

ΤΟ ΔΑΣΟΣ

Μια Ολοκληρωμένη Προσέγγιση

Επιμέλεια: Αριστοτέλης Χ. Παπαγεωργίου, Γεώργιος Καρέτσος,
Γεώργιος Κατσαδωράκης

Επιστημονική Επιμέλεια Έκδοσης: Αριστοτέλης Χ. Παπαγεωργίου,
Γεώργιος Καρέτσος, Γεώργιος Κατσαδωράκης

Συντονισμός Έκδοσης: Ευαγγελία Κορακάκη, Ηλίας Τζηρίτης

Γλωσσική Επιμέλεια: Αριάδνη Χατζηανδρέου

Φωτογραφία εξώφυλλου: © WWF Ελλάς/Andrea Bonetti

Σχεδιασμός-Παραγωγή: ΚΕΘΕΑ Σχήμα-Χρώμα

ISBN: 978-960-7506-28-3

Copyright: WWF Ελλάς

Προτεινόμενη αναφορά: Όνομα συγγραφέα-ων. 2012. Τίτλος κεφαλαίου.
Σελ. 000-000 στο Α.Χ. Παπαγεωργίου, Γ. Καρέτσος και Γ. Κατσαδωράκης
(επιμ. έκδοση). Το δάσος: Μια ολοκληρωμένη προσέγγιση.
WWF Ελλάς, Αθήνα.

Το βιβλίο έχει τυπωθεί σε χαρτί Soporset Premium Offset/100 gr
πιστοποιημένο κατά FSC (Cert. no SW-COC-1783).

Διατίθεται δωρεάν και απαγορεύεται οποιαδήποτε εμπορική χρήση.

Η παρούσα έκδοση πραγματοποιήθηκε στο πλαίσιο του προγράμματος
«Το Μέλλον των Δασών», με την συγχρηματοδότηση των κοινωφελών
ιδρυμάτων Ι.Σ. Λάτση, Α.Γ. Λεβέντη και Μποδοσάκη, καθώς και με την
υποστήριξη ιδιωτών.


Κοινωφελές Ίδρυμα
Ιωάννη Σ. Λάτση




ΙΔΡΥΜΑ ΜΠΟΔΟΣΑΚΗ

5. Οι λειτουργίες των δασών στη γη: υδατικό στρες και επιπτώσεις της κλιματικής αλλαγής

Καλλιόπη Ραδόγλου, Ευαγγελία Κορακάκη

Τα δάση του πλανήτη φιλοξενούν μοναδική βιοποικιλότητα και παρέχουν κοινωνικο-οικονομικά και περιβαλλοντικά οφέλη, όπως η συγκράτηση των εδαφών, ο εμπλουτισμός του υδροφόρου ορίζοντα, η σταθεροποίηση του μικροκλίματος, η δέσμευση CO₂, με τη φωτοσύνθεση και την παραγωγή βιομάζας. Καθώς οι παγκόσμιες κλιματικές συνθήκες αναμένεται να μεταβληθούν, θα υπάρξουν άμεσες ή έμμεσες επιπτώσεις στις δασικές μας περιοχές στο προσεχές μέλλον. Η μεταβολή των κλιματικών συνθηκών, σε συνδυασμό με κακές πρακτικές και μη βιώσιμες αλλαγές χρήσης της γης, είναι πιθανό να αυξήσει τη συχνότητα και την ένταση των επιδημιών από έντομα, των ανεξέλεγκτων πυρκαγιών και άλλων, μεγάλης κλίμακας διαταραχών στα δάση. Η παρούσα εργασία ασχολείται με την επίδραση των κλιματικών αλλαγών στα δασικά οικοσυστήματα και αποσκοπεί στην καλύτερη κατανόηση του φαινομένου, αλλά και στην ορθή διαμόρφωση διαχειριστικών στόχων. Γίνεται μια συνοπτική ανασκόπηση των βασικών λειτουργιών των οικοσυστημάτων που επηρεάζουν τον κύκλο του άνθρακα και του νερού. Συζητούνται, επίσης, οι σχέσεις των λειτουργιών αυτών με τους παράγοντες του περιβάλλοντος και παρουσιάζεται ο παγκόσμιος κύκλος του άνθρακα. Τέλος, γίνεται ανάλυση των επιπτώσεων της κλιματικής αλλαγής στα δασικά οικοσυστήματα.

Λέξεις κλειδιά: φωτοσύνθεση, αναπνοή, διαπνοή, υδατικές σχέσεις, κύκλος άνθρακα, φυτά και κλιματική αλλαγή

Εισαγωγή

Τα δάση, παγκοσμίως, καλύπτουν 42 εκατομμύρια τετραγωνικά χιλιόμετρα, που αντιστοιχούν περίπου στο 30% της επιφάνειας του πλανήτη (Dixon et al. 1994, FAO 2005). Στην Ευρώπη καταλαμβάνουν περίπου το 44% και στην Ελλάδα το 54% της χερσαίας επιφάνειας. Το ποσοστό αυτό περιλαμβάνει: 42% εκτάσεις πολύ χαμηλής βλάστησης, ενώ το υπόλοιπο διαιρείται ίσα, περίπου, μεταξύ των υψηλών δασών και των θαμνότοπων (περίπου 29% έκαστη κάλυψη)¹ (Λιαρικός και Κορακάκη 2010). Η βιόσφαιρα, δηλαδή το σύνολο όλων των οικοσυστημάτων, έχει έναν ουσιαστικό ρόλο στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα, της ανταλλαγής μεγάλων ποσοτήτων άνθρακα με την ατμόσφαιρα.

Η φωτοσύνθεση των δένδρων δεσμεύει μεγάλες ποσότητες διοξειδίου του άνθρακα (CO₂) από την ατμόσφαιρα. Μέρος αυτού εκλύεται με την αναπνοή και την αποσύνθεση, ενώ ένα άλλο μεγάλο μέρος δεσμεύεται στην υπέργεια και υπόγεια βιομάζα των δασών, καθώς επίσης στο νεκρό ξύλο και στο έδαφος. Τα δασικά δένδρα είναι η μεγαλύτερη σε διαστάσεις φυτική μορφή ζωής στον πλανήτη. Διαχειρίζονται τη δέσμευση και την κατανομή του άνθρακα κατά τρόπο που εξασφαλίζει τη μεγάλη διάρκεια ζωής τους. Από όλα τα οικοσυστήματα της γης, τα δάση είναι αυτά που αποθηκεύουν μεγάλες ποσότητες άνθρακα ανά μονάδα επιφάνειας. Τα δάση, γενικά, συνεισφέρουν περίπου το 70% της συνολικής παραγόμενης βιομάζας από τα χερσαία οικοσυστήματα του πλανήτη (Melillo et al. 1993).

¹ Για τις ανάγκες της σχετικής χαρτογράφησης, ως υψηλό δάσος ορίστηκε ομοιογενής επιφάνεια που καλύπτεται από κωνοφόρα ή πλατύφυλλα (αειφύλλα ή φυλλοβόλα) είδη με πυκνή κάλυψη και ύψος από 2 μέτρα και πάνω.

