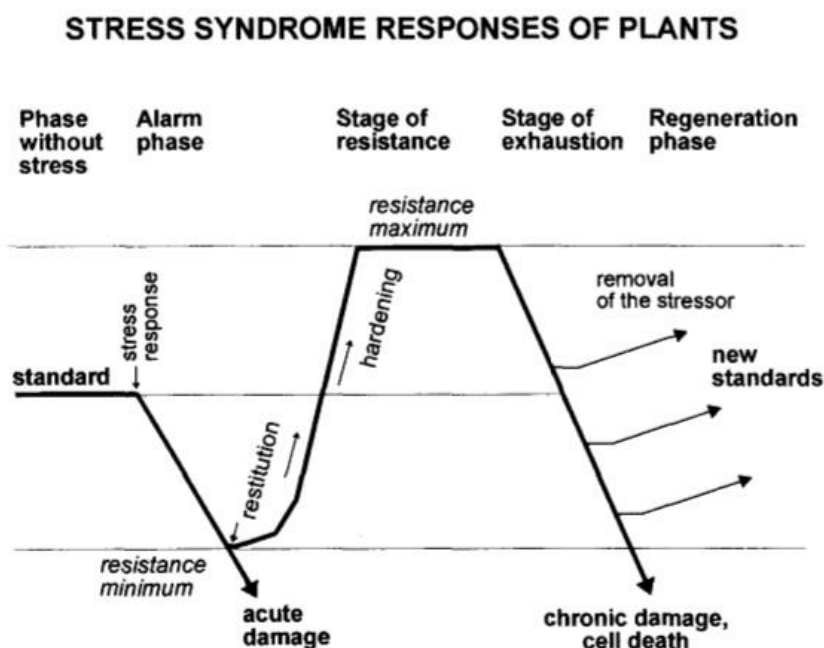
Βασιζόμενος στις αρχές της Φυσικής ο Levvit (1980) δημοσίευσε μια θεωρητική κατανόηση της αντίδρασης στην καταπόνηση που είναι εφαρμόσιμη σε όλες τις ομάδες οργανισμών και είναι γνωστή ως η έννοια της «Φυσικής καταπόνησης». Ως «καταπόνηση» (stress) ορίζονται οι δυσμενείς επιδράσεις παραγόντων του περιβάλλοντος, οι οποίες τείνουν να παρεμποδίσουν την εύρυθμη λειτουργία φυσιολογικών μηχανισμών σε έναν οργανισμό. Η αντίδραση του φυτού στην καταπόνηση, δηλαδή η έκφραση της δύναμης που ασκήθηκε πριν προκληθεί η οποιαδήποτε βλάβη στο φυτό, ορίζεται ως βιολογική διαταραχή (strain). Ως βλάβη (damage) ορίζεται το αποτέλεσμα μιας καταπόνησης, τόσο έντονης η οποία δεν μπορεί να αντιμετωπιστεί πλέον από το φυτό. Η βλάβη διακρίνεται σύμφωνα με τον Levvit σε δύο κατηγορίες: την ελαστική (elastic) και την πλαστική (plastic) βλάβη. Η ελαστική βλάβη υπάρχει όταν η λειτουργία του φυτού που έχει διαταραχθεί, μπορεί να επανέλθει στο βέλτιστο σημείο της, αφού πρώτα απομακρυνθεί ο δυσμενής παράγοντας που την προκάλεσε, ενώ η πλαστική βλάβη συμβαίνει όταν η λειτουργία του φυτού δεν επανέρχεται. Η καταπόνηση μπορεί να διαφοροποιηθεί σε ευοίωνα (eu-stress), η οποία σχετίζεται με μία ήπια διεγερτική καταπόνηση που ενεργοποιεί το μεταβολισμό και αυξάνει τη φυσιολογική δραστηριότητα του φυτού και σε δυσοίωνα (dis-stress), η οποία σχετίζεται με κάθε δυσμενή συνθήκη που επηρεάζει αρνητικά το μεταβολισμό και την ανάπτυξη.

Η ικανότητα αντίδρασης των φυτών στην καταπόνηση διαφέρει μεταξύ των φυτών και μπορεί να ταξινομηθεί σύμφωνα με τον Lichtenthaler (1996) σε τέσσερα στάδια (Εικ. 7):

1. Φάση απόκρισης (Response Phase): Η αρχή της αντίδρασης στην καταπόνηση η οποία χαρακτηρίζεται από την εκδήλωση συναγερμού (alarm stage). Ο μεταβολισμός αποκλίνει από την κανονική πορεία του και το φυτό οδηγείται σε

οξεία βλάβη, εάν δεν έχει την ικανότητα να περάσει στο επόμενο στάδιο της αντοχής.

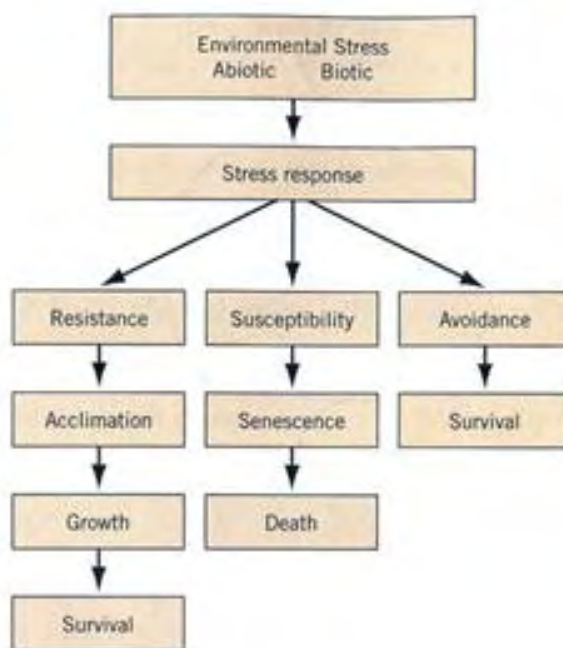
2. Φάση αποκατάστασης (Restitution Phase): Το δεύτερο στάδιο, της αντοχής (resistance), χαρακτηρίζεται από συνέχιση της καταπόνησης με αποτέλεσμα μια γενική αναδιάταξη που περιλαμβάνει διαδικασίες επισκευής και προσαρμογές που οδηγούν όχι μόνο σε αποκατάσταση των προηγούμενων φυσιολογικών λειτουργιών, αλλά και σε μια σκληραγώγηση των φυτών με τη δημιουργία ενός νέου φυσιολογικού προτύπου, το οποίο είναι ένα βέλτιστο στάδιο της φυσιολογίας στις νέες περιβαλλοντικές συνθήκες και το οποίο αντιστοιχεί στη μέγιστη αντοχή των φυτών.
3. Τελική φάση (End Phase): Το στάδιο αυτό της εξάντλησης (exhaustion) εκδηλώνεται σε χρόνιες καταπονήσεις και είναι το αποτέλεσμα της υπερφόρτισης της ικανότητας προσαρμογής, καθώς η υπερβολική ένταση της καταπόνησης προκαλεί χρόνια βλάβη και τελικά νέκρωση των κυττάρων.
4. Φάση Αναγέννησης (Regeneration Phase). Το τέταρτο στάδιο, της ανάνηψης ή αναγέννησης, περιλαμβάνει τη μερική ή ολοκληρωτική επαναφορά των φυσιολογικών λειτουργιών σε κανονικά επίπεδα, εφόσον η καταπόνηση ανασταλεί και εφόσον οι βλάβες είναι αναστρέψιμες.



Εικόνα 7. Γενικευμένη παρουσίαση της αλληλουχίας των σταδίων από τα οποία διέρχεται κατά τα φαινόμενα το φυτό, για να αντιμετωπίσει μια καταπόνηση (Lichtenthaler 1996).

Επιπρόσθετα, ο ίδιος συγγραφέας αναφέρει ότι η καταπόνηση και η διαταραχή αποτελούν «ρουτίνα» για τον κύκλο ζωής ενός φυτού και μάλιστα αν ο βαθμός καταπόνησης δεν είναι μεγάλος και το χρονικό διάστημα αυτής βραχυπρόθεσμο τότε τα συμπτώματα της βλάβης δεν εντοπίζονται επειδή το φυτό προβάλλει την ελάχιστη και μέγιστη αντίσταση.

Σε ότι αφορά τις στρατηγικές αντιμετώπισης, τα φυτά ανάλογα με το βαθμό και τη διάρκεια της καταπόνησης, αποκρίνονται με διαφορετικό τρόπο. Πιο συγκεκριμένα, υπάρχουν φυτά που δεν μπορούν να επιβιώσουν σε ένα είδος καταπόνησης και παρεμποδίζονται οι βασικές τους λειτουργίες όπως ο σχηματισμός των σπόρων και η άνθηση, με αποτέλεσμα να οδηγούνται στη γήρανση και τελικά στο θάνατο. Τα φυτά αυτά λέγονται ευαίσθητα (*susceptible*) (Hopkins and Hüner 2009). Υπάρχει όμως και η κατηγορία των φυτών η οποία έχει διάφορους μηχανισμούς που τα επιτρέπει να επιβιώνουν σε περίπλοκα περιβάλλοντα λόγω της αντοχής (*resistance*) που προβάλλουν, δηλαδή της ικανότητας των φυτών να ελαχιστοποιούν τις αρνητικές επιδράσεις της καταπόνησης που επικρατεί στο περιβάλλον (Puijalon *et al.* 2011).



Εικόνα 8. Οι επιδράσεις της καταπόνησης στο φυτό (Hopkins and Hüner 2009).

Ο μηχανισμός αντοχής του φυτού σε συνθήκες καταπόνησης στηρίζεται σε δύο συνιστώσες, την αποφυγή (*avoidance*) και την ανοχή (*tolerance*) (Puijalon *et al.* 2011). Η αποφυγή επιτρέπει στο φυτό να αντέχει σε αρνητικούς περιβαλλοντικούς παράγοντες και να αποτρέπει τις επιβλαβείς επιδράσεις τους στο φυτικό οργανισμό, ενώ η ανοχή

συντελεί στην αύξηση της αντοχής του φυτού στις αρνητικές επικρατούσες συνθήκες (Schulze *et al.* 2005).

Μάλιστα η στρατηγική αποφυγής (avoidance strategy) έχει ως στόχο να ελαχιστοποιήσει τις μηχανικές δυνάμεις που ασκούνται στο φυτό, ενώ η στρατηγική ανοχής (tolerance strategy) έχει ως στόχο τη μεγιστοποίηση της αντίστασης του φυτού απέναντι στην κατάρρευση. Και η αποφυγή και η ανοχή ως στρατηγικές αντιμετώπισης συνεπάγονται τη μείωση του κινδύνου μηχανικής βλάβης στο φυτό και την αύξηση της πιθανότητας επιβίωσης του υπό δυσμενείς συνθήκες (Puijalon *et al.* 2011).

Ειδικότερα, η ανοχή του φυτού στην καταπόνηση επιτυγχάνεται όταν έχει την ικανότητα να προσαρμόζεται ή να εγκλιματίζεται στις νέες περιβαλλοντικές συνθήκες (Orcutt & Nilsen 2000). Η προσαρμογή (adaptation) ως διαδικασία συμβαίνει σε ολόκληρο τον πληθυσμό και έχει ως βάση τη γενετική τροποποίηση στον οργανισμό ως αποτέλεσμα της φυσικής επιλογής κατά τη διάρκεια πολλών γενεών, με στόχο τη βελτιστοποίηση των συνθηκών επιβίωσης του φυτού στο νέο περιβάλλον. Αντίθετα, ο εγκλιματισμός (acclimation) δεν απαιτεί καμία νέα γενετική τροποποίηση και στηρίζεται στη φαινοτυπική πλαστικότητα (phenotypic plasticity) (Orcutt & Nilsen 2000). Ως φαινοτυπική πλαστικότητα ορίζεται όπως αναφέρουν οι Riis *et al.* (2010) «η ικανότητα ενός δεδομένου γονότυπου να εκφράζει διαφορετικούς φαινότυπους σε διαφορετικά περιβάλλοντα». Το φυτό είναι ικανό να τροποποιεί διάφορα χαρακτηριστικά του όπως η αύξηση, η ανάπτυξη, η φωτοσύνθεση (Orcutt & Nilsen 2000; Forsman 2015) και η ανατομία, ως απόκριση στην περιβαλλοντική καταπόνηση (Ganie *et al.* 2014). Η φαινοτυπική πλαστικότητα ρυθμίζεται σε γενετικό επίπεδο. Ως εκ τούτου, υπάρχουν συγκεκριμένοι γονότυποι που παρουσιάζουν μεγαλύτερη φαινοτυπική πλαστικότητα από κάποιους άλλους (Orcutt & Nilsen 2000). Ο εγκλιματισμός είναι γνωστός και ως «hardening» και τα είδη που έχουν την ικανότητα να εγκλιματίζονται ανάλογα με τις περιβαλλοντικές συνθήκες λέγονται «hardy species» (Hopkins and Hüner 2009).

Μάλιστα τα υδρόβια φυτά θεωρούνται σημαντικής σημασίας οργανισμοί για τη διερεύνηση των στρατηγικών αντοχής, καθώς λόγω της μειωμένης βαρυτικής δύναμης μέσα στο νερό μπορούν και αναπτύσσουν ποικιλόμορφα μοντέλα μορφολογίας και ανάπτυξης (Rowe *et al.* 2004). Επιπρόσθετα, οι υδροδυναμικές πιέσεις είναι μεγαλύτερες στο υδάτινο περιβάλλον λόγω της υψηλής πυκνότητας του νερού,

συνεπώς τα υδρόβια φυτά έχουν αναπτύξει πιο εξειδικευμένους μηχανισμούς αντοχής απ' ότι τα χερσαία φυτά (Puijalon *et al.* 2011).

1.2.1. Η ακτινοβολία ως παράγοντας καταπόνησης

Η ακτινοβολία αποτελεί έναν από τους πιο σημαντικούς παράγοντες για την αύξηση των φυτών. Αυτό συμβαίνει καθώς το φως είναι απαραίτητο για την επίτευξη της φωτοσύνθεσης, η οποία εξασφαλίζει την ενέργεια για τη δέσμευση του άνθρακα (Ridge 2005). Η ενεργός φωτοσυνθετική ακτινοβολία (photosynthetically active radiation, PAR) παρουσιάζει μεταβολές κατά τη διάρκεια της ημέρας (Kalaji *et al.* 2012) συνεπώς τα φυτά χρειάζεται συνεχώς να προσαρμόζονται στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες, προκειμένου να βελτιστοποιείται η φωτοσυνθετική τους λειτουργία (Hazratí *et al.* 2016). Σε συνθήκες υψηλής έντασης ακτινοβολίας παρατηρούνται οι αρνητικές επιδράσεις αυτής στις φωτοσυνθετικές χρωστικές που μπορεί να οδηγήσει στην αναστολή της φωτοσύνθεσης (Ashraf & Harris 2013). Παρόλα αυτά, και η χαμηλή ακτινοβολία μπορεί να επιδράσει αρνητικά στη φωτοσύνθεση των φυτών, προσφέροντας λιγότερη ενέργεια για την ανάπτυξη όπως συμβαίνει σε κάποια φανερόγραμμα π.χ. στο θαλάσσιο αγγειόσπερμο *Zostera capricorni* (Abal *et al.* 1994; Bryars *et al.* 2011). Γενικά όπως αναφέρουν οι Goh *et al.* (2014) «η δυναμική της φωτοσύνθεσης σχετίζεται με τρεις διαφορετικές χρονικές κλίμακες: (i) τη γρήγορη φωτοαπόκριση (ii) τη φωτοαναστολή (ώρες) και (iii) τη φωτοπροσαρμογή (μέρες). Η επαγόμενη από το φως διαταραχή ενός βιομορίου καλείται φωτοδυναμική βλάβη (photodynamic damage) (Goh *et al.* 2014) ή φωτοβλάβη (photodamage) (Takahashi & Badger 2011). Πιο συγκεκριμένα, σε συνθήκες υψηλής ακτινοβολίας οι φωτοσυλλεκτικές κεραίες απορροφούν μεγαλύτερη ποσότητα φωτονίων και υπερδιεγείρεται το φωτοσύστημα II (Ridge 2005). Ως συνέπεια, η χλωροφύλλη (P₆₈₀) μεταπίπτει από την κατάσταση απλότητας (single Chl*) σε κατάσταση τριπλότητας (triplet Chl, ³Chl) (Kalaji *et al.* 2012). Η περίσσεια ενέργειας μεταφέρεται από τη χλωροφύλλη στο οξυγόνο δημιουργώντας τις ενεργές μορφές του (reactive action species, ROS) (Pospíšil 2016), οι οποίες οδηγούν στη φωτοαναστολή δηλαδή την αναστολή της φωτοσύνθεσης. Η φωτοαναστολή συνεπάγεται την αδρανοποίηση διαφορετικών διεργασιών στο PSII μέσα από μία σειρά χημικών αντιδράσεων (Goh *et al.* 2012).

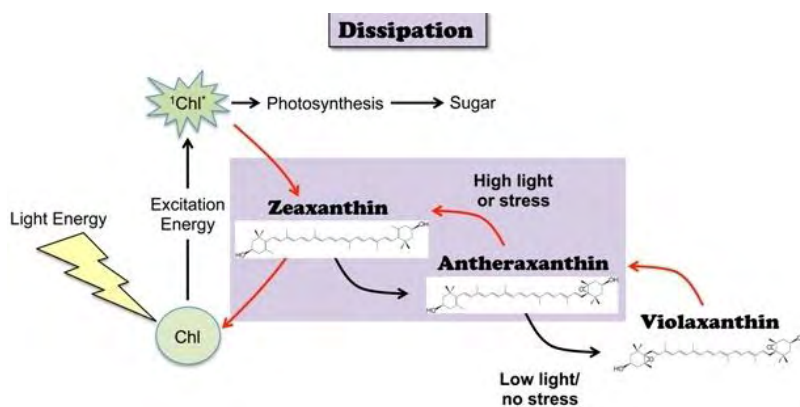
Το φυτό προκειμένου να προστατεύσει τη φωτοσυνθετική του μηχανή από την περίσσεια ενέργεια φωτός, εφαρμόζει τους παρακάτω μηχανισμούς (Takahashi & Badger 2011):

Εξουδετέρωση των ενεργών μορφών οξυγόνου (ROS)

Στους χλωροπλάστες προκειμένου να αποφευχθεί η οξειδωτική καταπόνηση, παράγονται ένζυμα όπως η υπεροξειδική δισμουτάση (SOD, superoxide dismutase), τα αντιοξειδωτικά (Asada 2006) και τα καροτενοειδή (ζεαξανθίνη, νεοξανθίνη) (Dall'Osto *et al.* 2007) τα οποία εξουδετερώνουν τις ενεργές μορφές οξυγόνου.

Απόσβεση ενέργειας υπό μορφή θερμότητας

Για την απόσβεση της υπερβάλλουσας φωτεινής ακτινοβολίας η οποία απορροφάται από τις φωτοσυλλεκτικές κεραίες (Ahn 2008) τα φυτά διαθέτουν το μηχανισμό της «θερμικής απόσβεσης ενέργειας» (qE, thermal energy dissipation) (Takahashi & Badger 2011).



Εικόνα 9. Ο κύκλος των ξανθοφυλλών (Πηγή: Demmig-Adams *et al.* 2012).

Πιο συγκεκριμένα, όταν αυξάνονται τα επίπεδα του φωτός, η βιολαξανθίνη μετατρέπεται σε ζεαξανθίνη μέσω της ανθεραξανθίνης και πρωτονίωση της πρωτεϊνικής υπομονάδας PsbS του PSII (Baroli & Niyogi 2000). Η διαδικασία αυτή είναι γνωστή ως «κύκλος των ξανθοφυλλών» και συνδέεται άμεσα με τις υπάρχουσες συνθήκες φωτεινής ακτινοβολίας, ώστε η περίσσεια φωτός να αποσβένεται ως θερμότητα (Ridge 2005). Μάλιστα στα ανώτερα φυτά ο μηχανισμός απόσβεσης της ενέργειας υπό μορφή θερμότητας συνδέεται με μικρές πρωτεΐνες που βρίσκονται στις φωτοσυλλεκτικές κεραίες, τις CP29, CP26 και CP24, οι οποίες βρίσκονται μεταξύ των

κύριων πρωτεϊνών στις LCH (Lhcb1, Lhcb2 και Lhcb 3) και των ενεργών κέντρων του φωτοσυστήματος II (Ahn 2008).

Κυκλική ροή ηλεκτρονίων

Σε πειράματα μεταλλαγμένων φυτών από τα οποία απουσίαζαν τα NDPH και Fd-εξαρτώμενα βιοχημικά μονοπάτια, είχε ως αποτέλεσμα τη μη ενεργοποίηση του μηχανισμού θερμικής απόσβεσης (Munekage *et al.* 2004). Πράγματι, η κυκλική ροή ηλεκτρονίων (cyclic electron flow, CEF) γύρω από το φωτοσύστημα I κατέχει σημαντικό ρόλο για την ενεργοποίηση του μηχανισμού θερμικής απόσβεσης και την παραγωγή ΔpH (Takahashi & Badger 2011). Η κυκλική ροή ηλεκτρονίων συντελεί στη μείωση της φωτο-βλάβης στο PSII, ενώ ο μηχανισμός θερμικής απόσβεσης της ενέργειας βοηθά στην αποφυγή της φωτο-βλάβης του PSII (Takahashi & Badger 2011). Μελέτες έχουν δείξει ότι όταν απουσίαζε το Fd-εξαρτώμενο κυκλικό μονοπάτι και η σωστή δράση του qE, διαπιστώθηκε ότι η παραγωγή ΔpH εξαιτίας του CEF βοήθησε στην αποφυγή της φωτοαναστολής με δύο μηχανισμούς: (i) με την ενεργοποίηση του qE και την αποτροπή της αναστολής του μηχανισμού αποκατάστασης του PSII και (ii) ανεξαρτήτως μηχανισμού θερμικής απόσβεσης, καταστέλλεται η φωτο-βλάβη στο PSII (Takahashi *et al.* 2009).

1.2.2. Η αλατότητα ως παράγοντας καταπόνησης

Είναι γνωστό ότι η κλιματική αλλαγή λόγω του φαινομένου του θερμοκηπίου έχει οδηγήσει στην άνοδο της στάθμης της θάλασσας που με τη σειρά της έχει ως αποτέλεσμα τη μετακίνηση υφάλμυρων υδάτων προς τις εκβολές των ποταμών (Najjas *et al.* 2010). Ως εκ τούτου, τα υδρόβια φυτά κατανέμονται με τέτοιο τρόπο στους ποταμούς με σκοπό να αποφύγουν την ωσμωτική καταπόνηση που προκαλείται από την αλλαγή της αλατότητας. Συνεπώς παρατηρείται συγκεκριμένη εξάπλωση των μακροφύτων ανάλογα με τη διαβάθμιση της αλατότητας (Odum 1988).

Ειδικότερα, ως καταπόνηση από την αλατότητα (salinity stress or salt stress) ορίζεται όπως αναφέρει ο Munns (2005) «η αρνητική επίδραση της υψηλής ποσότητας μετάλλων όπως των ιόντων νατρίου (Na⁺) και χλωρίου (Cl⁻) στο φυτό». Η έκθεση σε συνθήκες υψηλής αλατότητας οδηγεί ταυτόχρονα σε ωσμωτική και ιοντική καταπόνηση λόγω εισροής ιόντων, επιδρώντας αρνητικά στις ζωτικές λειτουργίες του κυττάρου (Parihar *et al.* 2015). Η πρόσληψη ιόντων Na⁺ και Cl⁻ σε μεγάλες ποσότητες,

καθίσταται τοξική για το φυτό και εμποδίζει την πρόσληψη σημαντικών θρεπτικών όπως το άζωτο, ο φώσφορος και το ασβέστιο. (Zhu 2001). Οι υψηλές συγκεντρώσεις αυτών των ιόντων στα φύλλα, στο μίσχο και στις ρίζες των φυτών (Parihar *et al.* 2015) προκαλούν σοβαρές βλάβες στη δομή και λειτουργία των φυτικών οργάνων (Kurth *et al.* 1986). Η αλατότητα ως παράγοντας καταπόνησης προκαλεί τη δυσλειτουργία βασικών διεργασιών του φυτού όπως είναι η ανάπτυξη, η φωτοσύνθεση και η ισορροπία θρεπτικών ουσιών (Parihar *et al.* 2015), η παραγωγή ενέργειας, η πρωτεϊνοσύνθεση και ο μεταβολισμός των λιπιδίων (Parida & Das 2005). Επίσης μειώνεται η παραγωγικότητα και η αύξηση του φυτού (Allakhverdier *et al.* 2000).

Επίσης η αλατότητα επιδρά αρνητικά και στη βλάστηση των φυτών όπως έχει αναφερθεί για διαφορά φυτά π.χ. για το φανερόγαμο *Posidonia* (Fernandez-Torquemada & Sanchez-Lizoso 2013). Η διεργασία της βλάστησης παρεμποδίζεται καθώς διαταράσσεται η δραστηριότητα των ενζύμων του μεταβολισμού των νουκλεϊκών οξέων (Gomez-Filho *et al.* 2008), των πρωτεϊνών (Dantas *et al.* 2007) και η σωστή χρήση των σπόρων εκ μέρους του φυτού (Othman *et al.* 2006). Ακόμη, η καταπόνηση εξαιτίας της αλατότητας οδηγεί σε αναστολή του ρυθμού ανάπτυξης, με κύρια αιτία την ανεπάρκεια εκτέλεσης της φωτοσύνθεσης που οφείλεται στο κλείσιμο των στομάτων. Αυτό έχει ως συνέπεια τη μείωση της πρόσληψης του CO₂ που οδηγεί στη μείωση του αναβολισμού (Vicente *et al.* 2004). Ως εκ τούτου παρεμποδίζεται η δέσμευση του άνθρακα (Parihar *et al.* 2015) με αποτέλεσμα την έκθεση των χλωροπλαστών σε μεγαλύτερη ενέργεια διέγερσης και ως συνέπεια το σχηματισμό ελεύθερων ριζών οξυγόνου (reactive oxygen species, ROS). Οι ROS αποτελούν δραστικές ενώσεις που επιδρούν αρνητικά στη δομή και στο μεταβολισμό του φυτού (Ahmad & Sharma 2008; Ahmad *et al.* 2010).

Φυσικά η καταπόνηση από την αλατότητα έχει αρνητικές συνέπειες και στη φυσιολογία της φωτοσύνθεσης (Parihar *et al.* 2015). Συγκεκριμένα παρατηρείται μείωση των φωτοσυνθετικών τιμών εξαιτίας της μείωσης του δυναμικού του νερού (Parihar *et al.* 2015). Ειδικότερα, το φωτοσύστημα II αποτελεί ευαίσθητο δείκτη στις μεταβολές της αλατότητας (Masojidek *et al.* 2000; Corney *et al.* 2003) καθώς διαπιστώνεται μείωση της απόδοσης του, μείωση της ηλεκτρονιακής μεταφοράς στην αλυσίδα ηλεκτρονίων (electron transport chain, ETC) όπως και μείωση της συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα που συσσωρεύεται στο φυτό (Piotr & Grazyna 2005). Μάλιστα, η τελευταία επίπτωση οφείλεται στην αφυδάτωση των κυτταρικών

μεμβρανών λόγω της ωσμωτικής καταπόνησης που προκαλείται από την υψηλή συγκέντρωση εξωκυτταρικών ιόντων, που οδηγεί και στη μείωση της διαπερατότητάς τους στο διοξείδιο του άνθρακα (Iyengar & Reddy 1996). Το ίδιο αποτέλεσμα προκαλείται και από άλλους αβιοτικούς παράγοντες καταπόνησης, όπως η ξηρασία και η υψηλή θερμοκρασία (Touchette 2007). Επιπρόσθετα, η μεταβολή της δραστηριότητας των ενζύμων λόγω της δομικής αλλαγής που συμβαίνει στο κυτταρόπλασμα και η αλλαγή στη διαπερατότητα των μεμβρανών στο διοξείδιο του άνθρακα συνιστούν μερικούς από τους παράγοντες που ευθύνονται για τη μείωση των φωτοσυνθετικών τιμών (Iyengar & Reddy 1996).

Επιπρόσθετα, η αλατότητα ως παράγοντας καταπόνησης έχει αρνητική επίδραση και στη συγκέντρωση της χλωροφύλλης στο φυτό (Parihar *et al.* 2015). Η χλωροφύλλη ως φωτοσυνθετική χρωστική συνδέεται άμεσα με την υγεία του φυτού (Zhang *et al.* 2005) και αποτελεί με τη σειρά της ευαίσθητο δείκτη των αλλαγών που συμβαίνουν στο μεταβολισμό υπό συνθήκες αυξημένης αλατότητας (Chutipaijit *et al.* 2011). Η μείωση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης λόγω της παρουσίας των ιόντων Na^+ και Cl^- , αποτελεί φαινόμενο το οποίο αναφέρεται συχνά (Parihar *et al.* 2015). Οι υψηλές συγκεντρώσεις Na^+ και Cl^- συσσωρεύονται στους χλωροπλάστες, παρεμποδίζοντας την παραγωγή της χλωροφύλλης (Mane *et al.* 2010) καθώς παρεμποδίζεται ο σχηματισμός του πορφυρινικού δακτυλίου όπως αναφέρουν και οι Mehta *et al.* (2010) σε πειράματα που πραγματοποίησαν σε φύλλα σιταριού υπό συνθήκες σκιάς και υψηλής αλατότητας.

Τα φυτά διαθέτουν ένα μεγάλο αριθμό βιοχημικών και μοριακών μηχανισμών ώστε να ανταπεξέρχονται στην καταπόνηση της αλατότητας, οι οποίοι δρουν είτε αθροιστικά είτε συνεργητικά μεταξύ τους (Iyengar & Reddy 1996). Οι μηχανισμοί αυτοί όπως αναφέρουν και οι Parida και Das (2005) «περιλαμβάνουν: (i) την επιλεκτική απορρόφηση ή αποβολή ιόντων, (ii) τον έλεγχο της πρόσληψης ιόντων από τις ρίζες και τη μεταφορά τους μέσα στα φύλλα, (iii) τη διαμερισματοποίηση των ιόντων σε κυτταρικό επίπεδο αλλά και σε επίπεδο ολόκληρου του φυτού, (iv) τη σύνθεση μορίων για την προστασία από την ωσμωτική καταπόνηση (osmolytes), (v) αλλαγές στο μονοπάτι της φωτοσύνθεσης, (vi) αντιοξειδωτικά ένζυμα και (vii) φυτικές ορμόνες».

Ανάμεσα στα μόρια που λέγονται «osmolytes» συγκαταλέγονται και γονιδιακά προϊόντα όπως η προλίνη, η γλυκίνη, σάκχαρα όπως η σουκρόζη και η ραφινόζη, κυκλικές και μη κυκλικές αλκοόλες (μανιτόλη, σορβιτόλη), τα οποία έχουν ως στόχο

την ωσμωτική προσαρμογή του φυτού στις υψηλές συγκεντρώσεις της αλατότητας (Parihar *et al.* 2015). Μάλιστα έχει αποδειχθεί και η ύπαρξη μηχανισμών αποκλεισμού των αλάτων στα φυτά (Jagels 1983). Άλλοι παράγοντες που ελέγχουν την αύξηση των φυτών σε αυξημένη αλατότητα περιλαμβάνουν ορμόνες, πρωτεϊνικές κινάσες, μεταγραφικούς παράγοντες, την πρωτεϊνική φωσφατάση και πρωτεΐνες δέσμησης της καλμοδουλίνης (Parihar *et al.* 2015). Επιπρόσθετοι μηχανισμοί αντιμετώπισης της ωσμωτικής καταπόνησης περιλαμβάνουν μεταφορά υδρογόνου με το σύστημα NAD⁺ και τη σύνθεση κεριού στα φύλλα του φυτού αλλά και μείωση της διαπερατότητας της κυτταρικής μεμβράνης (Chivall *et al.* 2014; Heinzelmann *et al.* 2015). Πιο συγκεκριμένα γίνεται μείωση της ρύθμισης ανταλλαγής μεταξύ ενδοκυττάριου και εξοκυττάριου υγρού με σκοπό να αποφευχθεί η ωσμωτική καταπόνηση (Aichner *et al.* 2017).

Σε επίπεδο πρωτεώματος, τα φυτά που αναπτύσσουν μηχανισμούς ανοχής έναντι της αλατότητας περιέχουν πρωτεΐνες με διαφορετική δομή και δραστηριότητα απ' ό,τι τα ευαίσθητα φυτά. Σε αυτό συντελούν και μετα-μεταφραστικές τροποποιήσεις που επιτυγχάνουν καλύτερες φαινοτυπικές αποδόσεις (Parihar *et al.* 2015). Ενδεικτικές πρωτεΐνες που μετριάζουν την ωσμωτική καταπόνηση είναι η ανεξίνη (annexin), η πρωτεΐνη δέσμησης του ασβεστίου (Pang *et al.* 2010) και η καλμοδουλίνη (calmodulin) (Cheng *et al.* 2009). Επίσης η πρωτεΐνη CP47 στο φωτοσύστημα II παίζει σημαντικό ρόλο για την προστασία της υπομονάδας D1 (Sengupta & Majumder 2009) όπως και η αύξηση της συγκέντρωσης της αναγωγάσης της φερρεδοξίνης NADPH που παρατηρείται όταν οι χλωροπλάστες εκτίθενται στην υψηλή αλατότητα (Zörb *et al.* 2009).

1.3. Βενθικά μακρόφυτα

Η βενθική βλάστηση των μεταβατικών και εσωτερικών υδάτων συνίσταται ανάλογα με τις επικρατούσες συνθήκες αλατότητας, κατά κύριο λόγο από μακροφύκη, κυανοβακτήρια και ιδιαίτερα από θαλάσσια φανερόγαμα ή υδρόβια μακρόφυτα, δηλαδή μεγάλου μεγέθους αγγειόσπερμα (Brix 1997, Scheffer 2004). Γενικά τα μακρόφυτα ως φωτοαυτότροφοι οργανισμοί χρησιμοποιούν την ηλιακή ενέργεια για να μετατρέψουν τον ανόργανο άνθρακα σε οργανική ύλη, η οποία παρέχεται ως τροφή για τους ετερότροφους οργανισμούς όπως βακτήρια, μύκητες και ζώα (Brix 1997). Είναι γνωστό ότι τα υδάτινα οικοσυστήματα χαρακτηρίζονται από υψηλή

παραγωγικότητα καθώς η παρουσία της βενθικής βλάστησης έχει ως αποτέλεσμα την αξιοποίηση του φωτός και των θρεπτικών για την παραγωγή οργανικής ύλης (Brix 1993a,b). Τα μακρόφυτα προσλαμβάνουν τα θρεπτικά κυρίως από το ίζημα επειδή σε αντίθεση με τα μακροφύκη, πέρα από τους βλαστούς και τα άνθη, διαθέτουν και ριζικό σύστημα μέσω του οποίου γίνεται η πρόσληψη (Scheffer 2004). Σε μερικά μακρόφυτα η πρόσληψη γίνεται και από το βυθισμένο μίσχο και τα φύλλα (Brix 1997).

Τα υδρόβια μακρόφυτα (*sensu stricto*) διακρίνονται σε δύο κύριες κατηγορίες, ανάλογα με τον τρόπο προσκόλλησής τους στο υπόστρωμα (Papastergiadou 1990), α) μακρόφυτα ελεύθερα πλέοντα-Πλευστόφυτα, β) μακρόφυτα προσκολλημένα στο υπόστρωμα-Ριζόφυτα. Στην κατηγορία των ριζοφύτων συγκαταλέγεται η υποκατηγορία των Υφυδατικών ή βυθισμένων στο νερό (*submerged macrophytes*), δηλαδή των μακροφύτων τα οποία είναι τελείως βυθισμένα όλο το έτος, εκτός από τα άνθη ή τις ταξιανθίες, ή τουλάχιστον κατά το μεγαλύτερο διάστημα της ανάπτυξής τους (Στεφανίδης 2012).

Τα βενθικά μακρόφυτα είναι οργανισμοί κλειδιά σε πολλά αβαθή περιβάλλοντα, όπως είναι τα λιμναία, μεταβατικά και παράκτια ύδατα, δημιουργώντας σύνθετα, μωσαϊκού τύπου, ενδιαιτήματα υψηλής οικολογικής και οικονομικής σημασίας (Costanza *et al.* 1997; Bloomfield & Gillanders 2005). Η αξία των υπηρεσιών τους περιλαμβάνει τη στήριξη των εμπορικών ιχθυοαποθεμάτων και γενικά τη διατήρηση της θαλάσσιας βιοποικιλότητας (Duffy 2006). Επιπλέον, συμβάλλουν στην προστασία των ακτών από κυματισμούς, στη συγκράτηση των ιζημάτων, στην ανακύκλωση των θρεπτικών ουσιών και στην παραγωγή οργανικού υλικού, ενώ αποτελούν σημαντικές πηγές δέσμευσης του διοξειδίου του άνθρακα της ατμόσφαιρας (Hemminga & Duarte 2000, Duarte *et al.* 2005).

1.4. Το αγγειόσπερμο *Stuckenia pectinata*

Το *Stuckenia pectinata* (L.) Börner (γνωστό και ως *Potamogeton pectinatus*) (Εικ. 12) αποτελεί υφυδατικό μακρόφυτο, δηλαδή τα φύλλα του είναι βυθισμένα στο νερό και συναντάται σε γλυκά και υφάλμυρα οικοσυστήματα (Shabnam *et al.* 2014; Abbasi *et al.* 2017). Το φυτό συνιστά σημαντική τροφή για τα υδρόβια πουλιά (Baldassarre & Bolen 1994). Επίσης, προσφέρεται ως καταφύγιο για πολλά είδη ψαριών και

ασπόνδυλων (Van Wijk *et al.* 1988). Το *S. pectinata* συναντάται σε ποτάμια και λίμνες, σε βάθος μικρότερο των 2,5 m (Kantrud 1990).



Εικόνα 12. Το είδος *Stuckenia pectinata* (Πηγή: pallano.altervista.org).

1.4.1. Μορφολογία και ανάπτυξη

Σε ότι αφορά τη μορφολογία του *S. pectinata*, παρατηρείται ότι το μήκος του μίσχου του φυτού καθορίζεται από το βάθος και από την κίνηση των υδάτων (Kantrud 1990) και έχει κυλινδρικό σχήμα, λεπτό και διακλαδισμένο σε μικρό ή μεγάλο βαθμό (Ganie *et al.* 2016). Το ρίζωμα έχει πλάτος 1.5 – 5 mm (Kantrud 1990), το οποίο έχει σχήμα κυλινδρικό και είναι γερό (Ganie *et al.* 2016). Οι ρίζες προεξέχουν και φτάνουν έως 2 με 5 cm σε μήκος ενώ διεισδύουν σε αμμώδη πυθμένα το λιγότερο 0.5 m (Kantrud 1990). Οι Ganie *et al.* (2016) αναφέρουν ότι οι ρίζες σχηματίζουν ένα περίβλημα μεγαλύτερο σε πλάτος από το μίσχο, με χρώμα πρασινωπό έως λευκό. Τα φύλλα είναι γραμμικά και στενά (Ganie *et al.* 2016) και μπορούν να φτάσουν τα 35 cm σε μήκος, 0.25 – 2.5 mm σε πλάτος και 0.18 – 1.07 mm σε πάχος (Kantrud 1990), με πράσινο ανοιχτό μέχρι και λαδί χρώμα (Ganie *et al.* 2016). Γενικά τα υδρόβια φυτά που διαβιούν σε ενδιαιτήματα με διακυμάνσεις στην αλατότητα όπως το *S. pectinata*, έχουν λεπτά και γραμμικά φύλλα τα οποία αποτελούν μια προσαρμογή με την οποία η περιοχή των επιδερμικών κυττάρων, η οποία παρέχει δύο δίοδους μεταφοράς ηλεκτρολυτών, είναι μεγαλύτερη σε σύγκριση με τον όγκο των φύλλων, ώστε να επιτυγχάνεται σωστά η οσμωρύθμιση (Verhoeven 1979).

