

Αποτελεσματικότητα χρησιμοποίησης νερού δύο λιβαδικών ειδών με διαφορετική φωτοσυνθετική πορεία

Μ. Καρατάσιου, Ζ. Κούκουρα και Π. Κωστοπούλου

Εργαστήριο Δασικών Βοσκοτόπων (236), Τομέας Λιβαδοπονίας και Αγρίας Πανίδας και Ιχθυοπονίας Γλυκέων Υδάτων, Σχολή Δασολογίας και Φυσικού Περιβάλλοντος, Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης, 541 24 Θεσσαλονίκη, e-mail: karatass@for.auth.gr

Περίληψη

Σε προχωρημένο στάδιο διαδοχής και κάτω από συνθήκες ξηρασίας, μελετήθηκαν ο ρυθμός φωτοσύνθεσης και διαπνοής σε δύο αγρωστώδη είδη (*Dasyphyrum villosum* L., *Dichanthium ischaemum*) με διαφορετική φωτοσυνθετική πορεία (C₃, C₄ αντίστοιχα), προκειμένου να υπολογιστεί η αποτελεσματικότητα χρησιμοποίησης νερού και κατά συνέπεια η αντοχή τους στην ξηρασία. Τα αποτελέσματα έδειξαν διαφορές στο ρυθμό φωτοσύνθεσης και διαπνοής μεταξύ των δύο ειδών. Για την ίδια τιμή υδατικού δυναμικού το *D. villosum* (C₃) παρουσίασε υψηλότερη φωτοσύνθεση και διαπνοή σε σχέση με το *D. ischaemum* (C₄). Το πλεονέκτημα που αποκτά το *D. villosum* από τον υψηλότερο φωτοσυνθετικό ρυθμό φαίνεται να αντισταθμίζεται από τις σχετικά υψηλότερες διαπνευστικές του απώλειες, με αποτέλεσμα η αποτελεσματικότητα χρησιμοποίησης νερού αναγόμενη στις ίδιες τιμές υδατικού δυναμικού να μην παρουσιάζει εμφανή διαφορά μεταξύ των δύο ειδών. Επομένως, η παραγωγικότητα των δύο ειδών απαντουμένων σε προχωρημένα στάδια διαδοχής πιθανόν να μη συνδέεται μόνο με τη φωτοσυνθετική πορεία που ακολουθούν αλλά και με τις περιβαλλοντικές συνθήκες κάτω από τις οποίες αναπτύσσονται.

Λέξεις κλειδιά: *Dasyphyrum villosum* L., *Dichanthium ischaemum*, ξηρασία, φωτοσύνθεση, διαπνοή.

Εισαγωγή

Τα λιβάδια της χαμηλής ζώνης είναι ένας σημαντικός εδαφοπονικός πόρος για παραγωγή βοσκήσιμης ύλης στην Ελλάδα. Σήμερα η παραγωγικότητά τους δεν καλύπτει τη ζήτηση βοσκήσιμης ύλης από τα κτηνοτροφικά ζώα ιδίως κατά τη ξηρή περίοδο του καλοκαιριού. Η παραγωγή των λιβαδιών στη μεσογειακή περιοχή, ειδικά το καλοκαίρι, επηρεάζεται από την ξηρασία που επικρατεί συχνά και μεταβάλλεται χωροχρονικά ανάλογα με τη σύνθεση των φυτών, το στάδιο διαδοχής καθώς και τις κλιματικές συνθήκες που επικρατούν (Pineda et al. 1981, Espigares and Peco 1995, Fernandez Ales et al. 1993). Από την άλλη μεριά η ανταπόκριση των φυτών στο περιβάλλον αντανακλά τη φωτοσυνθετική πορεία που ακολουθούν (Edwards and Walker 1983, Νοϊτσάκης 1984) και επάγει ανάπτυξη μορφολογικών, ανατομικών και φυσιολογικών μηχανισμών προκειμένου τα φυτά να προσαρμοσθούν στις συνθήκες ξηρασίας και το υδατικό έλλειμμα που συνεπάγονται (Mojayad and Planchon, 1994).