Η αύξηση των δένδρων είναι εκτεθειμένη στην επίδραση των περιβαλλοντικών παραγόντων. Τα δασικά είδη έχουν μεγάλη ποικιλότητα και εξαπλώνονται ευρέως στον πλανήτη. Κατάφεραν να κυριαρχούν σε ένα μεγάλο εύρος από περιβάλλοντα με βάση την προσαρμογή των λειτουργιών τους και, κυρίως, την αποτελεσματικότητα της φωτοσυνθετικής τους λειτουργίας. Τα περιβάλλοντα (σταθμοί) δεν είναι σταθερά πουθενά στην επιφάνεια της γης. Όλοι οι περιβαλλοντικοί παράγοντες μεταβάλλονται διαρκώς γύρω από ένα μέσο όρο που χαρακτηρίζει κάθε τόπο, ενώ υπάρχουν διακυμάνσεις και ακραίες τιμές (συνθήκες που δεν εμφανίζονται συχνά). Επιπλέον, τα δένδρα πρέπει να αντέχουν στις αλλαγές πολλών παραμέτρων ως προς το μέσο όρο ή το εύρος διακύμανσης, αλλά και στις ακραίες τιμές που μπορούν να συμβούν στη διάρκεια της ζωής τους. Έτσι, οι περιβαλλοντικοί παράγοντες προκαλούν καταπόνηση (stress) και μειώνουν την αύξηση και την αναπαραγωγική ικανότητα των δένδρων. Ένας παράγοντας προκαλεί καταπόνηση όταν ένας οργανισμός είναι ανίκανος να λειτουργήσει με τη μέγιστη αποτελεσματικότητα υπό τις επικρατούσες συνθήκες, ενώ κάποιο άλλο είδος πιθανόν να μπορεί. Η ικανότητα των ατόμων κάθε είδους να προσαρμόζονται στις επικρατούσες συνθήκες καθορίζει την κατανομή των ειδών στις ζώνες βλάστησης. Η μικρή προσαρμοστική ικανότητα ενός είδους μειώνει τη συχνότητα εμφάνισης και συμμετοχής του στην κοινότητα, στο οικοσύστημα και στη συνολική παραγόμενη βιομάζα. Η αδυναμία ενός είδους να προσαρμοστεί στις μεταβολές μιας περιοχής έχει ως αποτέλεσμα την ολική εξάλειψη του είδους από την περιοχή αυτή (Van Straalen and Roelofs 2006).

Οι ανθρώπινες δραστηριότητες από την έναρξη της βιομηχανικής εποχής, όπως είναι η χρήση ορυκτών καυσίμων και η αποδόσωση, έχουν προκαλέσει αλλαγές στη σύνθεση της ατμόσφαιρας. Υπάρχει αύξηση στη συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα (CO₂) και των άλλων αερίων του θερμοκηπίου όπως μεθάνιο (CH₄), υποξείδιο του αζώτου (N₂O) και χλωροφθοράνθρακες (CFCs). Η συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα στη γη έχει αυξηθεί κατά 30% από τα μέσα του 1800 (IPCC 2001). Η αύξηση αυτή επηρεάζει τα δασικά οικοσυστήματα άμεσα, καθώς το CO₂ συμμετέχει στη φωτοσύνθεση και σε όλες τις βιολογικές διεργασίες που εκφράζουν την παραγωγικότητα.

Οι αυξανόμενες αυτές συγκεντρώσεις των αερίων του θερμοκηπίου έχουν ήδη επηρεάσει το κλίμα (IPCC 2007). Οι θερμοκρασίες αλλάζουν τόσο σε παγκόσμιο όσο και σε τοπικό επίπεδο. Η μέση παγκόσμια θερμοκρασία έχει ήδη αυξηθεί κατά 0,7°C

και στην Ευρώπη κατά 0,95°C σε σχέση με τα επίπεδα της προβιομηχανικής εποχής (IPCC 2001). Η αλλαγή της έντασης και κατανομής των βροχοπτώσεων είναι ένα αναμενόμενο επακόλουθο της παγκόσμιας θέρμανσης. Στο παρελθόν, το κλίμα γινόταν θερμότερο ή ψυχρότερο εξαιτίας των φυσικών διεργασιών. Σήμερα, επιπλέον των φυσικών διεργασιών, οι ανθρώπινες δραστηριότητες προκαλούν αλλαγές του κλίματος με τη χρήση ορυκτών καυσίμων και τη διαρκή αποδόσωση περιοχών. Η νότια Ευρώπη και το σύνολο της λεκάνης της Μεσογείου συγκαταλέγονται στις πλέον ευάλωτες περιοχές, εξαιτίας αφενός της υψηλής αύξησης των θερμοκρασιών και αφετέρου της μείωσης των βροχοπτώσεων σε περιοχές όπου ήδη παρατηρείται λειψυδρία. Μία ακόμη συνέπεια της κλιματικής αλλαγής είναι η εμφάνιση ακραίων καιρικών φαινομένων με υψηλότερη συχνότητα (καύσωνες, πλημμύρες, ανεμοστρόβιλοι) (Schaer et al. 2004, Senviratne et al. 2006).

Το φαινόμενο, λοιπόν, του θερμοκηπίου αναμένεται να έχει άμεσες και έμμεσες επιδράσεις στα δασικά οικοσυστήματα. Οι αλλαγές των κλιματικών παραγόντων επηρεάζουν τις λειτουργίες των δένδρων και έτσι μπορούν να επηρεάσουν την παραγωγικότητα και την ισορροπία των δασικών οικοσυστημάτων. Κάθε δασοπονικό είδος, βέβαια, αντιδρά διαφορετικά, ανάλογα με το γενότυπο και το εύρος προσαρμογής του. Η διατήρηση, όμως, και η μεταβολή των οικοσυστημάτων εξαρτάται από την προσαρμοστικότητα των ειδών στις μεταβολές των κλιματικών παραγόντων. Πολλά από τα υπάρχοντα οικοσυστήματα θα οδηγηθούν πέρα από τη φυσική ικανότητα να προσαρμόζονται στις αλλαγές, θα εμφανίσουν έντονη εξασθένηση και νεκρώσεις δένδρων (Fischlin et al. 2007, Alcamo et al. 2007).

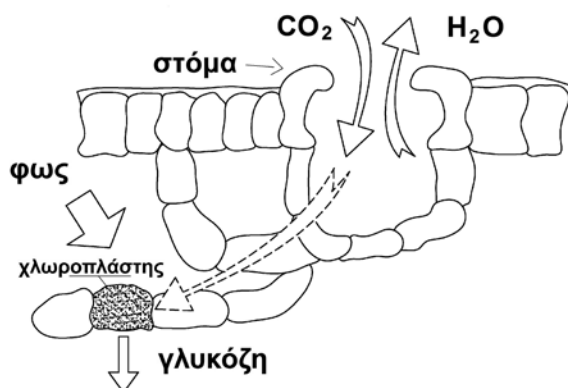
Τα δάση, όμως, παίζουν έναν ακόμα ρόλο επειδή μπορούν να δράσουν ως ρυθμιστές του φαινομένου του θερμοκηπίου, με τη δυνατότητά τους να απορροφούν CO₂ από την ατμόσφαιρα. Έτσι, μπορούν να συμβάλλουν στη μείωση της συγκέντρωσης του CO₂ στην ατμόσφαιρα, αν επιτευχθεί επέκταση της δασοκάλυψης ή εφαρμοσθούν διαχειριστικά μέτρα που θα έχουν στόχο την αποθήκευση του άνθρακα στη βιομάζα των δασών. Ταυτόχρονα τα δάση μπορούν να παρέχουν και άλλα περιβαλλοντικά οφέλη όπως η διάθεση νερού, η προστασία των εδαφών, η διατήρηση και ενίσχυση της βιοποικιλότητας (IPCC 2007). Τα δάση, λοιπόν, δέχονται την επίδραση των κλιματικών αλλαγών, διαθέτουν προσαρμοστικότητα και, τέλος, μπορούν να αμβλύνουν τις συνέπειες του φαινομένου και να δεσμεύουν περισσότερο CO₂ από την ατμόσφαιρα.