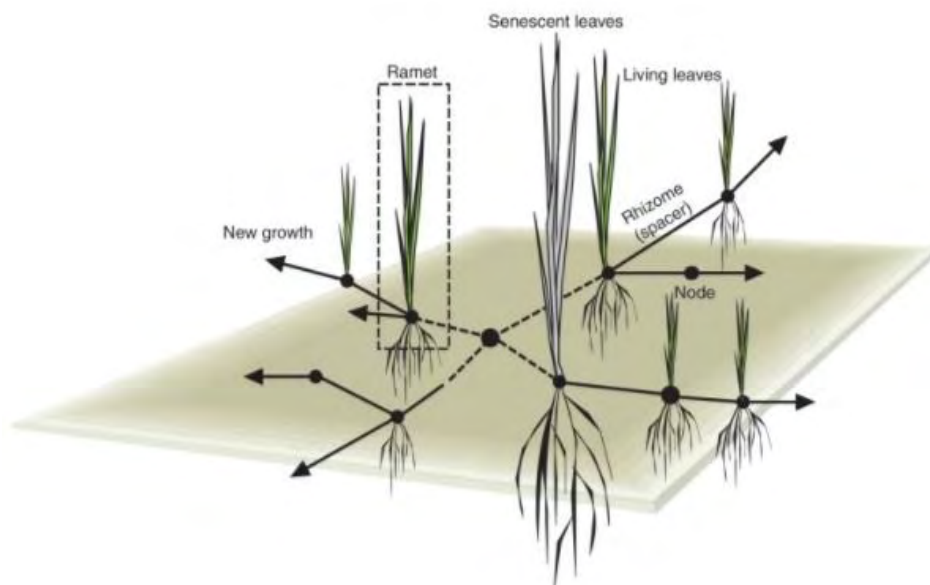
Γενικά το *S. pectinata*, όπως και αρκετά αγγειακά φυτά, προσαρμόζεται σε οικότοπους με χαμηλά ποσοστά οξυγόνου (Kantrud 1990). Οι ρίζες του είναι μικρές και το αγγειακό του σύστημα ανεπτυγμένο αλλά όχι σε επαρκή βαθμό (Sculthorpe 1967),

γεγονός που δείχνει ότι το φυτό απορροφά τα θρεπτικά σε μεγαλύτερη συχνότητα από την υδάτινη στήλη και όχι από το ίζημα (Hutchinson 1975). Η διακλάδωσή του είναι πυκνή αλλά κάποιες μορφές ανάπτυξης δεν παρουσιάζουν αυτή την πυκνότητα όσο πλησιάζει στην επιφάνεια του νερού (Kantrud 1990). Σε αυτές τις περιπτώσεις οι βιομάζα του φυτού δύναται να μειωθεί σε μεγάλο βαθμό (Kautsky 1987). Η μορφή ανάπτυξης αφενός εξαρτάται από την υψηλή γενετική ποικιλοότητα που παρουσιάζει το *S. pectinata* ανάμεσα στους πληθυσμούς του, και αφετέρου από άλλους παράγοντες όπως η πυκνότητα της δεσμίδας, το βάθος, οι συνθήκες φωτός, το υπόστρωμα του πυθμένα, τα κύματα και η βόσκηση των υδρόβιων πτηνών (Van Wijk 1988).

1.4.2. Αναπαραγωγική οικολογία

Το αγειόσπερμο *S. pectinata*, αναπαράγεται αγενώς και εγγενώς και μάλιστα σε όλα τα οικοσυστήματα των γλυκών υδάτων, υπό ποικίλες οικολογικές συνθήκες. Η εγγενής αναπαραγωγή γίνεται με τα άνθη όπου το καθένα παράγει μέχρι και 4 καρπούς. Τα άνθη είναι τετραεδρικά με κοκκινωπά πράσινα πέταλα (Ganie *et al.* 2016). Ο Kantrud (1990) αναφέρει ότι κάθε ανθήρας περιέχει 2.500 έως 7.500 μεγάλους κόκκους γύρης των 33-40 μm . Η ανθοφορία ξεκινάει στα μέσα Μαΐου έως τα μέσα Ιουλίου στο Βόρειο Ημισφαίριο, τη χρονική στιγμή όπου έχει επιτευχθεί η μέγιστη βιομάζα στο φυτό.

Η εγγενής αναπαραγωγή παρατηρήθηκε ότι πραγματοποιείται σε στάσιμα ύδατα και όχι σε ρέοντα καθώς σε κινούμενα ύδατα, απομακρύνεται η γύρη από τα άνθη και έτσι δεν μπορεί να επιτευχθεί η γονιμοποίηση (Ganie *et al.* 2016). Επίσης, αξίζει να σημειωθεί ότι στην εγγενή αναπαραγωγή οι σπόροι παίζουν σημαντικό ρόλο, όπως αναφέρεται και στην επόμενη ενότητα, στην καθιέρωση νέων γονοτύπων (Figuerola & Green 2002; Harwell & Orth 2002) και στην επανάκαμψη του πληθυσμού ύστερα από μειώσεις (Jarvis & Moore 2008). Η αγενής αναπαραγωγή επιτυγχάνεται με όργανα κλωνικού πολλαπλασιασμού, τα οποία περιλαμβάνουν τους βλαστοκονδύλους (από το ρίζωμα ή αξονικά), τα νεαρά κομβικά φυτά που παράγονται από το ρίζωμα ή από τους στόλωνες (μεριστωματικούς κλάδους) ή από τμήματα φρέσκου ή ενός χρόνου φυτού (Ganie *et al.* 2016).

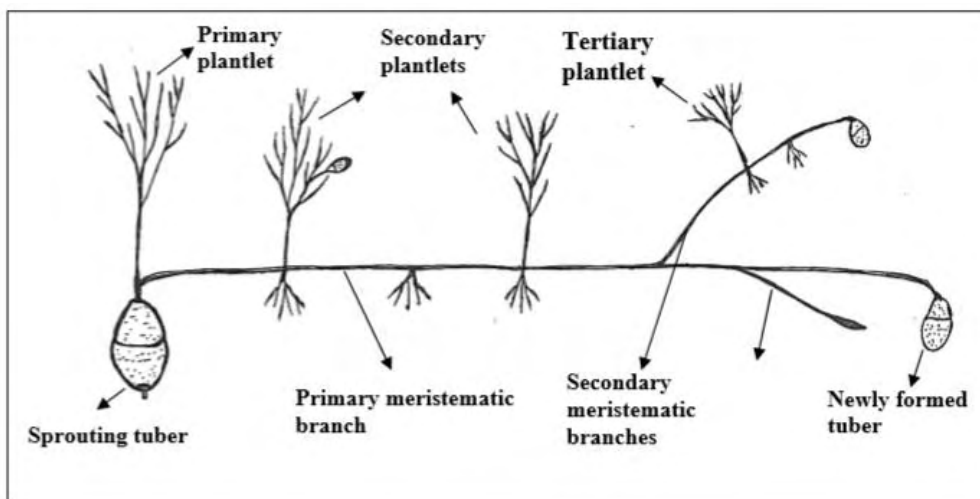


Εικόνα 13. Κλωνικός πολλαπλασιασμός μέσω ριζώματος με νέα θυγατρικά φυτά (ramets)
(Cornelissen *et al.* 2014).

Ο κλωνικός πολλαπλασιασμός συμβάλλει στο να προκύπτουν κλώνοι φυτών που αποτελούνται από ίδια φυσικά και φυσιολογικά θυγατρικά άτομα (ramets), ενωμένα μεταξύ τους και αυτό διευκολύνει το φυτό να αποικίσει και να αυξηθεί σε διαφορετικά περιβάλλοντα και υπό συνθήκες καταπόνησης (Roiloa & Retuerto 2007). Συνεπώς ο φυτικός οργανισμός μπορεί να επανακάμπτει και να επιβιώνει (Yu *et al.* 2008; Moola & Vasseur 2009).

Το *S. pectinata* ανάλογα με τον τύπο ενδιαιτήματος που βρίσκεται, εφαρμόζει μια διαφορετική αναπαραγωγική στρατηγική ή στρατηγικές (Ganie *et al.* 2016). Πιο συγκεκριμένα, σε περιβάλλον με ρέοντα ύδατα το φυτό αναπαράγεται αγενώς είτε μέσω του ριζώματος απ' όπου προκύπτουν τα νεαρά φυτά είτε μέσω των μεριστωματικών κλάδων, τα οποία επίσης παράγουν νεαρά φυτά (Ganie *et al.* 2008). Μάλιστα η αύξηση των νεαρών ατόμων που προκύπτουν από τους μεριστωματικούς κλάδους και τους στόλωνες γίνεται σε οριζόντια διάταξη ώστε να μπορεί να το φυτό να σταθεροποιηθεί σε τέτοιου τύπου περιβάλλον και να επιβιώσει (Grace 1993; Sosnova *et al.* 2010). Επιπρόσθετα σε ρέοντα ύδατα απουσιάζουν οι βλαστοκόνδυλοι ή υπάρχει μικρή παραγωγή, είτε επειδή αποκόπτονται είτε γιατί τραυματίζονται εξαιτίας της μηχανικής καταπόνησης των κινούμενων υδάτων (Ganie *et al.* 2008). Αντίθετα σε περιβάλλον με στάσιμα ύδατα το *S. pectinata* αναπαράγεται τόσο εγγενώς μέσω των καρπών όσο και αγενώς μέσω των βλαστοκονδύλων. Παραταύτα, φαίνεται

ότι το φυτό και σε αυτού του τύπου ενδιαιτήματα προτιμά να αναπαράγεται μέσω των βλαστοκονδύλων, καθώς γενικά δεν απαιτούν πολλούς πόρους. Να σημειωθεί ότι στην αγενή αναπαραγωγή, τα νεαρά φυτά που προκύπτουν από τους βλαστοκονδύλους, αυξάνονται με τη μορφή κάθετης διάταξης (Ganie *et al.* 2016).



Εικόνα 14. Αγενής αναπαραγωγή στο *S. pectinata* μέσω των βλαστοκονδύλων (Ganie *et al.* 2016).

Οι Ganie *et al.* (2016) επισήμαναν ότι οι διαφορές που παρατηρήθηκαν στα μορφολογικά και αναπαραγωγικά γνωρίσματα του *S. pectinata* όπως τα χαρακτηριστικά των καρπών και των ανθών, η κατανομή της ξηρής μάζας στα μέρη του φυτού και ο αριθμός των βλαστοκονδύλων σε κάθε θυγατρικό φυτό (gamet) σε διαφορετικές συνθήκες υδατικής ροής, οφείλεται στη φαινοτυπική πλαστικότητα του είδους και όχι στη γενετική του διαφοροποίηση. Από την εν λόγω μελέτη αποδείχθηκε ότι η ευρεία εξάπλωση του *S. pectinata* επιτυγχάνεται χάρη στις διαφορετικές αναπαραγωγικές στρατηγικές που εφαρμόζει το φυτό ανάλογα με τον τύπο ενδιαιτήματος στον οποίο βρίσκεται.

Ο κύκλος ζωής του εν λόγω φυτού αρχίζει με τη βλάστηση των βλαστοκονδύλων και των καρπών από το Μάρτιο μέχρι τις αρχές Απριλίου στο Νότιο Ημισφαίριο, παράγοντας τα νεαρά φυτά (Ganie *et al.* 2016). Σε ότι αφορά τη βλάστηση των βλαστοκονδύλων, η διαδικασία ξεκινάει πιο συγκεκριμένα από τα μέσα Φεβρουαρίου μέχρι τις αρχές Απριλίου, καθώς αυτή την περίοδο επικρατούν οι βέλτιστες θερμοκρασιακές συνθήκες των 20 έως 25 °C (Madsen & Adams 1988; Van Vijk 1989). Η παραγωγή των βλαστοκονδύλων αρχίζει τον Ιούνιο. Οι Ganie *et al.* (2016) παρατήρησαν ότι η βλάστηση των εν λόγω αναπαραγωγικών οργάνων αναστέλλεται

σε θερμοκρασία μικρότερη των 5 °C και μεγαλύτερη των 30 °C, ενώ η μείωση της βλάστησης διαπιστώνεται μετά τους 25 °C. Στο φυσικό περιβάλλον το χειμώνα οι βλαστοκόνδυλοι παραμένουν αδρανείς όταν η θερμοκρασία είναι μικρότερη από τους 5 °C. Δύο ακόμη παράγοντες που παίζουν σημαντικό ρόλο στη βλάστηση αυτών των αναπαραγωγικών οργάνων είναι το φως και η υγρασία. Το συνολικό ποσοστό βλάστησης είναι υψηλότερο σε εναλλασσόμενες συνθήκες φωτός και σκότους (12 ώρες φως και 12 ώρες σκοτάδι) απ' ό,τι σε συνεχείς συνθήκες σκότους (Ganie *et al.* 2016). Επίσης σε περιβάλλοντα όπου παρατηρείται έλλειψη υγρασίας, οι αναπαραγωγικοί πολλαπλασιαστές παραμένουν ανενεργοί (Spencer & Ksander 1992). Μάλιστα οι Ganie *et al.* (2016) τονίζουν ότι οι βλαστοκόνδυλοι του *S. pectinata* μπορούν και βλαστάνουν είτε παρουσία είτε απουσία του υποστρώματος.

Σε ότι αφορά τη βλάστηση των καρπών σε αυτό το αγγειόσπερμο οι Hay *et al.* (2008) και οι Xiao *et al.* (2010) αναφέρουν ότι η παρουσία φωτός και το θερμοκρασιακό εύρος των 20 – 25 °C ευνοεί τη βλάστησή τους. Επίσης, η ηλικία των καρπών έχει επίδραση σε αυτήν τη διεργασία, καθώς όσο μεγαλύτερη είναι η ηλικία του καρπού, τόσο μικρότερο είναι και το ποσοστό βλάστησης του (Ganie *et al.* 2016). Η γονιμοποίηση στο *S. pectinata* γίνεται από τη γύρη που μεταφέρεται κατά μήκος της επιφάνειας του νερού με τον αέρα και πραγματοποιείται από τα μέσα Ιουνίου έως τα μέσα Αυγούστου (Kantrud 1990).

1.4.3. Πληθυσμιακή γενετική

Για τους οργανισμούς του γλυκού νερού υπάρχουν βιογεωγραφικά εμπόδια όπως οι κατά μήκος υψηλές οροσειρές, οι έρημοι όπως και η ίδια τους η ανικανότητα να διασχίσουν τους ωκεανούς (Moyle & Cech 2004), με αποτέλεσμα την απομόνωσή τους (Abbasi *et al.* 2016). Αυτή η γεωγραφική απόσταση των πληθυσμών των υδρόβιων φυτών οδηγεί στη μείωση της γονιδιακής ροής άρα εν τέλει και στη γενετική τους απομόνωση (Hou & Lou 2011; Wu *et al.* 2016). Σε ότι αφορά το είδος *S. pectinata*, αποτελεί ένα από τα πιο γενετικά διαφοροποιημένα υφυδατικά μακρόφυτα (Sandsten *et al.* 2005). Το φυτό συνιστά τροφή για τα υδρόβια πτηνά (Triest *et al.* 2010) μέσω των οποίων γίνεται η διασπορά του είδους σε μεγάλες αποστάσεις (Abbasi *et al.* 2016). Ειδικότερα, η εγγενής αναπαραγωγή μέσω των σπορίων που καταναλώνονται από τα υδρόβια πτηνά, θεωρείται η πιο σημαντική για να επιτευχθεί αφενός η διασπορά σε μεγαλύτερη απόσταση και αφετέρου η μακροπρόθεσμη επιβίωση του είδους, ενώ η

αγενής αναπαραγωγή συμβάλλει στη διασπορά του φυτού σε μικρή απόσταση (Barrat-Segretain 1996). Οι Hongelbroek *et al.* (2002) αναφέρουν ότι στις περισσότερες περιπτώσεις μελέτης του *S. pectinata* υπάρχει μια συσχέτιση της γενετικής διαφοροποίησης του φυτού και των οδών μετανάστευσης των υδρόβιων πτηνών. Έχει επισημανθεί ακόμη ότι υπάρχει συσχέτιση μεταξύ της γενετικής δομής των πληθυσμών του είδους και των τύπων οικοτόπων στα οποία ευδοκίμει (Triest & Fenart 2013). Το *S. pectinata* συναντάται σε γλυκά αλλά και σε υφάλμυρα ύδατα, υπό ένα ευρύ φάσμα οικολογικών συνθηκών, επομένως οι διαφορετικές προσαρμογές πιθανόν να οδήγησαν σε αυτή την υψηλή γενετική διαφοροποίηση που παρατηρείται σε αυτό το είδος (Abbasi *et al.* 2017).

Τα μορφολογικά χαρακτηριστικά παρουσιάζουν διαφοροποιήσεις εντός του είδους συνεπώς δεν αποτελούν αξιόπιστους δείκτες για την μελέτη της πληθυσμιακής γενετικής του *S. pectinata* (Kaplan 2002). Μελέτη των Hollingsworth *et al.* (1996) έδειξε ότι η ροή γονιδίων μεταξύ των πληθυσμών *S. pectinata* του Ατλαντικού και της Βαλτικής Θάλασσας γίνεται κυρίως με σπόρους, για απόσταση μεγαλύτερη των 1000 km κατά μήκος των παράκτιων ενδιαιτημάτων. Επίσης, οι Mader *et al.* (1998) χρησιμοποιώντας τους δείκτες RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) απέδειξαν ότι όσο αυξάνεται η γεωγραφική απόσταση, τόσο αυξάνεται και η γενετική απομόνωση. Σε άλλη μελέτη των Nies και Reusch (2004), χρησιμοποιήθηκαν 9 μικροδορυφόροι από το *S. pectinata* και παρατηρήθηκε ότι υπάρχει μια εξελικτική απόκλιση και μειωμένη γονιδιακή ροή μεταξύ δύο τύπων οικοτόπων και συγκεκριμένα για πληθυσμούς του είδους που ευδοκίμουν στα υφάλμυρα ύδατα των λιμνοθαλασσών της Βαλτικής Θάλασσας έναντι αυτών στα γλυκά ύδατα της Κεντρικής Ευρώπης. Οι Abbasi *et al.* (2017) διαπίστωσαν ότι το μακρόφυτο αυτό έχει μικτό αναπαραγωγικό σύστημα και μεγάλη γενετική διαφοροποίηση λόγω γεωγραφικής απόστασης, η οποία μάλιστα είναι μεγαλύτερη για τα ενδιαιτήματα που βρίσκονται κατά μήκος των οροσειρών σε σχέση με αυτά στις εύκρατες περιοχές.

1.4.4. Η επίδραση της ακτινοβολίας στην οικοφυσιολογία του *Stuckenia pectinata*

Ο ευτροφισμός οδηγεί στη θολερότητα των υδάτων με αποτέλεσμα να αλλάζει η κατανομή της ακτινοβολίας στην υδάτινη στήλη αλλά και η ποσότητα που φτάνει στο ίζημα, καθιστώντας τη διαθεσιμότητα του φωτός πιο σημαντική από τα θρεπτικά του ιζήματος για τα φυτά (Hautier *et al.* 2009; Cao *et al.* 2011). Η μείωση της

διαθεσιμότητας φωτός οδηγεί με τη σειρά της στην αλλαγή της βενθικής βλάστησης σε ένα οικοσύστημα (Han & Cui 2016). Τα υφυδατικά μακρόφυτα θεωρούνται ως δείκτες των εύτροφων οικοσυστημάτων επειδή δείχνουν ευαισθησία στις αλλαγές της ποιότητας των υδάτων (Søndergaard *et al.* 2010). Πιο συγκεκριμένα, σε καθαρά ύδατα παρατηρείται η αφθονία των ευαίσθητων μακρόφυτων όπως το *Chara* spp. (Albertoni *et al.* 2014) μέχρις ότου αυξηθούν τα θρεπτικά και καταστεί εύτροφο το σύστημα με αποτέλεσμα να κυριαρχούν τα ανθεκτικά είδη στη θολερότητα των υδάτων όπως τα είδη *Potamogeton* spp., *Myriophyllum spicatum* και *Ceratophyllum demersum* (Han & Cui 2016).

Σε ό,τι αφορά το είδος *S. pectinata*, το φυτό συναντάται σε εύτροφα και υπερ-εύτροφα οικοσυστήματα με υψηλή θολερότητα υδάτων (Van den Berg *et al.* 1999; Albertoni *et al.* 2014). Οι Han & Cui (2016) κατέταξαν το εν λόγω φυτό στην κατηγορία βιοδεικτών του ευτροφισμού, το οποίο μάλιστα εφαρμόζει συγκεκριμένη στρατηγική προκειμένου να επιβιώσει υπό αυτές τις συνθήκες. Οι Bakker *et al.* (2010) αναφέρουν ότι το υφυδατικό μακρόφυτο επιμηκύνει τις δεσμίδες του στο ανώτερο υδατινό στρώμα υπό τις εν λόγω περιβαλλοντικές συνθήκες. Μάλιστα το *S. pectinata* διαθέτει μόνο υφυδατικά φύλλα (Shabnam *et al.* 2014) και για αυτό το λόγο η μέγιστη φωτοσυνθετική δραστηριότητα του φυτού παρατηρείται σε χαμηλή ένταση ακτινοβολίας (Jana & Chlouthary 1980). Οι Jana και Chlouthary (1980) μελετώντας την αναγωγική ικανότητα των χλωροπλαστών με την αντίδραση Hill στο *S. pectinata*, σε διαφορετικές εντάσεις ακτινοβολίας, διαπίστωσαν ότι αυξανόταν μέχρι τα 60 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ και από εκεί και πέρα μειωνόταν, ενώ θεωρείτο «αμελητέα» όπως ανέφεραν στα 100 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Επιπρόσθετη μελέτη της επίδρασης της ακτινοβολίας στη φωτοσυνθετική δραστηριότητα του εν λόγω υφυδατικού μακρόφυτου πραγματοποίησαν και οι Pilon & Santamaria (2002). Οι συγκεκριμένοι ερευνητές συμπέραναν ότι το φυτό είχε μεγαλύτερη απόδοση φωτοσύνθεσης στη χαμηλή ακτινοβολία (50 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), καθώς δεν ήταν ικανό να αξιοποιήσει αποτελεσματικά την περίσσεια ακτινοβολίας, οδηγώντας στη βλάβη των φωτοσυνθετικών χρωστικών. Επίσης οι Hootsman *et al.* (1996) διαπίστωσαν σε παρόμοια πειράματα ότι η μεγαλύτερη απόδοση της φωτοσύνθεσης παρατηρήθηκε στη χαμηλή ακτινοβολία των 50 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, η οποία μάλιστα μειωνόταν καθώς αυξανόταν η ένταση της ακτινοβολίας.

1.4.5. Η επίδραση της αλατότητας στην οικοφυσιολογία του *Stuckenia pectinata*

Το αγγειόσπερμο *S. pectinata* συναντάται σε αφθονία, όπως έχει προαναφερθεί, σε γλυκά αλλά και σε υφάλμυρα οικοσυστήματα. Οι Borgnis και Boyer (2015) μελέτησαν την ανοχή του *S. pectinata* σε τιμές αλατότητας 0, 5, 10 και 15. Τα αποτελέσματα της εν λόγω έρευνας έδειξαν ότι το φυτό παρουσίασε τετραπλάσια παραγωγή βιομάζας και δεκαπλάσια παραγωγή αριθμού βλαστών στις τιμές αλατότητας 0 και 5 και επιπρόσθετα παραγωγή της ρίζας σε σημαντικό βαθμό. Στην αλατότητα 10 το φυτό είχε διπλάσια παραγωγή βιομάζας και εξαπλάσια παραγωγή αριθμού βλαστών. Στην αλατότητα 15 το *S. pectinata* μπόρεσε να επιβιώσει, παρότι παρατηρήθηκε το φαινόμενο της γήρανσης, το οποίο όμως ακολούθησε και πάλι η ανάπτυξη του φυτού με τη βιομάζα να φτάνει στις αρχικές της τιμές. Οι Borgnis και Boyer (2015) επισήμαναν ότι το φυτό στις αλατότητες 0 και 5 παρουσίασε τη μέγιστη ανάπτυξη και ρυθμό αναπαραγωγής, ενώ στις αλατότητες 10 και 15 δεν υπήρξε ανθοφορία. Παρομοίως, οι Shields και Moore (2016) εξέτασαν την επίδραση της αλατότητας στο ρυθμό αύξησης του *S. pectinata* και διαπίστωσαν ότι το φυτό είχε το μεγαλύτερο ρυθμό αύξησης στην αλατότητα 0, ακολουθούσε η 5 και έπειτα η 10.

Οι Rodriguez-Gallego *et al.* (2015) αναφέρουν ότι το εύρος ανοχής του *S. pectinata* στην αλατότητα βρέθηκε από 0 έως 16,5. Οι Kondo *et al.* (2003) εντόπισαν το αγγειόσπερμο σε σημεία της λίμνης Obuchi (Ιαπωνία) όπου η αλατότητα κυμαινόταν από 4,2 μέχρι 20,1. Σε άλλη μελέτη των Van Wijck *et al.* (1994) διαπιστώθηκε ότι το εν λόγω μακρόφυτο αναπτύχθηκε επιτυχώς σε αλατότητα 0 έως 6, ενώ στην αλατότητα 9 παρατηρήθηκε μείωση της παραγωγής της βιομάζας. Ο Dhir (2015) αναφέρει ότι υπήρξε βελτίωση στην ανάπτυξη διαφόρων μακρόφυτων, συμπεριλαμβανομένου και του *S. pectinata*, σε εύρος αλατότητας περίπου 5 – 18. Επιπρόσθετα, οι Wang *et al.* (2007) σε πείραμα που πραγματοποίησαν για την επίδραση της αλατότητας στη φυσιολογία της φωτοσύνθεσης του *S. pectinata*, συμπέραναν ότι ο ρυθμός παραγωγής O₂ ήταν μεγαλύτερος στην αλατότητα 3,16, έπειτα στην 5,10 και 7,72, αντίθετα υπήρξε μείωση στην αλατότητα 10,07. Ο Kantrud (1990) ανέφερε ότι το εύρος ανοχής του *S. pectinata* κυμαίνεται σε εύρος μεγαλύτερο των 0,5 και μικρότερο των 30.

Το υπό εξέταση φυτό έχει ευρύαλα χαρακτηριστικά δηλαδή προσαρμόζεται σε ένα μεγάλο εύρος ανοχής στην αλατότητα, γεγονός που εξηγείται από το φαινόμενο της φαινοτυπικής πλαστικότητας (Kaplan 2002). Ο Kaplan (2002) επισήμανε ότι το *S.*

pectinata παρουσιάζει το φαινόμενο της φαινοτυπικής πλαστικότητας, γεγονός που το επιτρέπει να αλλάζει το χρώμα, τη μορφολογία, τα μήκος και το πλάτος του φύλλου όπως και τη διακλάδωσή του ανάλογα με τις περιβαλλοντικές συνθήκες.

1.5. Διαδραστικές και συσσωρευτικές επιδράσεις των πολλαπλών ανθρωπίνων παραγόντων καταπόνησης

Η ανθρώπινη δραστηριότητα έχει επηρεάσει τα φυσικά οικοσυστήματα με πολλαπλούς τρόπους, παρόλα αυτά η δράση των πολλαπλών παραγόντων καταπόνησης στις βιοκοινωνίες παραμένει άγνωστη (Crain *et al.* 2008). Παρατηρείται σημαντική μείωση της βιοποικιλότητας σε παγκόσμια κλίμακα ως αποτέλεσμα της αλληλεπίδρασης πολλαπλών παραγόντων καταπόνησης στα οικοσυστήματα (Brook *et al.* 2008), τόσο στα χερσαία όσο και στα υδάτινα (Vinebrooke *et al.* 2004). Ως γνωστόν, οι αβιοτικοί και βιοτικοί παράγοντες καταπόνησης μπορούν να δράσουν ανεξάρτητα, παρόλα αυτά παρατηρείται συχνά ότι αλληλεπιδρούν και παράγουν συνδυαστικές επιδράσεις, που προκαλούν «οικολογικές εκπλήξεις» (ecological surprises) καθότι οδηγούν σε ταχεία μείωση της βιοποικιλότητας και της λειτουργίας του οικοσυστήματος, οι οποίες μάλιστα είναι δύσκολο να προβλεφθούν (Folke *et al.* 2004; Darling *et al.* 2010). Τέτοιοι συνδυασμοί πολλαπλών παραγόντων καταπόνησης για παράδειγμα αποτελούν ο ευτροφισμός, η θαλασσοποίηση και οι συνθετικοί οργανικοί ρυπαντές (Charpin *et al.* 1993).

Υπάρχουν τρεις τύποι αλληλεπίδρασης (Breitburg & Riedel 2005): α) όταν δύο ή περισσότεροι παράγοντες καταπόνησης επιδρούν μαζί συνεργιστικά, δηλαδή η συνδυαστική επίδραση αυτών είναι μεγαλύτερη από το απλό άθροισμα των επιμέρους ατομικών επιδράσεων τους, β) όταν δύο ή περισσότεροι παράγοντες καταπόνησης επιδρούν μαζί ανταγωνιστικά, δηλαδή η συνδυαστική επίδραση αυτών είναι μικρότερη από το απλό άθροισμα των επιμέρους ατομικών επιδράσεων τους και γ) όταν δύο ή περισσότεροι παράγοντες καταπόνησης επιδρούν μαζί προσθετικά, δηλαδή η συνδυαστική επίδραση αυτών είναι ίση με το απλό άθροισμα των επιμέρους ατομικών επιδράσεων τους. Η πολλαπλότητα των περιβαλλοντικών παραγόντων καταπόνησης τείνει να αυξάνεται όλο και περισσότερο, συνεπώς είναι απαραίτητη η κατανόηση της αλληλεπίδρασης αυτών, ώστε να πραγματοποιείται καλύτερη πρόβλεψη των αποκρίσεών τους σε ένα συνεχές μεταβαλλόμενο περιβάλλον (Vinebrooke *et al.* 2004).

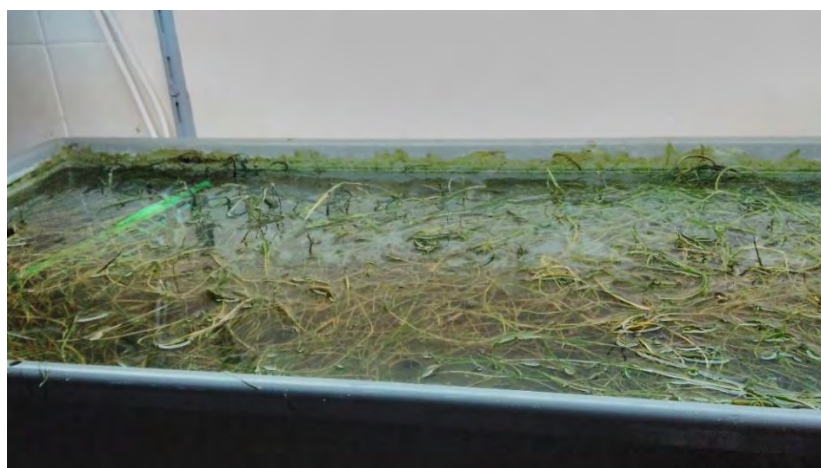
1.6. Σκοπός της εργασίας

Σκοπός της εν λόγω εργασίας ήταν η μελέτη της επίδρασης της ακτινοβολίας και της αλατότητας κατά μόνας και συνδυαστικά στην αύξηση και στη φωτοσυνθετική λειτουργία του *S. pectinata*, το οποίο είχε εγκλιματισθεί σε χαμηλή ακτινοβολία και αλατότητα στο εργαστήριο, ώστε να κατανοηθεί η υψηλή αφθονία του συγκεκριμένου μακρόφυτου στα γλυκά και υφάλμυρα εύτροφα (υψηλής θολερότητας) ύδατα της ευρύτερη περιοχής.

2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

2.1. Καλλιέργεια, συλλογή και εγκλιματισμός του φυτού στο εργαστήριο

Το φυτό συλλέχθηκε από τη λίμνη – λιμνοθάλασσα Βιστωνίδα και καλλιεργήθηκε για δύο χρόνια στο εργαστήριο υδατοκαλλιέργειας του ΙΝΑΛΕ (Εικ. 15), σε γλυκό νερό και σε συνθήκες χαμηλής ακτινοβολίας ($30 \mu\text{mol}$ φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Για το πείραμα συλλέχθηκαν τυχαία 24 κλάδοι, οι οποίοι τοποθετήθηκαν αρχικά σε ενυδρεία των 5 L με εύτροφο θρεπτικό μέσο στο θάλαμο καλλιέργειας σταθερής θερμοκρασίας ($21\text{-}22^\circ\text{C}$) και φωτισμού ($60 \mu\text{mol}$ φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 14 ώρες φως το 24ωρο) προκειμένου να επιτευχθεί ένας προ-εγκλιματισμός στις πειραματικές συνθήκες. Η συγκέντρωση των θρεπτικών αλάτων ήταν $\text{N-NO}_3 = 60 \mu\text{mol/l}$ και $\text{P-PO}_4 = 4 \mu\text{mol/l}$. Οι τιμές αλατότητας στα ενυδρεία αυξάνονταν σταδιακά από 4 έως 19 για τα άτομα που προορίζονταν για τις υψηλές συνθήκες αλατότητας στο πείραμα, ώστε να αποφευχθεί το οσμωτικό σοκ. Η διαδικασία του προ-εγκλιματισμού διήρκησε 14 ημέρες (περίπου 1 βαθμός αλατότητας/ημέρα).



Εικόνα 15. Η καλλιέργεια του είδους *Stuckenia pectinata* στο εργαστήριο υδατοκαλλιεργειών του ΙΝΑΛΕ.

2.2. Δείγματα

Από το φυτό κόπηκαν 24 κορυφαία τμήματα από τα πιο νεαρά άτομα, στο 1^ο με 2^ο γόνατο από την κορυφή, καθώς το είδος αυτό έχει κορυφαίο μερίστωμα και δύναται η αύξηση να επιτευχθεί και από τους κόμβους των κορυφαίων μεριστωματικών κλάδων (Ganie *et al.* 2016).

2.3. Προετοιμασία του θρεπτικού μέσου

Στο πείραμα χρησιμοποιήθηκαν συγκεκριμένες συγκεντρώσεις αζώτου και φωσφόρου όπως παρουσιάζεται αναλυτικά παρακάτω:

Εύτροφο διάλυμα

60 $\mu\text{mol/l}$ N + 4 $\mu\text{mol/l}$ P

Πίνακας 1. Υπολογισμός συγκέντρωσης των θρεπτικών αλάτων του μέσου καλλιέργειας.

Συγκέντρωση Θρεπτικών	
Άζωτο 60 $\mu\text{mol/l}$ (τελική συγκέντρωση)	Φώσφορος 4 $\mu\text{mol/l}$ (τελική συγκέντρωση)
NaNO ₃ - MB = 85 1 mol = 85 g 1 μmol = 85 10^{-6} g 60 μmol = 51 10^{-4} g	H ₂ KO ₄ P - MB = 136.09 1 mol = 136,09 g 1 μmol = 136,09 10^{-6} g 4 μmol = 544,36 10^{-6} g
1000 ml \rightarrow 51 10^{-4} g 200 ml \rightarrow 102 10^{-5} g ή 0,00102 g	1000 ml \rightarrow 544,36 10^{-6} g 200 ml \rightarrow 1088,72 10^{-4} g ή 0,108872 g

2.4. Πειραματική διαδικασία

Για το πείραμα χρησιμοποιήθηκαν 24 γυάλινα δοχεία (μπολ) των 200 ml για τα 24 άτομα που επιλέχθηκαν τυχαία (Εικ. 16). Η αλλαγή του θρεπτικού μέσου πραγματοποιείται σε καθημερινή βάση κατά τη διάρκεια του πειράματος. Οι συνθήκες (conditions) στο πείραμα ήταν συνολικά τέσσερις (4), δηλαδή C1: 9 αλατότητα και 50 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, C2: 19 αλατότητα και 50 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, C3: 9 αλατότητα και 200 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ και C4: 19 αλατότητα και 200 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Η θερμοκρασία του θαλάμου ρυθμίστηκε στους 24 – 26 °C και 14 ώρες η φωτοπερίοδος το 24ωρο. Σε κάθε συνθήκη υπήρχαν 6 άτομα (replicates) του φυτού. Το πείραμα διήρκεσε 10 ημέρες και οι μετρήσεις φθορισμού της χλωροφύλλης

πραγματοποιήθηκαν την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος ενώ ο προσδιορισμός των φωτοσυνθετικών χρωστικών έγινε μετά τη λήξη του πειράματος.



Εικόνα 16. Πειραματική διάταξη στις τέσσερις (4) συνθήκες (από αριστερά προς τα δεξιά: C1: αλατότητα 9 και 50 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, C2: αλατότητα 19 και 50 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, C3: αλατότητα 9 και 200 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, C4: αλατότητα 19 και 200 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

2.5. Μέτρηση του ρυθμού αύξησης

Την 1^η, 5^η, 8^η και 10^η μέρα του πειράματος μετρήθηκε το νωπό βάρος όλων των ατόμων του είδους *S. pectinata* με ζυγό ακριβείας και υπολογίστηκε ο ρυθμός αύξησης (g ημέρα⁻¹) για κάθε άτομο ξεχωριστά σύμφωνα με τον παρακάτω τύπο:

Ρυθμός Αύξησης (g ημέρα⁻¹) = (Τελικό νωπό βάρος - Αρχικό νωπό βάρος) / ημέρες πειράματος

2.6. Φυσιολογική μελέτη

2.6.1. Φωτοσυνθετικές χρωστικές

Για τον ποσοτικό προσδιορισμό των φωτοσυνθετικών χρωστικών χρησιμοποιήθηκαν τα φύλλα στα οποία γίνονταν οι μετρήσεις με τα δύο φθορισμόμετρα. Τα φύλλα αρχικά ζυγίστηκαν και έπειτα κόπηκαν σε μικρά κομματάκια σε ένα γουδί πορσελάνης, μαζί με μικρή ποσότητα καθαρής άμμου για τη λειοτρίβηση του φυτικού ιστού. Τα φύλλα εκχυλίστηκαν με ακετόνη 90% και μεταγγίστηκαν σε σωλήνες φυγοκέντρου. Η ακετόνη επιλέγεται επειδή γίνεται καλή ανάμιξη με το νερό των κυττάρων και δεν δημιουργείται γαλάκτωμα. Η φυγοκέντρηση πραγματοποιήθηκε για 10 λεπτά στις 1500 στροφές. Έπειτα, το διαυγές πράσινο υπερκείμενο χρησιμοποιήθηκε ως δείγμα για τη φασματοφωτομέτρηση, ενώ το ίζημα απορρίφθηκε και τα υπερκείμενα μεταγγίστηκαν σε ογκομετρικούς σωλήνες, όπου και καταγράφηκε ο όγκος τους. Τα δείγματα φωτομετρήθηκαν στα 664, 647 και 750 nm. Για τις μετρήσεις των δειγμάτων

χρησιμοποιήθηκε το φασματοφωτόμετρο τύπου UV-1800 Shimadzu (Εικ. 17). Ο προσδιορισμός των φωτοσυνθετικών χρωστικών (χλωροφύλλη *a* και *b*) έγινε σύμφωνα με τις παρακάτω εξισώσεις (Granger & Izumi 2001):

$$\text{Chl } a \text{ (}\mu\text{g ml}^{-1}\text{)} = 11.93 E_{664} - 1.93 E_{647}$$

$$\text{Chl } b \text{ (}\mu\text{g ml}^{-1}\text{)} = 20.36 E_{647} - 4.68 E_{664}$$

Η απορρόφηση στα 750 nm οφείλεται σε σκεδασμό και όχι στις φωτοσυνθετικές χρωστικές, γι' αυτό το λόγο και η τιμή αυτή αφαιρέθηκε από τις μετρήσεις. Τέλος, έγινε αναγωγή σε mg χρωστικής/g φύλλου και με βάση τις συγκεντρώσεις των χλωροφυλλών *a* και *b* υπολογίσθηκαν οι λόγοι Chl *a/b* για τις τέσσερις συνθήκες του πειράματος.



Εικόνα 17. Φασματοφωτόμετρο UV-1800 Shimadzu (Πηγή: americanlaboratorytrading.com).

2.6.2. Φθορισμός της χλωροφύλλης

2.6.2.1. Θεωρητικό υπόβαθρο

Η ενέργεια που απορροφάται από τα μόρια της χλωροφύλλης διοχετεύεται: (i) ως φωτοχημικό έργο (photochemistry), (ii) αποσβένεται ως θερμότητα (heat dissipation) ή (iii) επανεκπέμπεται ως ακτινοβολία η οποία καλείται φθορισμός (fluorescence). Οι τρεις αυτές διαδικασίες λειτουργούν ανταγωνιστικά μεταξύ τους (Murchie & Lawson 2013). Παρότι ο φθορισμός αποτελεί μόνο το 5 με 10 % της απορροφούμενης ενέργειας (Porcar-Castell *et al.* 2014), η έντασή του όπως αναφέρουν οι Duysens και Sweers (1963) «είναι αντιστρόφως ανάλογη εκείνης της ενέργειας που χρησιμοποιείται για φωτοσύνθεση (φαινόμενο οξειδοαναγωγής)». Σε θερμοκρασία δωματίου, οι αλλαγές στο φθορισμό προέρχονται από το φωτοσύστημα II (PSII) ενώ αγνοούνται οι εκπομπές από το φωτοσύστημα I (PSI) εξαιτίας της μη σημαντικής συμβολής του σήματος κάτω από τα 700 nm (Pfündel 1998). Ο φθορισμός αποτελεί μία απλή, μη καταστρεπτική και

φθηνή μέθοδο, η οποία δίνει χρήσιμες πληροφορίες για τη φωτοσυνθετική λειτουργία του φυτού (Kalaji *et al.* 2016). Μάλιστα οι Kautsky *et al.* (1960) ήταν οι πρώτοι που παρατήρησαν αλλαγές στο φθορισμό όταν μετέφεραν τα φυτά από το σκοτάδι στο φως και απέδωσαν τη γρήγορη αύξηση του φθορισμού στην αναγωγή των ηλεκτρονιακών υποδοχέων. Για τη μέτρηση του φθορισμού της χλωροφύλλης χρησιμοποιούνται όργανα, τα οποία διακρίνονται σε δύο κατηγορίες: (i) τα φθορισμόμετρα ρυθμιζόμενου παλμού και (ii) τα φθορισμόμετρα συνεχούς διέγερσης, τα οποία στηρίζονται σε διαφορετικά πρωτόκολλα λειτουργίας.