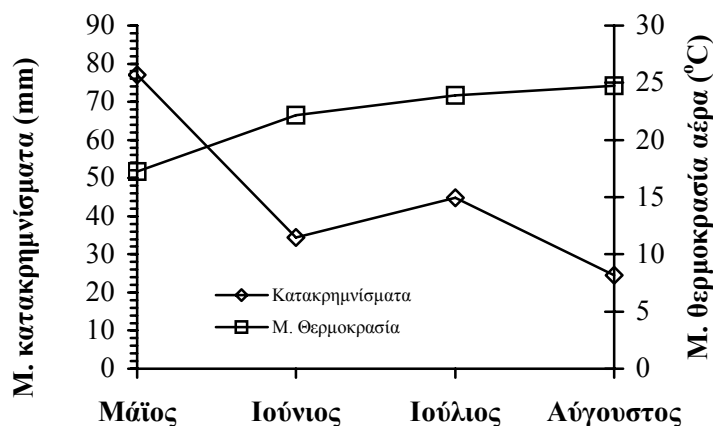
Τα C₃ είδη έχουν μικρότερους ρυθμούς φωτοσύνθεσης και υψηλότερη στοματική αγωγιμότητα άρα και υψηλότερους ρυθμούς διαπνοής κάτω από δεδομένες συνθήκες σε σχέση με τα C₄ είδη (Lawlor 1974, Kramer 1983). Τα χαρακτηριστικά αυτά μειώνουν τη

παραγωγικότητα και την αποτελεσματικότητα χρησιμοποίησης νερού (water use efficiency, WUE) στα C₃ σε σχέση με τα C₄ είδη σε συνθήκες ξηρασίας (Wentworth 1983, Gurevitch et al. 2002). Ωστόσο, σε πολλές περιπτώσεις η διαφοροποίηση της αποτελεσματικότητας χρησιμοποίησης νερού ανάμεσα στα C₃ και C₄ είδη δεν εξαρτάται από το διαφορετικό φωτοσυνθετικό κύκλο που ακολουθούν, αλλά σχετίζεται επίσης με την ικανότητα φυσιολογικής προσαρμογής στις περιβάλλουσες συνθήκες (Νοϊτσάκης 1984) και σε ορισμένες περιπτώσεις με τη διαμόρφωση της k ή r στρατηγικής που ακολουθούν ανάλογα με το στάδιο διαδοχής (Jarvis 2000).

Ο σκοπός αυτής της έρευνας ήταν να συγκρίνει το ρυθμό φωτοσύνθεσης και την αποτελεσματικότητα χρησιμοποίησης νερού σε δύο αγρωστώδη είδη (*Dasyphyrum villosum*, *Dichanthium ischaemum*) με διαφορετική φωτοσυνθετική πορεία (C₃, C₄ αντίστοιχα) κατά την περίοδο της ξηρασίας σε ποολίβαδο της χαμηλής μεσογειακής ζώνης.

Υλικά και μέθοδοι

Η έρευνα πραγματοποιήθηκε στην περιοχή Μελισσοχωρίου, 25 χλμ. βορειοανατολικά από τη Θεσσαλονίκη, σε γεωγραφικό πλάτος 40° 58' N και γεωγραφικό μήκος 23° 01' E, σ' ένα ποολίβαδο της χαμηλής ζώνης με υψόμετρο 170 μ. το οποίο βόσκονταν για 20 έτη τουλάχιστον πριν την έναρξη των πειραμάτων. Η ομβροθερμοκρασιακή μεταβολή κατά την περίοδο των μετρήσεων (1993-1995) φαίνεται στην εικόνα 1. Η πειραματική επιφάνεια (10X20 μ.) είχε περιφραχθεί από το 1989 προκειμένου να αποτραπεί η βόσκηση μέσα σε αυτή.