Βασικές λειτουργίες των φυτών

Οι βασικές λειτουργίες της φωτοσύνθεσης, αναπνοής και διαπνοής περιγράφονται αναλυτικά σε άλλα συγγράμματα (Καράταγλης 1992, Κωνσταντινίδου 2002). Στα κεφάλαια αυτού του άρθρου δίνεται η οικοφυσιολογική προσέγγιση των λειτουργιών και συζητείται κυρίως η επίδραση των εξωτερικών παραγόντων του περιβάλλοντος στις λειτουργίες, με σκοπό να γίνει κατανοητή η επίδραση της κλιματικής αλλαγής μέσω των λειτουργιών του οικοσυστήματος.

Φωτοσύνθεση και περιβάλλον

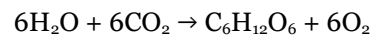
Φωτοσύνθεση είναι η φυτικοχημική διαδικασία με την οποία οι φυτικοί οργανισμοί χρησιμοποιούν την ηλιακή ενέργεια και το νερό, ώστε να συνθέσουν οργανικές ουσίες. Η λειτουργία της φωτοσύνθεσης γίνεται κυρίως στα φύλλα. Ο ατμοσφαιρικός αέρας με το διοξείδιο του άνθρακα εισέρχεται από τα στόματα και διαχέεται στο μεσόφυλλο και στους χλωροπλάστες, όπου γίνεται η ανταλλαγή των αερίων του διοξειδίου του άνθρακα και του οξυγόνου, μεταξύ των χλωροπλάστων και του αέρα, στα μεσοκυττάρια διαστήματα (Σχήμα 1). Η φωτοσύνθεση περιλαμβάνει χημικές διεργασίες οι οποίες συμβαίνουν παρουσία φωτός, αλλά και ενζυματικές διεργασίες που δεν απαιτούν φως (σκοτεινές αντιδράσεις). Κάθε μία από τις ανωτέρω διεργασίες επηρεάζεται από εσωτερικούς και εξωτερικούς παράγοντες. Ο βαθμός με τον οποίον η ακτινοβολία αξιοποιείται, εξαρτάται από τη συγκέντρωση χλωροφύλλης, δηλαδή από την ποσότητα της φωτοσυνθετικά ενεργής χρωστικής ουσίας που απορροφά την ηλιακή ενέργεια. Κάτω από μεγάλη ένταση ηλιακή ακτινοβολία, φαινόμενο σύνηθες στα Μεσογειακά περιβάλλοντα, η ποσό-



Σχήμα 1. Σχηματική κάθετη τομή φύλλου στην οποία φαίνεται το στόμα διαμέσου του οποίου γίνεται ανταλλαγή των αερίων (CO_2 , O_2), τα κύτταρα του μεσοφύλλου και οι χλωροπλάστες (προσαρμογή από: από NASA Earth Observatory, http://www.nasa.gov/vision/earth/environment/aerosol_carbon.html).

τητα της χρωστικής μπορεί να είναι ο περιοριστικός παράγοντας της φωτοχημικής διεργασίας. Η έλλειψη χλωροφύλλης αποδεικνύεται από την αλλαγή του χρώματος των φύλλων, όταν γίνεται λιγότερο πράσινο ή κίτρινο (χλώρωση - chlorosis).

Για τη φωτοσύνθεση απαιτείται ακόμα νερό, που εισέρχεται στα κύτταρα του φύλλου από το αγγειακό σύστημα, από το ξύλωμα (xylem). Μετακινείται από κύτταρο σε κύτταρο. Σε απλή διατύπωση, τα τρία αυτά συστατικά, το φως, το διοξείδιο του άνθρακα και το νερό, απαιτούνται για την ολοκλήρωση της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης.



Τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης είναι οι υδατάνθρακες και το οξυγόνο που αποδίδεται στην ατμόσφαιρα. Οι υδατάνθρακες που παράγονται από τη φωτοσύνθεση χρησιμοποιούνται από τα δένδρα με διάφορους τρόπους:

- Ως πηγή άμεσα αξιοποιήσιμης ενέργειας (διάμεσου της αναπνοής) για την αύξηση, αναπαραγωγή και απορρόφηση θρεπτικών στοιχείων κ.ά.
- Για αποθήκευση ενέργειας. Για παράδειγμα, πριν το χειμώνα τα δένδρα αποθηκεύουν υδατάνθρακες με τη μορφή του αμύλου. Αυτή η αποθήκευση καθιστά ικανά τα δένδρα να επιβιώσουν το χειμώνα και να διατηρούν την ικανότητα να λειτουργούν γρήγορα ξανά την άνοιξη.
- Για το σχηματισμό των φυτικών ιστών, οι υδατάνθρακες (σάκχαρα) μπορούν να μετατρέπονται σε πρωτεΐνες, λιπίδια ή σύνθετα σάκχαρα για την παραγωγή φύλλων, ξύλου, ανθέων, καρπών και ριζών.

Τα φυτικά είδη κατατάσσονται, ανάλογα με τον τρόπο που φωτοσυνθέτουν, σε C_3 (δασικά είδη, σπυροφόρα, σιτάρι, ρύζι κ.ά.), σε C_4 (καλαμπόκι, ζαχαροκάλαμο κ.ά.) και στα CAM (κακτοειδή, ορχεοειδή) (Larcher 1980).

Η φωτοσύνθεση και, κυρίως, η ανταλλαγή των αερίων επηρεάζεται από έναν αριθμό εξωτερικών παραγόντων. Η φωτοσύνθεση, βέβαια, επηρεάζεται άμεσα από τη διαθεσιμότητα του φωτός. Οι σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης και η αναπνοή είναι καθαρά βιοχημικές διεργασίες και περιορίζονται κυρίως από τη θερμοκρασία και τον ανεφοδιασμό με CO_2 .

Μερικοί παράγοντες που επηρεάζουν την ανταλλαγή των αερίων στη φωτοσύνθεση είναι:

- **Ένταση ηλιακής ακτινοβολίας:** Ο ρυθμός φωτοσύνθεσης επηρεάζεται από την ένταση του φωτός. Μεγαλύτερες εντάσεις ακτινοβολίας συ-

νοδεύονται από ισχυρότερο ρυθμό φωτοσύνθεσης. Σε πολύ ισχυρό φως, η έλλειψη διοξειδίου του άνθρακα σταματά τον αυξημένο ρυθμό φωτοσύνθεσης. Δένδρα ή φύλλα που μεγαλώνουν σε συνθήκες σκίασης (μικρές εντάσεις ακτινοβολίας) προσαρμόζονται και επιβιώνουν.