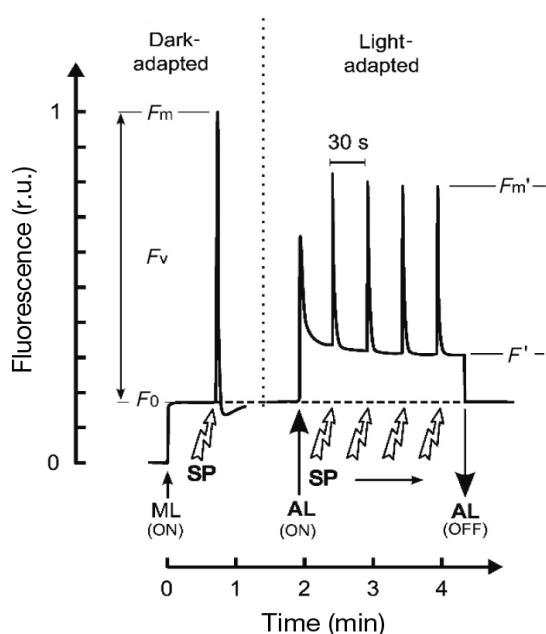
2.6.2.2. Φθορισμόμετρα ρυθμιζόμενου παλμού



Εικόνα 18. Υποβρύχιο φθορισμόμετρο (Underwater Diving-PAM, Walz, GmbH, Effeltrich, Germany, Πηγή: www.walz.com).

Τα φθορισμόμετρα ρυθμιζόμενου παλμού (pulse amplitude modulated-PAM fluorometers) έχουν την ικανότητα διαχωρισμού της ακτινικής πηγής φωτός (AL-actinic light) και μιας χαμηλής έντασης ακτινοβολία (ML-measuring light) (Kalaji *et al.* 2014). Το PAM διαθέτει ένα ανιχνευτή που καταγράφει οποιαδήποτε αλλαγή στο φθορισμό, η οποία οφείλεται στην ML και όχι στην AL (Kalaji *et al.* 2014). Η ρυθμιζόμενη πηγή φωτός εκπέμπει λάμπειες των 1 – 3 μs οι οποίες είναι κόκκινες ή λευκές (Kalaji *et al.* 2014). Η συχνότητά τους μπορεί να κυμαίνεται από 100 έως 20.000 Hz (Kalaji *et al.* 2014). Στην κατηγορία αυτή ανήκει και στο υποβρύχιο φθορισμόμετρο (Underwater Diving-PAM, Walz, GmbH, Effeltrich, Germany) (Εικ. 18) το οποίο χρησιμοποιείται ευρέως για την *in situ* μελέτη της φωτοσύνθεσης σε υδρόβια φυτά, όπως μακροφύκη, θαλάσσια λιβάδια και κοράλλια, σε βάθος έως 50 μέτρων. Το Diving-PAM συνιστά μία μη – καταστρεπτική για το φυτό μέθοδο μέτρησης του φθορισμού της χλωροφύλλης *a*, ώστε να προσδιοριστούν οι αλλαγές που συμβαίνουν στο φωτοσύστημα II (Howe *et al.* 2017). Μάλιστα αποτελεί χρήσιμο εργαλείο βιοπαρακολούθησης της καταπόνησης στα φυτά (Jones *et al.* 2003; Seery & Ralph 2010). Πιο συγκεκριμένα, το Diving-PAM διαθέτει τρεις διαφορετικές πηγές φωτός με

σκοπό την εκτίμηση της λειτουργίας της φωτοσυνθετικής μηχανής (Εικ. 19) (Malapascua *et al.* 2014). Αρχικά, το φυτικό υλικό τοποθετείται στο σκοτάδι για 15 λεπτά (dark adaptation) ώστε όλα τα ενεργά κέντρα να είναι «ανοιχτά» (Q_A σε οξειδωμένη μορφή) (Celis-Pla *et al.* 2014). Έπειτα το δείγμα φωτίζεται με χαμηλή ένταση φωτός ($ML < 0.5 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), η οποία προκαλεί την εκπομπή φθορισμού F_0 αλλά δεν μπορεί να εγείρει τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης (Malapascua *et al.* 2014).



Εικόνα 19. Μεθοδολογία φθορισμού χλωροφύλλης στο Diving-PAM (Malapascua *et al.* 2014).

Η δεύτερη πηγή φωτός λέγεται φως κορένουσας έντασης (saturating pulse – SP $> 10.000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), με την οποία κλείνουν όλα τα ενεργά κέντρα (αναγωγή όλων των Q_A), ανυψώνοντας την τιμή του φθορισμού στο μέγιστο (F_m). Με αυτό τον τρόπο αξιολογείται η μέγιστη φωτοσυνθετική δραστηριότητα του φωτοσυστήματος II (PSII). Η διαφορά $F_m - F_0$, το F_v καλείται μεταβλητός φθορισμός. Η τρίτη είναι η ακτινική πηγή φωτός (actinic light – AL) όπου γίνεται σε συνθήκες φωτός για το φυτικό υλικό (light - adapted) και οι τιμές του φθορισμού πέφτουν στο F_t . Ανά τακτά χρονικά διαστήματα επαναλαμβάνεται το SP, με συνέπεια η τιμή του φθορισμού να παίρνει τη τιμή F_m' , η οποία είναι μικρότερη από τη F_m και ένα ελάχιστο φθορισμό F' μεγαλύτερο από τον F_0 , διότι όση ώρα φωτίζεται ο ιστός, ενεργοποιούνται οι μηχανισμοί μη-φωτοχημικής απόσβεσης (non – photochemical processes) και η γραμμική ροή ηλεκτρονίων (Maxwell & Johnson 2000).

Από τις μετρήσεις του F_0 και F_m έπειτα από τη συσκότιση, υπολογίζεται η παράμετρος της μέγιστης φωτονιακής απόδοσης (maximum quantum yield) η οποία δείχνει τον αριθμό των απορροφούμενων φωτονίων (Mehta *et al.* 2010) και δίνεται από τον τύπο: $F_v/F_m = F_m - F_0 / F_m$ (Celis-Pla *et al.* 2014). Η F_v/F_m κυμαίνεται υπό βέλτιστες συνθήκες από 0.83 – 0.84 για τα C_3 φυτά, 0.78 για τα C_4 φυτά (Pfündel 1998) και χαμηλότερες τιμές για τα φύκη (Kalaji *et al.* 2014). Όταν τα φυτά υπόκεινται σε διάφορες καταπονήσεις, παρατηρείται μείωση των τιμών της μέγιστης φωτονιακής απόδοσης (Demetriou *et al.* 2007; Kalaji *et al.* 2012). Σε συνθήκες φωτός υπολογίζεται η παράμετρος της ενεργούς φωτονιακής απόδοσης (effective quantum yield) η οποία δίνεται από τον τύπο: $\Delta F/F_m' = F_m' - F' / F_m'$ (Malapascua *et al.* 2014). Η ενεργός φωτονιακή απόδοση υποδεικνύει εκείνο το ποσοστό ενέργειας που χρησιμοποιείται για την παραγωγή φωτοχημικού έργου (Howe *et al.* 2017) και λαμβάνει τιμές που κυμαίνονται μεταξύ 0 και των τιμών της μέγιστης φωτονιακής απόδοσης (Kalaji *et al.* 2014). Ειδικότερα, σε βέλτιστες συνθήκες για τα C_3 φυτά η $\Delta F/F_m'$ κυμαίνεται μεταξύ 0.83 – 0.85, για τα C_4 φυτά 0.78 ενώ για τα φύκη παρατηρούνται τιμές κάτω από 0.7 (Trissl & Wilhem 1993; Pfündel 1998). Η ενεργός φωτονιακή απόδοση θεωρείται πιο ευαίσθητος δείκτης καταπόνησης από την μέγιστη φωτονιακή απόδοση (Genty *et al.* 1989). Μία τρίτη παράμετρος που υπολογίζεται με τη χρήση του Diving-PAM είναι η μη – φωτοχημική απόσβεση (non – photochemical quenching - NPQ), η οποία δείχνει το μηχανισμό φωτοπροστασίας του φυτού και δίνεται από τον τύπο: $NPQ = F_m - F_m' / F_m'$ (Celis-Pla *et al.* 2014).

2.6.2.3. Φθορισμόμετρα συνεχούς διέγερσης

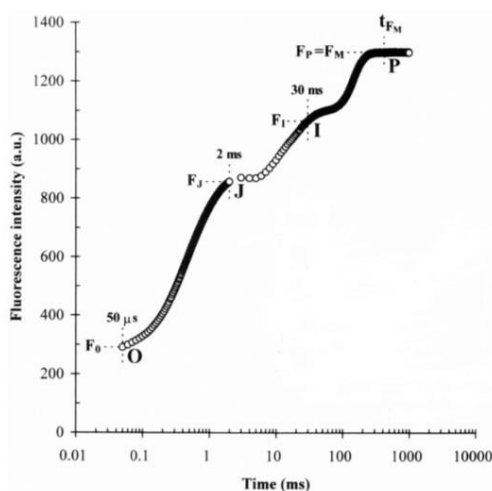


Στα φθορισμόμετρα συνεχούς διέγερσης ανήκει το Handy PEA (Hansatech Instruments Ltd, King' Lynn, Norfolk, UK) που χρησιμοποιήθηκε στην παρούσα εργασία, το οποίο διαθέτει μία πηγή ακτινικού φωτός που έχει το ρόλο του ML με ένταση 0-3000 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, με μέγιστο εκπομπής στα 650nm (κόκκινο). Το όργανο αποτελείται από μία κονσόλα και μία κεφαλή και έχει τη δυνατότητα λήψης πληροφοριών σχετικά με τον πάγιο φθορισμό F_0 και για το μέγιστο F_m χρησιμοποιώντας τρεις φωτοδιόδους στην κεφαλή του οργάνου τύπου LED, οι οποίες αναβοσβήνουν με ταχύ ρυθμό (Strasser &

Govindjee 1991). Επίσης, χρησιμοποιούνται ειδικά «μανταλάκια» (leaf clips) τα οποία προσαρμύζονται στην περιοχή της κεφαλής και διαθέτουν ειδικό κλείστρο που επιτρέπει ή όχι την διέλευση του φωτός. Μάλιστα στα σύγχρονα PEA φθορισμόμετρα, ο χρόνος που χρειάζεται για να προσδιορισθεί το F_0 είναι 10 – 20 μs για ένταση ακτινοβολίας $< 10.000 \mu\text{mol φωτονίων m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Schansker *et al.* 2006). Ακόμη, η απουσία του ML στο Handy PEA δίνει το πλεονέκτημα μιας πιο ακριβούς μέτρησης του F_0 σε σχέση με το PAM, καθώς ανάμεσα από τις λάμπες των LEDs υπάρχει πραγματική συσκότιση (Kalaji *et al.* 2014).

2.6.2.3.1. JIP test

Έχει παρατηρηθεί ότι μετά από πλήρη συσκότιση και μετέπειτα έκθεση στο φως ενός φωτοσυνθετικού ιστού, συμβαίνει μία ταχεία αύξηση του φθορισμού από μία χαμηλή τιμή (F_0 ή O) σε μία μέγιστη τιμή (F_m ή P) με την εφαρμογή κορένουσας ακτινοβολίας (Strasser *et al.* 1995). Η ταχεία άνοδος του φθορισμού της χλωροφύλλης αποτυπώνεται γραφικά με την τριφασική OJIP καμπύλη (χρόνος σε λογαριθμική κλίμακα) (Εικ. 20) που απεικονίζει την κατάσταση στην οποία βρίσκεται η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων (Kalaji *et al.* 2014). Οι διαφορετικές φάσεις επάνω στην καμπύλη (OJ, JI, IP) δίνουν πληροφορίες για την αναγωγή σε κάθε τμήμα της οξειδοαναγωγικής αλυσίδας (Schansker *et al.* 2006). Πιο συγκεκριμένα, η φάση OJ υποδεικνύει την αναγωγή του πρωτογενούς δέκτη ηλεκτρονίων Q_A και του δευτερογενούς δέκτη ηλεκτρονίων Q_B στο PSII, η φάση JI δείχνει την αναγωγή της πλαστοκινόνης (PQ-pool) και η φάση IP την αναγωγή της πλευράς του δέκτη στο PSI (Schansker *et al.* 2006).



Εικόνα 20. Τριφασική OJIP καμπύλη (Strasser *et al.* 1995).

Η ανάλυση της τριφασικής OJIP καμπύλης γίνεται με το JIP test, το οποίο στηρίζεται στη θεωρία των ροών ενέργειας που οδηγεί στη χρήση αλγεβρικών εξισώσεων, για να εκφραστεί η ισορροπία μεταξύ της συνολικής ενέργειας εισροής και εκροής για κάθε σύστημα χρωστικής (Strasser *et al.* 2004). Από το JIP test προκύπτουν συγκεκριμένες παράμετροι οι οποίες παρατίθενται παρακάτω (Strasser *et al.* 2004; Tsimilli – Michael & Strasser 2008; Kalaji *et al.* 2011; Wang *et al.* 2011; Brestic *et al.* 2012):

Χαρακτηριστικά σημεία της OJIP καμπύλης

- F_0 : ο πάγιος φθορισμός όταν όλα τα ενεργά κέντρα του PSII είναι οξειδωμένα στο σημείο O (η τιμή του φθορισμού στα 20 μ s).
- $F_{300\mu s}$: η τιμή του φθορισμού στα 300 μ s (σημείο K).
- F_J : η τιμή του φθορισμού στα 2 ms (σημείο J).
- F_I : η τιμή του φθορισμού στα 30 ms (σημείο I).
- F_m : η μέγιστη τιμή του φθορισμού όταν όλα τα ενεργά κέντρα του PSII είναι ανηγμένα (σημείο P).
- Area: συμπληρωματική επιφάνεια μεταξύ της OJIP καμπύλης και της παράλληλης στον άξονα του χρόνου που τέμνει τον y στο σημείο $F = F_m$.

Παράμετροι που προκύπτουν από τα αρχικά δεδομένα

- $V_K = (F_{300\mu s} - F_0) / (F_m - F_0)$: ο σχετικός φθορισμός στο σημείο K.
- $V_J = (F_J - F_0) / (F_m - F_0)$: ο σχετικός φθορισμός στο σημείο J.
- $V_I = (F_I - F_0) / (F_m - F_0)$: ο σχετικός φθορισμός στο σημείο I.
- V_K/V_J : ο λόγος που σχετίζεται με την άνοδο του φθορισμού στο σημείο K και συνδέεται με την ύπαρξη καταπονητικών συνθηκών οι οποίες αδρανοποιούν το σύμπλοκο έκλυσης οξυγόνου.
- $M_0 = 4(F_{300\mu s} - F_0) / (F_m - F_0)$: η αρχική κλίση της καμπύλης που σχετίζεται με το ρυθμό αναγωγής των πρωταρχικών υποδοχέων ηλεκτρονίων.
- $S_m = \text{Area} / (F_m - F_0)$: κανονικοποιημένη συμπληρωματική επιφάνεια μεταξύ της OJIP καμπύλης και της παράλληλης στον άξονα του χρόνου που τέμνει τον y στο σημείο $F = F_m$ που σχετίζεται με το συνολικό απόθεμα των ενδιάμεσων φορέων ηλεκτρονίων.
- $N = S_m \cdot M_0 / V_J$: πόσες φορές η Q_A έχει αναχθεί σε Q_A^- μέχρι να φτάσει στο μέγιστο φθορισμό F_m .

- $\Delta V/\Delta t_0 = \{[\Delta F/(F_m-F_0)]/\Delta t\}_0 = [\Delta(Q_A/Q_{Atotal})/\Delta t]_0$: ο ρυθμός συσσώρευσης των κλειστών κέντρων αντίδρασης.
- $RC/ABS = (F_v/F_m) \cdot (V_J/M_0)$: η πυκνότητα των ενεργών κέντρων στο PSII.

Ειδικές ροές ενέργειας ανά ενεργό κέντρο

- $ABS/RC = (M_0/V_J) \cdot F_m/(F_m-F_0)$: απορρόφηση ανά ενεργό κέντρο.
- $TR_0/RC = M_0/V_J$: σύλληψη ενέργειας ανά ενεργό κέντρο.
- $ET_0/RC = M_0-M_0/V_J$: ροή ηλεκτρονίων ανά ενεργό κέντρο.
- $DI_0/RC = (ABS/RC) - (TR_0/RC)$: αποβολή θερμότητας ανά ενεργό κέντρο.

Κβαντικές αποδόσεις ή λόγοι ενεργειακών ροών

- ϕ_{P_0} ή $TR_0/ABS = 1-F_0/F_m$: η κβαντική απόδοση παγίδευσης του φωτός/πιθανότητα σύλληψης ενός απορροφούμενου φωτονίου (= F_v/F_m).
- ψ_{E_0} ή $ET_0/TR_0 = 1-V_J = (F_m-F_I)/(F_m-F_0)$: η απόδοση μετατροπής της συλληφθείσας ενέργειας στο PSII σε ροή ηλεκτρονίων.
- ϕ_{E_0} ή $ET_0/ABS = \phi_{P_0} \cdot \psi_{E_0} = 1-F_I/F_m$: η κβαντική απόδοση ροής ηλεκτρονίων από το PSII στους ενδιάμεσους φορείς.
- $\phi_{D_0} = 1 - \phi_{P_0} = F_0/F_m$: η κβαντική απόδοση της αποβολής θερμότητας.
- ϕ_{R_0} ή $RE/ABS = \phi_{P_0} \cdot \psi_{E_0} \cdot \delta R_0 = 1-F_I/F_m$: η κβαντική απόδοση της αναγωγής των τελικών υποδοχέων ηλεκτρονίων του PSI.
- δR_0 ή $RE/ET_0 = (1-V_I)/(1-V_J) = (F_m-F_I)/(F_m-F_0)$: η απόδοση της μεταφοράς ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς στους τελικούς υποδοχείς του PSI.

Παράμετροι που σχετίζονται με το PSI

- $1-V_I$: αφορά το συνολικό απόθεμα των ενεργών κέντρων του PSI.
- $1/V_I$: αφορά το απόθεμα των τελικών υποδοχέων ηλεκτρονίων στο PSI.
- K_I : υπολογίζεται γραφικά μετά από διπλή κανονικοποίηση των τιμών φθορισμού ως προς το F_I και F_m και ισούται με το χρόνο που απαιτείται για την αναγωγή του 50% του αποθέματος των ενεργών κέντρων του PSI.

Δείκτες φωτοσυνθετικής απόδοσης

- $PI_{ABS} = (RC/ABS) \cdot [\phi_{P_0}/(1-\phi_{P_0})] \cdot [\psi_{E_0}/(1-\psi_{E_0})]$: δείκτης φωτοσυνθετικής απόδοσης με βάση την απορρόφηση.

- $PI_{total} = (RC/ABS) \cdot [\phi_{P0}/(1-\phi_{P0})] \cdot [\psi_{E0}/(1-\psi_{E0})] \cdot [\delta R_0/(1-\delta R_0)]$: δείκτης συνολικής απόδοσης της φωτοσύνθεσης που συμπεριλαμβάνει και την αναγωγή των τελικών υποδοχέων του PSI.

Γενικά συνίσταται η χρήση των PAM για αναλύσεις απόσβεσης και των Handy PEA φθορισμομέτρων για την ανάλυση του JIP test και μάλιστα η χρήση και των δύο φθορισμομέτρων επιφέρει το καλύτερο αποτέλεσμα καθότι προκύπτει μία σφαιρική εικόνα της κατάστασης (Kalaji *et al.* 2014).

2.6.2.3.2. Παραδοχές στις οποίες στηρίζεται το JIP test

Παρακάτω παρατίθενται οι υποθέσεις στις οποίες βασίζεται το JIP test όπως αναφέρουν οι Stirbet και Govindjee (2011):

1. Ο φθορισμός που προέρχεται από το PSI είναι σταθερός και η συμβολή του στο συνολικό φθορισμό θεωρείται αμελητέα σε θερμοκρασία δωματίου.
2. Οι μονάδες του PSII θεωρούνται ομοιογενείς και ενεργές.
3. Ένα κέντρο στο PSII παρουσιάζει τον ελάχιστο φθορισμό όταν είναι ανοιχτό (οξειδωμένη Q_A) και ένα κέντρο παρουσιάζει το μέγιστο φθορισμό όταν είναι κλειστό (ανηγμένη Q_A).
4. Οι φωτοσυλλεκτικές κεραίες θεωρούνται ως ομοιογενή σύμπλοκα χλωροφύλλης που υπάρχουν σε κάθε ενεργό κέντρο (δεν λαμβάνεται υπόψη η οργάνωση των πρωτεϊνών στις φωτοσυλλεκτικές κεραίες).
5. Τα ενεργά κέντρα των PSII θεωρούνται ότι είναι ανεξάρτητα και δεν συνδέονται μεταξύ τους.
6. Η μετάβαση από το σημείο O στο σημείο P θεωρείται τόσο γρήγορη ώστε να μην επηρεάζεται η φυσιολογική κατάσταση του δείγματος.
7. Σε δείγματα που έχουν προ-συσκοτισθεί, η Q_A και η δεξαμενή των PQ θεωρείται ότι βρίσκονται στην οξειδωμένη τους μορφή.
8. Θεωρείται ότι όταν εφαρμόζεται η λάμψη κορεσμού, όλα τα ενεργά κέντρα των PSII κλείνουν. Επομένως, στο τέλος όταν μετράται το F_m στην τριφασική OJIP καμπύλη όλες οι Q_A έχουν αναχθεί, στα ενεργά κέντρα των PSII.
9. Για να υπολογισθεί η φωτοχημική κβαντική απόδοση του PSII με τον τύπο $\phi_{PI} = 1 - F_t/F_m$, ισχύει ότι η ενέργεια που αποσβένεται υπό μορφή θερμότητας είναι ευθέως ανάλογη με το φθορισμό που μετράται ($DIt = a F_t$).

10. Ο αριθμός των ηλεκτρονίων που μεταφέρονται από τις Q_A είναι ίσος με τον αριθμό των φωτονίων που συλλαμβάνονται από τα ενεργά κέντρα στο υπό εξέταση δείγμα.
11. Στην φάση OJ, η Q_A ανάγεται μόνο μία φορά.
12. Η κανονικοποιημένη συμπληρωματική επιφάνεια μεταξύ της OJIP καμπύλης και της παράλληλης στον άξονα του χρόνου που τέμνει τον y στο σημείο $F = F_m$, που σχετίζεται με το συνολικό απόθεμα των ενδιάμεσων φορέων ηλεκτρονίων ($S_m = Area/(F_m - F_0)$) είναι ανάλογη με τον αριθμό επαναλήψεων αναγωγής και επανοξειδώσεως των Q_A μέχρι να φτάσει στο μέγιστο φθορισμό F_m .
13. Ο όρος ABS αντιπροσωπεύει το μέγεθος της φωτοσυλλεκτικής κεραίας.
14. Η τιμή του φθορισμού F_0 ή F_m υποδεικνύει τη φαινομενολογική απορροφούμενη ροή ηλεκτρονίων.

2.6.3. Μετρήσεις φθορισμομέτρου στο εργαστήριο

2.6.3.1. Φθορισμόμετρο ρυθμιζόμενου παλμού

Την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις με το Diving-PAM. Οι παράμετροι που υπολογίστηκαν με το φθορισμόμετρο ρυθμιζόμενου παλμού στην παρούσα μελέτη ήταν η μέγιστη φωτονιακή απόδοση (F_v/F_m) και η ενεργός φωτονιακή απόδοση ($\Delta F/F_m'$) για τα 6 replicates σε κάθε συνθήκη (C1, C2, C3, C4). Για τον προσδιορισμό της F_v/F_m σε πρώτο στάδιο τοποθετείτο κάθε μανταλάκι στο ίδιο σημείο σε κάθε ημέρα μέτρησης, για 15 λεπτά κλειστό (dark adaptation). Έπειτα λαμβάνονταν οι μετρήσεις. Για τον προσδιορισμό της παραμέτρου $\Delta F/F_m'$, το κάθε μανταλάκι τοποθετείτο στο ίδιο σημείο του φύλλου την ημέρα της μέτρησης, αλλά χωρίς προ-συσκότιση του δείγματος.

2.6.3.2. Φθορισμόμετρο συνεχούς διέγερσης

Την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις με το Handy PEA. Πριν ξεκινήσουν οι μετρήσεις με το φθορισμόμετρο συνεχούς διέγερσης, κάθε μανταλάκι τοποθετείτο στο ίδιο σημείο του φύλλου, σε κάθε ημέρα μέτρησης, κλειστό για 15 λεπτά (dark adaptation). Οι παράμετροι που προσδιορίστηκαν στην παρούσα μελέτη για τα 6 replicates σε κάθε συνθήκη (C1, C2, C3, C4) ήταν οι εξής: ο σχετικός φθορισμός στο σημείο J (V_J), ο σχετικός φθορισμός στο σημείο I (V_I), ο λόγος που σχετίζεται με την άνοδο του φθορισμού στο σημείο K και συνδέεται με την ύπαρξη

καταπονητικών συνθηκών οι οποίες αδρανοποιούν το σύμπλοκο έκλυσης οξυγόνου (V_K/V_I), ο ρυθμός συσσώρευσης των κλειστών ενεργών κέντρων ($\Delta V/\Delta t_0$), η πυκνότητα των ενεργών κέντρων στο PSII (RC/ABS), η απορρόφηση ανά ενεργό κέντρο (ABS/RC), η σύλληψη ενέργειας ανά ενεργό κέντρο (TR_0/RC), η ροή ηλεκτρονίων ανά ενεργό κέντρο (ET_0/RC), η αποβολή θερμότητας ανά ενεργό κέντρο (DI_0/RC), η κβαντική απόδοση παγίδευσης του φωτός/πιθανότητα σύλληψης ενός απορροφούμενου φωτονίου (ϕ_{P_0}), η απόδοση μετατροπής της συλληφθείσας ενέργειας στο PSII σε ροή ηλεκτρονίων (ψ_{E_0}), η κβαντική απόδοση ροής ηλεκτρονίων από το PSII στους ενδιάμεσους φορείς (ϕ_{E_0}), η κβαντική απόδοση της αποβολής θερμότητας (ϕ_{D_0}), η απόδοση της μεταφοράς ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς στους τελικούς υποδοχείς του PSI (δR_0), ο δείκτης φωτοσυνθετικής απόδοσης με βάση την απορρόφηση (PI_{ABS}) και ο δείκτης συνολικής απόδοσης της φωτοσύνθεσης που συμπεριλαμβάνει και την αναγωγή των τελικών υποδοχέων του PSI (PI_{total}).

Επίσης έγινε περαιτέρω ανάλυση της κινητικής φθορισμού με τον υπολογισμό της διαφοράς του σχετικού μεταβαλλόμενου φθορισμού που εκφράζεται ως ΔV ($V=f(t)$), έπειτα από κανονικοποίηση μεταξύ: (i) των F_0 και F_P (F_m), $V_{OP}=(F_t-F_0)/(F_P-F_0)$, (ii) F_I και F_K , $V_{KI}=(F_t-F_K)/(F_I-F_K)$, (iii) των F_0 ($t_0=20\mu s$) και F_K , $V_{KI}=(F_t-F_0)/(F_K-F_0)$, $\Delta V_{OK}=(V_{OK(stressed)}-V_{OK(control)})$ για την εμφάνιση του σημείου L (L-band, θετικό ή αρνητικό) στα 100 μs με 150 μs και (iv) των F_0 και F_J , $V_{OJ}=(F_t-F_0)/(F_J-F_0)$, $\Delta V_{OJ}=(V_{OJ(stressed)}-V_{OJ(control)})$ για την εμφάνιση του σημείου K (K-band, θετικό ή αρνητικό) στα 200 μs με 300 μs (Zubek *et al.* 2009; Guha *et al.* 2013; Kruger *et al.* 2014; Meng *et al.* 2016).

2.7. Ατομικές και κύριες επιδράσεις της ακτινοβολίας και της αλατότητας

Στην παρούσα μελέτη έγινε υπολογισμός των ατομικών και κύριων επιδράσεων της ακτινοβολίας και της αλατότητας ως παράγοντες καταπόνησης, σύμφωνα με τους Crain *et al.* (2008). Σε ότι αφορά τις ατομικές επιδράσεις, μελετάται η απόκριση, παρουσία ενός μόνο παράγοντα καταπόνησης (stressor) σε σχέση με τον μάρτυρα (control), ενώ στις κύριες επιδράσεις πραγματοποιείται μελέτη της απόκρισης, παρουσία ή ερήμην ενός δεύτερου παράγοντα καταπόνησης, όμοιες με εκείνες που ισχύουν στις δοκιμασίες στην ανάλυση διακύμανσης (ANOVA). Σύμφωνα με τις ατομικές επιδράσεις γίνεται ταυτοποίηση του τύπου αλληλεπίδρασης των δύο παραγόντων καταπόνησης. Σε κάθε μελέτη υπάρχουν τέσσερις ομάδες: μάρτυρας (CT), συν παράγοντας καταπόνησης A

(A), συν παράγοντας B (B) και μαζί οι δύο παράγοντες καταπόνησης (A+B). Οι κύριες επιδράσεις του παράγοντα A είναι dA, του παράγοντα B είναι dB και της αλληλεπίδρασης A και B είναι dI (βλέπε Fig. 1 a-d, b-e, c-f στους Crain *et al.* 2008).

2.8. Στατιστική επεξεργασία

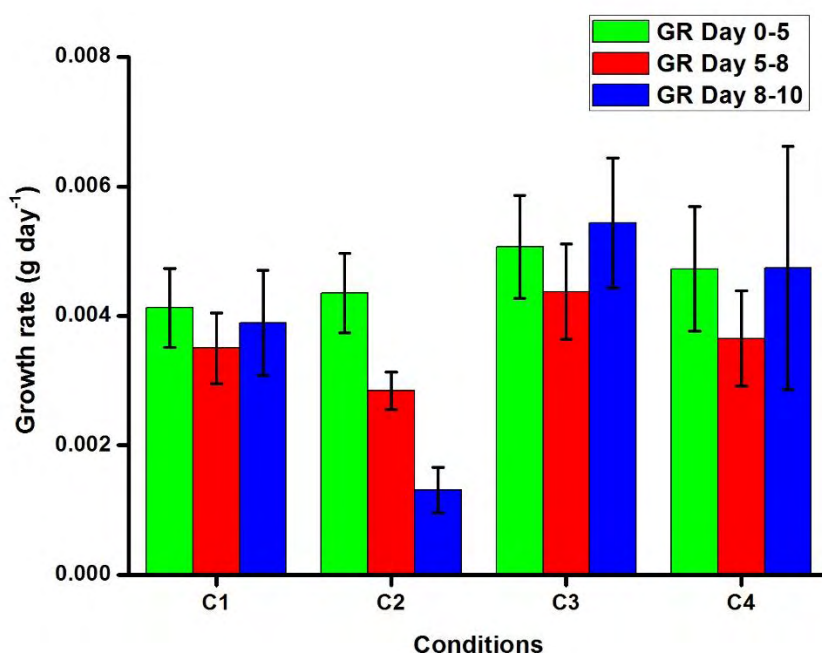
Οι παράμετροι του φθορισμού της χλωροφύλλης και ο ρυθμός αύξησης μελετήθηκαν με ανάλυση διακύμανσης επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (Two-way repeated measures ANOVA), ενώ οι φωτοσυνθετικές χρωστικές με ανάλυση διακύμανσης δύο κατευθύνσεων τιμών (two-way ANOVA). Το πείραμα ήταν ισορροπημένο ($n = 6$), ωστόσο επειδή απέτυχε ο έλεγχος της υπόθεσης ομοιογένειας των τιμών (Levene's test) η αποδοχή της στατιστικά σημαντικής διαφοροποίησης ελήφθη στο επίπεδο $p < 0.01$ (Underwood 1997). Επίσης έγιναν πολλαπλές συγκρίσεις (Multiple Comparisons or Post hoc test) πραγματοποιήθηκαν με κριτήριο Newman-Keuls. Η επεξεργασία των δεδομένων από το JIP test έγινε με τη χρήση του Microsoft Excel (2013) και η στατιστικά ανάλυση με το στατιστικό πακέτο STATISTICA 7.1. Για την εξαγωγή και παρουσίαση των διαγραμμάτων χρησιμοποιήθηκε το λογισμικό OriginPro 8.

3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Όλα τα αποτελέσματα του ρυθμού αύξησης, της ποσότητας φωτοσυνθετικών χρωστικών και των παραμέτρων του φθορισμού της χλωροφύλλης *a* του είδους *Stuckenia pectinata* που μετρήθηκαν για τις τέσσερις (4) διαφορετικές συνθήκες του πειράματος (C1, C2, C3, C4) δίνονται στις Εικόνες 1-23 και στους Πίνακες 1-22. Οι μέσες τιμές και τα τυπικά σφάλματα όλων των παραμέτρων για τις τέσσερις συνθήκες δίνονται και στο Παράρτημα I.

3.1. Ρυθμός αύξησης (GR)

Οι μέσες τιμές του ρυθμού αύξησης για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 1. Δεν παρατηρήθηκε καμία στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση.



Εικόνα 1. Μέσες τιμές του ρυθμού αύξησης (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες, C1: αλατότητα 9 και 50 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, C2: αλατότητα 19 και 50 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, C3: αλατότητα 9 και 200 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, C4: αλατότητα 19 και 200 μmol φωτονίων $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*.

Πίνακας 1. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στο ρυθμό αύξησης (GR) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	0,001	204,110	<0,01
Ακτινοβολία	1	0,000	5,630	0,029
Αλατότητα	1	0,000	2,013	0,173
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,000	0,138	0,714
Υπόλοιπα	18	0,000		
Χρόνος	2	0,000	1,374	0,266
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,000	1,367	0,268
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,000	0,854	0,434
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,000	0,565	0,573
Υπόλοιπα	36	0,000		

3.2. Χλωροφύλλες *a* και *b* (Chl *a* και Chl *b*)

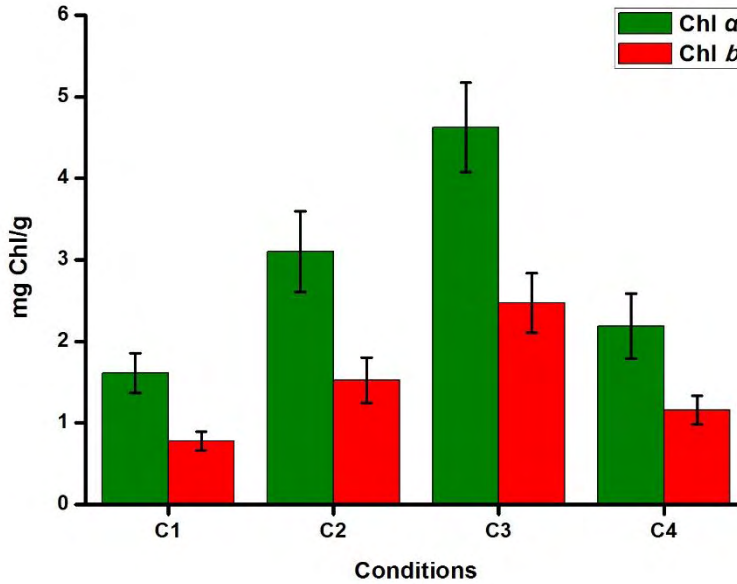
Οι μέσες τιμές των ποσοτήτων της χλωροφύλλης *a* και *b* και της αναλογίας Chl*a*/*b* για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στις Εικόνες 2 και 3. Για τη χλωροφύλλη *a* παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική αλληλεπίδραση μεταξύ των παραγόντων «ακτινοβολία» και «αλατότητα» (Πίν. 2, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της χλωροφύλλης *a* παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 ($4,625 \pm 0,548$), ενώ οι χαμηλότερες στη συνθήκη C1 ($1,611 \pm 0,247$).

Για τη χλωροφύλλη *b* παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική αλληλεπίδραση μεταξύ των παραγόντων «ακτινοβολία» και «αλατότητα» (Πίν. 3, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της χλωροφύλλης *b* παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 ($2,470 \pm 0,367$), ενώ οι χαμηλότερες στη συνθήκη C1 ($0,778 \pm 0,118$).

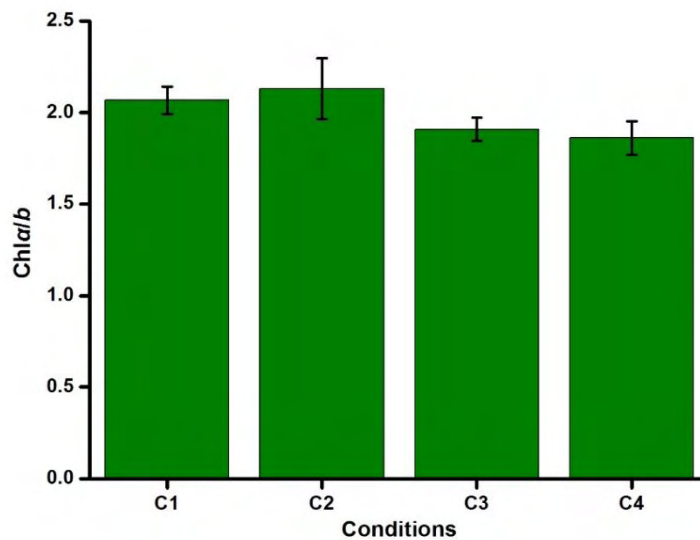
Δεν παρατηρήθηκε καμία στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση για την αναλογία Chl*a*/*b* (Πίν. 4, $p > 0,01$).

Στα Παραρτήματα III και IV δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για τη χλωροφύλλη *a* και *b*. Για τη χλωροφύλλη *a* παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 με τη συνθήκη C3 και στη συνθήκη C3 με τη συνθήκη C4. Για τη χλωροφύλλη *b* υπήρξε

στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 με τη συνθήκη C3 και στη συνθήκη C3 με τη συνθήκη C4.



Εικόνα 2. Μέσες τιμές της χλωροφύλλης *a* και *b* (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.



Εικόνα 3. Μέσες τιμές της αναλογίας Chl *a/b* (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

Πίνακας 2. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς δύο κατευθύνσεων (two-way ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στη χλωροφύλλη *a* (Chl *a*) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	MS	F	p
Διατομή	1	199,232	173,648	<0,01
Ακτινοβολία	1	6,622	5,772	0,026
Αλατότητα	1	1,344	1,172	0,292
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	23,114	20,146	<0,01
Υπόλοιπα	20	1,147		

Πίνακας 3. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς δύο κατευθύνσεων (two-way ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στη χλωροφύλλη *b* (Chl *b*) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	MS	F	p
Διατομή	1	52,670	136,317	<0,01
Ακτινοβολία	1	2,645	6,847	0,017
Αλατότητα	1	0,487	1,262	0,275
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	6,343	16,416	<0,01
Υπόλοιπα	20	0,386		

Πίνακας 4. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς δύο κατευθύνσεων (two-way ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στην αναλογία Chl *a/b* του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	MS	F	p
Διατομή	1	95,260	1404,985	<0,01
Ακτινοβολία	1	0,274	4,044	0,058
Αλατότητα	1	0,000	0,006	0,938
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,018	0,268	0,611
Υπόλοιπα	20	0,068		

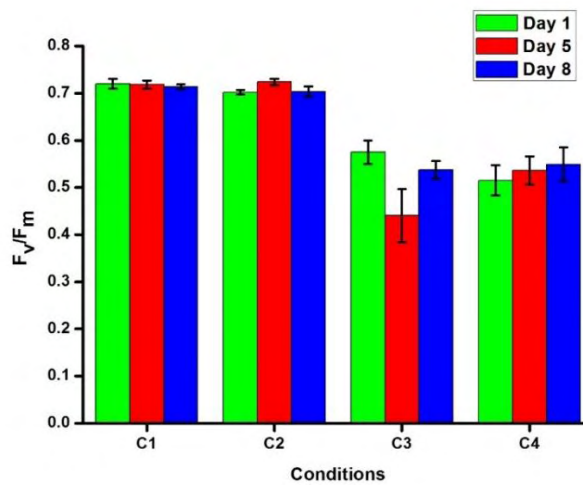
3.3. Προσδιορισμός των παραμέτρων του φθορισμού της χλωροφύλλης

3.3.1. Μέγιστη φωτονιακή απόδοση (F_v/F_m)

Οι μέσες τιμές της μέγιστης φωτονιακής απόδοσης (F_v/F_m) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 4. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο F_v/F_m (Πίν. 5, $p < 0,01$). Συγκεκριμένα, οι υψηλότερες μέσες τιμές της F_v/F_m

παρατηρήθηκαν στις συνθήκες C1 ($0,720\pm 0,01$) και C2 ($0,724\pm 0,007$), ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές της F_v/F_m στις συνθήκες C3 ($0,515\pm 0,032$) και C4 ($0,440\pm 0,057$).

Στο Παράρτημα VI δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την F_v/F_m . Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στην πειραματική συνθήκη C1 ως προς τις συνθήκες C3 και C4 και στη συνθήκη C2 ως προς τις συνθήκες C3 και C4.