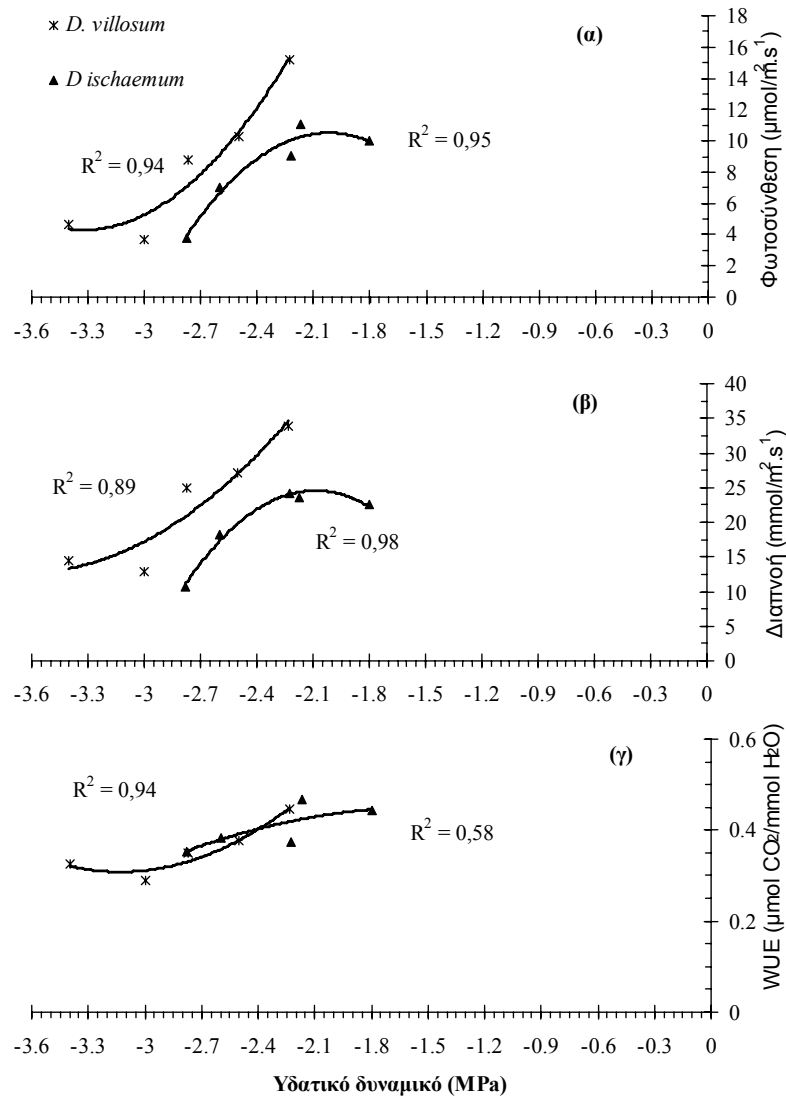
Εικόνα 1. Ομβροθερμικό διάγραμμα κατά την περίοδο της έρευνας (Η κάθε τιμή αποτελεί το μηνιαίο μέσο όρο για τα τρία έτη της έρευνας 1993-1995)

Ο καθαρός ρυθμός φωτοσύνθεσης και ο ρυθμός διαπνοής μετρήθηκαν στα είδη *Dichanthium ischaemum* and *Dasyphyrum villosum* με φορητή συσκευή φωτοσύνθεσης και διαπνοής LI-6200 της LI-COR -USA, NE. Το υδατικό δυναμικό μετρήθηκε αμέσως μετά τη μέτρηση της φωτοσύνθεσης και της διαπνοής με τη βοήθεια του θαλάμου πίεσης (Koide et al. 1991). Η αποτελεσματικότητα χρησιμοποίησης νερού (WUE) υπολογίστηκε από την εξίσωση: $WUE = \text{Φωτοσύνθεση} / \text{Διαπνοή}$ (Van de Geijn and Goudriaan 1996).

Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν κάθε τρεις ώρες από 07.00 έως 17.30 σε πλήρως αναπτυγμένα φύλλα από τα παραπάνω είδη και οι τιμές τους είναι ο μέσος όρος πέντε επαναλήψεων. Χρησιμοποιήθηκαν πέντε φυτά κάθε είδους στο φαινολογικό στάδιο της ωρίμανσης των σπόρων σε ημέρες με παρόμοιες κλιματικές συνθήκες για τρία έτη. Το πειραματικό σχέδιο που ακολουθήθηκε ήταν πλήρως τυχαιοποιημένες ομάδες (Steel and Torrie 1980). Η σχέση του υδατικού δυναμικού με τη φωτοσύνθεση, τη διαπνοή και την αποτελεσματικότητα χρησιμοποίησης νερού διερευνήθηκε με συμμεταβολή.

Αποτελέσματα

Οι ημερήσιες μεταβολές του ρυθμού φωτοσύνθεσης και διαπνοής του *D. villosum* (C₃) και του *D. ischaemum* (C₄) σε σχέση με το υδατικό δυναμικό δείχνουν ότι για την ίδια τιμή



Εικόνα 2. Ημερήσια μεταβολή του ρυθμού φωτοσύνθεσης (α), του ρυθμού διαπνοής (β) και της αποτελεσματικότητας χρησιμοποίησης νερού (WUE) (γ) στο φαινολογικό στάδιο ωρίμανσης των σπόρων.

υδατικού δυναμικού ο ρυθμός φωτοσύνθεσης και διαπνοής του *D. villosum* (C₃) ήταν υψηλότερος του *D. ischaemum* (C₄) (Εικόνα 2α,β). Οι μεταβολές της αποτελεσματικότητας χρησιμοποίησης νερού σε σχέση με το υδατικό δυναμικό δεν παρουσίασαν διαφορές μεταξύ των δύο ειδών τουλάχιστον σε χαμηλές τιμές υδατικού δυναμικού (Εικόνα 2γ). Τα δύο είδη έδειξαν μικρές διακυμάνσεις στις τιμές της αποτελεσματικότητας χρήσης νερού κατά τη διάρκεια της ημέρας.

Συζήτηση

Οι μη αναμενόμενες υψηλές τιμές του ρυθμού φωτοσύνθεσης στο *D. villosum* (C₃) σε σχέση με το *D. ischaemum* (C₄) για την ίδια τιμή υδατικού δυναμικού (Εικόνα 2α) εισηγούνται υψηλότερη φωτοσυνθετική ικανότητα του *D. villosum* (C₃) για πολύ χαμηλό υδατικό δυναμικό. Αντίστροφα, οι υψηλότερες τιμές του ρυθμού διαπνοής στο *D. villosum* (C₃) σε σχέση με το *D. ischaemum* (C₄) για την ίδια τιμή υδατικού δυναμικού (Εικόνα 2β) υποδηλώνουν ότι η εσωτερική υδατική κατάσταση του *D. ischaemum* (C₄) θα μπορούσε να είναι ευνοϊκότερη από αυτή του *D. villosum* (C₃) δεδομένου της υψηλότερης απώλειας νερού.