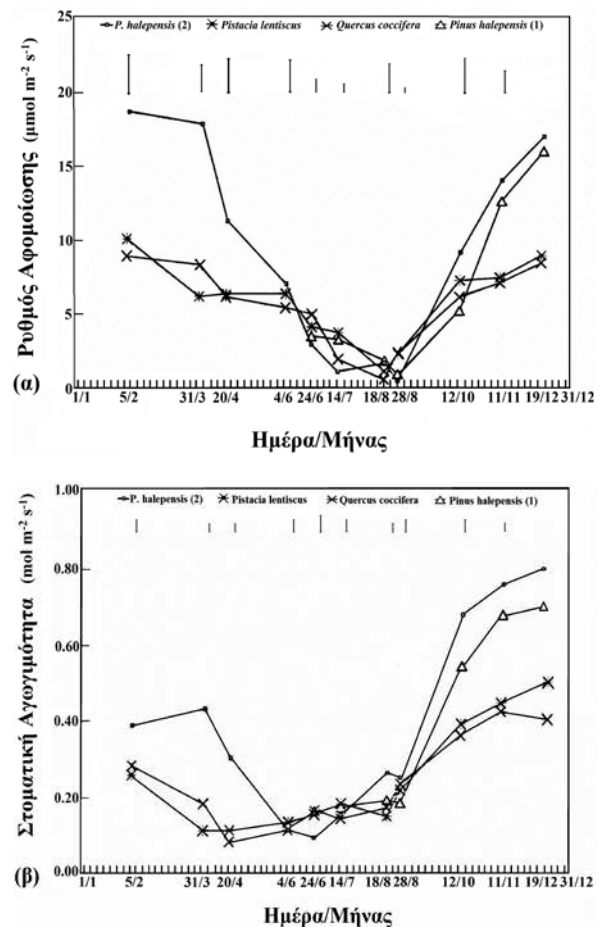
- **Θερμοκρασία:** Η βέλτιστη θερμοκρασία είναι μεταξύ 20°C και 35°C. Φωτοσύνθεση λαμβάνει χώρα και σε θερμοκρασίες κάτω από 0°C, διότι ελέγχεται από άλλες φυσιολογικές λειτουργίες του δένδρου.
- **Συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα (CO₂) στον αέρα:** Ο ρυθμός φωτοσύνθεσης επηρεάζεται από τη συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα στα μεσοκυττάρια διαστήματα και αυτή από τη συγκέντρωση στην ατμόσφαιρα. Υψηλότερες συγκεντρώσεις CO₂ οδηγούν σε υψηλούς ρυθμούς φωτοσύνθεσης. Όταν υπάρχει περίσσεια διοξειδίου του άνθρακα, αλλά έλλειψη φωτός, η φωτοσύνθεση σταματά.
- **Διαθεσιμότητα νερού στο έδαφος:** Η πρόσληψη διοξειδίου του άνθρακα γίνεται μέσω των στομάτων, καθώς και η απώλεια νερού μέσω της διαπνοής. Εάν η τροφοδοσία νερού από το έδαφος ελαττωθεί, τα στόματα κλείνουν. Έτσι, ο ρυθμός φωτοσύνθεσης επηρεάζεται πολύ από τη διαθεσιμότητα του νερού. Σε συνθήκες έλλειψης εδαφικής υγρασίας, αρχικά τα στόματα κλείνουν για να σταματήσει η απώλεια νερού μέσω της διαπνοής, αυτό όμως εμποδίζει το διοξείδιο του άνθρακα να εισέρχεται μέσω των στομάτων στα φύλλα και, έτσι, σταματά η φωτοσύνθεση. Σε πολύ ξηρές συνθήκες τα δένδρα νεκρώνονται.
- **Σχετική υγρασία και έλλειμμα κόρου ή κοροπλήρωμα:** Η σχετική υγρασία του αέρα επηρεάζει το άνοιγμα και το κλείσιμο των στομάτων και κατά συνέπεια το ρυθμό φωτοσύνθεσης. Σε συνδυασμό με τις επικρατούσες συνθήκες θερμοκρασίας αέρα, διαμορφώνεται το καθεστώς ξηρότητας του αέρα, μέτρο της οποίας αποτελεί το έλλειμμα τάσης υδρατμών ή κοροπλήρωμα. Έτσι, σε μεγάλες τιμές κοροπληρώματος, η ατμόσφαιρα είναι έντονα ξηρή και η ζήτηση της ατμόσφαιρας σε υδρατμούς ιδιαίτερα αυξημένη, προκαλώντας έντονη αύξηση των ρυθμών εξατμίσεως και διαπνοής από τους φυτικούς ιστούς.

Γενικά, μπορεί να αναφερθεί ότι αβιοτικοί παράγοντες όπως το φως, η θερμοκρασία, το CO₂, το κοροπλήρωμα (vapor-pressure deficit), η εδαφική υδατοδιαθεσιμότητα, καθώς και η θρεπτική κατάσταση του φυτού, έχουν μεγάλη επίδραση στη φωτοσύνθεση και, κατά συνέπεια, στην αύξηση και παραγωγικότητα των φυτών. Στην περίπτωση έστω και ενός ελλειμματικού περιβαλλο-

ντικού παράγοντα, τα φυτά μπορούν να μειώσουν τη φωτοσύνθεση και τη δέσμευση άνθρακα (χαμηλό φως, χαμηλή θερμοκρασία, λίγα διαθέσιμα θρεπτικά στοιχεία). Ιδιαίτερα η έλλειψη διαθέσιμου εδαφικού νερού επηρεάζει τη φωτοσύνθεση, την αύξηση και την αποθήκευση άνθρακα, σύνθητες φαινόμενο στα Μεσογειακά οικοσυστήματα.

Η φωτοσυνθετική ικανότητα των δένδρων διαφέρει όχι μόνο ανάλογα με τις συνθήκες του περιβάλλοντος, αλλά διαφοροποιείται επίσης ανάλογα με την ηλικία, το στάδιο ανάπτυξης και τη θέση του φύλλου στην κόμη. Η εξέλιξη της φωτοσύνθεσης ανάλογα με την ηλικία του φύλλου διαφέρει σημαντικά μεταξύ των ειδών. Σε μερικά είδη, η μέγιστη φωτοσυνθετική ικανότητα επιταχύνεται γρήγορα, πριν το φύλλο ολοκληρώσει την αύξηση και πετύχει το μέγιστο μέγεθός του. Αυτό συμβαίνει κυρίως στη Μεσογειακή και Ευκρατική ζώνη. Υπάρχει δε πάντα εποχιακή και ημερήσια μεταβολή της φωτοσύνθεσης σε όλα τα δασικά είδη.

Η φωτοσύνθεση των δασικών δένδρων έχει μελετηθεί λιγότερο από ό,τι των καλλιεργούμενων φυτών.



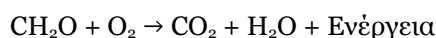
Σχήμα 2. Εποχιακή μεταβολή του ρυθμού αφομοίωσης (α) και της στοματικής αγωγιμότητας (β) σε είδη ενός φυσικού οικοσυστήματος χαλεπίου πεύκης, κατά τη διάρκεια ενός έτους, στις ώρες 11:00 έως 15:00 και σε μέρες με ηλιοφάνεια. (2) υποδηλώνει διετεείς βελόνες, (1) μονοετείς (πηγή: Ραδόγλου 1995).

Το μέγεθος των ενήλικων δασικών δένδρων κάνει την πραγματοποίηση των μετρήσεων αρκετά δύσκολη. Ο μεγάλος αριθμός δασικών ειδών, καθώς και η δυσκολία να αναχθούν οι μετρήσεις φωτοσύνθεσης ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας σε επίπεδο δένδρου ή συστάδας, έχει ως αποτέλεσμα να υπάρχουν λίγα διαθέσιμα στοιχεία (Ceulemans and Saugier 1991).

Η μέτρηση της φωτοσύνθεσης είναι εφικτή σε φυσικές συνθήκες στα δασικά οικοσυστήματα, συνήθως με τη χρήση φορητών συστημάτων ανταλλαγής αερίων (portable gas exchange system). Η λειτουργία τους βασίζεται στον προσδιορισμό της διαφοράς συγκέντρωσης του διοξειδίου του άνθρακα που προκαλείται μεταξύ δύο χρονικών στιγμών ως συνέπεια της φωτοσύνθεσης. Η τιμή φωτοσύνθεσης που λαμβάνεται είναι η τιμή καθαρής φωτοσύνθεσης ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας ανά δευτερόλεπτο. Στα ελληνικά δασικά οικοσυστήματα έχουν γίνει μετρήσεις και έχει καταγραφεί η ετήσια και ημερήσια μεταβολή της φωτοσύνθεσης σε δάση χαλεπίου πεύκης (Σχήμα 2), οξιάς και δρυός (Ραδόγλου 1995, Radoglou 1996, Raftoyannis and Radoglou 2002).