Εικόνα 4. Μέσες τιμές της F_v/F_m (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

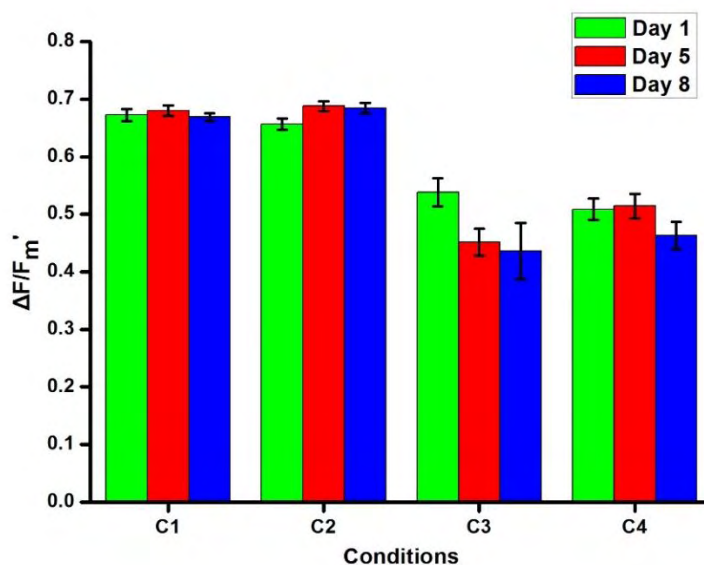
Πίνακας 5. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στη μέγιστη φωτονιακή απόδοση (F_v/F_m) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	27,637	6069,939	< 0,01
Ακτινοβολία	1	0,636	139,772	< 0,01
Αλατότητα	1	0,000	0,075	0,787
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,003	0,560	0,463
Υπόλοιπα	20	0,091		
Χρόνος	2	0,008	1,108	0,340
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,018	2,537	0,092
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,024	3,423	0,042
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,013	1,862	0,169
Υπόλοιπα	40	0,142		

3.3.2. Ενεργός φωτονιακή απόδοση ($\Delta F/F_m'$)

Οι μέσες τιμές της ενεργούς φωτονιακής απόδοσης ($\Delta F/F_m'$) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 5. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο $\Delta F/F_m'$, η οποία μεταβαλλόταν στατιστικά σημαντικά στο χρόνο (χρόνος * ακτινοβολία, Πίν. 6, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές για την $\Delta F/F_m'$ παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 ($0,680 \pm 0,009$) και στη C2 την 5^η ημέρα ($0,688 \pm 0,008$), ενώ οι χαμηλότερες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 ($0,436 \pm 0,049$) και στη C4 ($0,463 \pm 0,024$) την 8^η ημέρα του πειράματος.

Στο Παράρτημα VII δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την $\Delta F/F_m'$. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα ως προς τη συνθήκη C3 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα και ως προς την C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Παρατηρήθηκε, επίσης, στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση στη συνθήκη C2 ως προς τη συνθήκη C3 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα και ως προς την C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα. Ακόμη, παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση στη συνθήκη C3 την 1^η ημέρα ως προς την 8^η ημέρα του πειράματος.



Εικόνα 5. Μέσες τιμές της $\Delta F/F_m'$ (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

Πίνακας 6. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στην ενεργό φωτονιακή απόδοση ($\Delta F/F_m$) του είδους *Stuckenia pectinata*.

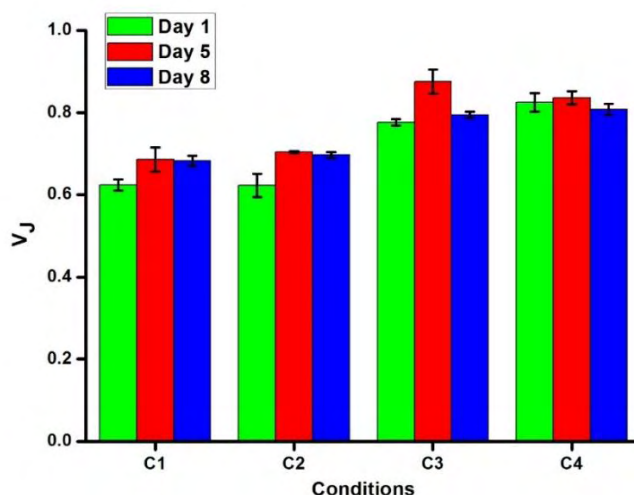
Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	24,247	5703,125	0,000
Ακτινοβολία	1	0,649	152,654	<0,01
Αλατότητα	1	0,002	0,537	0,472
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,001	0,345	0,563
Υπόλοιπα	20	0,085		
Χρόνος	2	0,012	3,145	0,054
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,023	6,117	<0,01
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,011	2,891	0,067
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,004	0,973	0,387
Υπόλοιπα	40	0,076		

3.3.3. Σχετικός μεταβαλλόμενος φθορισμός στο σημείο J (V_J)

Οι μέσες τιμές του σχετικού μεταβαλλόμενου φθορισμού V_J για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 6. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» και του παράγοντα «χρόνου» στην παράμετρο V_J (Πίν. 7, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές V_J παρατηρήθηκαν στην πειραματική συνθήκη C3 την 5^η ημέρα ($0,876 \pm 0,03$) και στη C4 την 5^η ημέρα ($0,836 \pm 0,016$), ενώ οι χαμηλότερες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα ($0,624 \pm 0,01$) και στη C2 την 1^η ημέρα ($0,623 \pm 0,028$) του πειράματος.

Στο Παράρτημα VIII δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο V_J . Ειδικότερα, υπήρξε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα και με τη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 5^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα και με τη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) υπήρξε στη συνθήκη C1 την 8^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα και με τη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Επίσης παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C2 την 1^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 1^η, 5^η

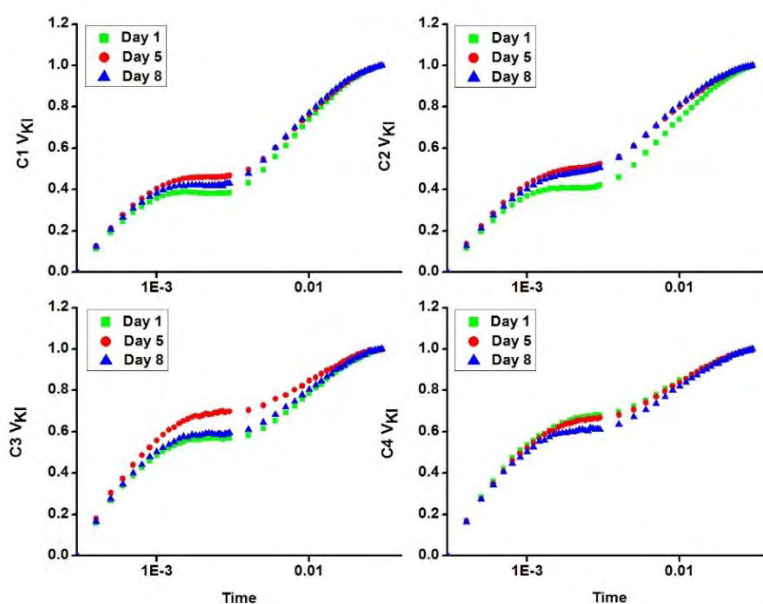
και 8^η ημέρα και με τη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος, στη C2 την 5^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα και με τη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος και στη C2 την 8^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα και με τη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Ακόμη παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C3 την 1^η ημέρα με την 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος.



Εικόνα 6. Μέσες τιμές του V_j (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

Πίνακας 7. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στο σχετικό μεταβαλλόμενο φθορισμό στο σημείο J (V_j) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	39,917	13239,516	0,000
Ακτινοβολία	1	0,403	133,734	<0,01
Αλατότητα	1	0,001	0,471	0,501
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,000	0,012	0,913
Υπόλοιπα	20	0,060		
Χρόνος	2	0,048	16,199	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,014	4,686	0,015
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,004	1,290	0,286
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,009	2,900	0,067
Υπόλοιπα	40	0,059		

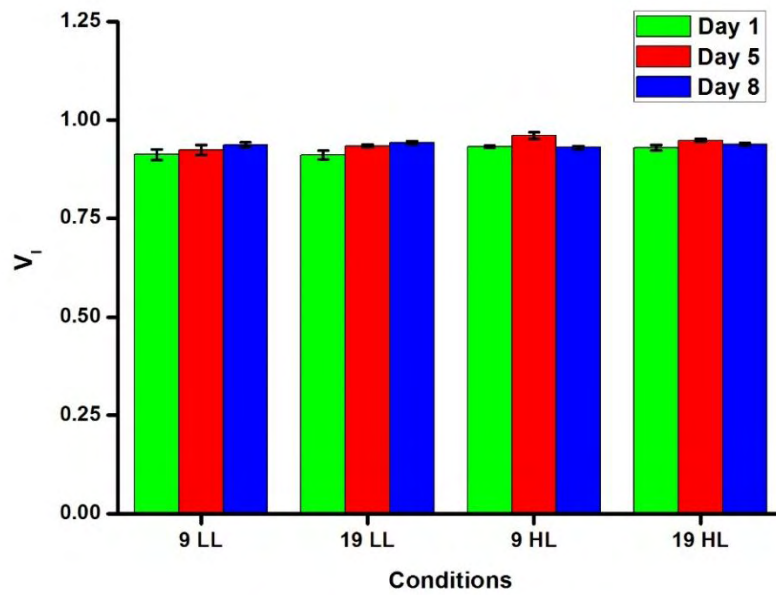


Εικόνα 7. Ταχεία αύξηση του φθορισμού της χλωροφύλλης των φύλλων του *Stuckenia pectinata*. Οι τιμές εκφράζουν τις σχετικές τιμές του φθορισμού που προκύπτουν έπειτα από κανονικοποίηση στα σημεία K και I. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

3.3.4. Σχετικός μεταβαλλόμενος φθορισμός στο σημείο I (V_I)

Οι μέσες τιμές του σχετικού μεταβαλλόμενου φθορισμού V_I για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 8. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική αλληλεπίδραση παράγοντα «ακτινοβολία» με το «χρόνο» στην παράμετρο V_I (χρόνος * ακτινοβολία, Πίν. 8, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες τιμές της παραμέτρου V_I παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 ($0,961 \pm 0,008$) και στη C4 ($0,949 \pm 0,003$) την 5^η ημέρα, ενώ οι χαμηλότερες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 ($0,913 \pm 0,014$) και στη C2 ($0,912 \pm 0,011$) την 1^η ημέρα του πειράματος.

Στο Παράρτημα IX δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο V_I . Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα με τη C3 την 5^η ημέρα και στη συνθήκη C2 την 1^η ημέρα με τη C3 την 5^η ημέρα του πειράματος.



Εικόνα 8. Μέσες τιμές του V_1 (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

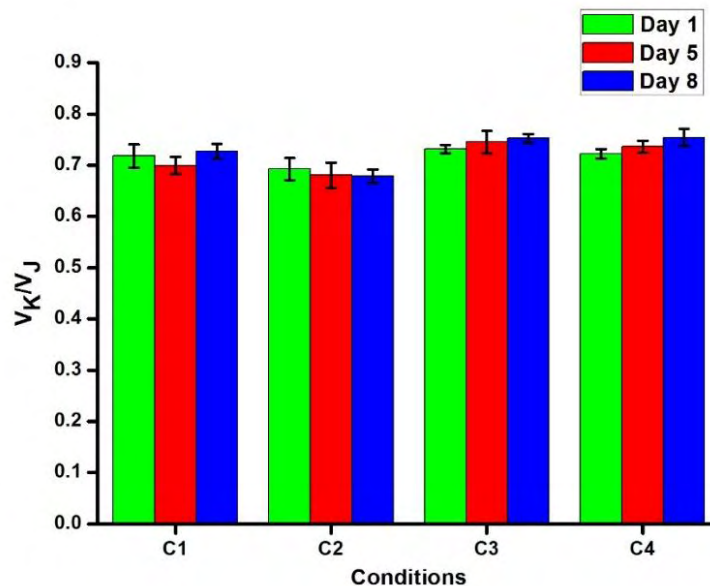
Πίνακας 8. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στο σχετικό μεταβαλλόμενο φθορισμό στο σημείο I (V_1) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	62,776	95880,008	<0,01
Ακτινοβολία	1	0,003	4,758	0,041
Αλατότητα	1	0,000	0,053	0,820
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,000	0,384	0,542
Υπόλοιπα	20	0,013		
Χρόνος	2	0,005	13,257	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,003	7,966	<0,01
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,000	0,683	0,511
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,001	1,335	0,275
Υπόλοιπα	40	0,008		

3.3.5. Λόγος V_K/V_J

Οι μέσες τιμές του λόγου V_K/V_J για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 9. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στο λόγο V_K/V_J (Πίν. 9, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες τιμές του λόγου V_K/V_J παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 ($0,753 \pm 0,008$) και στη C4 ($0,754 \pm 0,017$), ενώ οι χαμηλότερες τιμές στη συνθήκη C1 ($0,699 \pm 0,017$) και στη C2 ($0,679 \pm 0,013$).

Στο Παράρτημα X δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για το λόγο V_K/V_J .



Εικόνα 9. Μέσες τιμές του λόγου V_K/V_J (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

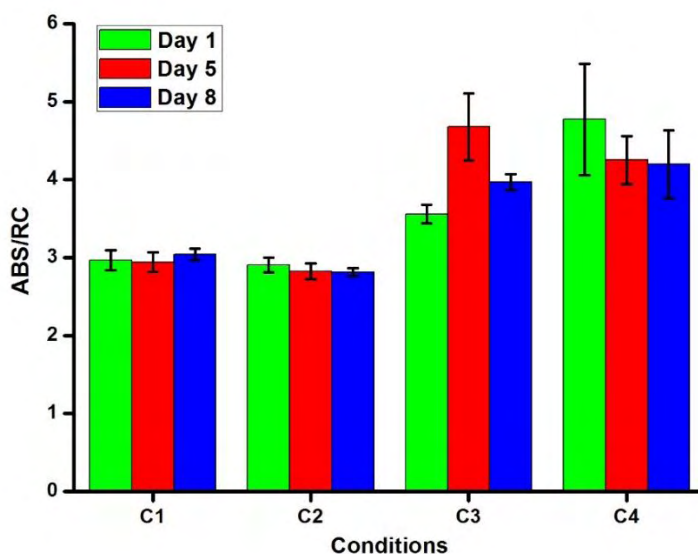
Πίνακας 9. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στο λόγο V_K/V_L του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	37,315	10755,751	0,000
Ακτινοβολία	1	0,030	8,750	<0,01
Αλατότητα	1	0,006	1,750	0,201
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,003	0,820	0,376
Υπόλοιπα	20	0,069		
Χρόνος	2	0,003	1,584	0,218
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,003	2,095	0,136
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,000	0,165	0,849
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,001	0,905	0,413
Υπόλοιπα	40	0,032		

3.3.6. Απορρόφηση ανά ενεργό κέντρο (ABS/RC)

Οι μέσες τιμές της απορρόφησης ανά ενεργό κέντρο (ABS/RC) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 10. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο ABS/RC (Πίν. 10, $p < 0,01$), και αλληλεπίδραση μεταξύ της «αλατότητας» και του «χρόνου» (χρόνος * αλατότητα, Πίν. 10, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της ABS/RC παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα ($4,678 \pm 0,432$) και στη συνθήκη C4 την 1^η ημέρα ($4,776 \pm 0,715$), ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 την 5^η ημέρα ($2,941 \pm 0,123$) και στη C2 την 8^η ημέρα ($2,810 \pm 0,051$) του πειράματος.

Στο Παράρτημα XI δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο ABS/RC. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 και στις τρεις ημέρες μέτρησης (1^η, 5^η και 8^η) με τη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα και με τη συνθήκη C4 την 1^η ημέρα. Επίσης, παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση στη συνθήκη C3 μεταξύ της 1^{ης} ημέρας και της 5^{ης} ημέρας.



Εικόνα 10. Μέσες τιμές της ABS/RC (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

Πίνακας 10. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στην απορρόφηση ανά ενεργό κέντρο (ABS/RC) του είδους *Stuckenia pectinata*.

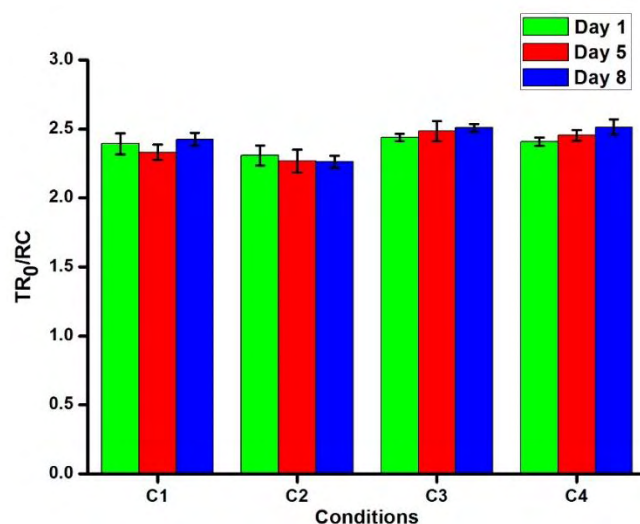
Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	920,685	774,735	0,000
Ακτινοβολία	1	31,550	26,549	<0,01
Αλατότητα	1	0,190	0,160	0,694
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	1,015	0,854	0,366
Υπόλοιπα	20	23,768		
Χρόνος	2	0,368	0,895	0,417
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,618	1,502	0,235
Χρόνος * Αλατότητα	2	2,275	5,529	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	1,878	4,564	0,016
Υπόλοιπα	40	8,230		

3.3.7. Σύλληψη ενέργειας ανά ενεργό κέντρο (TR₀/RC)

Οι μέσες τιμές της σύλληψης ενέργειας ανά ενεργό κέντρο (TR₀/RC) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 11. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα

«ακτινοβολία» στην παράμετρο TR_0/RC (Πίν. 11, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές για την παράμετρο TR_0/RC παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 ($2,509 \pm 0,028$) και στη C4 ($2,515 \pm 0,055$), ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές στη συνθήκη C1 ($2,331 \pm 0,057$) και στη C2 ($2,263 \pm 0,044$).

Στο Παράρτημα XII δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο TR_0/RC .



Εικόνα 11. Μέσες τιμές της TR_0/RC (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

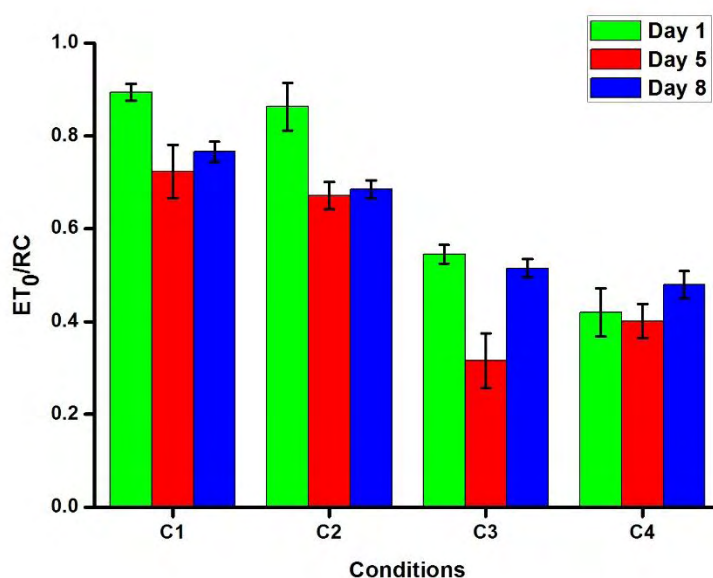
Πίνακας 11. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στη σύλληψη ενέργειας ανά ενεργό κέντρο (TR_0/RC) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	414,606	10760,995	0,000
Ακτινοβολία	1	0,337	8,752	<0,01
Αλατότητα	1	0,067	1,749	0,201
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,032	0,820	0,376
Υπόλοιπα	20	0,771		
Χρόνος	2	0,028	1,584	0,218
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,037	2,095	0,136
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,003	0,165	0,848
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,016	0,906	0,412
Υπόλοιπα	40	0,356		

3.3.8. Ροή ηλεκτρονίων ανά ενεργό κέντρο (ET₀/RC)

Οι μέσες τιμές της ροής ηλεκτρονίων ανά ενεργό κέντρο (ET₀/RC) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 12. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο ET₀/RC, αλλά και αλληλεπίδραση της «ακτινοβολίας» με το «χρόνο» (χρόνος * ακτινοβολία, Πίν. 12, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της παραμέτρου ET₀/RC παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 ($0,894 \pm 0,018$) και C2 ($0,863 \pm 0,051$) την 1^η ημέρα, ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 ($0,316 \pm 0,059$) και στη C4 ($0,401 \pm 0,037$) την 5^η ημέρα του πειράματος.

Στο Παράρτημα XIII δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο ET₀/RC. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα ως προς την 5^η ημέρα, ως προς τη συνθήκη C2 την 5^η και 8^η ημέρα, ως προς τη συνθήκη C3 την 1^η, 5^η, και 8^η ημέρα, και ως προς τη συνθήκη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Παρατηρήθηκε, επίσης, στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα με την 8^η ημέρα του πειράματος.



Εικόνα 12. Μέσες τιμές της ET₀/RC (± τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

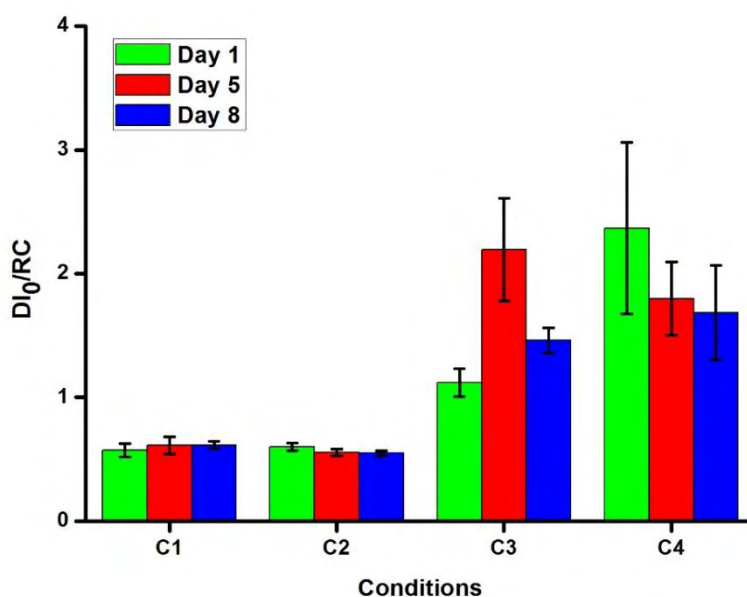
Πίνακας 12. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στη ροή ηλεκτρονίων ανά ενεργό κέντρο (ET₀/RC) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	26,503	2496,119	0,000
Ακτινοβολία	1	1,861	175,248	<0,01
Αλατότητα	1	0,029	2,692	0,116
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,004	0,374	0,548
Υπόλοιπα	20	0,212		
Χρόνος	2	0,280	18,448	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,088	5,787	<0,01
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,030	1,978	0,152
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,041	2,685	0,080
Υπόλοιπα	40	0,303		

3.3.9. Αποβολή θερμότητας ανά ενεργό κέντρο (DI₀/RC)

Οι μέσες τιμές της αποβολής θερμότητας ανά ενεργό κέντρο (DI₀/RC) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 13. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο DI₀/RC (Πίν. 13, p<0,01), αλλά και αλληλεπίδραση της «αλατότητας» με το «χρόνο» (χρόνος * αλατότητα, Πίν. 13, p<0,01). Ειδικότερα, οι υψηλότερες μέσες τιμές της παραμέτρου DI₀/RC παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα (2,192±0,416) και στη C4 την 1^η ημέρα (2,367±0,693), ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα (0,571±0,055) και στη C2 την 8^η ημέρα (0,548±0,02) του πειράματος.

Στο Παράρτημα XIV δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο DI₀/RC. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση (p<0,01) στη συνθήκη C1 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με την συνθήκη C3 την 5^η ημέρα και με τη συνθήκη C4 την 1^η ημέρα. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση (p<0,01) στη συνθήκη C2 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα και με τη συνθήκη C4 την 1^η ημέρα. Επίσης, παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση (p<0,01) στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα με την 1^η ημέρα.



Εικόνα 13. Μέσες τιμές της DI_0/RC (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

Πίνακας 13. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στην αποβολή θερμότητας ανά ενεργό κέντρο (DI_0/RC) του είδους *Stuckenia pectinata*.

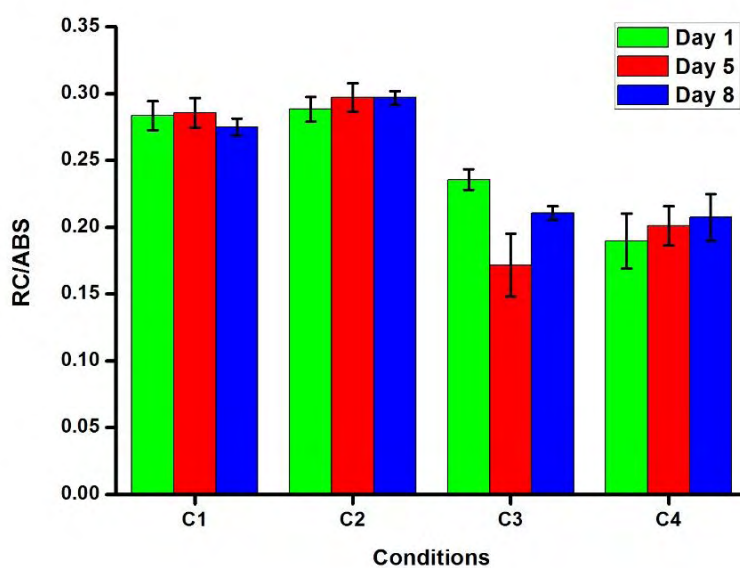
Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	99,619	99,967	0,000
Ακτινοβολία	1	25,363	25,452	<0,01
Αλατότητα	1	0,484	0,486	0,494
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,688	0,690	0,416
Υπόλοιπα	20	19,930		
Χρόνος	2	0,549	1,418	0,254
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,541	1,398	0,259
Χρόνος * Αλατότητα	2	2,307	5,959	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	1,848	4,774	0,014
Υπόλοιπα	40	7,743		

3.3.10. Πυκνότητα των ενεργών κέντρων σε κάθε PSII (RC/ABS)

Οι μέσες τιμές της πυκνότητας των ενεργών κέντρων σε κάθε PSII (RC/ABS) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4)

παρουσιάζονται στην Εικόνα 14. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο RC/ABS (Πίν. 14, $p < 0,01$), αλλά και αλληλεπίδραση της «αλατότητας» με το «χρόνο» (χρόνος * αλατότητα, Πίν. 14, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της παραμέτρου RC/ABS παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 ($0,286 \pm 0,011$) και στη C2 ($0,297 \pm 0,011$) την 5^η ημέρα, ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα ($0,172 \pm 0,024$) και στη C4 την 1^η ημέρα ($0,190 \pm 0,021$) του πειράματος.

Στο Παράρτημα XV δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο RC/ABS. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 5^η και 8^η ημέρα και στη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) υπήρξε στη συνθήκη C2 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 5^η και 8^η ημέρα και στη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Επίσης, παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C3 την 1^η με την 5^η ημέρα του πειράματος.



Εικόνα 14. Μέσες τιμές της RC/ABS (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

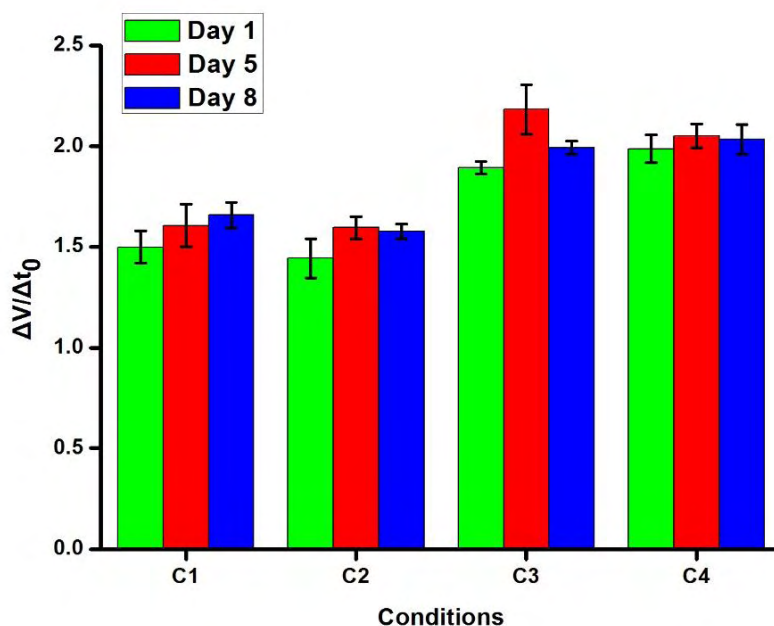
Πίνακας 14. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στην πυκνότητα των ενεργών κέντρων σε κάθε PSII (RC/ABS) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	4,329	1933,131	0,000
Ακτινοβολία	1	0,130	58,195	<0,01
Αλατότητα	1	0,000	0,075	0,788
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,002	0,738	0,400
Υπόλοιπα	20	0,045		
Χρόνος	2	0,001	1,656	0,204
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,004	4,054	0,025
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,005	6,107	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,004	4,093	0,024
Υπόλοιπα	40	0,018		

3.3.11. Ρυθμός συσσώρευσης κλειστών κέντρων αντίδρασης στο PSII ($\Delta V/\Delta t_0$)

Οι μέσες τιμές του ρυθμού συσσώρευσης κλειστών κέντρων αντίδρασης στο PSII ($\Delta V/\Delta t_0$) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 15. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο $\Delta V/\Delta t_0$, η οποία μεταβαλλόταν στατιστικά σημαντικά στο «χρόνο» (Πίν. 15, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της παραμέτρου $\Delta V/\Delta t_0$ παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 ($2,183 \pm 0,122$) και στη C4 ($2,053 \pm 0,069$) την 5^η ημέρα, ενώ οι χαμηλότερες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα ($1,499 \pm 0,08$) και στη C2 την 1^η ημέρα ($1,445 \pm 0,097$) του πειράματος.

Στο Παράρτημα XVI δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο $\Delta V/\Delta t_0$. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα και με τη συνθήκη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα όπως και στη συνθήκη C1 την 5^η και 8^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 5^η και 8^η ημέρα και με τη συνθήκη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Παρατηρήθηκε, επίσης, στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C3 την 1^η ημέρα με την 5^η ημέρα.



Εικόνα 15. Μέσες τιμές της $\Delta V/\Delta t_0$ (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

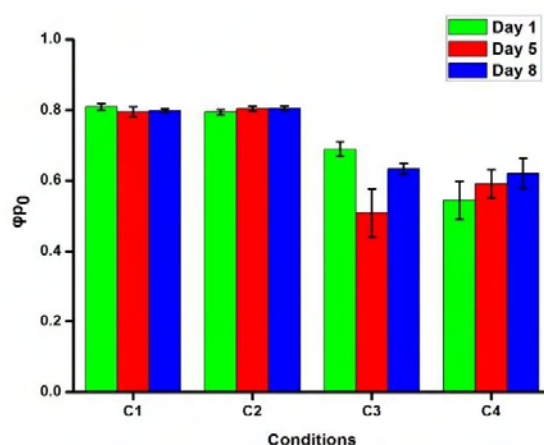
Πίνακας 15. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στο ρυθμό συσσώρευσης κλειστών ενεργών κέντρων στο PSII ($\Delta V/\Delta t_0$) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	231,748	3562,396	0,000
Ακτινοβολία	1	3,819	58,704	<0,01
Αλατότητα	1	0,010	0,154	0,699
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,011	0,170	0,684
Υπόλοιπα	20	1,301		
Χρόνος	2	0,300	8,864	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,044	1,292	0,286
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,024	0,718	0,494
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,065	1,921	0,160
Υπόλοιπα	40	0,677		

3.3.12. Κβαντική απόδοση παγίδευσης του φωτός/πιθανότητας σύλληψης ενός απορροφούμενου φωτονίου (φ_{PO})

Οι μέσες τιμές της κβαντικής απόδοσης παγίδευσης του φωτός/πιθανότητας σύλληψης ενός απορροφούμενου φωτονίου (φ_{PO}) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 16. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο φ_{PO} (Πίν. 16, $p < 0,01$), αλλά και αλληλεπίδραση της «αλατότητας» με το «χρόνο» (χρόνος * αλατότητα, Πίν. 16, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της παραμέτρου φ_{PO} παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα ($0,809 \pm 0,009$) και στη συνθήκη C2 την 8^η ημέρα ($0,805 \pm 0,006$), ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα ($0,509 \pm 0,068$) και στη C4 την 1^η ημέρα ($0,544 \pm 0,054$) του πειράματος.

Στο Παράρτημα XVII δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο φ_{PO} . Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος με τις συνθήκες C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η πειραματική ημέρα. Στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) παρατηρήθηκε και στη συνθήκη C2 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τις συνθήκες C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η πειραματική ημέρα. Παρατηρήθηκε, επίσης, στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C3 την 1^η ημέρα με την 5^η ημέρα.



Εικόνα 16. Μέσες τιμές της φ_{PO} (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

Πίνακας 16. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στην κβαντική απόδοση παγίδευσης του φωτός/πιθανότητας σύλληψης ενός απορροφούμενου φωτονίου (φ_{PO}) του είδους *Stuckenia pectinata*.

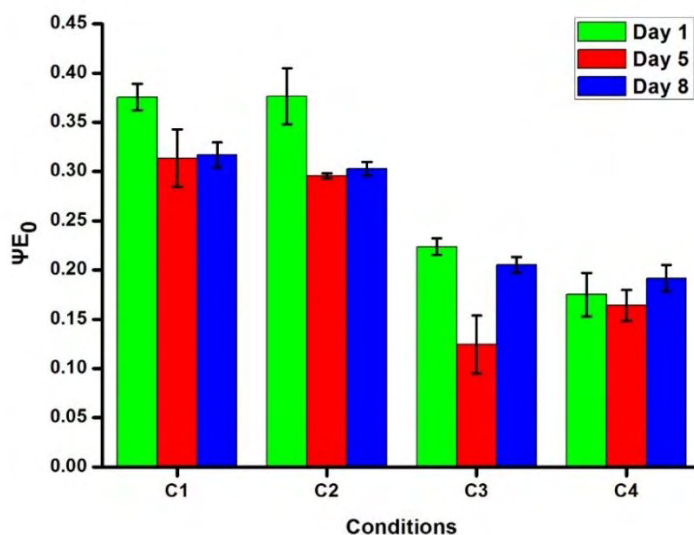
Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	35,222	3039,201	0,000
Ακτινοβολία	1	0,742	64,043	<0,01
Αλατότητα	1	0,003	0,247	0,625
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,003	0,247	0,625
Υπόλοιπα	20	0,232		
Χρόνος	2	0,023	3,399	0,043
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,020	2,955	0,064
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,048	7,224	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,031	4,720	0,014
Υπόλοιπα	40	0,133		

3.3.13. Κβαντική απόδοση της μετατροπής της συλληφθείσας ενέργειας στο PSII σε ροή ηλεκτρονίων (φ_{E0})

Οι μέσες τιμές της κβαντικής απόδοσης μετατροπής της συλληφθείσας ενέργειας στο PSII σε ροή ηλεκτρονίων (φ_{E0}) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 17. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο φ_{E0} , η οποία μεταβαλλόταν στατιστικά σημαντικά στο «χρόνο» (Πίν. 17, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της παραμέτρου φ_{E0} παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 ($0,376 \pm 0,013$) και στη C2 ($0,377 \pm 0,028$) την 1^η ημέρα, ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 ($0,124 \pm 0,03$) και στη C4 ($0,164 \pm 0,016$) την 5^η ημέρα του πειράματος.

Στο Παράρτημα XVIII δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο φ_{E0} . Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα ως προς τις συνθήκες C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα. Επίσης στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) παρατηρήθηκε στη συνθήκη C2 την 1^η ημέρα με την 5^η ημέρα και στη συνθήκη C2 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τις συνθήκες C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα.

Στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) παρατηρήθηκε και στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα με την 1^η και την 8^η ημέρα.



Εικόνα 17. Μέσες τιμές της ψ_{E0} (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

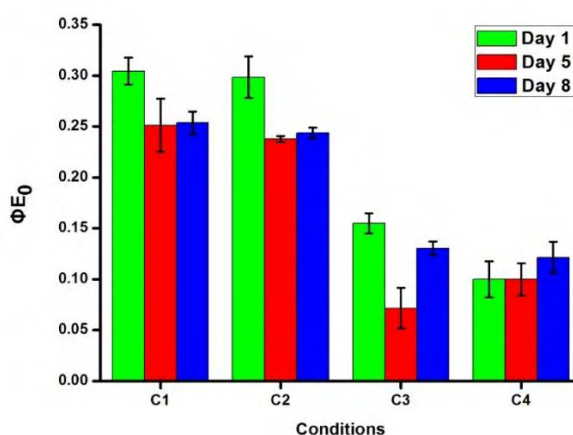
Πίνακας 17. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στην κβαντική απόδοση μετατροπής της συλληφθείσας ενέργειας στο PSII σε ροή ηλεκτρονίων (ψ_{E0}) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	4,697	1558,007	0,000
Ακτινοβολία	1	0,403	133,734	<0,01
Αλατότητα	1	0,001	0,471	0,501
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,000	0,012	0,913
Υπόλοιπα	20	0,060		
Χρόνος	2	0,048	16,199	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,014	4,686	0,015
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,004	1,290	0,286
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,009	2,900	0,067
Υπόλοιπα	40	0,059		

3.3.14. Κβαντική απόδοση της ροής ηλεκτρονίων από το PSII στους ενδιάμεσους φορείς (Φ_{E0})

Οι μέσες τιμές της κβαντικής απόδοσης της ροής ηλεκτρονίων από το PSII στους ενδιάμεσους φορείς (Φ_{E0}) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 18. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο Φ_{E0} , η οποία μεταβαλλόταν στατιστικά σημαντικά στο «χρόνο» (Πίν. 18, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της παραμέτρου Φ_{E0} παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 ($0,304 \pm 0,013$) και στη C2 την 1^η ($0,299 \pm 0,02$) ημέρα, ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα ($0,071 \pm 0,02$) και στη C4 την 1^η ημέρα ($0,100 \pm 0,018$) του πειράματος.

Στο Παράρτημα XIX δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο Φ_{E0} . Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τις συνθήκες C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση παρατηρήθηκε ($p < 0,01$) στη συνθήκη C2 την 1^η ημέρα με την 5^η ημέρα και στη συνθήκη C2 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τις συνθήκες C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Επίσης, παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C3 την 1^η ημέρα με την 5^η ημέρα και στην ίδια συνθήκη την 5^η ημέρα με την 8^η ημέρα.



Εικόνα 18. Μέσες τιμές της Φ_{E0} (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε

Εικόνα 1.

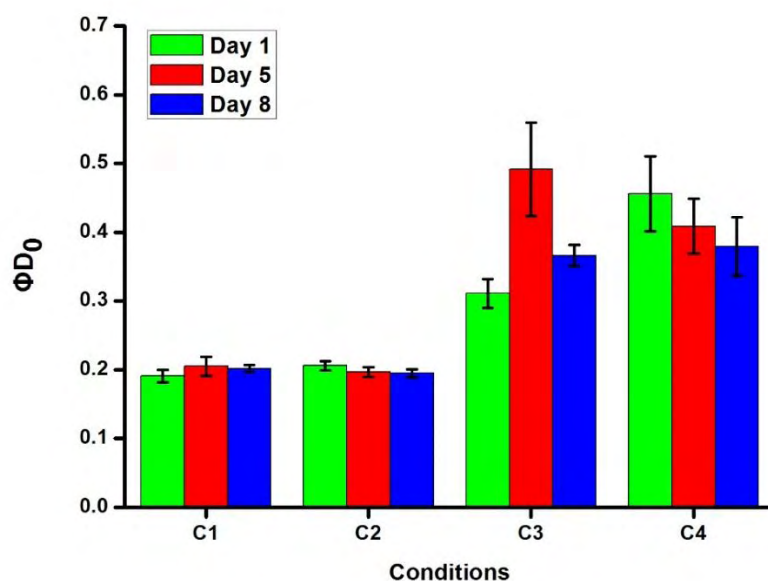
Πίνακας 18. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στην κβαντική απόδοση ροής ηλεκτρονίων από το PSII στους ενδιάμεσους φορείς (ϕ_{D0}) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	2,569	1033,956	0,000
Ακτινοβολία	1	0,416	167,250	<0,01
Αλατότητα	1	0,002	0,842	0,370
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,000	0,008	0,931
Υπόλοιπα	20	0,050		
Χρόνος	2	0,029	17,362	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,008	4,965	0,012
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,004	2,557	0,090
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,006	3,718	0,033
Υπόλοιπα	40	0,034		

3.3.15. Κβαντική απόδοση της αποβολής θερμότητας (ϕ_{D0})

Οι μέσες τιμές της κβαντικής απόδοσης της αποβολής θερμότητας (ϕ_{D0}) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 19. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο ϕ_{D0} (Πίν. 19, $p < 0,01$), αλλά και αλληλεπίδραση μεταξύ «αλατότητας» και του «χρόνου» (χρόνος * αλατότητα, Πίν. 19, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της παραμέτρου ϕ_{D0} παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα ($0,491 \pm 0,068$) και στη C4 την 1^η ημέρα ($0,456 \pm 0,054$), ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα ($0,191 \pm 0,009$) και στη C2 την 8^η ημέρα ($0,195 \pm 0,006$) του πειράματος.

Στο Παράρτημα XX δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο ϕ_{D0} . Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τις συνθήκες C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) παρατηρήθηκε και στη συνθήκη C2 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τις συνθήκες C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Επίσης, παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C3 την 1^η ημέρα με την 5^η ημέρα και στην ίδια συνθήκη την 5^η ημέρα με την 8^η ημέρα.