Το *D. ischaemum* ακολουθώντας τη C₄ φωτοσυνθετική πορεία θα έπρεπε να παρουσιάζει υψηλότερες τιμές αποτελεσματικότητας χρησιμοποίησης του νερού (Wentworth 1983) εξαιτίας της μεγαλύτερης δραστηριότητας της PEP καρβοξυλάσης ακόμη και σε συνθήκες χαμηλής στοματικής αγωγιμότητας (Lawlor and Uprety 1993). Εντούτοις, σε χαμηλές τιμές υδατικού δυναμικού το *D. ischaemum* (C₄) φαίνεται να χάνει αυτό το πλεονέκτημα και η αποτελεσματικότητα χρησιμοποίησης νερού δε φαίνεται να διαφέρει σημαντικά από αυτή του *D. villosum* (C₃). Επιπλέον, το *D. villosum* (C₃) θα πρέπει να παρουσιάζει κέρδος στο ρυθμό φωτοσύνθεσης το οποίο χάνεται στο ρυθμό διαπνοής, μια και οι τιμές της αποτελεσματικότητας χρησιμοποίησης νερού στο *D. villosum* (C₃) εμφανίζονται χαμηλότερες. Το στάδιο ωρίμανσης των σπόρων είναι το πιο ευαίσθητο φαινολογικό στάδιο στο υδατικό έλλειμμα (Bunce 1981) και συνεπώς η ικανότητα του *D. villosum* (C₃) να παρουσιάζει κατά το στάδιο αυτό περίπου την ίδια αποτελεσματικότητα χρησιμοποίησης νερού με το *D. ischaemum* (C₄) είναι αξιοσημείωτη.

Τα C₄ είδη όπως είναι γνωστό καλύπτουν ευρύτερο οικολογικό φάσμα (Gurevitch et al. 2002). Ωστόσο, το *D. villosum*, ένα ετήσιο C₃ φαίνεται να μην επηρεάζεται από τις συνθήκες ξηρασίας όπως το *D. ischaemum* ένα πολυετές C₄ αγρωστώδες. Πιθανόν, υπό την επίδραση της διαδοχής και του κλίματος είναι δυνατόν τα C₃ όπως το *D. villosum* να έχουν υψηλούς φωτοσυνθετικούς ρυθμούς (Mooney et al. 1978, Jones 1986) και να εμφανίζουν χαρακτηριστικά k-στρατηγικής. Έτσι επιβεβαιώνεται για ακόμη μία φορά ότι η οικοφυσιολογική συμπεριφορά των φυτών εξαρτάται όχι μόνο από τη φωτοσυνθετική πορεία που ακολουθούν αλλά και από το περιβάλλον κάτω από το οποίο αναπτύχθηκαν (Νοϊτσάκης 1984, Καρατάσιου 1991). Η υπεροχή του φωτοσυνθετικού ρυθμού του *D. villosum* όταν απαντάται σε ποολίβαδα προχωρημένου σταδίου διαδοχής αποτελεί πρόκληση προς περαιτέρω έρευνα.

Βιβλιογραφία

- Bunce, J. 1981. Relationships between maximum photosynthetic rates and photosynthetic tolerance of low leaf water potentials. *Can. J. Bot.*, 59: 769-774.
- Edwards, G. and D.A. Walker. 1983. C₃, C₄: mechanisms and cellular and environmental regulation, of photosynthesis. Blackwell Scien. Public.
- Espigares, T. and B. Peco. 1995. Mediterranean annual pastures dynamics: impact of autumn drought. *J. Ecology*, 8: 135-142.
- Fernandez Ales, R., J.M. Laffarga and F. Ortega. 1993. Strategies in Mediterranean grassland annuals in relation to stress and disturbance. *J. Veg. Science*, 4: 313-322.
- Gurevitch, J., S.M. Scheiner and G. A. Fox. 2002. *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Inc.
- Jarvis, P.J. 2000. *Ecological Principles and Environmental Issues*. Pearson Education. T.J. International Ltd., Padstow, Cornwall.
- Jones, H. G. 1986. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press. p.167.