Αναπνοή και περιβάλλον

Αναπνοή είναι η διεργασία με την οποία ενέργεια αποθηκευμένη στους υδατάνθρακες απελευθερώνεται σταδιακά (καθώς οι υδατάνθρακες οξειδώνονται). Πρακτικά, η αναπνοή είναι το αντίθετο της φωτοσύνθεσης: καταναλώνει οξυγόνο (οξείδωση των σακχάρων) και αποδεσμεύει διοξείδιο του άνθρακα (CO₂) και νερό (H₂O).



Η αναπνοή είναι κοινή σε όλους τους ζωντανούς οργανισμούς, φυτά, ζώα και μικροοργανισμούς. Συμβαίνει σε αυτότροφους² και ετερότροφους οργανισμούς για να λαμβάνουν ενέργεια από υδατάνθρακες. Αυτή η ενέργεια είναι αναγκαία για την αύξηση του φυτού και για όλες τις ζωτικές λειτουργίες του.

Οι περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν την αναπνοή των δένδρων είναι:

- **Η θερμοκρασία:** η αναπνοή ελαττώνεται στο ελάχιστο σε θερμοκρασίες κάτω από 0°C και μεγιστοποιείται σε θερμοκρασίες 45-50°C.
- **Το στάδιο ανάπτυξης των δένδρων:** η αναπνοή αυξάνεται κατά τη διάρκεια της άνθισης των δένδρων.

Τα δένδρα αναπνέουν κατά τη διάρκεια της ημέρας και της νύχτας, αλλά η φωτοσύνθεση λαμβάνει χώρα μόνο κατά τη διάρκεια της ημέρας, με την παρουσία φωτός.

Διαπνοή και περιβάλλον

Διαπνοή είναι όρος που χρησιμοποιείται για να περιγραφεί η μεταφορά του νερού διαμέσου του δένδρου ή φυτού στην ατμόσφαιρα. Η διαπνοή είναι ένα σημαντικό μέρος της συνολικής εξατμισο-διαπνοής και ένας κύριος μηχανισμός του κύκλου του νερού. Η διαπνοή μπορεί να αναφέρεται στο ρυθμό μεταφοράς νερού ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας ή να αναφέρεται στο σύνολο της βλάστησης, δηλαδή στη συνολική φυλλική επιφάνεια ανά μονάδα επιφάνειας εδάφους (Larcher 1980).

Κατά τη διάρκεια της διαπνοής, μόρια νερού εκλύονται από την επιφάνεια των φύλλων διαμέσου των στομάτων. Υπάρχουν περισσότερα μόρια υδρατμών μέσα στα κενά μεταξύ των ιστών των φύλλων από ό,τι στον περιβάλλοντα χώρο του φύλλου. Έτσι, υδρατμοί πάντα θα εξέρχονται από το φυτό, ανάλογα με τη διαφορά συγκέντρωσης που υπάρχει μεταξύ δένδρων και ατμόσφαιρας. Καθώς περισσότερα μόρια υδρατμών εξέρχονται από τα φύλλα, τα εναπομείναντα μόρια, δεμένα το ένα με το άλλο, έλκουν όλη τη στήλη διαμέσου ειδικού ιστού, του ξυλώματος. Κατά τη διάρκεια μιας αυξητικής περιόδου, ένα φύλλο μπορεί να καταναλώσει σε διαπνοή μεγάλες ποσότητες νερού. Για παράδειγμα, ένα μεμονωμένο δένδρο διαπνέει 200-400 λίτρα νερό την ημέρα (Kozlowski and Pallardy 1997a), ενώ ένα δένδρο δρυός μπορεί να χρειάζεται για τη διαπνοή του 151.000 λίτρα ανά έτος.

Η διαπνοή είναι άρρηκτα συνδεδεμένη με την απορρόφηση άνθρακα, αφού τόσο η εκροή του νερού από το φύλλο, όσο και η εισροή του διοξειδίου του άνθρακα στο φύλλο πραγματοποιούνται από τους ίδιους πόρους, τα στόματα.

Η ποσότητα νερού που καταναλώνεται με τη διαπνοή διαφέρει, ανάλογα με το γεωγραφικό πλάτος, το υψόμετρο και το χρόνο. Υπάρχει δε πάντα εποχιακή και ημερήσια μεταβολή. Υπάρχουν παράγοντες που επηρεάζουν τη διαπνοή:

- **Θερμοκρασία:** Η αύξηση της θερμοκρασίας του αέρα κατά τη διάρκεια της αυξητικής περιόδου εντείνει τη διαπνοή. Υψηλές θερμοκρασίες προκαλούν το άνοιγμα των καταφρακτικών κυττάρων που ελέγχουν το άνοιγμα των στομάτων από όπου το νερό αποδεσμεύεται στην

² Αυτότροφος (autotroph) χαρακτηρίζεται ο οργανισμός που ο ίδιος κατασκευάζει τις οργανικές ουσίες τις οποίες χρειάζεται για να τραφεί, χρησιμοποιώντας ανόργανα υλικά και ανεξάρτητα από άλλες πηγές οργανικών υποστρωμάτων.

ατμόσφαιρα, ενώ χαμηλές θερμοκρασίες προκαλούν κλείσιμο των στομάτων.

- **Σχετική υγρασία:** Καθώς η σχετική υγρασία του αέρα που περιβάλλει τα φύλλα αυξάνεται, η διαπνοή ελαττώνεται.
- **Άνεμος και κίνηση αέρα:** Αυξημένη κίνηση αέρα γύρω από τα δένδρα θα έχει ως αποτέλεσμα υψηλούς ρυθμούς διαπνοής. Η αυξημένη διαπνοή δημιουργεί κεκορεσμένες σε υγρασία συνθήκες στον περιβάλλοντα χώρο του φύλλου. Ο άνεμος αναμιγνύει τον αέρα γύρω από τα φύλλα, με αποτέλεσμα ο πλούσιος σε υδρατμούς αέρας να αντικαθίσταται από ξηρότερο.
- **Έδαφος και διαθεσιμότητα νερού:** Όταν το έδαφος έχει λίγη υγρασία, τα δένδρα εμφανίζουν πρόωμη γήρανση, χάνουν μέρος της φυλλικής επιφάνειας και διαπνέουν λιγότερο.
- **Είδος δένδρων:** Ο ρυθμός διαπνοής είναι διαφορετικός για τα διάφορα δασικά είδη. Επηρεάζεται από τον αριθμό και το μέγεθος στομάτων στα φύλλα ή στις βελόνες. Τα περισσότερα δασοπονικά είδη έχουν στόματα στην κάτω επιφάνεια των φύλλων τους, κάποια δε φέρουν στόματα και στην επάνω επιφάνεια, αλλά μόνο μικρό αριθμό. Γενικά, είδη που φύονται σε ξηρές περιοχές διαπνέουν λιγότερο ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας.
- **Βλαστητικό στάδιο:** Η θέση του φύλλου στην κόμη καθώς και η ηλικία του φύλλου έχουν σημαντική επίδραση στις τιμές διαπνοής.

Πρόσληψη και διακίνηση του νερού στα δένδρα

Υδατικό δυναμικό

Η ενεργειακή κατάσταση του νερού στο έδαφος, στα φυτά και στην ατμόσφαιρα συνήθως εκφράζεται ως το υδατικό δυναμικό (Ψ) με τις μονάδες της πίεσης (MPa). Το υδατικό δυναμικό εκφράζει το δυναμικό του νερού σε δεδομένη κατάσταση σε σχέση με αυτό του καθαρού ελεύθερου νερού (αποσταγμένο) υπό κανονική ατμοσφαιρική πίεση, το οποίο έχει τη μέγιστη τιμή και είναι 0 MPa.