Εικόνα 19. Μέσες τιμές της Φ_{D0} (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

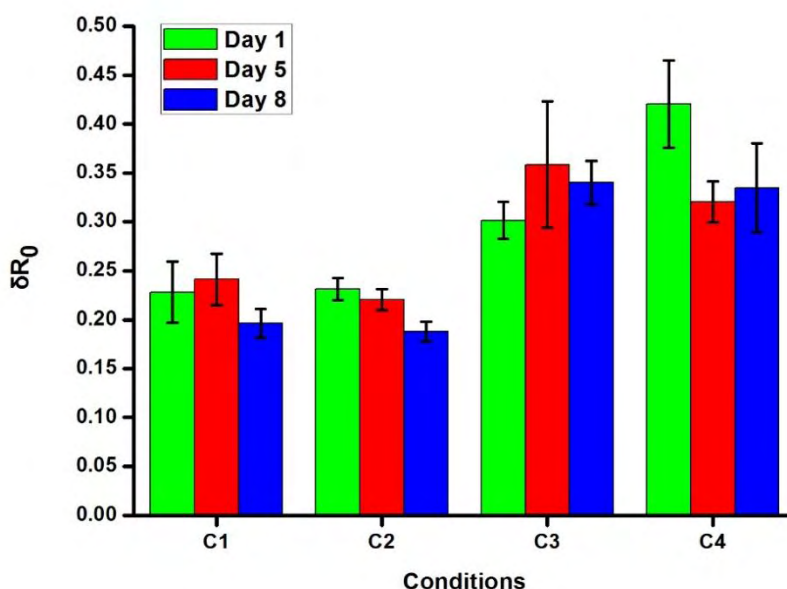
Πίνακας 19. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στην κβαντική απόδοση της αποβολής θερμότητας (Φ_{D0}) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	6,505	561,284	0,000
Ακτινοβολία	1	0,742	64,043	<0,01
Αλατότητα	1	0,003	0,247	0,625
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,003	0,247	0,625
Υπόλοιπα	20	0,232		
Χρόνος	2	0,023	3,399	0,043
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,020	2,955	0,064
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,048	7,224	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,031	4,720	0,014
Υπόλοιπα	40	0,133		

3.3.16. Απόδοση της μεταφοράς ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς στους τελικούς υποδοχείς του PSI (δR_0)

Οι μέσες τιμές της απόδοσης της μεταφοράς ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς στους τελικούς υποδοχείς του PSI (δR_0) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 20. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο δR_0 (Πίν. 20, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές της παραμέτρου δR_0 παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 ($0,359 \pm 0,065$) και στη C4 ($0,421 \pm 0,045$), ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 ($0,196 \pm 0,015$) και στη C2 ($0,188 \pm 0,01$).

Στο Παράρτημα XXI δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο δR_0 . Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 και C2 με τη συνθήκη C4.



Εικόνα 20. Μέσες τιμές της δR_0 (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

Πίνακας 20. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στην απόδοση της μεταφοράς ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς στους τελικούς υποδοχείς του PSI (δR_0) του είδους *Stuckenia pectinata*.

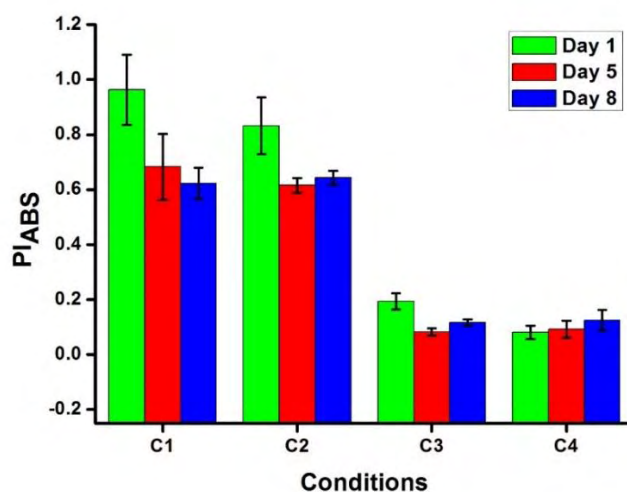
Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	5,719	578,748	0,000
Ακτινοβολία	1	0,297	30,025	<0,01
Αλατότητα	1	0,001	0,127	0,726
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,005	0,522	0,478
Υπόλοιπα	20	0,198		
Χρόνος	2	0,012	1,520	0,231
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,004	0,535	0,590
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,027	3,421	0,043
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,015	1,987	0,150
Υπόλοιπα	40	0,155		

3.3.17. Δείκτης φωτοσυνθετικής απόδοσης με βάση την απορρόφηση (PI_{ABS})

Οι μέσες τιμές του δείκτη φωτοσυνθετικής απόδοσης με βάση την απορρόφηση (PI_{ABS}) για το είδος *S. pectinata* στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 21. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο PI_{ABS} , η οποία μεταβαλλόταν στατιστικά σημαντικά στο «χρόνο» (χρόνος * ακτινοβολία, Πίν. 21, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές του δείκτη PI_{ABS} παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 ($0,963 \pm 0,128$) και στη C2 ($0,832 \pm 0,103$) την 1^η ημέρα, ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα ($0,083 \pm 0,013$) και στη C4 την 1^η ημέρα ($0,080 \pm 0,024$) του πειράματος.

Στο Παράρτημα XXII δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο PI_{ABS} . Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα με την 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος και με τη συνθήκη C2 την 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Επίσης, παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τη συνθήκη C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) παρατηρήθηκε, ακόμη,

και στη συνθήκη C2 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα με τη συνθήκη C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος.



Εικόνα 21. Μέσες τιμές του PI_{ABS} (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

Πίνακας 21. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στο δείκτη φωτοσυνθετικής απόδοσης με βάση την απορρόφηση (PI_{ABS}) του είδους *Stuckenia pectinata*.

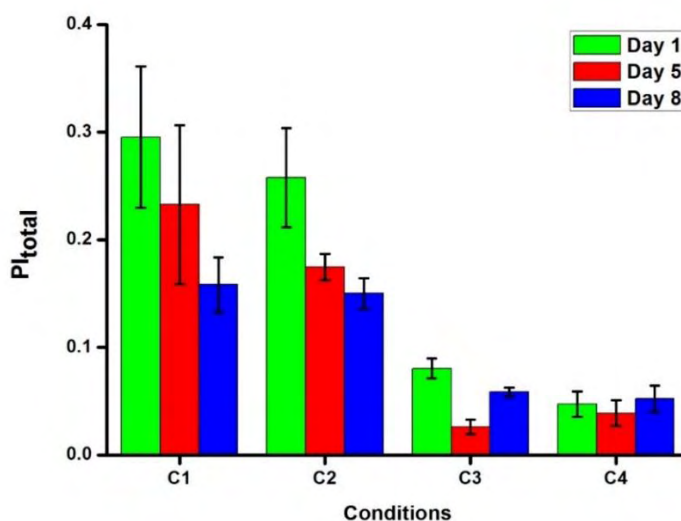
Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	12,727	244,516	<0,01
Ακτινοβολία	1	6,738	129,445	<0,01
Αλατότητα	1	0,038	0,733	0,402
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,003	0,064	0,802
Υπόλοιπα	20	1,041		
Χρόνος	2	0,337	14,413	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,208	8,877	<0,01
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,058	2,501	0,095
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,006	0,260	0,772
Υπόλοιπα	40			

3.3.18. Δείκτης συνολικής απόδοσης της φωτοσύνθεσης που συμπεριλαμβάνει και την αναγωγή των τελικών υποδοχέων του PSI (PI_{total})

Οι μέσες τιμές του δείκτη συνολικής απόδοσης της φωτοσύνθεσης που συμπεριλαμβάνει και την αναγωγή των τελικών υποδοχέων του PSI (PI_{total}) για το είδος

S. pectinata στις τέσσερις πειραματικές συνθήκες (C1, C2, C3, C4) παρουσιάζονται στην Εικόνα 22. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική επίδραση του παράγοντα «ακτινοβολία» στην παράμετρο PI_{total} , η οποία μεταβαλλόταν στατιστικά σημαντικά στο «χρόνο» (χρόνος * ακτινοβολία, Πίν. 22, $p < 0,01$). Οι υψηλότερες μέσες τιμές του δείκτη PI_{total} παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C1 ($0,296 \pm 0,066$) και στη C2 ($0,258 \pm 0,046$) την 1^η ημέρα, ενώ οι χαμηλότερες μέσες τιμές παρατηρήθηκαν στη συνθήκη C3 την 5^η ημέρα ($0,026 \pm 0,007$) και στη C4 την 5^η ημέρα ($0,039 \pm 0,012$) του πειράματος.

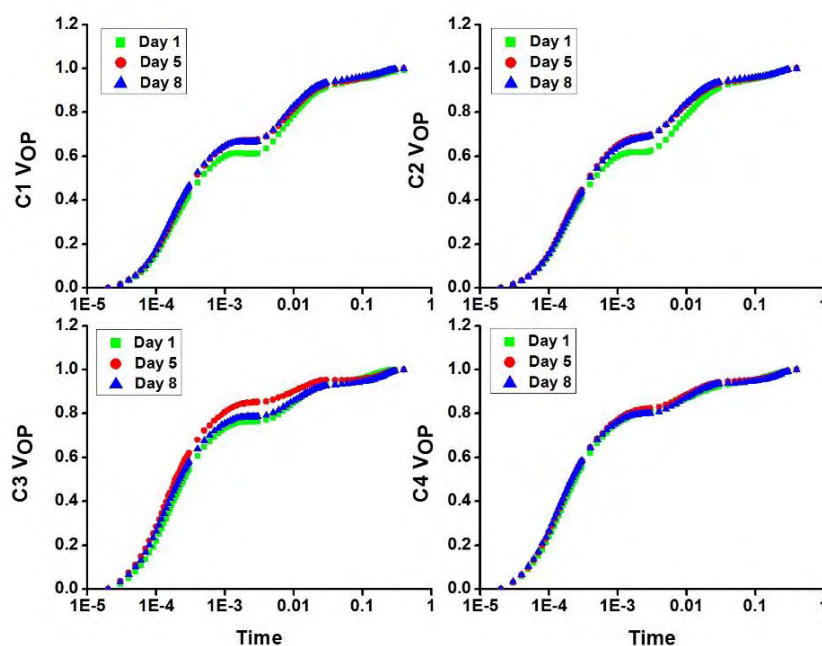
Στο Παράρτημα XXIII δίνεται η σύγκριση όλων των δυνατών διαφορών ανάμεσα στις συνθήκες (Post Hoc test) για την παράμετρο PI_{total} . Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) στη συνθήκη C1 την 1^η ημέρα με την 8^η ημέρα και με τη συνθήκη C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) παρατηρήθηκε, επίσης, στη συνθήκη C1 την 5^η ημέρα με τη συνθήκη C3 την 5^η και 8^η ημέρα και με τη συνθήκη C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Ακόμη, στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση ($p < 0,01$) παρατηρήθηκε στη συνθήκη C2 την 1^η ημέρα με την 8^η ημέρα και με τη συνθήκη C3 και C4 την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος.



Εικόνα 22. Μέσες τιμές του PI_{total} (\pm τυπικό σφάλμα) για τις τέσσερις πειραματικές συνθήκες που μελετήθηκαν στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

Πίνακας 22. Συνοπτικά αποτελέσματα της παραμετρικής διασποράς επαναλαμβανόμενων μετρήσεων δύο κατευθύνσεων (two-way repeated measures ANOVA) όσον αφορά την επίδραση των δύο ανεξάρτητων μεταβλητών “ακτινοβολία” και “αλατότητα” στο δείκτη συνολικής απόδοσης της φωτοσύνθεσης που συμπεριλαμβάνει και την αναγωγή των τελικών υποδοχέων του PSI (PI_{total}) του είδους *Stuckenia pectinata*.

Μεταβλητές	D.f	SS	F	p
Διατομή	1	1,237	83,726	<0,01
Ακτινοβολία	1	0,467	31,601	<0,01
Αλατότητα	1	0,008	0,575	0,457
Ακτινοβολία * Αλατότητα	1	0,003	0,203	0,657
Υπόλοιπα	20	0,295		
Χρόνος	2	0,057	10,615	<0,01
Χρόνος * Ακτινοβολία	2	0,040	7,364	<0,01
Χρόνος * Αλατότητα	2	0,002	0,447	0,643
Χρόνος * Ακτινοβολία * Αλατότητα	2	0,005	0,844	0,437
Υπόλοιπα	40	0,108		



Εικόνα 23. Ταχεία αύξηση του φθορισμού της χλωροφύλλης των φύλλων του *Stuckenia pectinata*. Οι τιμές εκφράζουν τις σχετικές τιμές του φθορισμού που προκύπτουν έπειτα από κανονικοποίηση στα σημεία O και P. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

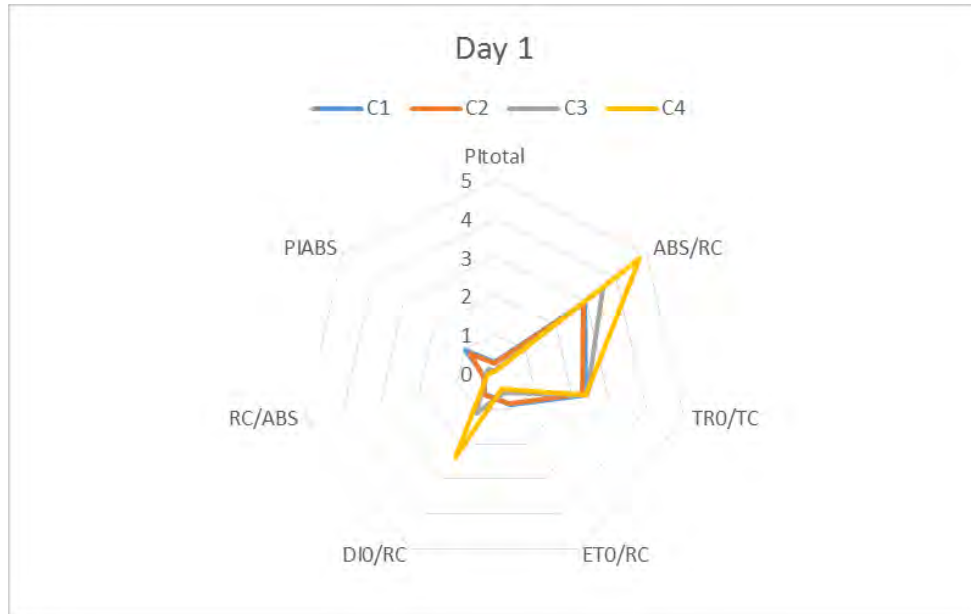
4.1. Επίδραση της ακτινοβολίας

Στην παρούσα εργασία, η συγκέντρωση της χλωροφύλλης *a* και *b* στο *S. pectinata* επηρεάστηκε από την αλληλεπίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας, παρουσιάζοντας τη μέγιστη τιμή στη χαμηλή αλατότητα και στην υψηλή ακτινοβολία. Γενικά, η αύξηση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης *a* σχετίζεται με την παραγωγή ενεργών κέντρων στο φωτοσύστημα II και έχει παρατηρηθεί ότι συμβάλλει στην αύξηση της απόδοσης της φωτοσύνθεσης (Machalek *et al.* 1996). Ωστόσο, η παρουσία ενός παράγοντα καταπόνησης σε ορισμένες περιπτώσεις, προκαλεί επίσης την αύξηση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης με σκοπό να ενισχυθούν κάποιες φωτοσυνθετικές παράμετροι και το φυτό να ανταπεξέλθει στην καταπόνηση (French & Moore 2003). Μάλλον στην παρούσα εργασία συμβαίνει η δεύτερη περίπτωση γιατί οι Pilon & Santamaria (2002) ανέφεραν ότι η συνολική συγκέντρωση χλωροφύλλης στο εν λόγω φυτό ήταν υψηλότερη στη χαμηλή ακτινοβολία, όντας μεγαλύτερη και η φωτοσυνθετική απόδοση. Μείωση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης με αύξηση της ακτινοβολίας στο *S. pectinata* παρατηρήθηκε και από τους Hootsman *et al.* (1996). Ο Spencer (1986) σε παρόμοια πειράματα στο ίδιο φυτό, ανέφερε ότι η ακτινοβολία δεν επηρέασε τη συγκέντρωση της χλωροφύλλης *a* και *b* ούτε και την αναλογία Chl *a/b*. Το αποτέλεσμα αυτό διαπιστώθηκε και στην παρούσα μελέτη για την αναλογία Chl *a/b*. Οι Silva *et al.* (2013) σε πειράματα καταπόνησης της ακτινοβολίας στο φανερόγαμο *Cymodocea nodosa*, παρατήρησαν ότι η φωτοσυνθετική απόδοση του φυτού ενισχύθηκε από την αύξηση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης υπό τη συνθήκη καταπόνησης.

Οι Wang *et al.* (2007) σε πειράματα επίδρασης της αλατότητας στη φυσιολογία του *S. pectinata*, παρατήρησαν ότι όταν η αλατότητα υπερέβη τα 7,72 g/l, μειώθηκε η χλωροφύλλη και η αναλογία Chl *a/b*. Επίσης, έχει παρατηρηθεί αύξηση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης στα φυτά *Halophila ovalis*, *Najas indica* και *Hydrilla verticillata* σε συνθήκες καταπόνησης της αλατότητας (Ralph 1998; Rout & Shaw 2001).

Σε ότι αφορά τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα του *S. pectinata*, στην παρούσα μελέτη επηρεάστηκε αρνητικά από την υψηλή ακτινοβολία. Οι τιμές της μέγιστης (F_v/F_m ή F_{P0}) και της ενεργού φωτονιακής απόδοσης ($\Delta F/F_m'$) έδειξαν σημαντική μείωση στην

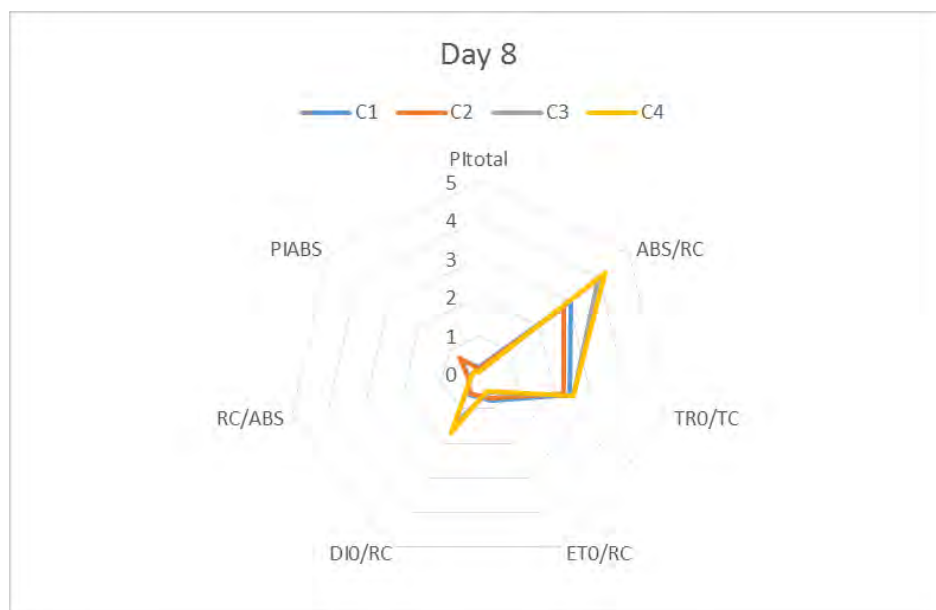
υψηλή ακτινοβολία, υποδεικνύοντας τη μείωση του αριθμού απορροφούμενων φωτονίων (Mehta *et al.* 2010). Οι Pilon & Santamaria (2002) σε πειράματα που διεξήγαγαν σε χαμηλή και υψηλή ακτινοβολία για το εν λόγω φυτό, συμπέραναν ότι το *S. pectinata* είχε μεγαλύτερη απόδοση φωτοσύνθεσης στη χαμηλή ακτινοβολία καθώς δεν ήταν ικανό να αξιοποιήσει αποτελεσματικά την περίσσεια ενέργεια φωτός, η οποία με τη σειρά της οδήγησε και στη βλάβη των φωτοσυνθετικών χρωστικών. Στο ίδιο συμπέρασμα για τη φωτοσυνθετική απόδοση του *S. pectinata* στη χαμηλή ακτινοβολία κατέληξαν και οι Hootsman *et al.* (1996) και Jana & Chludhary (1980). Η αυξημένη ακτινοβολία έχει παρατηρηθεί ότι οδηγεί σε μείωση της μέγιστης φωτονιακής απόδοσης του φωτοσυστήματος II και σε άλλα φυτά (Broetto *et al.* 2007; Hazrati *et al.* 2016). Στις Εικόνες 26, 27 και 28 αναπαρίσταται οι ροές ενέργειας την 1^η, 5^η και 8^η ημέρα του πειράματος. Οι ροές ενέργειας ανά RC αποτελούν λειτουργικές παραμέτρους. Η παράμετρος RC/ABS περιλαμβάνεται στο διάγραμμα ροής ενέργειας, καθώς εκφράζει εκείνο το τμήμα απορροφούμενης ενέργειας από τις φωτοσυλλεκτικές κεραίες του PSII το οποίο φτάνει στα κέντρα αντίδρασης. Οι μεγαλύτερες τιμές της παραμέτρου ABS/RC παρατηρήθηκαν στην υψηλή ακτινοβολία. Η αύξηση της παραμέτρου ABS/RC μπορεί να οφείλεται είτε στην αύξηση του μεγέθους της φωτοσυλλεκτικής κεραίας είτε στη μείωση των ενεργών κέντρων του PSII (Strasser & Strasser 1995). Επίσης, η αναλογία Chl *a/b* αποτελεί ένδειξη του μεγέθους της φωτοσυλλεκτικής κεραίας (Demetriou *et al.* 2007). Στην παρούσα μελέτη, όπως προαναφέρθηκε, δεν βρέθηκε καμία στατιστικά σημαντική διαφορά στην αναλογία Chl *a/b* στις δύο συνθήκες ακτινοβολίας, επομένως η αύξηση της παραμέτρου ABS/RC στην υψηλή ακτινοβολία οφείλεται στη μείωση του αριθμού των ενεργών κέντρων (RCs). Η μείωση του αριθμού των ενεργών κέντρων σε συνθήκες αβιοτικής καταπόνησης έχει αναφερθεί και σε άλλες μελέτες (Xia *et al.* 2004; Wang *et al.* 2011).



Εικόνα 26. Αραχνοειδές διάγραμμα αναπαράστασης των φωτοσυνθετικών παραμέτρων (μέσες τιμές 6 επαναλήψεων) που προέκυψαν από το JIP test για τις συνθήκες για τις συνθήκες C1, C2, C3 και C4, την 1^η ημέρα του πειράματος στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες πληροφορίες βλέπε Εικόνα 1.



Εικόνα 27. Αραχνοειδές διάγραμμα αναπαράστασης των φωτοσυνθετικών παραμέτρων (μέσες τιμές 6 επαναλήψεων) που προέκυψαν από το JIP test για τις συνθήκες C1, C2, C3 και C4, την 5^η ημέρα του πειράματος στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες βλέπε Εικόνα 1.

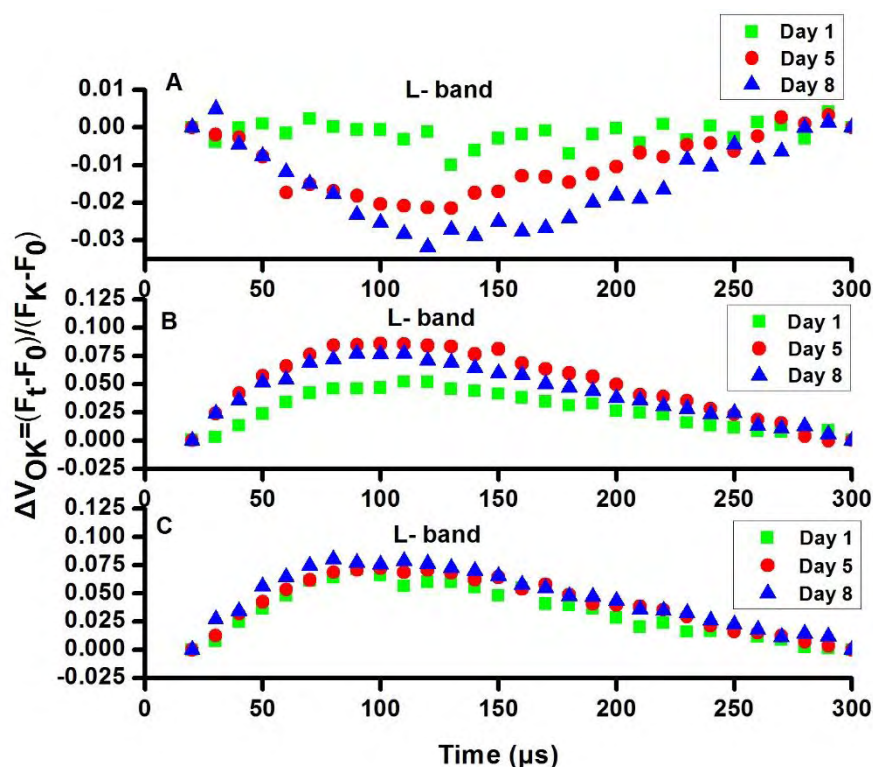


Εικόνα 28. Αραχνοειδές διάγραμμα αναπαράστασης των φωτοσυνθετικών παραμέτρων (μέσες τιμές 6 επαναλήψεων) που προέκυψαν από το JIP test για τις συνθήκες C1, C2, C3 και C4, την 8^η ημέρα του πειράματος στο είδος *Stuckenia pectinata*. Για περισσότερες λεπτομέρειες Εικόνα 1.

Πράγματι, η απενεργοποίηση των ενεργών κέντρων στην παρούσα μελέτη φάνηκε και από την παράμετρο RC/ABS, η οποία παρουσίασε πολύ χαμηλότερες τιμές στην υψηλή ακτινοβολία. Το ίδιο αποτέλεσμα έχει παρατηρηθεί και από τους Digrado *et al.* (2017). Η μείωση των ενεργών κέντρων αντίδρασης έγινε εμφανής στην παρούσα εργασία και από την αύξηση της παραμέτρου $\Delta V/\Delta t_0$ στην υψηλή ακτινοβολία, η οποία αντιπροσωπεύει το ρυθμό συσσώρευσης των κλειστών κέντρων αντίδρασης στο PSII (Kalaji *et al.* 2011). Σε υψηλές συνθήκες φωτισμού, υπερ-διεγείρεται το φωτοσύστημα II, καθότι οι φωτοσυλλεκτικές κεραίες έχουν απορροφήσει μεγαλύτερη ποσότητα φωτονίων που κατευθύνεται προς τα ενεργά κέντρα (Horton *et al.* 1996) με αποτέλεσμα να υπερφορτώνεται ο ενδιάμεσος φορέας πλαστοκινόνη (PQ) (Kalaji *et al.* 2018). Ως εκ τούτου τα ενεργά κέντρα που δέχονται ηλεκτρόνια δεν μπορούν να τα μεταφέρουν πλέον στην PQ και έτσι συσσωρεύεται ο αριθμός των κλειστών κέντρων αντίδρασης με αποτέλεσμα η ενέργεια αυτή να αποσβένεται με την αποβολή θερμότητας (αύξηση των παραμέτρων DI₀/RC και φ_{D0}) (Demetriou *et al.* 2007; Kalaji *et al.* 2011; Jafarinia & Shariati 2011). Για το λόγο αυτό παρατηρήθηκε αύξηση των τιμών των παραμέτρων DI₀/RC και φ_{D0} στην υψηλή ακτινοβολία και στο υπό μελέτη πείραμα. Ο μηχανισμός απόσβεσης της περίσσειας ενέργειας υπό τη μορφή θερμότητας έχει προστατευτικό ρόλο για την φωτοσυνθετική μηχανή του φυτού όταν υπερφορτώνεται ο ενδιάμεσος

φορέας πλαστοκινόνη (Kalaji *et al.* 2018). Ωστόσο, η συνεχής απορρόφηση μεγαλύτερης ενέργειας φωτός από τα κέντρα αντίδρασης σε συνδυασμό με τη λιγοστή διαθεσιμότητα δεκτών ηλεκτρονίων μπορεί να οδηγήσει στη μεταφορά της ενέργειας διεγέρσεως στα μόρια της χλωροφύλλης (P_{680}), η οποία μεταπίπτει από την κατάσταση απλότητας (single Chl*) στην κατάσταση τριπλότητας (triplet Chl, ^3Chl) και έτσι δημιουργούνται οι δραστικές μορφές οξυγόνου (ROS-Reactive Oxygen Species) (Kalaji *et al.* 2012). Οι ROS προκαλούν βλάβη της πρωτεΐνης D1 και αναστέλλουν τους μηχανισμούς αποκατάστασης του φωτοσυστήματος II, προκαλώντας έμμεσα βλάβη στο PSII (Kalaji *et al.* 2012).

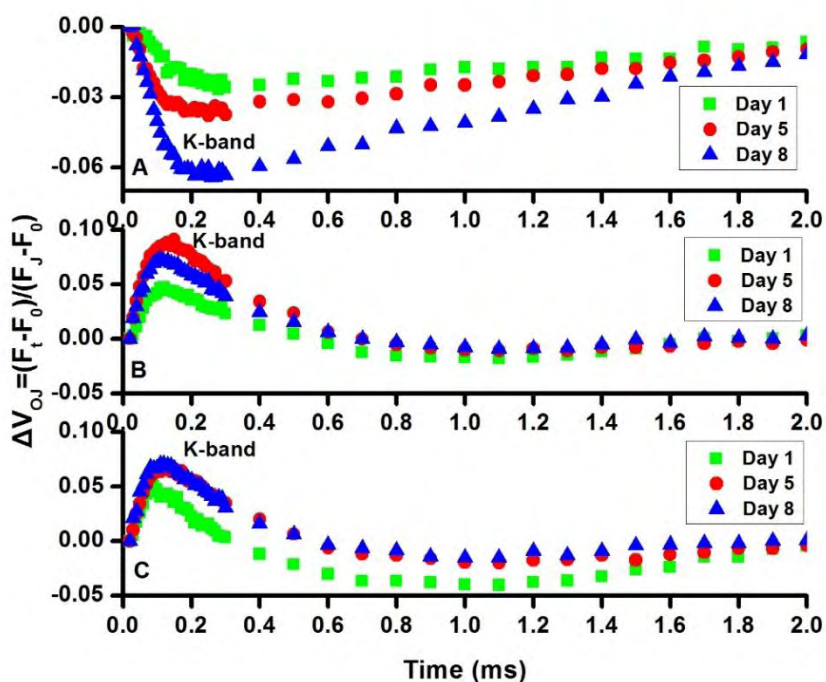
Η αύξηση του φθορισμού στο τμήμα O – J της OJIP καμπύλης υποδηλώνει επίσης τη μείωση του αριθμού των ενεργών κέντρων (Kalaji *et al.* 2016) όπως φάνηκε και στην παρούσα εργασία στην υψηλή ακτινοβολία. Για το λόγο αυτό αυξήθηκε και η παράμετρος TR_0/RC στην υψηλή ακτινοβολία, ενώ η παράμετρος ET_0/RC που εκπροσωπεί την ροή των ηλεκτρονίων ανά ενεργό κέντρο, παρουσίασε χαμηλότερες τιμές, αποτέλεσμα το οποίο όπως προαναφέρθηκε οφείλεται στην συσσώρευση κλειστών (ανηγμένων) κέντρων αντίδρασης και στην υπερφόρτωση της PQ (Kalaji *et al.* 2018). Επίσης, στην καμπύλη εμφανίστηκε το σημείο L (L-band) (Εικ. 24), το οποίο είναι εμφανές μεταξύ των 100 με 150 μs (Zubek *et al.* 2009). Στην εν λόγω μελέτη, το L-band στην υψηλή αλατότητα στην χαμηλή ακτινοβολία (stressed) ήταν αρνητικό σε σχέση με τη χαμηλή αλατότητα και χαμηλή ακτινοβολία (control), ενώ και στη χαμηλή και στην υψηλή αλατότητα στην υψηλή ακτινοβολία (stressed) ήταν θετικό σε σχέση με τη χαμηλή αλατότητα και χαμηλή ακτινοβολία (control). Αρνητικό L-band υποδεικνύει υψηλή ενεργειακή συνδεσιμότητα μεταξύ των PSII μονάδων που έχει ως αποτέλεσμα την καλύτερη αξιοποίηση της ενέργειας διέγερσης και ένα πιο σταθερό φωτοσυνθετικό σύστημα (Strasser *et al.* 2004; Strasser *et al.* 2007; Zubek *et al.* 2009). Αντίθετα, θετικό L-band δείχνει τη χαμηλή ενεργειακή συνδεσιμότητα μεταξύ των PSII μονάδων και ως αποτέλεσμα ένα ασταθές φωτοσυνθετικό σύστημα (Strasser *et al.* 2004; Zubek *et al.* 2009). Συνεπώς, στην παρούσα μελέτη διαπιστώθηκε ότι η υψηλή ακτινοβολία ήταν εκείνη που επηρέασε αρνητικά τη συνδεσιμότητα των PSII μονάδων στο *S. pectinata*.



Εικόνα 24. Ταχεία αύξηση του φθορισμού της χλωροφύλλης των φύλλων του *Stuckenia pectinata*. Κινητική διαφορά του V_{OK} [$\Delta V_{OK} = (F_t - F_0) / (F_K - F_0)$] όπου $\Delta V_{OK} = V_{OK(stressed)} - V_{OK(control)}$ δείχνει το σημείο L (L-band). A: ($V_{OKC2} - V_{OKC1}$), B: ($V_{OKC3} - V_{OKC1}$), C: ($V_{OKC4} - V_{OKC1}$). Για περισσότερες πληροφορίες βλέπε Εικόνα 1.

Επιπρόσθετα, στην καμπύλη εμφανίστηκε και το σημείο K (K-band) (Εικ. 25), το οποίο γίνεται εμφανές στα 200 με 300 μs (Meng *et al.* 2016). Στην εν λόγω μελέτη, το K-band στην υψηλή αλατότητα, στην χαμηλή ακτινοβολία (stressed) ήταν αρνητικό σε σχέση με τη χαμηλή αλατότητα και χαμηλή ακτινοβολία (control), ενώ και στη χαμηλή και στην υψηλή αλατότητα στην υψηλή ακτινοβολία (stressed) ήταν θετικό σε σχέση με τη χαμηλή αλατότητα και χαμηλή ακτινοβολία (control). Αρνητικό K-band υποδεικνύει την υψηλή δραστηριότητα του συμπλόκου έκλυσης οξυγόνου (OEC) (Strasser *et al.* 2004; Strasser *et al.* 2007), ενώ το θετικό K-band την αδρανοποίηση του OEC (Yusuf *et al.* 2010). Οι μεγαλύτερες τιμές του λόγου V_K/V_I σε συνδυασμό με το θετικό K-band, όπως παρατηρήθηκε στην υψηλή ακτινοβολία στην παρούσα μελέτη, δείχνουν ότι αδρανοποιήθηκε το σύμπλοκο έκλυσης οξυγόνου (Srivastava *et al.* 1997; Brestic *et al.* 2012), έχοντας ως συνέπεια τη μείωση της ροής ηλεκτρονίων από το OEC προς τα κέντρα αντίδρασης του PSII (Strasser 1997; Guha *et al.* 2013). Αντίθετα, η υψηλή αλατότητα δεν επηρέασε τη δραστηριότητα του OEC στο *S. pectinata*. Το

γεγονός ότι η υψηλή ακτινοβολία επηρέασε αρνητικά την πλευρά του δότη στο φωτοσύστημα II (οξειδωτική πλευρά) διαπιστώθηκε στην παρούσα μελέτη για το *S. pectinata* και από τις αυξημένες τιμές του σχετικού φθορισμού V_J , όπως έχει παρατηρηθεί και σε άλλες μελέτες αβιοτικής καταπόνησης στα φυτά (Mehta *et al.* 2010; Wang *et al.* 2011).



Εικόνα 25. Ταχεία αύξηση του φθορισμού της χλωροφύλλης των φύλλων του *Stuckenia pectinata*. Κινητική διαφορά του V_{OJ} [$\Delta V_{OJ} = (F_t - F_0) / (F_J - F_0)$] όπου $\Delta V_{OJ} = V_{OJ(stressed)} - V_{OJ(control)}$ δείχνει το σημείο K (K-band). A: ($V_{OJ2} - V_{OJ1}$), B: ($V_{OJ3} - V_{OJ1}$), C: ($V_{OJ4} - V_{OJ1}$). Για περισσότερες πληροφορίες βλέπε Εικόνα 1.

Οι υψηλές συνθήκες φωτός έδειξαν ότι υπήρξε αρνητική επίδραση και στην πλευρά του δέκτη (αναγωγική πλευρά) του φωτοσυστήματος II. Ειδικότερα, παρατηρήθηκε η μείωση των τιμών των παραμέτρων ψ_{E0} και ϕ_{E0} στην υψηλή ακτινοβολία, υποδεικνύοντας ότι η ροή ηλεκτρονίων μειώθηκε από τον πρωτογενή υποδοχέα ηλεκτρονίων Q_A προς το δευτερογενή υποδοχέα ηλεκτρονίων Q_B ή προς το Q_B^- (Li *et al.* 2016). Αυτό επίσης διαπιστώθηκε και από την αύξηση του φθορισμού στα τμήματα O – J και J – I της καμπύλης στην υψηλή ακτινοβολία. Επιπρόσθετα, διαπιστώθηκε η αύξηση των τιμών της παραμέτρου δR_0 στην υψηλή ακτινοβολία στην παρούσα εργασία, η οποία έχει παρατηρηθεί και σε άλλες μελέτες (Adamski *et al.* 2011; Li *et al.*

2016). Η αύξηση της παραμέτρου δRo υποδεικνύει την κλιμάκωση της «κυκλοφοριακής συμφόρησης» ηλεκτρονίων όπως αναφέρουν οι Schansker *et al.* (2005) στην αναγωγική πλευρά του PSI, εξαιτίας της ενεργοποίησης του ενζύμου ferredoxin-NADP⁺ αναγωγάσης (FNR). Το εν λόγω ένζυμο καταλύει την αντίδραση μεταφοράς ηλεκτρονίου από την ανηγμένη φερρεδοξίνη στο NADP⁺ για την παραγωγή του NADPH (Carrilo & Ceccarelli 2003). Η ferredoxin-NADP⁺ αναγωγάση ενεργοποιείται παρουσία φωτός και απενεργοποιείται απουσία φωτός (Satoh 1981). Μάλιστα οι Lofti *et al.* (2018) αναφέρουν ότι η αύξηση της παραμέτρου δRo υποδεικνύει ότι μειώνεται η διαθεσιμότητα των PSI μονάδων στη γραμμική ροή ηλεκτρονίων, οι οποίες συμμετέχουν στην κυκλική ροή ηλεκτρονίων, μηχανισμός ο οποίος δεν έχει προσδιορισθεί μέχρι τούδε, ενώ παράλληλα λαμβάνει χώρα η απομάκρυνση του κυτοχρωμικού συμπλόκου b_6f και του PSI από το PSII. Η ενεργοποίηση της κυκλικής ροής ηλεκτρονίων γύρω από το PSI συντελεί στη μείωση της φωτο-βλάβης στο PSII σε συνθήκες υψηλών επιπέδων φωτός (Takahashi & Badger 2011). Συνεπώς, η υψηλή ακτινοβολία επηρέασε αφενός τη ροή ηλεκτρονίων στην οξειδωτική και αναγωγική πλευρά του PSII και αφετέρου τη ροή ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς προς τους τελικούς υποδοχείς ηλεκτρονίων στην αναγωγική πλευρά του PSI στο *Stuckenia pectinata*.