- Καρατάσιου, Μ.Δ. 1999. Οικοφυσιολογία της αποτελεσματικότητας χρησιμοποίησης νερού σε μεσογειακά ποολίβαδα. Διδακτορική Διατριβή. Επιστημονική Επετερίδα του Τμήματος Δασολογίας και Φυσικού Περιβάλλοντος, Α.Π.Θ, Παράρτημα 4, Τόμος ΛΗ/1995, σελ. 171.
- Koide, R.T., R.H. Robichaux, S.R. Morse and C.M. Smith. 1991. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance, p.161-183. In: Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation (R.W. Pearcy, I.R. Ehleringer, H.A. Mooney and R.W. Rundel, eds). Charman and Hall.
- Kramer, P.J. 1983. Water Relations of Plants. Academic Press. New York.
- Lawlor, D.W. and D.C. Uptety. 1993. Effects of Water Stress Photosynthesis of Crops and the Biochemical Mechanism, p. 421-449. In: Photoreactions to plant productivity (Y.P. Abrol, P. Mohanty and Govindjee, eds). Kluwer Academic Publ.
- Lawlor, D.W. 1974. Effects of water and heat stress on carbon metabolism of plants C₃ and C₄ photosynthesis, p. 303-301. In: Stress Physiology in Crop Plants (H. Mussell and R.C. Sterles, eds). John Wiley and Sons. N.Y.
- Mojayad, F. and C. Planchon. 1994. Stomatal and photosynthetic adjustment to water deficits as the expression of heterosis in sunflower. *Crop Science*, 34: 103-107.
- Mooney, H.A., O. Bjorkman and G.J. Collatz. 1978. Photosynthetic acclimation to temperature in the desert shrub, *Lozsea divaricata*. I. Carbon dioxide exchange characteristics of intact leaves. *Plant Physiol.*, 61: 406-410.
- Νοϊτσάκης, Β. 1984. Οικοφυσιολογική συμπεριφορά C₃ και C₄ λιβαδοπονικών ειδών. Διατριβή για υφηγεσία. Α.Π.Θ. Θεσσαλονίκη.
- Pineda, F.D., J.R. Nicolas, A. Pou and E.F. Galiano. 1981. Ecological succession in oligotrophic pastures of Central Spain. *Vegetation*, 44: 165-176.
- Steel, R.G.D. and J.H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics 2nd ed. McGraw – Hill. N.Y.
- Van de Geijn, S.C. and J. Goudriaan. 1996. The effects of elevated CO₂ and temperature change on transpiration and crop water use, p. 101-121. In: Global Climate Change and Agricultural Production, Direct effects of changing hydrological, pedological and plant physiological process (F. Bazaaz and W. Sombrock, eds.). FAO. Rome and John Wiley and Sons, Chichester, N.Y.
- Wentworth, T.R. 1983. Distribution of C₄ plants along environmental and composition gradients in southeastern Arizona. *Vegetation*, 52: 21-34.

Water use efficiency of two forage species with different photosynthetic pathways

M. Karatassiou, Z. Koukoura and P. Kostopoulou

Laboratory of Range Science (236), Department of Wildlife Science, School of Forestry and Natural Environment, Aristotle University of Thessaloniki, 541 24 Thessaloniki, Greece,
e-mail: karatass@for.auth.gr

Summary

Exchange rates of CO₂ and H₂O under drought conditions were investigated in two grass species (*Dasypyrum villosum*, *Dichanthium ischaemum*) with different photosynthetic pathways (C₃, C₄) in order to evaluate their water use efficiency (WUE). Our results indicated differences in photosynthetic (Pn) and transpiration rate (Tr) between the two species. At the same values of leaf water potential (LWP) *D. villosum* (C₃) exhibited higher Pn and Tr in relation to *D. ischaemum* (C₄). However, their WUE showed no obvious differentiation. It seems that under drought conditions at late successional stages *D. villosum* (C₃) develops higher photosynthetic rates than *D. ischaemum* (C₄), and about the same values of WUE. Thus, the productivity of C₃ and C₄ species is probably related not only to the photosynthetic process but also to the ambient conditions in which the plants have been developed.

Key words: *Dasypyrum villosum* L., *Dichanthium ischaemum*, drought, photosynthesis, transpiration.