Το υδατικό δυναμικό μπορεί να χωριστεί σε τέσσερις συνιστώσες (Waring and Running 1998):

- Το **δυναμικό της πίεσης (Ψ_p)**, το οποίο αντιπροσωπεύει τη διαφορά υδροστατικής πίεσης από το ένα κύτταρο στο άλλο. Το δυναμικό αυτό μπορεί να πάρει είτε θετικές τιμές (κύτταρα σε σπαργή) είτε αρνητικές (έντονη διαπνοή αγγείων).
- Το **οσμωτικό δυναμικό (Ψ_s)**, το οποίο αντιπροσωπεύει την παρουσία των διαλυμένων σακχάρων και αλάτων, και είναι αρνητικό.

- Το **δυναμικό στρώματος (Ψ_m)**, το οποίο προκύπτει από τις μικρές αρνητικές δυνάμεις στην επιφάνεια υδρόφιλων στερεών (π.χ. τα κυτταρικά τοιχώματα συγκρατούν μόρια νερού) με αποτέλεσμα το δυναμικό να είναι αρνητικό. Το δυναμικό αυτό επηρεάζει, κυρίως, το υδατικό δυναμικό στο έδαφος.

- Το **δυναμικό οφειλόμενο στη βαρύτητα (Ψ_g)** η οποία αυξάνεται με το υπέργειο ύψος του φυτού από το έδαφος στα 0,01 MPa m⁻¹.

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_m + \Psi_g \quad (\text{Εξίσωση 1})$$

Σύμφωνα με την παραπάνω εξίσωση (Εξίσωση 1), το υδατικό δυναμικό καθορίζεται από την πίεση που ασκείται σε αυτό (εκτός της ατμοσφαιρικής), την παρουσία διαλυμένου σώματος, την ύπαρξη μεγάλων μορίων στο υδατικό σύστημα και την επίδραση της βαρύτητας. Επίσης, μπορεί να πάρει θετική ή αρνητική τιμή, ανάλογα με το αλγεβρικό άθροισμα της παραπάνω εξίσωσης.

Το διαφορετικό υδατικό δυναμικό μεταξύ δύο περιοχών του φυτού καθορίζει την κατεύθυνση της ροής του νερού μεταξύ δύο περιοχών, από περιοχές με υψηλότερο δυναμικό σε περιοχές με χαμηλότερο.

Πρόσληψη νερού από τα φυτά

Τα ανώτερα φυτά έχουν την ικανότητα να απορροφούν νερό με ολόκληρη την επιφάνειά τους, αλλά η πρόσληψη νερού από τα υπέργεια τμήματα του δένδρου είναι αμελητέα. Το πιο εξειδικευμένο όργανο που χρησιμοποιούν τα δένδρα για την πρόσληψη του νερού είναι το ριζικό τους σύστημα και αυτή πραγματοποιείται όταν το υδατικό δυναμικό στη ρίζα είναι χαμηλότερο από το δυναμικό του εδαφικού νερού (Lambers et al. 1998).

Η κίνηση του νερού στα δένδρα ελέγχεται αρχικά από τη φάση της εξάτμισης μεταξύ της διαπνούσας επιφάνειας και του αέρα. Οι κύριοι ρυθμιστές της κίνησης αυτής είναι τα στόματα των φύλλων ή βελόνων, και οποιαδήποτε αύξηση στην αντίσταση της ροής του νερού θα οδηγούσε στη μείωση της διαπνοής, προκαλώντας το κλείσιμο των στομάτων (Kramer 1983).

Η διαπνοή της κόμης των δένδρων παρέχει την κινητήρια δύναμη για την πρόσληψη νερού από το έδαφος μέσα από τις ρίζες τους. Με τη διαπνοή δημιουργείται έλλειψη νερού στα φύλλα, με αποτέλεσμα την αύξηση της ωσμωτικής πίεσης στα κύτταρα των φύλλων και τη δημιουργία υποπίεσης (αρνητικό δυναμικό πίεσης) στους αγωγούς του ξύλου. Η διαφορά ωσμωτικής πίεσης που δημιουργείται ανάμεσα στα ζωντανά κύτταρα του

φλοιού της ρίζας και του εδαφικού νερού οδηγεί στην εισχώρηση νερού στις ρίζες (Ντάφης 1986). Όταν η διαπνοή είναι πολύ έντονη, το νερό αντλείται από τα υδατικά αποθέματα του κορμού· για το λόγο αυτό παρατηρείται ημερήσια διακύμανση στην υγρασία του ξύλου, με τις μέγιστες τιμές να παρατηρούνται τις πρώτες πρωινές ώρες και τις ελάχιστες το μεσημέρι.

Καθώς η διαπνοή και η πρόσληψη νερού βρίσκονται σε στενή αλληλεξάρτηση, επηρεάζονται από κοινούς παράγοντες. Επιπλέον, όμως, αυτών των παραγόντων, η πρόσληψη του νερού από το δένδρο επηρεάζεται από τη δομή και σύσταση του εδάφους, την προσροφητική ικανότητα του ριζικού συστήματος και τα διαθέσιμα εδαφικά διαλύματα.

Ροή του νερού μέσα στα δένδρα

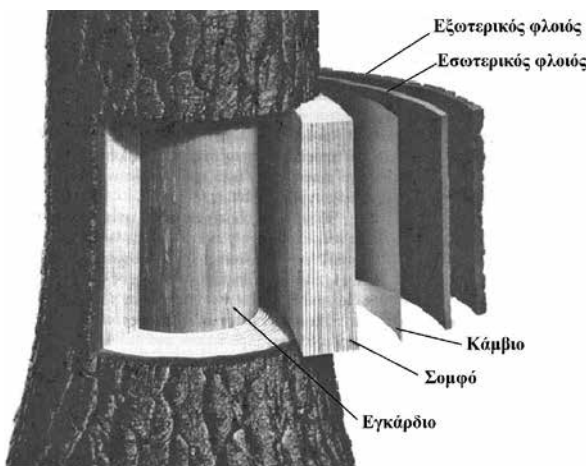
Η κίνηση του νερού από το έδαφος προς την κόμη των δένδρων γίνεται μέσω των αγωγών του σομφού (αγγεία ή τραχειίδες). Στα γυμνόσπερμα, τα κύτταρα που ειδικεύονται στην υδατική αγωγιμότητα ονομάζονται τραχειΐδες, τα άκρα των οποίων συνδέονται με τα βοθρία, ενώ στα αγγειόσπερμα η κίνηση του νερού γίνεται κυρίως μέσα από τα αγγεία (ή τραχειές), το μήκος των οποίων κυμαίνεται από 1 χιλιοστό μέχρι αρκετά μέτρα σε διαφορετικά είδη δένδρων (Zimmermann and Jeje 1981, Ewers et al. 1990). Οι τραχειΐδες είναι μικρότερες και στενότερες από τα αγγεία και κυμαίνονται, κατά μέσο όρο, από 2 χιλιοστά στο *Juniperus virginiana* μέχρι 6 χιλιοστά στη *Sequoia sempervirens* (Panshin and de Zeeuw 1980), με αποτέλεσμα να είναι λιγότερο αποτελεσματικές στην αγωγιμότητα στοιχείων από τα αγγεία. Από την άλλη πλευρά, οι τρα-

χειΐδες είναι πιο αποτελεσματικές στην παγίδευση φυσαλίδων αέρα, γεγονός πολύ σημαντικό για την αποκατάσταση των στοιχείων μεταφοράς με εγκλωβισμένο αέρα (cavitated xylem elements) (Waring and Running 1998).