Ο δείκτης PI_{ABS} παρουσίασε χαμηλότερες τιμές στην υψηλή ακτινοβολία και φάνηκε ότι επηρεάστηκε περισσότερο από τις παραμέτρους ψ_{E0} και RC/ABS . Η μείωση του PI_{ABS} που παρατηρήθηκε στην υψηλή ακτινοβολία, σχετίζεται με την αύξηση της αποβολής θερμότητας λόγω της συσσώρευσης κλειστών κέντρων αντίδρασης (Digrado *et al.* 2017) όπως διαπιστώθηκε και στην παρούσα μελέτη. Σε ότι αφορά τη χαμηλή ακτινοβολία ο δείκτης PI_{ABS} μειώθηκε αρχικά, όμως μετά την 5^η ημέρα σταθεροποιήθηκε σε σχετικά υψηλές τιμές. Αυτό το αποτέλεσμα δείχνει ότι το φυτό αρχικά καταπονήθηκε αλλά σε σύντομο χρονικό διάστημα κατάφερε να εγκλιματισθεί στη νέα χαμηλή συνθήκη ακτινοβολίας. Οι Kalaji *et al.* (2012) σε πειράματα καταπόνησης της ακτινοβολίας στη φωτοσύνθεση των φυτών αναφέρουν ότι η παράμετρος PI_{ABS} αποτελεί πιο ευαίσθητο δείκτη των αλλαγών της ακτινοβολίας σε σύντομο χρονικό διάστημα απ' ότι η παράμετρος F_v/F_m , όπως έδειξαν και τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας. Η αρνητική επίδραση της υψηλής ακτινοβολίας αποτυπώνεται και με τη μείωση του δείκτη συνολικής απόδοσης της φωτοσύνθεσης PI_{total} στο *S. pectinata*. Ο PI_{total} αποτελεί επίσης ευαίσθητο δείκτη του JIP test και

εκφράζει «απώλεια» ή «κέρδος» σε ότι αφορά την ενέργεια διατήρησης στο φυτό (Yusuf *et al.* 2010). Στην εν λόγω μελέτη, παρατηρήθηκε αρχικά μείωση του PI_{total} στη χαμηλή ακτινοβολία, αλλά έπειτα την 5^η ημέρα σταθεροποιήθηκε σε σχετικά υψηλές τιμές. Ο δείκτης PI_{total} σχετίζεται με την ικανότητα επιβίωσης τους φυτού σε συνθήκες καταπόνησης (Strasser *et al.* 2007; Tsimilli-Michael & Strasser 2008; Zubek *et al.* 2009). Στη χαμηλή ακτινοβολία φάνηκε ότι το φυτό αρχικά καταπονήθηκε, όμως στην πάροδο του χρόνου μπόρεσε να εγκλιματισθεί. Στην υψηλή ακτινοβολία το φυτό δεν κατάφερε να εγκλιματισθεί αλλά είναι εμφανής η προσπάθεια επιβίωσης καθότι δεν παρατηρήθηκε περαιτέρω μείωση των τιμών μετά την 5^η ημέρα. Επίσης, ο δείκτης PI_{total} σχετίζεται και με την ικανότητα αύξησης του φυτού σε συνθήκες καταπόνησης (Strasser *et al.* 2007; Tsimilli-Michael & Strasser 2008; Zubek *et al.* 2009), ωστόσο στην παρούσα μελέτη ο ρυθμός αύξησης του φυτού δεν παρουσίασε διαφορά. Στο ίδιο αποτέλεσμα κατέληξαν και οι Yusuf *et al.* (2010) σχετικά με τον PI_{total} και την αύξηση του φυτού σε πειράματα καταπόνησης. Ο PI_{total} αποτελεί πράγματι έναν ευαίσθητο δείκτη απόδοσης της φωτοσύνθεσης υπό συνθήκες καταπόνησης, όμως δεν αντιπροσωπεύει τη συνολική απόδοση του φυτού, η οποία ελέγχεται από πιο σύνθετους μηχανισμούς (Yusuf *et al.* 2010).

4.2. Επίδραση της αλατότητας

Η αλατότητα πράγματι επηρέασε το *S. pectinata* και αυτό διαπιστώθηκε από τις αλλαγές σε κάποιες φωτοσυνθετικές παραμέτρους στη διάρκεια του πειράματος. Συγκεκριμένα, παρατηρήθηκαν αλλαγές στην παράμετρο ABS/RC καθότι επηρεάστηκαν τα κέντρα αντίδρασης του PSII όπως έδειξε η παράμετρος RC/ABS στην πάροδο του χρόνου. Αυτό φάνηκε και από τις αλλαγές στις παραμέτρους DI_0/RC και Φ_{D0} ώστε να αποβληθεί η περίσσεια ενέργειας ως θερμότητα εξαιτίας της αδρανοποίησης κάποιων κέντρων αντίδρασης. Για το λόγο αυτό μειώνεται και η μέγιστη φωτονιακή απόδοση του PSII (Φ_{P0}) όπως έχει παρατηρηθεί και σε άλλα φυτά υπό συνθήκες καταπόνησης της αλατότητας (Xia *et al.* 2004; Demetriou *et al.* 2007; Wang *et al.* 2011). Παρά τις αλλαγές που παρατηρήθηκαν στην διάρκεια του πειράματος σε αυτές τις φωτοσυνθετικές παραμέτρους, ο συνολικός μηχανισμός φωτοσύνθεσης του φυτού δεν επηρεάστηκε από το εύρος της αλατότητας όπως έδειξε και ο δείκτης PI_{total} . Η ανοχή του *S. pectinata* σε μεγάλο εύρος αλατότητας έχει διαπιστωθεί και από άλλες μελέτες (Borngis & Boyer 2015; Rodriguez-Gallego *et al.*

2015). Σε πρόσφατη μελέτη αναφέρεται ότι το φυτό μπορεί να ευδοκιμεί σε εύρος αλατότητας 5 – 18 (Dhir 2015).

Ως γνωστόν τα φυτά επιδίδονται σε μορφο-φυσιολογικές αλλαγές για να ξεπεράσουν τις συνθήκες καταπόνησης (Souza & Lutttge 2015). Ο Kaplan (2002) επισήμανε ότι το *S. pectinata* παρουσιάζει φαινοτυπική πλαστικότητα. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης, φαίνεται ότι το *S. pectinata* παρουσίασε φωτοσυνθετική πλαστικότητα ως προς την ακτινοβολία, δηλαδή την ικανότητα να εγκλιματίζεται σε μικρό χρονικό διάστημα στις αλλαγές του φωτός (Ziegler & Uthicke 2011). Μάλιστα οι Hootsman *et al.* (1996) επισήμαναν ότι το *S. pectinata* επέδειξε μεγαλύτερη φωτοσυνθετική πλαστικότητα παρά μορφολογική στις αλλαγές της ακτινοβολίας. Ωστόσο όπως αναφέρουν οι ίδιοι ερευνητές, τα αποτελέσματα αφορούν το είδος από ένα συγκεκριμένο οικότοπο και δεν είναι πάντα σύμφωνα με άλλες μελέτες για το ίδιο φυτό, καθότι αποτελεί κοσμοπολίτικο είδος, επομένως τα αποτελέσματα δεν είναι αντιπροσωπευτικά για όλους τους πληθυσμούς.

4.3. Ατομικές και κύριες επιδράσεις της ακτινοβολίας και της αλατότητας

Η αλληλεπίδραση των παραγόντων καταπόνησης μπορεί να οδηγήσει σε υψηλότερη (συνεργιστική) ή χαμηλότερη (ανταγωνιστική) επίδραση απ' ό,τι προβλέπεται από τα μοντέλα αναφοράς και με βάση τις επιδράσεις των μεμονωμένων παραγόντων καταπόνησης, όπως καταδεικνύεται από πολυάριθμες μελέτες (Crain *et al.* 2008, Holmstrup *et al.* 2010). Η παρούσα μελέτη έδειξε ότι η αλληλεπίδραση της ακτινοβολίας με την αλατότητα ήταν για τις δώδεκα (12) παραμέτρους ανταγωνιστική, για τις οκτώ (8) προσθετική και για τις δύο (2) συνεργιστική (Πίν. 23, για περισσότερες πληροφορίες βλέπε Παράρτημα XXIV-XLV). Φαίνεται ότι αυτό το αποτέλεσμα δεν είναι σε συμφωνία με την μετα-ανάλυση των Harvey *et al.* (2013), στην οποία διαπιστώθηκε ότι επικρατούν οι συνεργιστικές αλληλεπιδράσεις στα θαλάσσια οικοσυστήματα, αλλά ούτε και με την εργασία των Strain *et al.* (2014), όπου φαίνεται να επικρατούν οι προσθετικές αλληλεπιδράσεις. Αυτό δείχνει ευκρινώς ότι τα τρέχοντα εννοιολογικά μοντέλα δυσκολεύονται στην πρόβλεψη της αλληλεπίδρασης πολλαπλών παραγόντων καταπόνησης, γεγονός που δεικνύεται και από την αυξανόμενη ερευνητική δραστηριότητα προς αυτή την κατεύθυνση κατά την πρόσφατη χρονική περίοδο (Crain *et al.* 2008; Darling & Cote 2008; Harvey *et al.* 2013; Kroeker *et al.* 2013, Ban *et al.* 2014; Strain *et al.* 2014, Przeslawski *et al.* 2015).

Η ακτινοβολία είναι ένας παράγοντας που σε υψηλές ή χαμηλές τιμές μπορεί να προκαλέσει καταπόνηση που μπορεί να αλληλεπιδράσει με άλλους αβιοτικούς παράγοντες, όπως είναι η αλατότητα στο υδάτινο περιβάλλον. Τέτοιες αλληλεπιδράσεις μπορεί να είναι ιδιαίτερα σημαντικές για τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς, όπως είναι τα θαλάσσια αγγειόσπερμα.

Πίνακας 23. Κύρια επίδραση της ακτινοβολίας με την αλατότητα στις υπό μελέτη παραμέτρους του πειράματος.

Μεταβλητή	Ατομική επίδραση παραγόντων	Κύρια επίδραση παραγόντων		
		Προσθετικοί	Συnergιστικοί	Ανταγωνιστικοί
GR	Αντίθετοι			+
Chla	Διπλά θετικοί			+
Chlb	Διπλά θετικοί			+
Chla/b	Αντίθετοι		+	
F_v/F_m	Διπλά αρνητικοί			+
$\Delta F/F_m'$	Αντίθετοι	+		
ABS/RC	Αντίθετοι			+
TR ₀ /RC	Αντίθετοι			+
ET ₀ /RC	Διπλά αρνητικοί	+		
DI ₀ /RC	Αντίθετοι			+
RC/ABS	Αντίθετοι	+		
$\Delta V/\Delta t_0$	Αντίθετοι			+
V _J	Διπλά θετικοί	+		
V _I	Αντίθετοι			+
V _K /V _J	Αντίθετοι			+
ψ_{E0}	Διπλά αρνητικοί	+		
Φ_{P0}	Αντίθετοι	+		
Φ_{E0}	Διπλά αρνητικοί	+		
Φ_{D0}	Αντίθετοι			+
δR_0	Αντίθετοι			+
PI _{ABS}	Αντίθετοι	+		
PI _{total}	Διπλά αρνητικοί	+		

Πράγματι, σύμφωνα με αυτή τη μελέτη, οι αυξημένες τιμές ακτινοβολίας μειώνουν τις αρνητικές επιδράσεις της αλατότητας στην αύξηση του είδους *S. pectinata*, όπως αποδεικνύεται από την ανταγωνιστική αλληλεπίδρασή τους (Εικ. 1, Πίν. 23). Το γεγονός αυτό φαίνεται να εξηγεί την ευρεία εξάπλωση αυτού του σκινόφилου είδους στα Μεσογειακά λιμναία ως μεταβατικά ύδατα, μιας και συμβάλει στην επιβίωσή του

ακόμη και στις άνυδρες περιόδους, π.χ. τέλη άνοιξης ή αρχές φθινοπώρου, όπου οι επικρατούσες υψηλές ακτινοβολίες, απουσιάζοντας ευτροφισμού και θολερότητας στη στήλη του νερού, συνδυάζονται με υψηλές αλατότητες.

Μεταξύ των φυσιολογικών λειτουργιών, η φωτοσύνθεση είναι μία από τις πιο ευαίσθητες που μπορούν να επηρεαστούν από τις αλληλεπιδράσεις της ακτινοβολίας και της αλατότητας. Ως παράδειγμα, η αλατότητα και η ακτινοβολία έδρασαν ανταγωνιστικά ως προς τις τιμές των χλωροφυλλών a και b , καθώς μειώθηκαν οι τιμές των δύο παραμέτρων στη συνθήκη C4 σε σχέση με τις συνθήκες όπου οι δύο παράγοντες ήταν μόνοι τους (C2, C3). Ανταγωνιστική ήταν και η επίδραση των δύο αβιοτικών παραγόντων στις παραμέτρους ABS/RC, TR₀/RC, DI₀/RC, $\Delta V/\Delta t_0$, V_I , V_K/V_I , ϕ_{D0} , δR_0 και GR. Αντίθετα, σε ότι αφορά την παράμετρο V_I , φάνηκε ότι και οι δύο παράγοντες καταπόνησης έδρασαν διπλά θετικά, αυξάνοντας την τιμή της παραμέτρου.

5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Τα αποτελέσματα της παρούσης μελέτης εξηγούν την ευρεία εξάπλωση του σκίοφιλου υφυδατικού αγγειόσπερμου *S. pectinata* στα Μεσογειακά λιμναία ως μεταβατικά ύδατα. Δείχτηκε ότι οι αυξημένες τιμές ακτινοβολίας μειώνουν τις αρνητικές επιδράσεις της αλατότητας στην αύξηση του είδους, όπως αποδεικνύεται από την ανταγωνιστική αλληλεπίδρασή τους και έτσι συμβάλουν στην επιβίωσή του ακόμη και στις άνυδρες περιόδους, π.χ. τέλη άνοιξης ή αρχές φθινοπώρου, όπου οι επικρατούσες υψηλές ακτινοβολίες, απουσιάζοντας ευτροφισμού και θολερότητας στη στήλη του νερού, συνδυάζονται με υψηλές αλατότητες. Η παρουσία του *S. pectinata* στα εύτροφα και υπερ-εύτροφα οικοσυστήματα, όπου τα επίπεδα ακτινοβολίας είναι πολύ χαμηλά εξηγείται από τις επιδράσεις της υψηλής ακτινοβολίας, η οποία επηρέασε αρνητικά το φωτοσυνθετικό μηχανισμό του *S. pectinata*. Συγκεκριμένα, τα υψηλά επίπεδα ακτινοβολίας επηρέασαν τη ροή ηλεκτρονίων στην οξειδωτική και αναγωγική πλευρά του PSII, αλλά και τη ροή ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς προς τους υποδοχείς ηλεκτρονίων στην αναγωγική πλευρά του PSI. Αντίθετα, στη χαμηλή ακτινοβολία καταπονήθηκε το φυτό αρχικά, όμως στη συνέχεια και με την πάροδο του χρόνου κατάφερε να εγκλιματισθεί. Η αλατότητα πράγματι επηρέασε αρνητικά συγκεκριμένα τμήματα της φωτοσυνθετικής διεργασίας, χωρίς όμως να προκαλέσει κάποια αναστολή στη λειτουργία του συνολικού μηχανισμού της φωτοσύνθεσης.

6. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ (ΕΛΛΗΝΙΚΗ)

Κωνσταντινίδου Ε.Ι., 2003. Φυσιολογία Φυτών. Από το μόριο στο περιβάλλον. Κεφ. 16, Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης.

Μποζαμπαλίδης Α., 2011. Βοτανική, Μορφολογία και Ανατομία Φυτών (2^η εκδ.), Θεσσαλονίκη: University Studio Press.

Στεφανίδης Κ., 2012. Οικολογική αξιολόγηση των λιμνών της ΒΔ Ελλάδας με έμφαση στις σχέσεις υδρόβιων μακροφύτων-ζωοπλαγκτού και της ποιότητας του νερού. Πανεπιστήμιο Πατρών. Διδακτορική διατριβή.

7. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ (ΞΕΝΟΓΛΩΣΣΗ)

Abal E.G., Loneragan N., Bowen P., Perry C.J., Udy J.W., Dennison W.C., 1994. Physiological and morphological responses of the seagrass *Zostera capricorni* Aschers, to light intensity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 178 (1): 113-129.

Abbasi S., Afsharzadeh S., Saeidi H., Triest L., 2016. Strong Genetic Differentiation of Submerged Plant Populations across Mountain Ranges: Evidence from *Potamogeton pectinatus* in Iran. PLoS ONE 11, (8): e0161889. doi:10.1371/journal.pone.0161889.

Abbasi S., Afsharzadeh S., Saeidi H., 2017. Genetic diversity of *Potamogeton pectinatus* L. in Iran as revealed by ISSR markers. Acta Bot. Croat., 76 (2): 177-182.

Adamski J.M., Peters J.A., Danieloski R., Bacarin M.A., 2011. Excess iron-induced changes in the photosynthetic characteristics of sweet potato. Journal of Plant Physiology, 168: 2056-2062.

Ahmad P., Sharma S., 2008. Salt stress and phytochemical responses of plants. Plant Soil Environ, 54: 89-99.

Ahmad P., Jaleel C.A., Salem M.A., Nabi G., Sharma S., 2010. Roles of enzymatic and non-enzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. Crit Rev Biotechnol, 30: 161-175.

Ahn T.K., Avenson T.J., Ballottari M., Cheng Y.C., Niyogi K.K., Bassi R., Fleming G.R., 2008. Architecture of a charge-transfer state regulating light harvesting in a plant antenna protein. *Science*, 320: 794-797.

Aichner B., Hilt S., Périllon C., Gillefalk M., Sachse D., 2017. Biosynthetic hydrogen isotopic fractionation factors during lipid synthesis in submerged aquatic macrophytes: effect of groundwater discharge and salinity. *Organic Geochemistry*, 113: 10-16.

Albertoni E.F., Palma-Silva C., Trindade C.R.T., Furlanetto L.M., 2014. Field evidence of the influence of aquatic macrophytes on water quality in a shallow eutrophic lake over a 13-year period. *Acta Limnol Bras*, 26(2): 176-185.

Allakhverdiev S.I., Sakamoto A., Nishiyama Y., Inaba M., Murata N., 2000. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiol.*, 123: 1047-1056.

Anderson J.M., 2002. Changing concepts about the distribution of Photosystems I and II between grana appressed and stroma exposed thylakoid membranes. *Photosynthesis Research*, 73: 157-164.

Asada K., 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology*, 141: 391-396.

Ashraf M., Harris P.J.C., 2013. Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*, 51: 163-190.

Bakker E.S., Van Donk E., Declerck S.A.J., Helmsing N.R., Hidding B., Nolet B.A., 2010. Effect of macrophyte community composition and nutrient enrichment on plant biomass and algal blooms. *Basic Appl. Ecol.*, 11: 432-439.

Baldassarre G.A., Bolen. E.G., 1994. *Waterfowl ecology and management*. John Wiley & Sons, Inc. New York.

Ban S.S., Graham N.A., Connolly S.R., 2014. Evidence for multiple stressor interactions and effects on coral reefs. *Global Change Biology*, 20: 681-697.

- Baniulis D., Yamashita E., Zhang H., Hasan S.S., Cramer W.A.,** 2008. Structure-function of the cytochrome b₆f complex. *Photochemistry and Photobiology*, 84: 1349-1358.
- Baroli I., Niyogi K.K.,** 2000. Molecular genetics of xanthophyll-dependent photoprotection in green algae and plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biology Sciences*, 355: 1385-393.
- Barrat-Segretain M.H.,** 1996. Strategies of reproduction, dispersion and competition in river plants: a review. *Vegetation*, 123: 13-37.
- Blanck H.,** 2002. A critical review of procedures and approaches used for assessing pollution-induced community tolerance (PICT) in biotic communities. *Hum. Ecol. Risk Assess.*, 8: 1003–1034.
- Bloomfield A.L., Gillanders B.M.,** 2005. Fish and invertebrate assemblages in seagrass, mangrove, saltmarsh, and nonvegetated habitats. *Estuaries*, 28: 63-77.
- Borgnis E., Boyer K.E.,** 2015. Salinity Tolerance and competition drive distributions of native and invasive submerged aquatic vegetation in the upper San Francisco Estuary. *Coastal and Estuarine Research Federation*, 39: 707-717.
- Breitbart D., Riedel G.,** 2005. Multiple stressors in marine systems. Pages 416–431 in E. Norse, L. Crowder, editors. *Marine conservation biology*. Island Press, Washington, D.C.
- Brestic M., Zivcak M., Kalaji M.H., Carpentier R., Allakhverdiev S.I.,** 2012. Photosystem II thermostability in situ: environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in *Triticum aestivum* L. *Plant Physiol Biochem*, 57: 93-105.
- Brix H.,** 1993a. Wastewater treatment in constructed wetlands. System design, removal processes, and treatment performance. In: Moshiri, G.A. (Ed.), *Constructed Wetlands for Water Quality Improvement*. Lewis, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo, pages 9-22.

Brix H., 1993b. Macrophyte-mediated oxygen transfer in wetlands: transport mechanisms and rates. In: Moshiri, G.A. (Ed.), *Constructed Wetland for Water Quality Improvement*. Lewis Publishers, Boca Raton, London, Tokyo, pages 391-398.

Brix H., 1997. Do macrophytes play a role in constructed treatment wetlands? *Wat. Sci. Tech.*, 35: 11-17.

Broetto F., Duarte H.M., Luttge Q., 2007. Responses of chlorophyll fluorescence parameters of the facultative halophyte and C3 - CAM intermediate species *Mesembryanthemum crystallinum* to salinity and high irradiance stress. *J Plant Physiol*, 164: 904-912.

Brook B.W., Sodhi N.S., Bradshaw C.J.A., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol Evol*, 23: 453-460.

Bryars S., Collings G., Miller D., 2011. Nutrient exposure causes epiphytic changes and coincident declines in two temperate Australian seagrasses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 441: 89-103.

Cao C.J., Zheng B.H., Chen Z.L., Huang M.S., Zhang J.L., 2011. Eutrophication and algal blooms in channel type reservoirs: A novel enclosure experiment by changing light intensity. *J. Environ. Sci. China*, 23: 1660-1670.

Carrillo N., Ceccarelli E.A., 2003. Open questions in ferredoxin-NADP⁺ reductase catalytic mechanism. *Eur. J. Biochem.*, 270: 1900–1915.

Celis-Plá P.S.M., Martínez B., Quintano E., García-Sánchez M., Pedersen A., Navarro N.P., Copertino M.S., Mangaiyarkarasi N., Mariath R., Figueroa F.L., Korbee N., 2014. Short-term ecophysiological and biochemical responses of *Cystoseira tamariscifolia* and *Ellisolandia elongata* to environmental changes. *Aquatic Biology*, 22: 227-243.

Chapin F.S., Autumn K., Pugnaire F., 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *Am. Nat.*, 142: S78-S92.

Cheng Y., Qi Y., Zhu Q., Chen X., Wang N., Zhao X., Chen H., Cui X., Xu L., Zhang W., 2009. New changes in the plasma-membrane-associated proteome of rice roots under salt stress. *Proteomics*, 9: 3100-3114.

Chivall D., M'Boule D., Sinke-Schoen D., Sinninghe-Damsté J., Schouten S., van der Meer M.T.J, 2014. The effects of growth phase and salinity on the hydrogen isotopic composition of alkenones produced by coastal haptophyte algae. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 140: 381-390.

Chutipaijit S., Chaum S., Sompornpailin K., 2011. High contents of proline and anthocyanin increase protective response to salinity in *Oryza sativa* L. spp. *indica*. *Aust J Crop Sci*, 5: 1191-1198.

Cornelissen J.H.C., Song Y.B., Yu F.H., Dong M., 2014. Plant traits and ecosystem effects of clonality: a new research agenda. *Ann. Bot. London*, 114: 369-376.

Corney H.J., Sasse J.M., Ades P.K., 2003. Assessments of salt tolerance in eucalypts using chlorophyll fluorescence attributes. *N. Forests*, 26: 233-246.

Costanza R., Darge R., De Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O' Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., Van Den Belt M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260.

Christensen M.R., Graham M.D., Vinebrooke R.D., Findlay D.L., Paterson M.J., Turner M.A., 2006. Multiple anthropogenic stressors cause ecological surprises in boreal lakes. *Glob. Change Biol.*, 12: 2316-2322.

Crain C.M., Kroeker K., Halpern B.S., 2008. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters*, 11: 1304-1315.

Dall'Osto L., Cazzaniga S., North E., Marion-Poll A., Bassi R., 2007. The *Arabidopsis* aba4-1 mutant reveals a specific function for neoxanthin in protection against photooxidative stress. *Plant Cell*, 19: 1048-1064.

Dantas B.F., De Sa R.L., Aragao C.A., 2007. Germination, initial growth and cotyledon protein content of bean cultivars under salinity stress. *Rev Bras de Sementes*, 29: 106-110.

Darling E.S., Côté I.M., 2008. Quantifying the evidence for ecological synergies. *Ecol Lett*, 11:1278-1286.

Darling E.S., McClanahan T.R., Côté I.M., 2010. Combined effects of two stressors on Kenyan coral reefs are additive or antagonistic, not synergistic. *Conservation Letters*, 3: 122-130.

Demetriou G., Neonaki C., Navakoudis E., Kotzabasis K., 2007. Salt stress impact on the molecular structure and function of the photosynthetic apparatus-the protective role of polyamines. *BBA-Bioenergetics*, 1767: 272-80.

Demmig-Adams B., Cohu C.M., Muller O., Adams W.W., 2012. Modulation of photosynthetic energy conversion efficiency in nature: from seconds to seasons. *Photosynth Res*, 113: 75-88.

den Hartog C., 1981. Aquatic plant communities of poikilosaline waters. *Hydrobiologia*, 81: 15-21.

Dhir B., 2015. Status of aquatic macrophytes in changing climate: A perspective. *J. Environ. Sci. Technol.*, 8: 139-148.

Digrado A., Bachy A., Mozaffar A., Schoon N., Bussotti F., Amelynck C., Dalcq A.C., Fauconnier M.L., Aubinet M., Heinesch B., 2017. Long-term measurements of chlorophyll a fluorescence using the JIP-test show that combined abiotic stresses influence the photosynthetic performance of the perennial ryegrass (*Lolium perenne*) in a managed temperate grassland. *Physiol. Plantarum.*, 161 (3): 355-371.

Diner B.A., Babcock G.T., 1996. Structure, dynamics, and energy conversion efficiency in photosystem II. In: Ort DR, Yocum CF (eds) *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions*, 213-247. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Duarte C.M., Middelburg J.J., Caraco N., 2005. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences*, 2: 1-8.

Duffy J.E., 2006. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 311: 233-250.

Duysens L.N.M., Sweers H.E., 1963. Mechanism of two photochemical reactions in algae as studied by means of fluorescence. In: Japanese Society of Plant Physiologists, eds. *Studies on microalgae and photosynthetic bacteria*. Tokyo: University of Tokyo Press, 353-372.

Fernández-Torquemada Y., Sánchez-Lizaso J.L., 2013. Effects of salinity on seed germination and early seedling growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Estuarine, Coastal Shelf Sci*, 119: 64-70.

Figuerola J., Green A.J., 2002. How frequent is external transport of seeds and invertebrate eggs by water birds? A study in Donana, SW Spain. *Archives of Hydrobiologia*, 155: 557-565.

Folke C., Carpenter S.R., Walker B.H., Scheffer M., Elmqvist T., Gunderson L.H., Holling C.S., 2004. Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 557-581.

Forsman A., 2015. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity*, 115: 276-284.

French G.T., Moore K.A., 2003. Interactive effects of light and salinity stress on the growth, reproduction, and photosynthetic capabilities of *Vallisneria americana* (wild celery). *Estuaries*, 26: 1255-1268.

Ganie A.H., Reshi Z.A., Wafai B.A., 2008. Multiple reproductive strategies contribute to invasiveness of *Potamogeton crispus* L. (Potamogetonaceae) in fresh water ecosystems of Kashmir Himalaya, India. pp. 1067-1073. In: M. Sengupta and R. Dalwani (eds.) *Proceedings of Taal 2007: The 12th World Lake Conference*. Jaipur, India.

Ganie A. H., Reshi Z. A., Wafai B. A., Puijalón S., 2014. Phenotypic plasticity: Cause of the successful spread of the genus *Potamogeton* in Kashmir Himalaya. *Aquatic Botany*, 120: 283-289.

Ganie A.H., Reshi Z.A., Wafai B.A., 2016. Reproductive ecology of *Potamogeton pectinatus* L. (= *Stuckenia pectinata* (L.) Börner) in relation to its spread and abundance in freshwater ecosystems of the Kashmir Valley, India. *Trop Ecol*, 57(4): 787-803.

Genty B., Briantais J-M., Baker N.R., 1989. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990: 87-92.

Chidumayo E.N., 2006. Fitness implications of clonal integration and leaf dynamics in a stoloniferous herb, *Nelsonia canescens* (Lam.) Spreng (Nelsoniaceae). *Evolutionary Ecology*, 20: 59-73.

Goh C.H., Ko S.M., Koh S., Kim Y.J., Bae H.J., 2014. Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants, *J. Plant Biol.*, 55: 93-101.

Gomes-Filho E., Machado Lima C.R.F., Costa J.H., da Silva A.C., da Guia Silva Lima M., de Lacerda C.F., Prisco J.T., 2008. Cowpea ribonuclease: properties and effect of NaCl-salinity on its activation during seed germination and seedling establishment. *Plant Cell Rep*, 27: 147-157.

Gottardini E., Cristofori A., Cristofolini F., Nali C., Pellegrini E., Busotti F., Ferretti M., 2014. Chlorophyll-related indicators are linked to visible ozone symptoms: evidence from a field study on native *Viburnum lantana* L. plants in northern Italy. *Ecol Indic*, 39: 65-74.

Grace J.B., 1993. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany*, 44: 159-180.

Granger S., Izumi H., 2001. Water quality measurement methods for seagrass habitats. Short F.T., Coles R.G. (Eds.), *Global Seagrass Research Methods*, Elsevier Science, Amsterdam.

Guha A., Sengupta D., Reddy A.R., 2013. Polyphasic chlorophyll α fluorescence kinetics and leaf protein analyses to track dynamics of photosynthetic performance in mulberry during progressive drought. *J Photochem Photobiol B*, 119: 71-83.

Han Z., Cui B., 2016. Performance of macrophyte indicators to eutrophication pressure in ponds. *Ecol. Eng.*, 96: 8-19.

Hangelbroek H., Ouborg N.J., Santamaria. L., Schwenk K., 2002. Clonal diversity and structure within a population of pondweed *Potamogeton pectinatus* foraged by bewicks swans. *Molecular Ecology*, 11: 2137-2150.

Harwell M.C., Orth R., 2002. Long distance dispersal potential in marine macrophytes. *Ecology*, 83: 3319-3330.

Harvey B.P., Gwynn-Jones D., Moore P.J., 2013. Meta-analysis reveals complex marine biological responses to the interactive effects of ocean acidification and warming. *Ecology and Evolution*, 3(4): 1016-1030.

Hautier Y., Niklaus P.A., Hector A., 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324: 636-638.

Hay F., Probert R., Dawson M., 2008. Laboratory germination of seeds from 10 British species of *Potamogeton*. *Aquatic Botany*, 88: 353-357.

Hazrati S., Tahmasebi-Sarvestani Z., Modarres-Sanavy S.A.M., Mokhtassi-Bidgoli A., Silvana N., 2016. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. *Plant Physiol Biochem*, 106: 141-148.

Heinzelmann S.M., Chivall D., M'Boule D., Sinke-Schoen D., Villanueva L., Sinnighe Damsté J.S., Schouten S., Van der Meer M.T.J., 2015. Comparison of the effect of salinity on the D/H ratio of fatty acids of heterotrophic and photoautotrophic microorganisms. *FEMS Microbiology Letters*, page 362.

Hemminga M.A., Duarte C.M., 2000. *Seagrass ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Hollingsworth P.M., Preston C.D., Gornall R.J., 1996. Genetic variability in two hydrophilous species of *Potamogeton*, *P. pectinatus* and *P. filiformis* (Potamogetonaceae). *Plant Syst. Evol.*, 202: 233-254.

Holmstrup M., Bindesbøl A.M., Oostingh G.J., Duschl A., Scheil V., Kohler H.R., Loureiro S., Soares A., Ferreira A.L.G., Kienle C., Gerhardt A., Laskowski R., Kramarz P.E., Bayley M., Svendsen C., Spurgeon D.J., 2010. Interactions between effects of environmental chemicals and natural stressors: A review. *Science of the Total Environment*, 408: 3746-3762.

Hootsmans M.J.M., Drovandil A.A., Perez N.S., Wiegman F., 1996. Photosynthetic plasticity in *Potamogeton pectinatus* L. from Argentina: strategies to survive adverse light conditions. *Hydrobiologia*, 340: 1-5.

Hopkins W.G., Hüner N.P.A., 2009. Acclimation to environmental stress. In: Hopkins W.G., Hüner N.P.A. (Eds) *Introduction to plant physiology.*, 4th Ed., John Wiley & Sons, New York., pages 241-260.

Horton P, Ruban A.V., Walters R.G., 1996. Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47: 655-684.

Hou Y., Lou Y., 2011. Population Genetic Diversity and Structure of a Naturally Isolated Plant Species, *Rhodiola dumulosa* (Crassulaceae). *PLoS ONE.*, 6(9): 1–10.

Howe P.L., Reichelt-Brushett A.J., Clark M.W., Seery C.R., 2017. Toxicity estimates for diuron and atrazine for the tropical marine cnidarian *Exaiptasia pallida* and in-hospite *Symbiodinium* spp. using PAM chlorophyll-a fluorometry. *Journal of Photochemistry & Photobiology, B: Biology*, 171: 125-132.

Hutchinson G.E., 1975. A treatise on limnology. *Limnological botany.* John Wiley & Sons, New York, 3: 600.

Jafarinia M., Shariati M., 2011. Effects of salt stress on photosystem II of canola plant (*Barassica napus*, L.) probing by chlorophyll a fluorescence measurements. *Iran. J. Sci. Technol.*, 36: 71-76.

Jagels R., 1983. Further evidence for osmoregulation in epidermal leaf cells of seagrasses. *Am. J. Bot.*, 70: 327-333.

Jana S., Choudhari M.A., 1980. Characterization of hill activity of a submersed aquatic angiosperm (Sago Pondweed). *J Aquat Plant Manag*, 18: 30-34.

Jarvis J.C., Moore K.A., 2008. Influence of environmental factors on *Vallisneria americana* seed germination. *Aquatic Botany*, 88: 283-294.

Jones R.J., Kerswell A.P., 2003. Phytotoxicity of Photosystem II (PSII) herbicides to coral. *Marine Ecology Progress Series*, 261: 149-159.

Iyengar E.R.R., Reddy M.P., 1996. Photosynthesis in highly salt-tolerant plants. In: Pesserkali, M. (Ed.), *Handbook of photosynthesis*. Marshal Dekar, Baten Rose, USA, pages 897-909.

Kalaji M.H., Govindjee, Bosa K., Koscielniak J., Zuk-Gólaszewska K., 2011. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Environ Exp Bot*, 73: 64-72.

Kalaji H.M., Carpentier R., Allakhverdiev S.I., Bosa K., 2012. Fluorescence parameters as an early indicator of light stress in barley. *J Photochem Photobiol B*, 112: 1-6.

Kalaji H.M., Schansker G., Ladle R.J., Goltsev V., Bosa K., Allakhverdiev S.I. et al., 2014. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynth Res*, 122: 121-158.

Kalaji H.M., Jajoo A., Oukarroum A., Brestic M., Zivcak M., Samborska I.A., Ladle R.J., 2016. Chlorophyll *a* fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiol. Plant.*, 38: 1-11.

Kalaji H.M., Račková L., Paganová V., Swoczyna T., Rusinowski S., Sitko K., 2018. Can chlorophyll-a fluorescence parameters be used as bio-indicators to distinguish between drought and salinity stress in *Tilia cordata* Mill.? *Environ. Exp. Bot.*, 152, 10.1016/j.envexpbot.2017.11.001 this issue.

Kantrud H.A., 1990. Sago pondweed (*Potamogeton pectinatus* L.): A literature review. US Fish and Wildlife Service, Fish and Wildlife Resource Publication 176. Jamestown, N.D.: Northern Prairie Wildlife Research Center Home Page.

Kaplan Z. 2002. Phenotypic plasticity in *Potamogeton pectinatus* (Potamogetonaceae). *Folia Geobotanica*, 37: 141-170.

Kautsky H, Appel W., Amann H., 1960. Chlorophyll fluorescence and carbon assimilation. Part XIII. The fluorescence and the photochemistry of plants. *Biochemische Zeitschrift*, 332: 277-292.

Kautsky L., 1987. Life-cycles of three populations of *Potamogeton pectinatus* L., at different degrees of wave exposure in the Asko area, northern Baltic proper. *Aquat. Bot.*, 27: 177-186.

Kondo K., Kawabata H., Ueda S., Hasegawa H., Inaba J., Mitamura O., Seike Y., Ohmomo Y., 2003. Distribution of aquatic plants and absorption of radionuclides by plants through the leaf surface in brackish Lake Obuchi, Japan, bordered by nuclear fuel cycle facilities. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, 257(2): 305-312.

Koziol A.G, Borza T., Ishida K.I., Keeling P., Lee R.W., Durnford D.G., 2007. Tracing the evolution of the light-harvesting antennae in chlorophyll a/b-containing organisms. *Plant Physiology*, 143: 1802-1816.

Kroeker K.J., Micheli F., Gambi M.C., 2013. Ocean acidification causes ecosystem shifts via altered competitive interactions. *Nature Climate Change* 3: 156-159.

Krüger G.H.J., De Villiers M.F., Strauss A.J., de Beer M., van Heerden P.D.R., Maldonado R., et al., 2014. Inhibition of photosystem II activities in soybean *Glycine max* genotypes differing in chilling sensitivity. *South African J Bot.*, 95: 85 - 96.

Kurth E., Cramer GR., Lauchli A., Epstein E., 1986. Effects of NaCl and CaCl₂ on cell enlargement and cell production in cotton roots. *Plant Physiol*, 82: 1102-1106.

Larcher W., 1987. Stress bei Pflanzen. *Naturwissenschaften*, 74: 158-167.

Levitt J., 1980. Responses of plants to environmental stress: chilling, freezing and high temperature stresses. (2nd ed.), Academic Press, New York.

Lichtenthaler H.K., 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology*, 148: 350-382.

Lichtenthaler H.K., 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *J. Plant Physiol*, 148: 4-14.

Li L., Li X.Y., Zeng F.J., Lin, L.S., 2016. Chlorophyll a, fluorescence of typical desert plant *Alhagi sparsifolia*, shap. at two light levels. *Photosynthetica*, 54: 351-358.

Lofti R., Kalaji H.M., Valizadeh G.R., Khalilvand Behrozyar E., Hemati A., Gharavi-Kochebagh P., Ghassemi A., 2018. Effects of humic acid on photosynthetic efficiency of rapeseed plants growing under different watering conditions. *Photosynthetica*, 56(3): 962-970.

Machalek K.M., Davison I.R., Falkowski P.G., 1996. Thermal acclimation and photoacclimation of photosynthesis in the brown alga *Laminaria saccharina*, *Plant Cell Environ.*, 19: 1005-1016.

Mader E., van Viersen W., Schwenk K., 1998. Clonal diversity in the submerged macrophyte *Potamogeton pectinatus* L. inferred from nuclear and cytoplasmic variation. *Aquat. Bot.*, 62: 147-160.

Madsen, J.D., Adams M.S., 1988. The germination of *Potamogeton pectinatus*: environmental control by temperature and light. *Canadian Journal of Botany*, 66: 2523-2526.

Malapascua J.R.F., Jerez C.G., Sergejevová M., Figueroa F.L., Masojídek J., 2014. Photosynthesis monitoring to optimize growth of microalgal mass cultures: application of chlorophyll fluorescence techniques. *Aquatic Biology*, 22: 123-140.

Mane A.V., Karadge B.A., Samant J.S., 2010. Salinity induced changes in photosynthetic pigments and polyphenols of *Cymbopogon Nardus* (L.) Rendle. *J Chem Pharm Res*, 2: 338-347.

Masojídek J., Torzillo G., Kopecky J., Koblizek M., Nidiaci L., Komenda J., Lukavska A., Sacchi A., 2000. Changes in chlorophyll fluorescence quenching and pigment composition in the green alga *Chlorococcum* sp. grown under nitrogen deficiency and salinity stress. *J. Appl. Phycol.*, 12: 417-426.

Maxwell K, Johnson GN., 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51: 659-668.

Mehta P., Jajoo A., Mathur S., Bharti S., 2010. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on photosystem II in wheat leaves. *Plant Physiol. Biochem.*, 48: 16-20.

Mellis A., 1999. Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage *in vivo*? *Trends plant science*, 4: 130-135.

Meng L.L., Song J.F., Wen J., Zhang J., Wei J.H., 2016. Effects of drought stress on fluorescence characteristics of photosystem II in leaves of *Plectranthus scutellarioides*. *Photosynthetica*, 54: 1-9.

Molles M.C.JR., 2008. *Ecology: Concepts and Applications* (4th ed.), McGraw-Hill, New York.

Moola F.M., Vasseur L., 2009. The importance of clonal growth to the recovery of *Gaultheria procumbens* L. (Ericaceae) after forest disturbance. *Plant Ecology*, 201: 319-337.

Moyle P.B., Cech J.J.Jr., 2004. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. 5th ed. Prentice-Hall: Upper Saddle River, NJ. USA.

Munekage Y., Hashimoto M., Miyake C., Tomizawa K., Endo T., Tasaka M., Shikanai T., 2004. Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis. *Nature*, 429: 579-582.

Munns R., 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol*, 167: 645-663.

Murchie E.H, Lawson T., 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *J. Exp. Bot.*, 64: 3983-3998.

Najjar R.G., Pyke C.R., Adams M.B., Breitburg D., Hershner C., Kemp M., Howarth R., Mulholland M.R., Paolisso M., Secor D., Seliner K., Wardrop D., Wood R., 2010. Potential climate-change impacts on the Chesapeake Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86: 1–20.

Nelson N., Yocum CF., 2006. Structure and Function of Photosystems I and II. *Annual Review of Plant Biology*, 57: 521-565.

Nies G., Reusch T.B.H., 2004. Nine polymorphic microsatellite loci for the fennel pondweed *Potamogeton pectinatus* L. Mol. Ecol. Res., 4: 563-565.

Niyogi K.K., 1999. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 50: 333-359.

Odum W.E., 1988. Comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. Annual Review of Ecology and Systematics, 19: 147-176.

Orcutt D.M., Nilsen E.T., 2000. Introduction and General Concepts, in: Orcutt D.M., Nilsen E.T. (Eds.) Physiology of Plant under Stress: Soil and Biotic Factors, John Wiley and Sons, New York, pages 6-12.