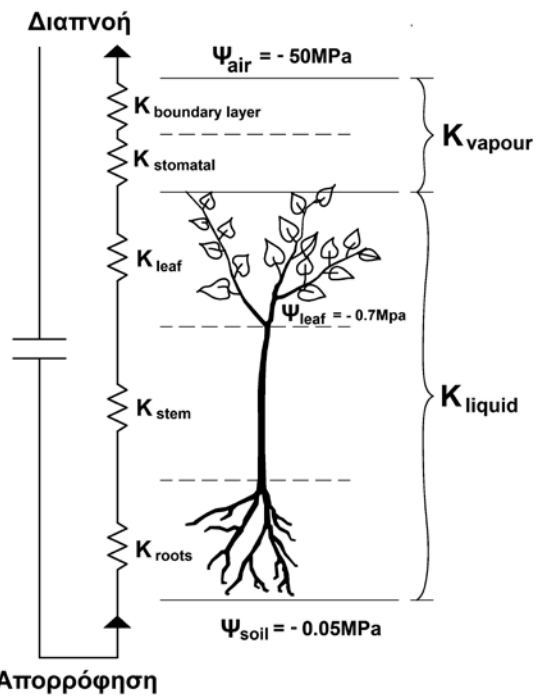
Η μεταφορά του νερού από τις ρίζες στην κόμη των δένδρων γίνεται μόνο μέσω του σομφού ξύλου. Το εγκάρδιο περιέχει κύτταρα τα οποία είναι γεμάτα με αέριο ή αδιαπέρατα προϊόντα του μεταβολισμού (Σχήμα 3).

Η κίνηση του νερού από το έδαφος προς την κόμη των δένδρων στηρίζεται σε αρχές ανάλογες με αυτές του νόμου του Ohm για τη ροή ηλεκτρισμού (ηλεκτρικό ανάλογο). Σύμφωνα με την αναλογία αυτή, η ροή του νερού από μια περιοχή Α σε μια άλλη Β (π.χ. από το έδαφος στην ατμόσφαιρα), F_{AB} , είναι ανάλογη του γινομένου της υδραυλικής αγωγιμότητας (K_{AB} , $kg\ s^{-1}\ MPa^{-1}$) της περιοχής αυτής και της διαφοράς υδατικού δυναμικού της δομής ($\Psi_A - \Psi_B$) (Σχήμα 4) (Tyree and Ewers 1991).

$$F_{AB} = K_{AB} (\Psi_A - \Psi_B) \quad (\text{Εξίσωση 2})$$



Σχήμα 3. Ανατομικά στοιχεία ενός κορμού δένδρου, όπου φαίνεται η θέση των μεγαλύτερων ιστών. Οι ιστοί περιλαμβάνουν τον εξωτερικό φλοιό (νεκρά κύτταρα), τον εσωτερικό φλοιό (φλοιώμα), το κάμβιο (μεριστικός ιστός που με διαίρεση των κυττάρων του παράγει ξύλο και φλοιό), το σομφό ξύλο (υδρο-αγώγιμο ξύλωμα) και το εγκάρδιο (εσωτερικός πυρήνας του ξυλώματος) (τροποποιημένο από: Barnes et al. 1998).

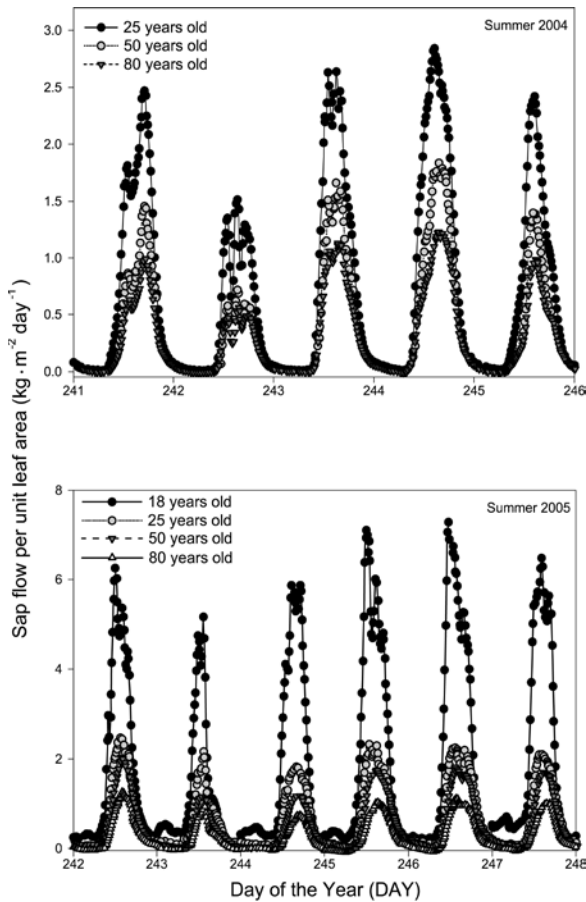


Σχήμα 4. Η συνολική αγωγιμότητα είναι η συνισταμένη αγωγιμότητα της ρίζας, του ξύλου, του ελάσματος του φύλλου, των στομάτων, των φύλλων και του οριακού στρώματος σε σειρά. Η ροή του νερού οδηγείται από τις διαφορές στο δυναμικό του νερού μεταξύ του εδάφους (Ψ_{soil}) και της ατμόσφαιρας (Ψ_{air}) (τροποποιημένο από: Tyree and Ewers 1991).

Παρότι στην παραπάνω εξίσωση θεωρείται ότι επικρατούν συνθήκες σταθερής κατάστασης στο φυτό, έχει αποδειχθεί ότι είναι χρήσιμη στη διερεύ-

νηση αλληλεξαρτήσεων μεταξύ της αγωγιμότητας των στομάτων, του υδατικού δυναμικού του εδάφους και των φύλλων και της υδραυλικής αγωγιμότητας των φυτών, όπως έχει αναφερθεί σε πολλές μελέτες (Meinzer and Grantz 1990, Sperry and Rockman 1993, Meinzer et al. 1997, Meinzer et al. 1999, Mencuccini and Comstock 1999, Comstock 2000).

Ωστόσο, η σταθερή κατάσταση στο φυτό δεν είναι εύκολο να επιτευχθεί, επειδή οι μεταβολές στη διαπνοή του κατά τη διάρκεια της ημέρας επηρεάζονται από τις περιβαλλοντικές συνθήκες, και το αποθηκευμένο νερό μέσα στο φυτό ποικίλει. Συνεπώς, είναι απαραίτητο να εκτιμηθεί η υδραυλική αγωγιμότητα ολόκληρου του φυτού, μέσω της μέτρησης της πυκνότητας ροής των φυτικών (ανιόντων) χυμών του (sapflow) σε διαφορετικές ώρες της ημέρας. Η ροή των φυτικών χυμών του δένδρου εμφανίζει ημερήσιες (Σχήμα 5) και εποχικές διακυμάνσεις και επηρεάζεται από πληθώρα παραγόντων, όπως το είδος του φυτού, το στάδιο ανάπτυξής του, η θρεπτική του κατάσταση, τα οργανικά στοιχεία του εδάφους, κλιματικές παραμέτρους κ.ά.

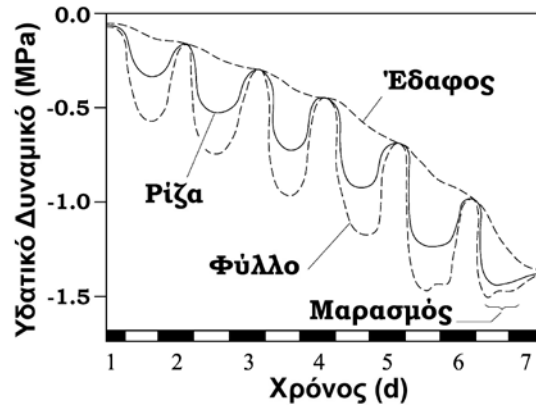


Σχήμα 5. Τυπική ημερήσια πυκνότητα ροής φυτικών χυμών του δένδρου ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας σε τέσσερα στάδια ανάπτυξής του, για δύο αυξητικές περιόδους (πηγή: Korakaki 2008).