Orekhov D.I., Yakovleva O.V., Goryachev S.N., Protopopov F.F., Alekseev A.A., 2015. The use of parameters of chlorophyll a fluorescence induction to evaluate the state of plants under anthropogenic load. Biophysics, 60(2): 263-268.

Othman Y., Al-Karaki G., Al-Tawaha A.R., Al-Horani A., 2006. Variation in germination and ion uptake in barley genotypes under salinity conditions. World J Agric Sci, 2: 11–15.

Pang Q., Chen S., Dai S., Wang Y., Chen Y., Yan X., 2010. Comparative proteomics of salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Thellungiella halophila*. J Proteome Res, 9: 2584-2599.

Papastergiadou E.S., 1990. Phytosociological and ecological studies of aquatic macrophytes (Hydrophytes), in Northern Greece. Aristotelian University of Thessaloniki. PhD Thesis.

Parida S.K., Das A.B., 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants, Ecotoxicology and Environment Safety, 60: 324-349.

Parihar P., Singh S., Singh R., Singh S., Singh V.P., Prasad S.M., 2015. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. Environ. Sci. Pollut. Res., 22: 4056-4075.

Pfündel, E., 1998. Estimating the contribution of photosystem I to total leaf chlorophyll fluorescence. Photosynth. Res., 56: 185-195.

Pilon J., Santamaria L., 2002. Clonal variation in morphological and physiological responses to irradiance and photoperiod for the aquatic angiosperm *Potamogeton pectinatus*. *Journal of Ecology*, 90: 859-870.

Piotr S., Grazyna K., 2005. Antioxidant defense in the leaves of C3 and C4 plants under salinity stress. *Physiol Plant*, 125: 31-40.

Porcar-Castell A., Tyystjarvi E., Atherton J., Tol C., Flexas J., Pfündel E., Moreno J., Frankenberg C., Berry J., 2014. Linking chlorophyll a fluorescence to photosynthesis for remote sensing applications: Mechanisms and challenges, *J. Exp. Bot.*, doi:10.1093/jxb/eru191.

Pospíšil P., 2016. Production of reactive oxygen species by photosystem II as a response to light and temperature stress. *Front. Plant Sci.*, 7 (1950): 1-12.

Przeslawski R., Byrne M., Mellin C., 2015. A review and meta-analysis of the effects of multiple abiotic stressors on marine embryos and larvae. *Global Change Biology*, 21: 2122-2140.

Puijalon S., Lena J.P., Riviere N., Champagne J.Y., Rostan J.C., Bornette G., 2008. Phenotypic plasticity in response to mechanical stress: hydrodynamic performance and fitness of 4 aquatic plant species. *New Phytol.*, 177: 907-917.

Puijalon S., Bouma T., Douady C., Van Groenendael J., Anten N., Martel E., Bornette G., 2011. Plant resistance to mechanical stress: evidence of an avoidance–tolerance trade-off. *New Phytol.* , 191(4): 1141-1149.

Ralph P.J., 1998. Photosynthetic responses of *Halophila ovalis* (R.Br.) Hook. F. to osmotic stress. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 227: 203-220.

Rout N.P., Shaw B.P., 2001. Salt tolerance in aquatic macrophytes: possible involvement of the antioxidative enzymes. *Plant Sci.*, 160: 415-423.

Ridge I. (Επιμέλεια Αγγλικής έκδοσης). Φυσιολογία φυτών. I. Μανέτας (Επιμέλεια Ελληνικής έκδοσης). ΙΩΝ, σελ. 63-91.

Riis T., Lambertini C., Olesen B., Clayton J.S., Brix H., Sorrell B.K., 2010. Invasion strategies in clonal aquatic plants: are phenotypic differences caused by phenotypic plasticity or local adaptation? *Ann. Bot.*, 106: 813-822.

Rochaix J.D., 2011. Reprint of: Regulation of photosynthetic electron transport. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1807: 878-886.

Rodriguez-Gallego, L., V. Sabaj, S. Masciadri, C. Kruk, R. Arocena & D. Conde, 2015. Salinity as a major driver for submerged aquatic vegetation in coastal lagoons: a multiyear analysis in the subtropical Laguna de Rocha. *Estuaries and Coasts*, 38: 451-465.

Roiloa S.R., Retuerto R., 2007. Responses of the clonal *Fragaria vesca* to microtopographic heterogeneity under different water and light conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 61: 1-9.

Rowe N., Speck T., 2004. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytol.*, 166: 61-72.

Sandsten H., Beklioglu M., Ince O., 2005. Effect of waterfowl, large fish and periphyton on the spring growth of *Potamogeton pectinatus* L. in lake Mogan Turkey. *Hydrobiologia.*, 537: 239-5478.

Sato K., 1981. Fluorescence induction and activity of ferredoxin-NADP⁺ reductase in Bryopsis chloroplasts, *Biochim. Biophys. Acta*, 638: 327-333.

Schansker G., Tóth S.Z., Strasser R.J., 2005. Methylviologen and dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of Photosystem I in the chlorophyll a fluorescence rise OJIP. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1706: 250-261.

Schansker G., Toth S.Z., Strasser R.J., 2006. Dark-recovery of the Chl a fluorescence transient (OJIP) after light adaptation: the qT-component of non-photochemical quenching is related to an activated photosystem I acceptor side. *Biochim Biophys Acta*, 1757: 787-797.

Scheffer M., 2004. *Ecology of Shallow Lakes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Schulze E.D., Beck E., Müller-Hohenstein K., 2005. Plant Ecology. Springer, Berlin, Germany.

Sculthorpe C.D., 1967. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold Ltd., London, page 610.

Seery C.R., Ralph P.J., 2010. Ecological relevance of a chlorophyll *a* fluorescence ecotoxicological endpoint. Toxicol. Environ. Chem., 92: 1529-1540.

Sengupta S., Majumder A.L., 2009. Insight into the salt tolerance factors of a wild halophytic rice *Porteresia coarctata*: a physiological and proteomic approach. Planta, 229: 911-929.

Shabnam N., Sharmila P., Sharma A., Strasser R.J., Govindhee, Pardha-Saradhi P., 2015. Mitochondrial electron transport protects floating leaves of long leaf pondweed (*Potamogeton nodosus* Poir) against photoinhibition: comparison with submerged leaves. Photosynth. Res., 125: 305-319.

Shields E.C., Moore K.A., 2016. Effects of sediment and salinity on the growth and competitive abilities of three submersed macrophytes. Aquatic Botany, 132: 24-29.

Silva J., Barrote I., Costa M.M., Albano S., Santos R., 2013. Physiological responses of *Zostera marina* and *Cymodocea nodosa* to light-limitation stress. PLoS One, 8: e81058.

Søndergaard M., Johansson L.S., Lauridsen T.L., Jørgensen T.B., Liboriussen L., Jeppesen E., 2010. Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes. Freshw. Biol., 55: 893-908.

Spencer D.F., 1986. Early growth of *Potamogeton pectinatus* L in response to temperature and irradiance: morphology and pigment composition. Aquat. Bot., 26: 1-8.

Spencer D.F., Ksander G.G., 1992. Influence of temperature and moisture on vegetative propagule germination of *Potamogeton* species - Implication for aquatic plant management. Aquatic Botany, 43: 351-364.

Srivastava A., Guisse B., Greppin H., Strasser R.J., 1997. Regulation of antenna structure and electron transport in Photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. *Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*, 1320: 95-106.

Staelin L.A., 2003. Chloroplast structure: from chlorophyll granules to supramolecular architecture of thylakoid membranes. *Photosynthesis Research*, 76: 185-196.

Stirbert A., Govindjee, 2011. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 104: 236-257.

Strain E.M.A., Thomson R.J., Micheli F., Mancuso F.P. Airoidi L., 2014. Identifying the interacting roles of stressors in driving the global loss of canopy-forming to matforming algae in marine ecosystems. *Global Change Biology*, 20: 3300-3312.

Strasser R.J., Govindjee, 1991. The FO and the OJIP fluorescence rise in higher plants and algae. In: Argyroudi-Akoyunoglou JH (Eds) *Regulation of chloroplast biogenesis*. Plenum, New York, pages 423-426.

Strasser R.J., Srivastava A., Govindjee, 1995. Polyphasic chlorophyll a fluorescent transient in plants and cyanobacteria. *Photochem. Photobiol.*, 61: 32-42.

Strasser B.J., Strasser R.J., 1995. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP test. In: Mathis, P. (Ed.), *Photosynthesis: from Light to Biosphere*, vol. 5. Kluwer Academic Publisher, The Netherlands, pages 977-980.

Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Greppin H., 1997. How excitation energy distribution indicates the complexity of a developing and to the environment adapting photosynthetic apparatus. In Greppin H., Penel C., P. Simon P. (eds) *Travelling Shot on Plant Development*: 99-129. Rochat-Baumann, Imprimerie Nationale, Genève.

Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A., 2004. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou G, Govindjee (Eds) *Chlorophyll a*

fluorescence: a signature of photosynthesis, advances in photosynthesis and respiration. Springer, Dordrecht, pages 321-362.

Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Dangre D., Rai M., 2007. Biophysical phenomics reveals functional building blocks of plants systems biology: a case study for the evaluation of the impact of mycorrhization with *Piriformospora indica*. In: Varma A, Oelmuller R (eds) Advanced techniques in soil microbiology. Soil biology, Volume 11. Springer, Heidelberg.

Sosnova M., van Diggelen R., Klimesova J., 2010. Distribution of clonal growth forms in wetlands. Aquatic Botany, 92: 33-39.

Souza G.M., Lüttge U., 2015. Stability as a phenomenon emergent from plasticity – complexity – diversity in eco-physiology. In: Lüttge, U., Beyschlag, W. (Eds.), Progress in Botany. Springer International Publishing, pages 211-239.

Takahashi S., Milward S.E., Fan D.Y., Chow W.S., Badger M.R., 2009. How does cyclic electron flow alleviate photoinhibition in *Arabidopsis*? Plant Physiol, 149: 1560-1567.

Takahashi S., Badger M.R., 2011. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. Trends Plant Sci., 16: 53-60.

Touchette B.W., 2007. Seagrass-salinity interactions: physiological mechanisms used by submersed marine angiosperms for a life at sea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 350: 194-215.

Triest L., Thi V.T., Thi D.L., Sierens T., Geert A.V., 2010. Genetic differentiation of submerged plant populations and taxa between habitats. Hydrobiologia, 656: 15-27.

Triest L., Fenart S., 2013. Clonal diversity and spatial genetic structure of *Potamogeton pectinatus* in managed pond and river populations. Hydrobiologia, 737: 145-161.

Trissl H.W., Wilhelm C., 1993. Why do thylakoid membranes from higher plants form grana stacks? Trends Biochem Sci, 18: 415-419.

Tsimilli-Michael M., Strasser R.J., 2008. In vivo assessment of stress impact on plant's vitality: applications in detecting and evaluating the beneficial role of mycorrhization on host plant. In: Varma A. (ed) Mycorrhiza: Genetics and Molecular Biology, Eco-function, Biotechnology, Eco-physiology, and Structure and Systematics. Springer, Berlin, Germany, pages 679-703.

Umena Y., Kawakami K., Shen J.R., Kamiya N., 2011. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature*, 473: 55-61.

Underwood A.J., 1997. Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance. Cambridge University Press, Cambridge.

Wang W.J.M., Xue Y., 2007. Response mechanisms of *Ruppia maritima* and *Potamogeton pectinatus* to salinity reclaimed wastewater. *Journal of Tianjin University*, 40(7): 804-810.

Wang G., Chen L., Hao Z., Li X., Liu Y., 2011. Effects of salinity stress on the photosynthesis of *Wolffia arrhiza* as probed by the OJIP test. *Fresen Environ Bull*, 20: 432-438.

Wu Z., Yu D., Li X., Xu X., 2016. Influence of geography and environment on patterns of genetic differentiation in a widespread submerged macrophyte, Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L., Haloragaceae). *Ecol. Evol.*, 6(2): 460-468. pmid:26843930.

Van den Berg M.S., Scheffer M., Van Nes E.H., Coops H., 1999. Dynamics and stability of *Chara* sp and *Potamogeton pectinatus* in a shallow lake changing in eutrophication level. *Hydrobiologia*, 409: 335-342.

Vandergriff L.J., 2007. Nature and properties of light. Fundamentals of photonic, Wiley, Second Edition, USA.

Van Wijk R.J., van Goor E.M.J., Verkley J.A.C., 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. II. Autecological characteristics, with emphasis on salt tolerance, intraspecific variation and isoenzyme patterns. *Aquat. Bot.*, 32: 239-260.

Van Wijk R.J., 1989. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproductive strategies and germination ecology. *Aquatic Botany*, 33: 271-299.

Van Wijck C., Grillas P., Jan de Groot C., Tan Ham L., 1994. A comparison between the biomass production of *Potamogeton pectinatus* L. and *Myriophyllum spicatum* L. in the Camargue (southern France) in relation to salinity and sediment characteristics. *Kluwer Academic Publishers, Vegetatio*, 113: 171-180.

Vicente O., Boscaiu M., Naranjo M.A., Estrelles E., Belles J.M., Soriano P., 2004. Responses to salt stress in the halophyte *Plantago crassifolia* (*Plantaginaceae*). *J. Arid Environ.*, 58: 463-481.

Vinebrooke R.D., Cottingham K.L., Norberg J., Scheffer M., Dodson S.I., Maberly S.C., Sommer U., 2004. Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *Oikos*, 104: 451-457.

Xia J., Li Y., Zou D., 2004. Effects of salinity stress on PSII in *Ulva lactuca* as probed by chlorophyll fluorescence measurements. *Aquatic Botany*, 80: 129-137.

Xiao C., Wang X., Xia J., Lui G., 2010. The effect of temperature, water level and burial depth on seed germination of *Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton malaianus*. *Aquatic Botany*, 92: 28-32.

Yadufashije C., 2018. Lecture notes: Cell Biology (Biomedical Laboratory Science Students) (1st ed.), Volume I, Ideal International E – Publication Pvt. Ltd.

Yu F.H., Wang N., He W.M., Chu Y., Dong M., 2008. Adaptation of rhizome connections in dry lands: increasing tolerance of clones to wind erosion. *Annals of Botany*, 102: 571-577.

Yusuf M.A., Kumar D., Rajwanshi R., Strasser R.J., Tsimilli Michael M., Govindjee, Sarin N.B., 2010. Overexpression of γ -tocopherol methyl transferase gene in transgenic *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: physiological and chlorophyll fluorescence measurements. *Biochim. Biophys. Acta*, 1797: 1428-1438.

Zhang M.H., Qin Z.H., Liu X., 2005. Remote sensed spectral imagery to detect late blight in field tomatoes. *Precision Agriculture*, 6: 489-508.

Zhu J.K., 2001. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci*, 6: 66-71.

Ziegler M., Uthicke S., 2011. Photosynthetic plasticity of endosymbionts in larger benthic coral reef *Foraminifera*. *J Exp Mar Biol Ecol*, 47: 70-80.

Zörb C., Herbst R., Forreite C., Schubert S., 2009. Short-term effects of salt exposure on the maize chloroplast protein pattern. *Proteomics*, 9: 4209-4220.

Zubek S., Turnau K., Tsimilli-Michael M., Strasser R.J., 2009. Response of endangered plant species to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. *Mycorrhiza*, 19: 113-123.

8. ABSTRACT

The species *Stuckenia pectinata* (L.) Börner belongs to submerged macrophytes (angiosperms) and it is in abundance in eutrophic freshwater and brackish ecosystems. The aim of this study was to investigate the effects of irradiance and salinity on the photosynthetic activity and growth of *S. pectinata*, using the chlorophyll α parameters and the growth rate as indicators of stress. A factorial experiment was carried out which lasted 10 days and individual and combined effects of salinity (two levels: 9 and 19) and irradiance (two levels: 50 and 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) on photosynthetic pigments (Chl α , b), chlorophyll α parameters (F_v/F_m , $\Delta F/F_m'$, V_J , V_I , V_K/V_J , $\Delta V/\Delta t_0$, RC/ABS, ABS/RC, TR_0/RC , ET_0/RC , DI_0/RC , Φ_{P0} , Ψ_{E0} , Φ_{E0} , Φ_{D0} , δR_0 , PI_{ABS} , PI_{total}) and growth rate were determined, at steady temperature (24-26 $^{\circ}\text{C}$) and photoperiod (14 hours light). The measurements were carried out on experimental days 1, 5 and 8 (and 10 in case of growth rate). The eutrophic medium was being renewed every day and it consisted of N- NO_3 (60 $\mu\text{mol/l}$) and P- PO_4 (4 $\mu\text{mol/l}$). The results showed that high irradiance negatively influenced the electron flow at the donor and the acceptor side of PSII and also the electron flow from intersystem electron carries to the reduce end acceptors at the acceptor side of PSI. In contrast, at low irradiance the plant was stressed at first, but it was able to be acclimatized over time. Salinity indeed adversely influenced some specific parts of the photosynthetic process but without causing any inhibition of the function of the whole photosynthetic mechanism. It was showed that the increased rates of irradiance reduce the negative effects of salinity on growth of this species, as it is proved from their negative interaction. Therefore they seem to contribute to survival of the plant, even on dry periods, e.g., at the end of spring or at the beginning of autumn, in which the high dominant rates of irradiance, in the absence of eutrophication and turbidity in water column, are combined with high salinity rates. It was explained on the one hand the presence of *S. pectinata* in freshwater and brackish ecosystems with high turbidity and on the other, the fact that the plant uses complex mechanisms at level of growth and its whole performance than at physiology level of photosynthesis, to cope with environmental stress.

9. ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ

Παράρτημα Ι. Μέση τιμή και τυπικό σφάλμα για κάθε παράμετρο σε κάθε πειραματική συνθήκη (C1, C2, C3, C4).

Μεταβλητές	C1		C2		C3		C4	
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
GR	0,004	±0,000	0,003	±0,001	0,004	±0,001	0,004	±0,001
Chl α	1,611	±0,247	3,101	±0,494	4,625	±0,548	2,188	±0,400
Chl b	0,778	±0,118	1,521	±0,277	2,470	±0,367	1,157	±0,179
F _v /F _m 1	0,720	±0,010	0,702	±0,005	0,575	±0,025	0,515	±0,032
F _v /F _m 5	0,719	±0,009	0,724	±0,007	0,440	±0,057	0,537	±0,030
F _v /F _m 8	0,713	±0,005	0,703	±0,011	0,537	±0,019	0,549	±0,036
$\Delta F/F_m$ ' 1	0,673	±0,010	0,657	±0,010	0,538	±0,025	0,509	±0,019
$\Delta F/F_m$ ' 5	0,680	±0,009	0,688	±0,008	0,451	±0,023	0,514	±0,021
$\Delta F/F_m$ ' 8	0,669	±0,007	0,684	±0,009	0,436	±0,049	0,463	±0,024
V _J 1	0,624	±0,013	0,623	±0,028	0,777	±0,008	0,825	±0,022
V _J 5	0,686	±0,029	0,704	±0,003	0,876	±0,030	0,836	±0,016
V _J 8	0,683	±0,013	0,697	±0,007	0,795	±0,008	0,808	±0,013
V _I 1	0,913	±0,014	0,912	±0,011	0,933	±0,003	0,930	±0,007
V _I 5	0,924	±0,013	0,935	±0,003	0,961	±0,008	0,949	±0,003
V _I 8	0,937	±0,006	0,943	±0,004	0,931	±0,004	0,939	±0,003
V _K /V _J 1	0,718	±0,023	0,692	±0,022	0,732	±0,008	0,722	±0,009
V _K /V _J 5	0,699	±0,017	0,680	±0,025	0,746	±0,022	0,736	±0,012
V _K /V _J 8	0,727	±0,015	0,679	±0,013	0,753	±0,008	0,754	±0,017
ABS/RC 1	2,965	±0,130	2,907	±0,095	3,557	±0,119	4,775	±0,715
ABS/RC 5	2,941	±0,123	2,823	±0,099	4,678	±0,432	4,252	±0,309
ABS/RC 8	3,038	±0,075	2,810	±0,051	3,969	±0,102	4,197	±0,435
TR ₀ /RC 1	2,393	±0,075	2,308	±0,072	2,439	±0,026	2,407	±0,030
TR ₀ /RC 5	2,331	±0,057	2,268	±0,083	2,485	±0,073	2,454	±0,038
TR ₀ /RC 8	2,424	±0,049	2,263	±0,044	2,509	±0,028	2,515	±0,055
ET ₀ /RC 1	0,894	±0,018	0,863	±0,051	0,545	±0,020	0,420	±0,052
ET ₀ /RC 5	0,724	±0,057	0,672	±0,029	0,316	±0,059	0,401	±0,037
ET ₀ /RC 8	0,766	±0,022	0,685	±0,019	0,515	±0,020	0,480	±0,029

DI ₀ /RC 1	0,571	±0,055	0,599	±0,032	1,117	±0,114	2,367	±0,693
DI ₀ /RC 5	0,611	±0,071	0,554	±0,026	2,192	±0,416	1,798	±0,296
DI ₀ /RC 8	0,613	±0,029	0,548	±0,020	1,460	±0,101	1,683	±0,384
RC/ABS 1	0,284	±0,011	0,288	±0,009	0,236	±0,008	0,190	±0,021
RC/ABS 5	0,286	±0,011	0,297	±0,011	0,172	±0,024	0,201	±0,015
RC/ABS 8	0,275	±0,006	0,297	±0,005	0,211	±0,005	0,207	±0,017
ΔV/Δt ₀ 1	1,499	±0,080	1,445	±0,097	1,894	±0,031	1,988	±0,069
ΔV/Δt ₀ 5	1,607	±0,107	1,596	±0,054	2,183	±0,122	2,053	±0,059
ΔV/Δt ₀ 8	1,658	±0,063	1,578	±0,036	1,994	0,032	2,035	±0,072
φ _{Po} 1	0,809	±0,009	0,794	±0,007	0,689	±0,021	0,544	±0,054
φ _{Po} 5	0,795	±0,014	0,803	±0,007	0,509	±0,068	0,591	±0,040
φ _{Po} 8	0,799	±0,005	0,805	±0,006	0,634	±0,016	0,620	±0,043
ψ _{E0} 1	0,376	±0,013	0,377	±0,028	0,223	±0,008	0,175	±0,022
ψ _{E0} 5	0,314	±0,029	0,296	±0,003	0,124	±0,030	0,164	±0,016
ψ _{E0} 8	0,317	±0,013	0,303	±0,007	0,205	±0,008	0,192	±0,013
φ _{E0} 1	0,304	±0,013	0,299	±0,020	0,155	±0,010	0,100	±0,018
φ _{E0} 5	0,251	±0,026	0,238	±0,003	0,071	±0,020	0,100	±0,016
φ _{E0} 8	0,254	±0,011	0,244	±0,005	0,130	±0,007	0,121	±0,015
φ _{D0} 1	0,191	±0,009	0,206	±0,007	0,311	±0,021	0,456	±0,054
φ _{D0} 5	0,205	±0,014	0,197	±0,007	0,491	±0,068	0,409	±0,040
φ _{D0} 8	0,201	±0,005	0,195	±0,006	0,366	±0,016	0,380	±0,043
δR ₀ 1	0,228	±0,031	0,231	±0,011	0,302	±0,019	0,421	±0,045
δR ₀ 5	0,241	±0,026	0,221	±0,011	0,359	±0,065	0,321	±0,021
δR ₀ 8	0,196	±0,015	0,188	±0,010	0,340	±0,022	0,335	±0,045
PI _{ABS} 1	0,963	±0,128	0,832	±0,103	0,193	±0,030	0,080	±0,024
PI _{ABS} 5	0,683	±0,120	0,615	±0,027	0,083	±0,013	0,091	±0,031
PI _{ABS} 8	0,623	±0,058	0,643	±0,026	0,116	±0,012	0,124	±0,038
PI _{total} 1	0,296	±0,066	0,258	±0,046	0,080	±0,009	0,047	±0,012
PI _{total} 5	0,233	±0,074	0,175	±0,012	0,026	±0,007	0,039	±0,012
PI _{total} 8	0,158	±0,025	0,150	±0,014	0,058	±0,004	0,052	±0,012

Παράρτημα II. Post Hoc Test για το ρυθμό αύξησης (GR).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	GR 0-5		0,956	0,851	0,857	0,852	0,250	0,976	0,979	0,944	0,965	0,927	0,988
2	C1	GR 5-8	0,956		0,945	0,962	0,609	0,207	0,946	0,983	0,877	0,960	0,907	0,976
3	C1	GR 8-10	0,851	0,945		0,930	0,844	0,267	0,967	0,981	0,924	0,965	0,850	0,985
4	C2	GR 0-5	0,857	0,962	0,930		0,816	0,192	0,980	0,987	0,956	0,954	0,946	0,990
5	C2	GR 5-8	0,852	0,609	0,844	0,816		0,216	0,765	0,890	0,625	0,815	0,803	0,855
6	C2	GR 8-10	0,250	0,207	0,267	0,192	0,216		0,135	0,258	0,078	0,178	0,267	0,201
7	C3	GR 0-5	0,976	0,946	0,967	0,980	0,765	0,135		0,942	0,762	0,962	0,952	0,801
8	C3	GR 5-8	0,979	0,983	0,981	0,987	0,890	0,258	0,942		0,906	0,784	0,979	0,955
9	C3	GR 8-10	0,944	0,877	0,924	0,956	0,625	0,078	0,762	0,906		0,944	0,891	0,849
10	C4	GR 0-5	0,965	0,960	0,965	0,954	0,815	0,178	0,962	0,784	0,944		0,948	0,990
11	C4	GR 5-8	0,927	0,907	0,850	0,946	0,803	0,267	0,952	0,979	0,891	0,948		0,971
12	C4	GR 8-10	0,988	0,976	0,985	0,990	0,855	0,201	0,801	0,955	0,849	0,990	0,971	

Παράρτημα III. Post Hoc Test για τη χλωροφύλλη α (Chl α).

	Conditions	1	2	3	4
1	C1		0,064	0,001	0,362
2	C2	0,064		0,023	0,156
3	C3	0,001	0,023		0,002
4	C4	0,362	0,156	0,002	

Παράρτημα IV. Post Hoc Test για τη χλωροφύλλη b (Chl b).

	Conditions	1	2	3	4
1	C1		0,122	0,001	0,304
2	C2	0,122		0,016	0,322
3	C3	0,001	0,016		0,004
4	C4	0,304	0,322	0,004	

Παράρτημα V. Post Hoc Test για την αναλογία Chl α/b .

	Conditions	1	2	3	4
1	C1		0,678	0,304	0,377
2	C2	0,678		0,322	0,308
3	C3	0,304	0,322		0,760
4	C4	0,377	0,308	0,760	

Παράρτημα VI. Post Hoc Test για τη μέγιστη φωτονιακή απόδοση (F_v/F_m).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	Fv/Fm 1		0,963	0,979	0,987	0,916	0,966	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
2	C1	Fv/Fm 5	0,963		0,883	0,968	0,988	0,907	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
3	C1	Fv/Fm 8	0,979	0,883		0,947	0,991	0,780	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
4	C2	Fv/Fm 1	0,987	0,968	0,947		0,988	0,972	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
5	C2	Fv/Fm 5	0,916	0,988	0,991	0,988		0,974	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
6	C2	Fv/Fm 8	0,966	0,907	0,780	0,972	0,974		0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
7	C3	Fv/Fm 1	0,002	0,002	0,002	0,001	0,002	0,002		0,004	0,517	0,465	0,712	0,477
8	C3	Fv/Fm 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004		0,037	0,042	0,026	0,029
9	C3	Fv/Fm 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,517	0,037		0,817	0,992	0,736
10	C4	Fv/Fm 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,465	0,042	0,817		0,536	0,756
11	C4	Fv/Fm 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,712	0,026	0,992	0,536		0,929
12	C4	Fv/Fm 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,477	0,029	0,736	0,756	0,929	

Παράρτημα VII. Post Hoc Test για την ενεργό φωτονιακή απόδοση ($\Delta F/F_m$ ').

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	$\Delta F/F_m$ ' 1		0,762	0,886	0,858	0,958	0,922	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
2	C1	$\Delta F/F_m$ ' 5	0,762		0,895	0,861	0,967	0,899	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
3	C1	$\Delta F/F_m$ ' 8	0,886	0,895		0,685	0,970	0,958	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
4	C2	$\Delta F/F_m$ ' 1	0,858	0,861	0,685		0,820	0,813	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
5	C2	$\Delta F/F_m$ ' 5	0,958	0,967	0,970	0,820		0,887	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
6	C2	$\Delta F/F_m$ ' 8	0,922	0,899	0,958	0,813	0,887		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
7	C3	$\Delta F/F_m$ ' 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,011	0,003	0,587	0,429	0,071
8	C3	$\Delta F/F_m$ ' 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,011		0,543	0,144	0,164	0,691
9	C3	$\Delta F/F_m$ ' 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,543		0,083	0,081	0,633
10	C4	$\Delta F/F_m$ ' 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,587	0,144	0,083		0,821	0,079
11	C4	$\Delta F/F_m$ ' 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,429	0,164	0,081	0,821		0,118
12	C4	$\Delta F/F_m$ ' 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,071	0,691	0,633	0,079	0,118	

Παράρτημα VIII. Post Hoc Test για το σχετικό μεταβαλλόμενο φορτισμό στο σημείο J (V_j).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	Vj 1		0,022	0,012	0,966	0,025	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
2	C1	Vj 5	0,022		0,874	0,081	0,771	0,679	0,005	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000
3	C1	Vj 8	0,012	0,874		0,063	0,842	0,845	0,006	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000
4	C2	Vj 1	0,966	0,081	0,063		0,010	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
5	C2	Vj 5	0,025	0,771	0,842	0,010		0,754	0,007	0,000	0,003	0,000	0,000	0,001
6	C2	Vj 8	0,033	0,679	0,845	0,016	0,754		0,009	0,000	0,002	0,000	0,000	0,001
7	C3	Vj 1	0,000	0,005	0,006	0,000	0,007	0,009		0,001	0,419	0,249	0,158	0,441
8	C3	Vj 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001		0,007	0,130	0,130	0,054
9	C3	Vj 8	0,000	0,001	0,001	0,000	0,003	0,002	0,419	0,007		0,473	0,385	0,601
10	C4	Vj 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,249	0,130	0,473		0,622	0,456
11	C4	Vj 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,158	0,130	0,385	0,622		0,431
12	C4	Vj 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,441	0,054	0,601	0,456	0,431	

Παράρτημα ΙΧ. Post Hoc Test για το σχετικό μεταβαλλόμενο φθορισμό στο σημείο I (Vi).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	Vi 1		0,177	0,066	0,925	0,342	0,151	0,339	0,003	0,362	0,258	0,050	0,271
2	C1	Vi 5	0,177		0,594	0,499	0,857	0,661	0,830	0,043	0,814	0,579	0,368	0,822
3	C1	Vi 8	0,066	0,594		0,289	0,821	0,861	0,927	0,208	0,929	0,964	0,708	0,894
4	C2	Vi 1	0,925	0,499	0,289		0,098	0,015	0,368	0,002	0,418	0,340	0,046	0,266
5	C2	Vi 5	0,342	0,857	0,821	0,098		0,756	0,887	0,178	0,923	0,972	0,692	0,931
6	C2	Vi 8	0,151	0,661	0,861	0,015	0,756		0,898	0,234	0,866	0,897	0,584	0,700
7	C3	Vi 1	0,339	0,830	0,927	0,368	0,887	0,898		0,026	0,754	0,955	0,701	0,958
8	C3	Vi 5	0,003	0,043	0,208	0,002	0,178	0,234	0,026		0,014	0,134	0,276	0,189
9	C3	Vi 8	0,362	0,814	0,929	0,418	0,923	0,866	0,754	0,014		0,959	0,631	0,945
10	C4	Vi 1	0,258	0,579	0,964	0,340	0,972	0,897	0,955	0,134	0,959		0,322	0,897
11	C4	Vi 5	0,050	0,368	0,708	0,046	0,692	0,584	0,701	0,276	0,631	0,322		0,435
12	C4	Vi 8	0,271	0,822	0,894	0,266	0,931	0,700	0,958	0,189	0,945	0,897	0,435	

Παράρτημα X. Post Hoc Test για το λόγο V_K/V_J .

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	VK/VJ 1		0,257	0,836	0,533	0,402	0,476	0,938	0,851	0,766	0,863	0,939	0,786
2	C1	VK/VJ 5	0,257		0,326	0,776	0,713	0,827	0,649	0,458	0,346	0,602	0,631	0,353
3	C1	VK/VJ 8	0,836	0,326		0,586	0,376	0,406	0,853	0,868	0,823	0,828	0,927	0,862
4	C2	VK/VJ 1	0,533	0,776	0,586		0,471	0,687	0,566	0,351	0,247	0,598	0,529	0,247
5	C2	VK/VJ 5	0,402	0,713	0,376	0,471		0,920	0,340	0,167	0,104	0,414	0,297	0,102
6	C2	VK/VJ 8	0,476	0,827	0,406	0,687	0,920		0,358	0,168	0,103	0,463	0,306	0,100
7	C3	VK/VJ 1	0,938	0,649	0,853	0,566	0,340	0,358		0,676	0,583	0,913	0,855	0,875
8	C3	VK/VJ 5	0,851	0,458	0,868	0,351	0,167	0,168	0,676		0,670	0,859	0,692	0,928
9	C3	VK/VJ 8	0,766	0,346	0,823	0,247	0,104	0,103	0,583	0,670		0,791	0,768	0,942
10	C4	VK/VJ 1	0,863	0,602	0,828	0,598	0,414	0,463	0,913	0,859	0,791		0,827	0,447
11	C4	VK/VJ 5	0,939	0,631	0,927	0,529	0,297	0,306	0,855	0,692	0,768	0,827		0,682
12	C4	VK/VJ 8	0,786	0,353	0,862	0,247	0,102	0,100	0,875	0,928	0,942	0,447	0,682	

Παράρτημα XI. Post Hoc Test για την απορρόφηση ανά ενεργό κέντρο (ABS/RC).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	ABS/RC 1		0,930	0,781	0,990	0,987	0,996	0,350	0,005	0,100	0,003	0,046	0,045
2	C1	ABS/RC 5	0,930		0,928	0,936	0,957	0,989	0,473	0,005	0,130	0,003	0,053	0,055
3	C1	ABS/RC 8	0,781	0,928		0,990	0,986	0,994	0,227	0,006	0,084	0,004	0,050	0,045
4	C2	ABS/RC 1	0,990	0,936	0,990		0,749	0,928	0,544	0,005	0,147	0,003	0,054	0,059
5	C2	ABS/RC 5	0,987	0,957	0,986	0,749		0,963	0,515	0,004	0,124	0,002	0,041	0,046
6	C2	ABS/RC 8	0,996	0,989	0,994	0,928	0,963		0,576	0,004	0,143	0,002	0,046	0,052
7	C3	ABS/RC 1	0,350	0,473	0,227	0,544	0,515	0,576		0,001	0,123	0,067	0,366	0,294
8	C3	ABS/RC 5	0,005	0,005	0,006	0,005	0,004	0,004	0,001		0,047	0,820	0,320	0,497
9	C3	ABS/RC 8	0,100	0,130	0,084	0,147	0,124	0,143	0,123	0,047		0,331	0,782	0,592
10	C4	ABS/RC 1	0,003	0,003	0,004	0,003	0,002	0,002	0,067	0,820	0,331		0,127	0,140
11	C4	ABS/RC 5	0,046	0,053	0,050	0,054	0,041	0,046	0,366	0,320	0,782	0,127		0,836
12	C4	ABS/RC 8	0,045	0,055	0,045	0,059	0,046	0,052	0,294	0,497	0,592	0,140	0,836	

Παράρτημα XII. Post Hoc Test για τη σύλληψη ενέργειας ανά ενεργό κέντρο (TR₀/RC).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	TR0/RC 1		0,257	0,836	0,533	0,402	0,476	0,938	0,851	0,766	0,863	0,939	0,786
2	C1	TRo/RC 5	0,257		0,325	0,777	0,713	0,827	0,648	0,458	0,345	0,602	0,631	0,353
3	C1	TRo/RC 8	0,836	0,325		0,586	0,375	0,405	0,853	0,868	0,823	0,827	0,927	0,862
4	C2	TR0/RC 1	0,533	0,777	0,586		0,471	0,687	0,567	0,351	0,247	0,598	0,529	0,247
5	C2	TRo/RC 5	0,402	0,713	0,375	0,471		0,920	0,340	0,167	0,104	0,414	0,297	0,102
6	C2	TRo/RC 8	0,476	0,827	0,405	0,687	0,920		0,357	0,168	0,103	0,463	0,305	0,100
7	C3	TR0/RC 1	0,938	0,648	0,853	0,567	0,340	0,357		0,677	0,583	0,913	0,855	0,875
8	C3	TRo/RC 5	0,851	0,458	0,868	0,351	0,167	0,168	0,677		0,670	0,859	0,693	0,928
9	C3	TRo/RC 8	0,766	0,345	0,823	0,247	0,104	0,103	0,583	0,670		0,791	0,768	0,942
10	C4	TR0/RC 1	0,863	0,602	0,827	0,598	0,414	0,463	0,913	0,859	0,791		0,827	0,447
11	C4	TRo/RC 5	0,939	0,631	0,927	0,529	0,297	0,305	0,855	0,693	0,768	0,827		0,682
12	C4	TRo/RC 8	0,786	0,353	0,862	0,247	0,102	0,100	0,875	0,928	0,942	0,447	0,682	

Παράρτημα XIII. Post Hoc Test για τη ροή ηλεκτρονίων ανά ενεργό κέντρο (ET₀/RC).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	ET ₀ /RC 1		0,008	0,039	0,564	0,002	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
2	C1	ET ₀ /RC 5	0,008		0,401	0,031	0,600	0,473	0,008	0,000	0,002	0,000	0,000	0,000
3	C1	ET ₀ /RC 8	0,039	0,401		0,075	0,301	0,290	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
4	C2	ET ₀ /RC 1	0,564	0,031	0,075		0,004	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
5	C2	ET ₀ /RC 5	0,002	0,600	0,301	0,004		0,795	0,021	0,000	0,013	0,000	0,000	0,004
6	C2	ET ₀ /RC 8	0,002	0,473	0,290	0,005	0,795		0,030	0,000	0,012	0,000	0,000	0,003
7	C3	ET ₀ /RC 1	0,000	0,008	0,001	0,000	0,021	0,030		0,001	0,553	0,101	0,068	0,449
8	C3	ET ₀ /RC 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001		0,003	0,137	0,117	0,017
9	C3	ET ₀ /RC 8	0,000	0,002	0,000	0,000	0,013	0,012	0,553	0,003		0,186	0,157	0,516
10	C4	ET ₀ /RC 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,101	0,137	0,186		0,713	0,239
11	C4	ET ₀ /RC 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,068	0,117	0,157	0,713		0,272
12	C4	ET ₀ /RC 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004	0,003	0,449	0,017	0,516	0,239	0,272	

Παράρτημα XIV. Post Hoc Test για την αποβολή θερμότητας ανά ενεργό κέντρο (DI₀/RC).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	DI0/RC 1		0,987	0,998	0,944	0,966	0,998	0,636	0,006	0,234	0,002	0,061	0,096
2	C1	DI0/RC 5	0,987		0,992	0,976	0,999	1,000	0,409	0,005	0,152	0,002	0,048	0,068
3	C1	DIo/RC 8	0,998	0,992		0,999	1,000	1,000	0,207	0,004	0,092	0,001	0,035	0,046
4	C2	DI0/RC 1	0,944	0,976	0,999		0,983	0,997	0,555	0,006	0,204	0,002	0,058	0,087
5	C2	DI0/RC 5	0,966	0,999	1,000	0,983		0,979	0,705	0,006	0,267	0,002	0,067	0,108
6	C2	DIo/RC 8	0,998	1,000	1,000	0,997	0,979		0,769	0,007	0,307	0,002	0,076	0,124
7	C3	DI0/RC 1	0,636	0,409	0,207	0,555	0,705	0,769		0,001	0,185	0,033	0,321	0,331
8	C3	DI0/RC 5	0,006	0,005	0,004	0,006	0,006	0,007	0,001		0,031	0,658	0,322	0,405
9	C3	DIo/RC 8	0,234	0,152	0,092	0,204	0,267	0,307	0,185	0,031		0,164	0,668	0,574
10	C4	DI0/RC 1	0,002	0,002	0,001	0,002	0,002	0,002	0,033	0,658	0,164		0,077	0,048
11	C4	DI0/RC 5	0,061	0,048	0,035	0,058	0,067	0,076	0,321	0,322	0,668	0,077		0,653
12	C4	DIo/RC 8	0,096	0,068	0,046	0,087	0,108	0,124	0,331	0,405	0,574	0,048	0,653	

Παράρτημα XV. Post Hoc Test για την πυκνότητα των ενεργών κέντρων σε κάθε PSII (RC/ABS).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	RC/ABS 1		0,860	0,496	0,966	0,949	0,889	0,037	0,000	0,002	0,000	0,001	0,002
2	C1	RC/ABS 5	0,860		0,665	0,893	0,928	0,819	0,050	0,000	0,003	0,000	0,001	0,002
3	C1	RC/ABS 8	0,496	0,665		0,896	0,845	0,769	0,041	0,000	0,004	0,001	0,003	0,005
4	C2	RC/ABS 1	0,966	0,893	0,896		0,747	0,478	0,056	0,000	0,002	0,000	0,001	0,002
5	C2	RC/ABS 5	0,949	0,928	0,845	0,747		0,989	0,032	0,000	0,001	0,000	0,000	0,001
6	C2	RC/ABS 8	0,889	0,819	0,769	0,478	0,989		0,025	0,000	0,001	0,000	0,000	0,001
7	C3	RC/ABS 1	0,037	0,050	0,041	0,056	0,032	0,025		0,000	0,047	0,122	0,271	0,297
8	C3	RC/ABS 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,021	0,340	0,264	0,239
9	C3	RC/ABS 8	0,002	0,003	0,004	0,002	0,001	0,001	0,047	0,021		0,675	0,869	0,860
10	C4	RC/ABS 1	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,122	0,340	0,675		0,346	0,323
11	C4	RC/ABS 5	0,001	0,001	0,003	0,001	0,000	0,000	0,271	0,264	0,869	0,346		0,618
12	C4	RC/ABS 8	0,002	0,002	0,005	0,002	0,001	0,001	0,297	0,239	0,860	0,323	0,618	

Παράρτημα XVI. Post Hoc Test για το ρυθμό συσσώρευσης κλειστών κέντρων αντίδρασης στο PSII ($\Delta V/\Delta t_0$).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	$\Delta V/\Delta t_0$ 1		0,484	0,232	0,608	0,624	0,456	0,006	0,000	0,001	0,001	0,000	0,000
2	C1	$\Delta V/\Delta t_0$ 5	0,484		0,499	0,538	0,921	0,958	0,024	0,000	0,006	0,004	0,002	0,003
3	C1	$\Delta V/\Delta t_0$ 8	0,232	0,499		0,340	0,827	0,869	0,030	0,000	0,014	0,009	0,007	0,008
4	C2	$\Delta V/\Delta t_0$ 1	0,608	0,538	0,340		0,197	0,192	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
5	C2	$\Delta V/\Delta t_0$ 5	0,624	0,921	0,827	0,197		0,805	0,034	0,000	0,006	0,005	0,002	0,003
6	C2	$\Delta V/\Delta t_0$ 8	0,456	0,958	0,869	0,192	0,805		0,033	0,000	0,005	0,004	0,002	0,002
7	C3	$\Delta V/\Delta t_0$ 1	0,006	0,024	0,030	0,002	0,034	0,033		0,005	0,389	0,380	0,562	0,544
8	C3	$\Delta V/\Delta t_0$ 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,005		0,073	0,352	0,221	0,343
9	C3	$\Delta V/\Delta t_0$ 8	0,001	0,006	0,014	0,000	0,006	0,005	0,389	0,073		0,951	0,842	0,700
10	C4	$\Delta V/\Delta t_0$ 1	0,001	0,004	0,009	0,000	0,005	0,004	0,380	0,352	0,951		0,821	0,805
11	C4	$\Delta V/\Delta t_0$ 5	0,000	0,002	0,007	0,000	0,002	0,002	0,562	0,221	0,842	0,821		0,811
12	C4	$\Delta V/\Delta t_0$ 8	0,000	0,003	0,008	0,000	0,003	0,002	0,544	0,343	0,700	0,805	0,811	

Παράρτημα XVII. Post Hoc Test για την κβαντική απόδοση παγίδευσης του φωτός/πιθανότητας σύλληψης ενός απορροφούμενου φωτονίου (φ_{p0}).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	$\varphi_{p0} 1$		0,993	0,988	0,999	0,991	0,929	0,132	0,000	0,008	0,000	0,001	0,004
2	C1	$\varphi_{p0} 5$	0,993		0,918	0,985	0,981	0,996	0,059	0,000	0,005	0,000	0,001	0,003
3	C1	$\varphi_{p0} 8$	0,988	0,918		0,995	0,914	0,988	0,087	0,000	0,006	0,000	0,001	0,004
4	C2	$\varphi_{p0} 1$	0,999	0,985	0,995		0,993	0,997	0,024	0,000	0,003	0,000	0,001	0,002
5	C2	$\varphi_{p0} 5$	0,991	0,981	0,914	0,993		0,958	0,101	0,000	0,006	0,000	0,001	0,004
6	C2	$\varphi_{p0} 8$	0,929	0,996	0,988	0,997	0,958		0,125	0,000	0,008	0,000	0,001	0,004
7	C3	$\varphi_{p0} 1$	0,132	0,059	0,087	0,024	0,101	0,125		0,000	0,105	0,020	0,147	0,289
8	C3	$\varphi_{p0} 5$	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,005	0,432	0,170	0,077
9	C3	$\varphi_{p0} 8$	0,008	0,005	0,006	0,003	0,006	0,008	0,105	0,005		0,207	0,614	0,767
10	C4	$\varphi_{p0} 1$	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,020	0,432	0,207		0,166	0,069
11	C4	$\varphi_{p0} 5$	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,147	0,170	0,614	0,166		0,386
12	C4	$\varphi_{p0} 8$	0,004	0,003	0,004	0,002	0,004	0,004	0,289	0,077	0,767	0,069	0,386	

Παράρτημα XVIII. Post Hoc Test για την κβαντική απόδοση μετατροπής της συλληφθείσας ενέργειας στο PSII σε ροή ηλεκτρονίων (ψ_{E0}).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	ψ_{E0} 1		0,022	0,012	0,966	0,025	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
2	C1	ψ_{E0} 5	0,022		0,874	0,081	0,771	0,679	0,005	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000
3	C1	ψ_{E0} 8	0,012	0,874		0,063	0,842	0,845	0,006	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000
4	C2	ψ_{E0} 1	0,966	0,081	0,063		0,010	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
5	C2	ψ_{E0} 5	0,025	0,771	0,842	0,010		0,754	0,007	0,000	0,003	0,000	0,000	0,001
6	C2	ψ_{E0} 8	0,033	0,679	0,845	0,016	0,754		0,009	0,000	0,002	0,000	0,000	0,001
7	C3	ψ_{E0} 1	0,000	0,005	0,006	0,000	0,007	0,009		0,001	0,419	0,249	0,158	0,441
8	C3	ψ_{E0} 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001		0,007	0,130	0,130	0,054
9	C3	ψ_{E0} 8	0,000	0,001	0,001	0,000	0,003	0,002	0,419	0,007		0,473	0,385	0,601
10	C4	ψ_{E0} 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,249	0,130	0,473		0,622	0,456
11	C4	ψ_{E0} 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,158	0,130	0,385	0,622		0,431
12	C4	ψ_{E0} 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,441	0,054	0,601	0,456	0,431	

Παράρτημα XIX. Post Hoc Test για την κβαντική απόδοση της ροής ηλεκτρονίων από το PSII στους ενδιάμεσους φορείς (φ_{E0}).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	φ_{E0} 1		0,015	0,012	0,787	0,037	0,053	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
2	C1	φ_{E0} 5	0,015		0,896	0,083	0,802	0,727	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
3	C1	φ_{E0} 8	0,012	0,896		0,042	0,882	0,893	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
4	C2	φ_{E0} 1	0,787	0,083	0,042		0,007	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
5	C2	φ_{E0} 5	0,037	0,802	0,882	0,007		0,718	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
6	C2	φ_{E0} 8	0,053	0,727	0,893	0,011	0,718		0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
7	C3	φ_{E0} 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001		0,000	0,153	0,097	0,066	0,278
8	C3	φ_{E0} 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,009	0,195	0,390	0,109
9	C3	φ_{E0} 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,153	0,009		0,494	0,343	0,679
10	C4	φ_{E0} 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,097	0,195	0,494		0,994	0,410
11	C4	φ_{E0} 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,066	0,390	0,343	0,994		0,208
12	C4	φ_{E0} 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,278	0,109	0,679	0,410	0,208	

Παράρτημα XX. Post Hoc Test για την κβαντική απόδοση της αποβολής θερμότητας (ϕ_{D0}).

	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	ϕ_{D0} 1		0,993	0,988	0,999	0,991	0,929	0,132	0,000	0,008	0,000	0,001	0,004
2	C1	ϕ_{D0} 5	0,993		0,918	0,985	0,981	0,996	0,059	0,000	0,005	0,000	0,001	0,003
3	C1	ϕ_{D0} 8	0,988	0,918		0,995	0,914	0,988	0,087	0,000	0,006	0,000	0,001	0,004
4	C2	ϕ_{D0} 1	0,999	0,985	0,995		0,993	0,997	0,024	0,000	0,003	0,000	0,001	0,002
5	C2	ϕ_{D0} 5	0,991	0,981	0,914	0,993		0,958	0,101	0,000	0,006	0,000	0,001	0,004
6	C2	ϕ_{D0} 8	0,929	0,996	0,988	0,997	0,958		0,125	0,000	0,008	0,000	0,001	0,004
7	C3	ϕ_{D0} 1	0,132	0,059	0,087	0,024	0,101	0,125		0,000	0,105	0,020	0,147	0,289
8	C3	ϕ_{D0} 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,005	0,432	0,170	0,077
9	C3	ϕ_{D0} 8	0,008	0,005	0,006	0,003	0,006	0,008	0,105	0,005		0,207	0,614	0,767
10	C4	ϕ_{D0} 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,020	0,432	0,207		0,166	0,069
11	C4	ϕ_{D0} 5	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,147	0,170	0,614	0,166		0,386
12	C4	ϕ_{D0} 8	0,004	0,003	0,004	0,002	0,004	0,004	0,289	0,077	0,767	0,069	0,386	

Παράρτημα XXI. Post Hoc Test για την απόδοση της μεταφοράς ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς στους τελικούς υποδοχείς του PSI (δR_o).

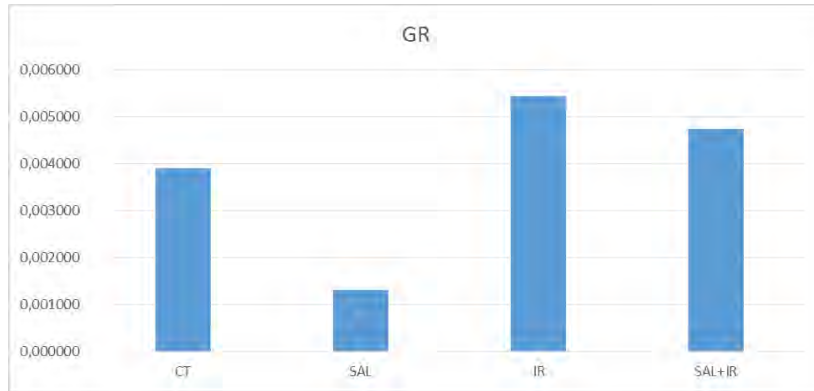
	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	δR_o 1		0,929	0,649	0,943	0,866	0,799	0,357	0,086	0,173	0,002	0,242	0,175
2	C1	δR_o 5	0,929		0,719	0,823	0,966	0,831	0,180	0,106	0,187	0,003	0,184	0,165
3	C1	δR_o 8	0,649	0,719		0,856	0,582	0,852	0,183	0,020	0,049	0,000	0,094	0,055
4	C2	δR_o 1	0,943	0,823	0,856		0,953	0,745	0,261	0,082	0,159	0,002	0,197	0,152
5	C2	δR_o 5	0,866	0,966	0,582	0,953		0,635	0,370	0,070	0,149	0,002	0,232	0,157
6	C2	δR_o 8	0,799	0,831	0,852	0,745	0,635		0,158	0,014	0,036	0,000	0,075	0,042
7	C3	δR_o 1	0,357	0,180	0,183	0,261	0,370	0,158		0,518	0,710	0,096	0,670	0,737
8	C3	δR_o 5	0,086	0,106	0,020	0,082	0,070	0,014	0,518		0,612	0,167	0,828	0,854
9	C3	δR_o 8	0,173	0,187	0,049	0,159	0,149	0,036	0,710	0,612		0,174	0,899	0,904
10	C4	δR_o 1	0,002	0,003	0,000	0,002	0,002	0,000	0,096	0,167	0,174		0,060	0,096
11	C4	δR_o 5	0,242	0,184	0,094	0,197	0,232	0,075	0,670	0,828	0,899	0,060		0,697
12	C4	δR_o 8	0,175	0,165	0,055	0,152	0,157	0,042	0,737	0,854	0,904	0,096	0,697	

Παράρτημα XXII. Post Hoc Test για το δείκτη φωτοσυνθετικής απόδοσης με βάση την απορρόφηση (PI_{ABS}).

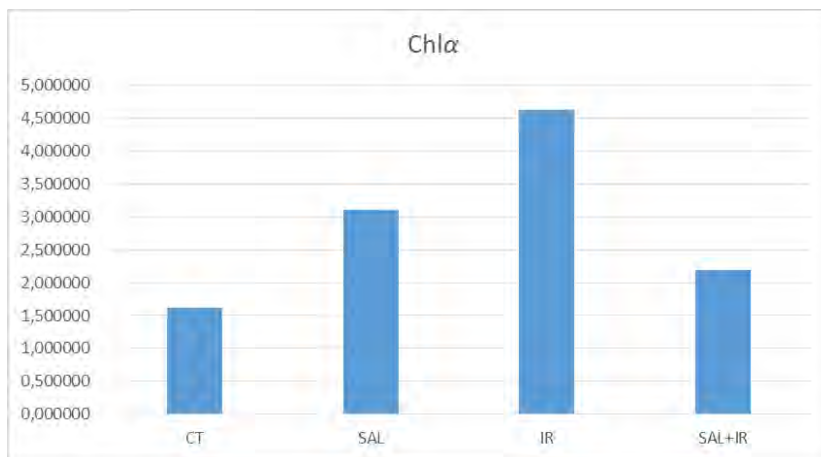
	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	PI _{ABS} 1		0,000	0,000	0,159	0,006	0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
2	C1	PI _{ABS} 5	0,000		0,604	0,112	0,881	0,666	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
3	C1	PI _{ABS} 8	0,000	0,604		0,120	0,935	0,826	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
4	C2	PI _{ABS} 1	0,159	0,112	0,120		0,011	0,012	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
5	C2	PI _{ABS} 5	0,006	0,881	0,935	0,011		0,897	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
6	C2	PI _{ABS} 8	0,006	0,666	0,826	0,012	0,897		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
7	C3	PI _{ABS} 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,402	0,441	0,815	0,681	0,455
8	C3	PI _{ABS} 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,402		0,851	0,977	0,927	0,968
9	C3	PI _{ABS} 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,441	0,851		0,978	0,784	0,932
10	C4	PI _{ABS} 1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,815	0,977	0,978		0,983	0,953
11	C4	PI _{ABS} 5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,681	0,927	0,784	0,983		0,857
12	C4	PI _{ABS} 8	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,455	0,968	0,932	0,953	0,857	

Παράρτημα XXIII. Post Hoc Test για το δείκτη συνολικής απόδοσης της φωτοσύνθεσης που συμπεριλαμβάνει και την αναγωγή των τελικών υποδοχέων του PSI (PI_{total}).

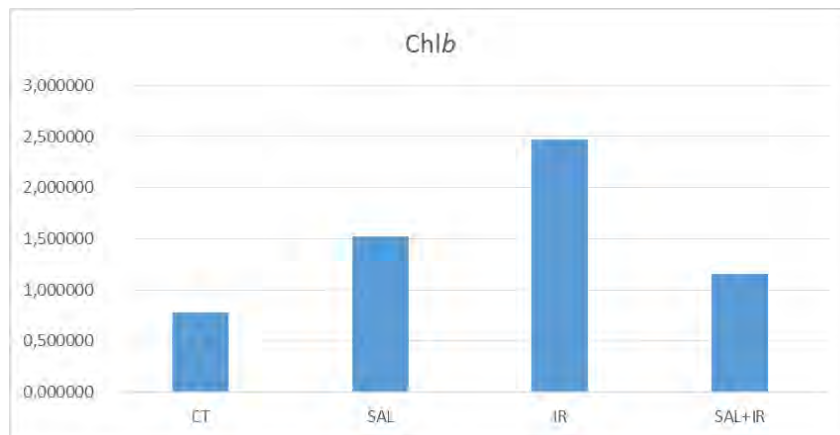
	Conditions	TIME	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	C1	PI total 1		0,106	0,001	0,431	0,070	0,044	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
2	C1	PI total 5	0,106		0,045	0,602	0,228	0,316	0,022	0,004	0,009	0,009	0,007	0,009
3	C1	PI total 8	0,001	0,045		0,173	0,729	0,866	0,242	0,130	0,170	0,205	0,183	0,190
4	C2	PI total 1	0,431	0,602	0,173		0,023	0,008	0,008	0,001	0,003	0,003	0,002	0,003
5	C2	PI total 5	0,070	0,228	0,729	0,023		0,694	0,210	0,073	0,124	0,131	0,110	0,128
6	C2	PI total 8	0,044	0,316	0,866	0,008	0,694		0,150	0,150	0,143	0,214	0,201	0,184
7	C3	PI total 1	0,001	0,022	0,242	0,008	0,210	0,150		0,470	0,467	0,897	0,902	0,824
8	C3	PI total 5	0,000	0,004	0,130	0,001	0,073	0,150	0,470		0,817	0,895	0,789	0,945
9	C3	PI total 8	0,000	0,009	0,170	0,003	0,124	0,143	0,467	0,817		0,970	0,976	0,898
10	C4	PI total 1	0,000	0,009	0,205	0,003	0,131	0,214	0,897	0,895	0,970		0,778	0,870
11	C4	PI total 5	0,000	0,007	0,183	0,002	0,110	0,201	0,902	0,789	0,976	0,778		0,895
12	C4	PI total 8	0,000	0,009	0,190	0,003	0,128	0,184	0,824	0,945	0,898	0,870	0,895	



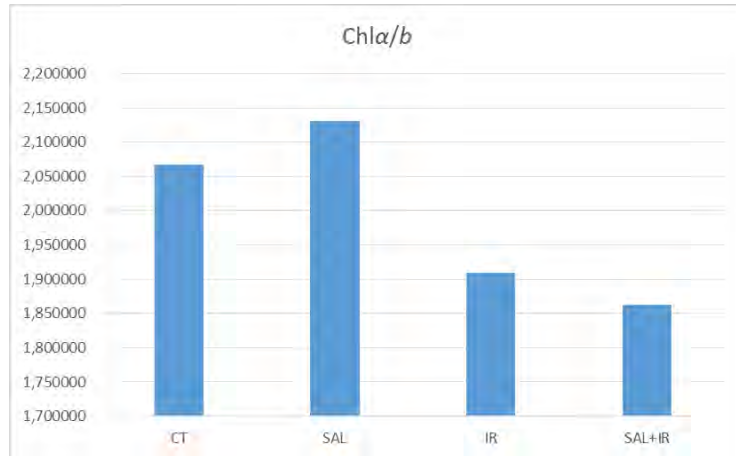
Παράρτημα XXIV. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στο ρυθμό αύξησης (GR).



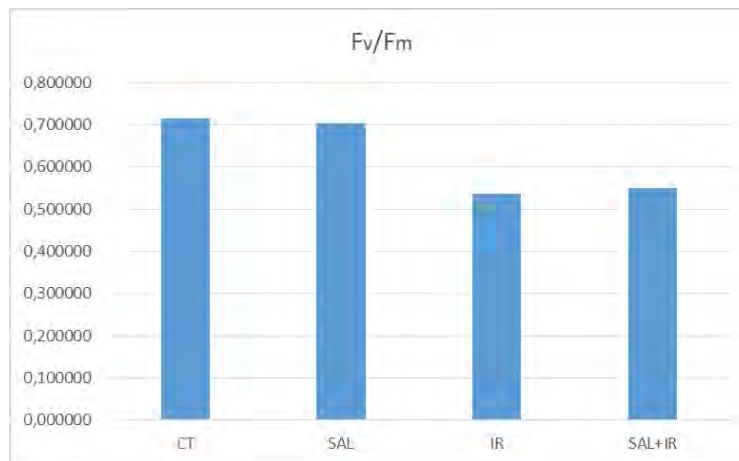
Παράρτημα XXV. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στη χλωροφύλλη *a* (Chla).



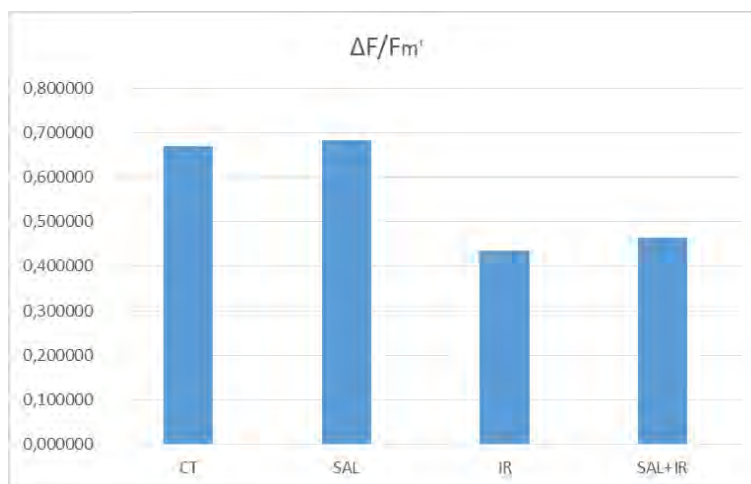
Παράρτημα XXVI. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στη χλωροφύλλη *b* (Chlb).



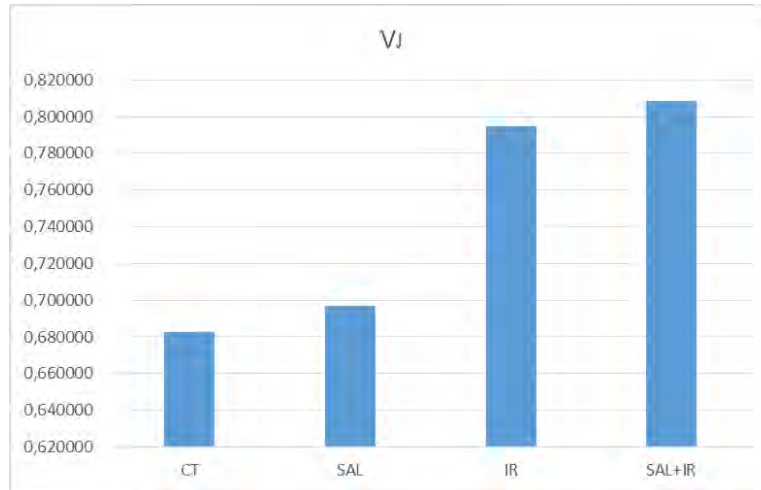
Παράρτημα XVII. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στην αναλογία Chl a/b.



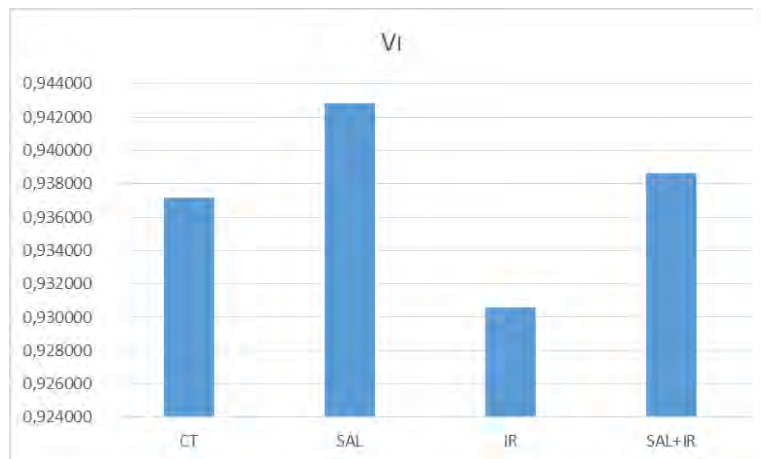
Παράρτημα XXVIII. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στη μέγιστη φωτονιακή απόδοση (F_v/F_m).



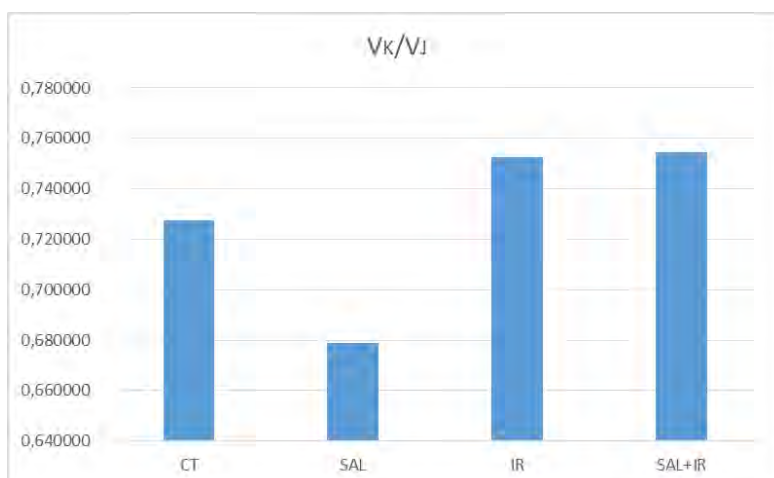
Παράρτημα XXIX. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στην ενεργό φωτονιακή απόδοση ($\Delta F/F_m'$).



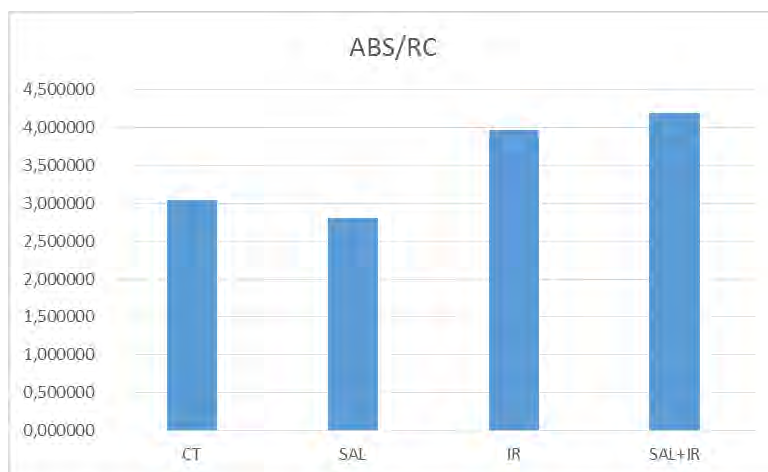
Παράρτημα XXX. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στο σχετικό μεταβαλλόμενο φορισμό στο σημείο J (V_j).



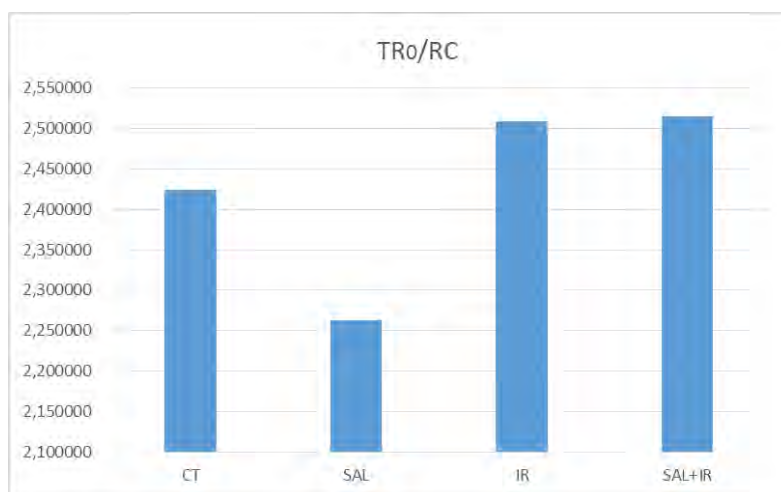
Παράρτημα XXXI. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στο σχετικό μεταβαλλόμενο φορισμό στο σημείο I (V_i).



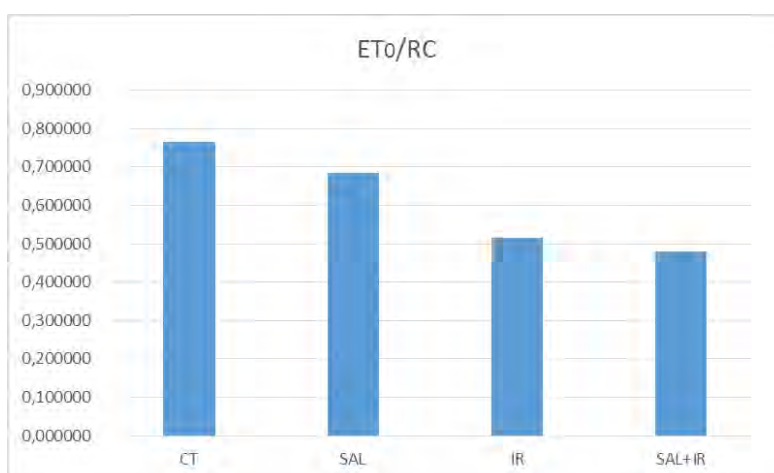
Παράρτημα XXXII. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στο λόγο V_k/V_j .



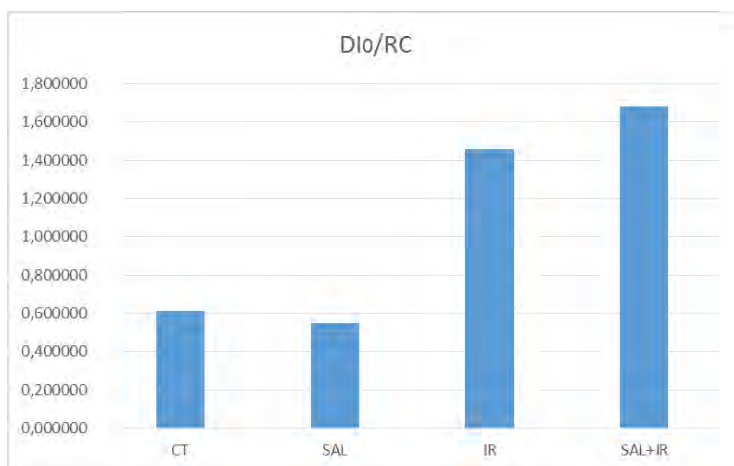
Παράρτημα XXXIII. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στην απορρόφηση ανά ενεργό κέντρο (ABS/RC).



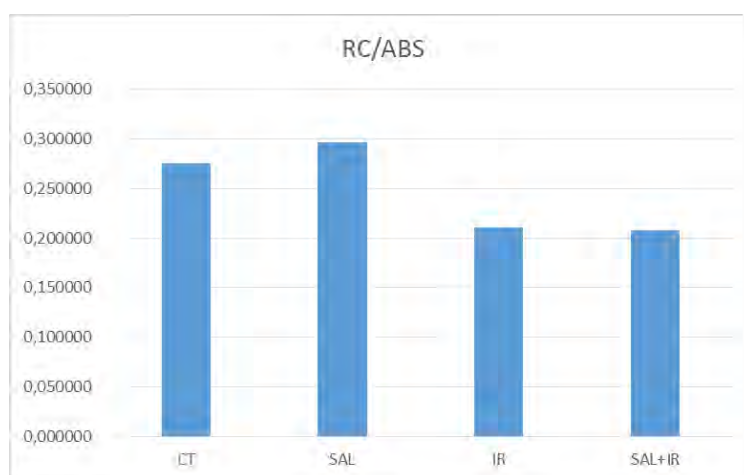
Παράρτημα XXXIV. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στη σύλληψη ενέργειας ανά ενεργό κέντρο (TR₀/RC).



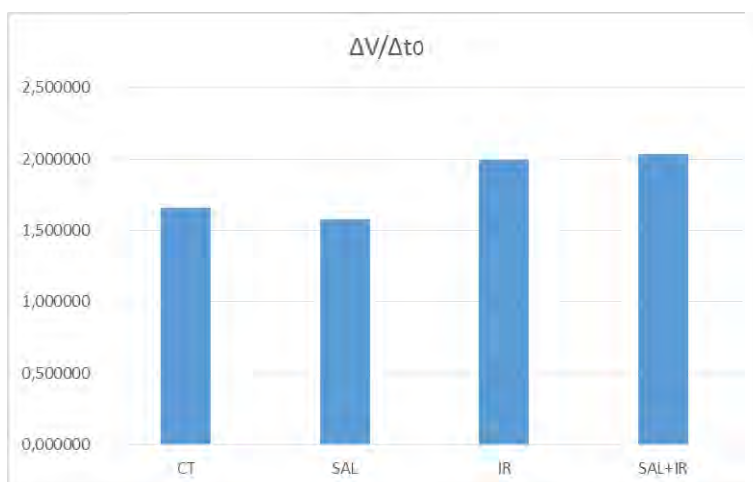
Παράρτημα XXXV. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στη ροή ηλεκτρονίων ανά ενεργό κέντρο (ET₀/RC).



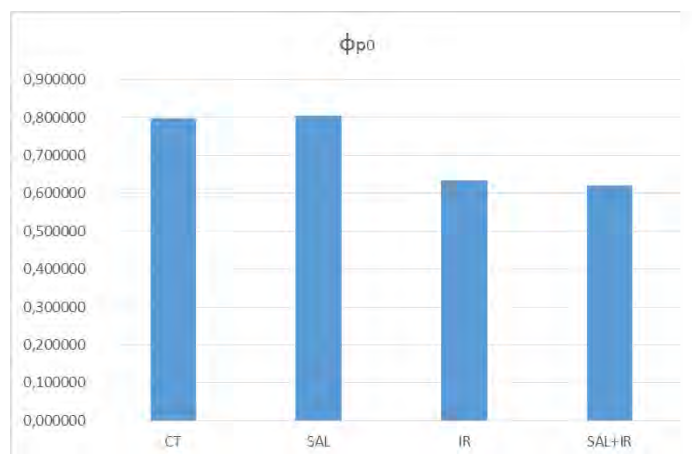
Παράρτημα XXXVI. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στην αποβολή θερμότητας ανά ενεργό κέντρο (DI_0/RC).



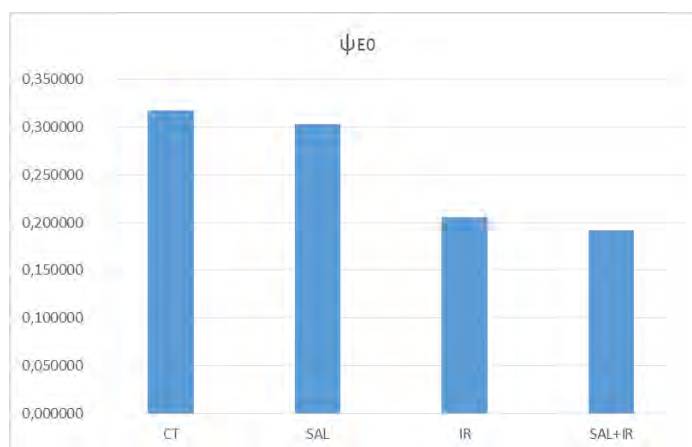
Παράρτημα XXXVII. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στην πυκνότητα των ενεργών κέντρων σε κάθε PSII (RC/ABS).



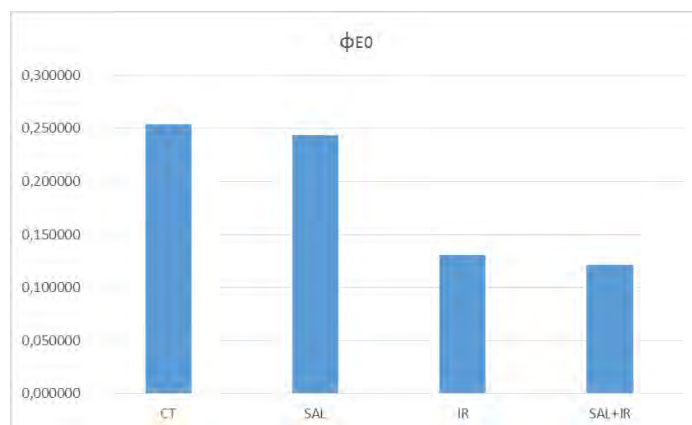
Παράρτημα XXXVIII. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στο ρυθμό συσσώρευσης κλειστών κέντρων αντίδρασης στο PSII ($\Delta V/\Delta t_0$).



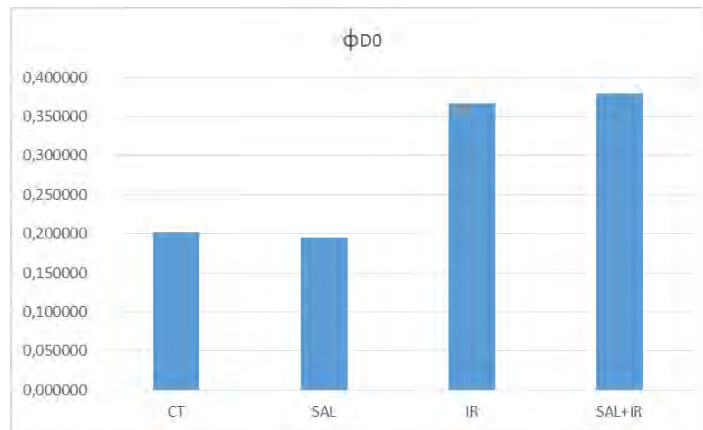
Παράρτημα XXXIX. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στην κβαντική απόδοση παγίδευσης του φωτός/πιθανότητας σύλληψης ενός απορροφούμενου φωτονίου (ϕ_{P0}).



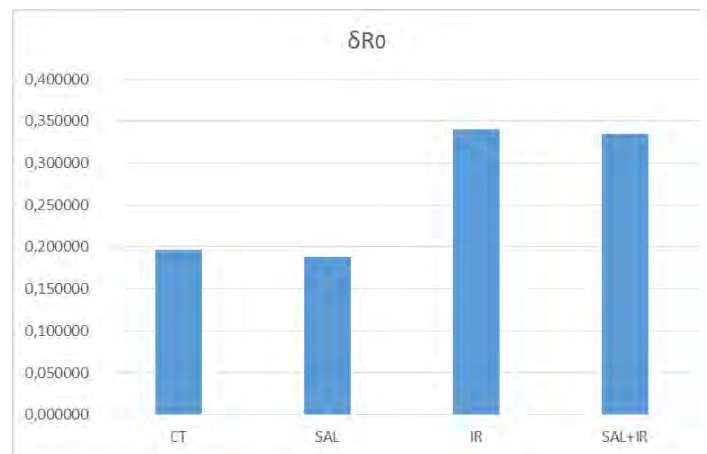
Παράρτημα XL. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στην κβαντική απόδοση μετατροπής της συλληφθείσας ενέργειας στο PSII σε ροή ηλεκτρονίων (ψ_{E0}).



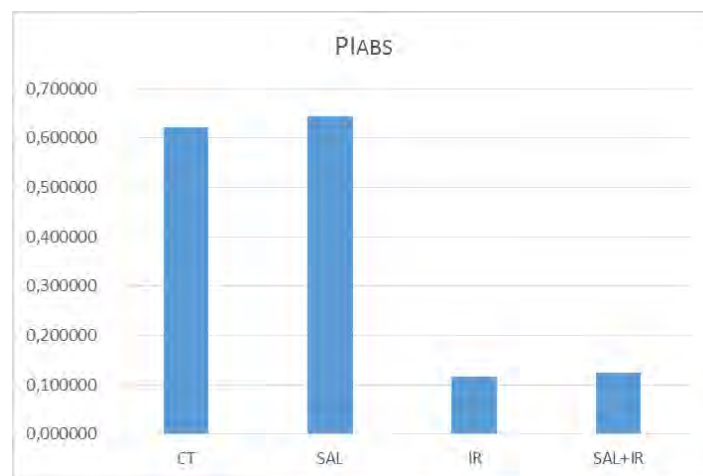
Παράρτημα XLI. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στην κβαντική απόδοση της ροής ηλεκτρονίων από το PSII στους ενδιάμεσους φορείς (ϕ_{E0}).



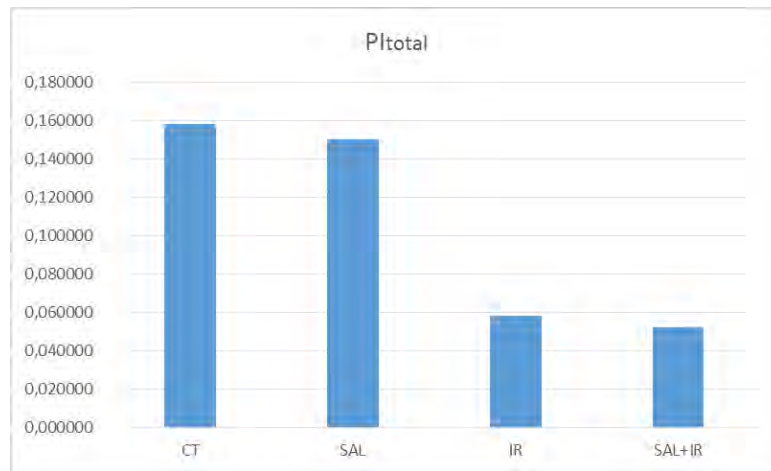
Παράρτημα XLII. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στην κβαντική απόδοση της αποβολής θερμότητας (ϕ_{D0}).



Παράρτημα XLIII. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στην απόδοση της μεταφοράς ηλεκτρονίων από τους ενδιάμεσους φορείς στους τελικούς υποδοχείς του PSI (δR_0).



Παράρτημα XLIV. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στο δείκτη φωτοσυνθετικής απόδοσης με βάση την απορρόφηση (PI_{ABS}).



Παράρτημα XLV. Ατομική και κύρια επίδραση της ακτινοβολίας και της αλατότητας στο δείκτη συνολικής απόδοσης της φωτοσύνθεσης που συμπεριλαμβάνει και την αναγωγή των τελικών υποδοχέων του PSI (PI_{total}).