Υδατική καταπόνηση

Η ανάπτυξη και επιβίωση των δένδρων είναι άρρηκτα συνδεδεμένη με τη διαθεσιμότητα του νερού στο περιβάλλον. Η έλλειψη νερού προκαλεί μεταβολή (πτώση) της τιμής του υδατικού δυναμικού των κυττάρων του δένδρου, φαινόμενο το οποίο ονομάζεται υδατική καταπόνηση. Η υδατική καταπόνηση οφείλεται είτε στην περιορισμένη διαθεσιμότητα νερού από το περιβάλλον, είτε στην ωσμωτική καταπόνηση των κυττάρων από υψηλές συγκεντρώσεις αλάτων στο έδαφος.

Σε συνθήκες ξηρασίας, το υδατικό δυναμικό του ριζικού συστήματος, του εδάφους και των φύλλων, φθίνει διαρκώς (Σχήμα 6). Η μεγαλύτερη ημερήσια διακύμανση παρατηρείται στο υδατικό δυναμικό των φύλλων, καθώς τα φύλλα διαπνέουν εντατικά καθόλη τη διάρκεια της ημέρας. Το υδατικό ισοζύγιο δεν μπορεί να ανακάμψει κατά τη διάρκεια της νύχτας, οπότε το μέγιστο υδατικό δυναμικό φθίνει σε συνάρτηση με το χρόνο (Kozlowski et al. 1991).



Σχήμα 6. Ημερήσια διακύμανση του υδατικού δυναμικού σε συνθήκες ξηρασίας (τροποποιημένο από: Kozlowski et al. 1991).

Επιπλέον του μειούμενου υδατικού δυναμικού, η σχετική περιεκτικότητα σε νερό (RWC) και η σπαργή των κυττάρων είναι μειωμένες, ενώ οι συγκεντρώσεις των ιόντων και άλλων διαλυμένων ουσιών στα κύτταρα αυξάνονται, ελαττώνοντας έτσι το ωσμωτικό δυναμικό. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα το κλείσιμο των στομάτων στην επιφάνεια του φύλλου, το οποίο οδηγεί στην αύξηση των αντιστάσεων στη ροή των υδρατμών προς την ατμόσφαιρα, με σκοπό την οικονομία νερού στο φυτό. Ωστόσο, υπάρχουν ενδείξεις ότι τα στόματα είναι πιο στενά συνδεδεμένα με τις μεταβολές της περιεχόμενης υγρασίας στο έδαφος, συγκριτικά με την υδατική κατάσταση του φύλλου. Αυτό υποδηλώνει ότι τα στόματα ανταποκρίνονται σε

χημικά σήματα (π.χ. αμπισικό οξύ - ABA³) που παράγονται από τις αφυδατωμένες ρίζες, ενόσω η υδατική κατάσταση του φύλλου διατηρείται σταθερή (Gowing et al. 1990, Davies and Zang 1991).

Το κλείσιμο των στομάτων εμποδίζει την πρόσληψη διοξειδίου του άνθρακα (CO₂) και, κατά συνέπεια, την αφομοίωσή του μέσω της φωτοσύνθεσης. Στο Σχήμα 7 που ακολουθεί διακρίνεται η μειούμενη φωτοσυνθετική ικανότητα των φυτών σε συνάρτηση με τη διάρκεια των ξηρικών συνθηκών.

Σε συνθήκες ξηρασίας μεταβάλλεται η φυσιολογία, μορφολογία, ανατομία και βιοχημεία του φυτού (Kozlowski and Pallardy 1997b). Το υδατικό έλλειμμα αποφέρει σειρά μεταβολών και στις λειτουργίες του φυτού, όπως η ανάπτυξη, η φωτοσύνθεση και η διαπνοή, οι οποίες επηρεάζονται με διάφορους τρόπους, ανάλογα με τη διάρκεια της καταπόνησής του. Η ανάπτυξη των φύλλων και κλαδιών είναι πιο ευαίσθητη στην υδατική καταπόνηση από τη φωτοσύνθεση και τη διαπνοή. Συνεπώς, είναι δυνατό να περιοριστεί η ανάπτυξη ενός φυτού από την έλλειψη νερού, χωρίς να επηρεαστούν η φωτοσύνθεση και η επιβίωσή του.

Ευρύτερα στη Μεσογειακή λεκάνη, αλλά και στην Ελλάδα, η έλλειψη υγρασίας και η υψηλή εξατμισοδιαπνοή, κατά τη διάρκεια της θερινής περιόδου, προκαλούν έντονη υδατική καταπόνηση στα περισσότερα είδη φυτών. Υπό αυτές τις δυσμενείς συνθήκες, η επιβίωση των φυτικών ειδών επιτυγχάνεται με την αξιοποίηση των μηχανισμών προσαρμογής που αυτά διαχρονικά έχουν αναπτύξει. Οι μηχανισμοί αυτοί έχουν συμβάλει στην υπάρχουσα ποικιλότητα των τύπων οικοτόπων που απαντώνται στη Μεσόγειο.

Τα αείφυλλα είδη και τα φρύγανα, τα οποία επικρατούν στα μεσογειακά οικοσυστήματα, έχουν αναπτύξει διάφορους μηχανισμούς άμυνας σε διαφορετικές χρονικές περιόδους, προκειμένου να

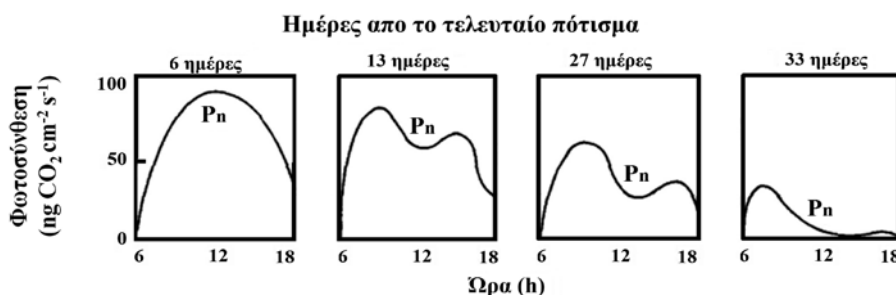
αντιμετωπίσουν την ξηρασία: φαινολογικές προσαρμογές, έλεγχο της υδατικής κατάστασης, μορφολογικά και ανατομικά χαρακτηριστικά, τα οποία διαφοροποιούνται μεταξύ των ειδών. Για παράδειγμα, τα περισσότερα αείφυλλα σκληρόφυλλα είδη φέρουν μικρά, δερματώδη και παχιά φύλλα, τα οποία συνήθως έχουν μικρούς ρυθμούς φωτοσύνθεσης, σε σύγκριση με τα φύλλα των πλατύφυλλων ειδών (Lambers et al. 1998). Το αυξημένο πάχος των φύλλων των αείφυλλων ειδών επιτρέπει καλύτερη αναχαίτιση της ηλιακής ακτινοβολίας και πιο αποδοτική χρήση του νερού.

Επιπλέον, μηχανισμοί προσαρμογής στην ξηρασία αφορούν σε συγκεκριμένα χαρακτηριστικά των φύλλων αείφυλλων ειδών, όπως ο μειωμένος λόγος επιφάνειας/όγκου, ο μειωμένος αριθμός στομάτων, μεγάλη συμμετοχή σκληροεργυματικών ιστών, μεσημβρινή καταστολή της φωτοσύνθεσης κ.ά. Επίσης, στα φρύγανα παρατηρείται πυκνό στρώμα τριχώματος ή και κηρωδών ουσιών, ύπαρξη αδένων με αιθέρια έλαια, μερική φυλλόπτωση στο τέλος της υγρής περιόδου κ.ά.

Άλλοι προσαρμοστικοί μηχανισμοί των δένδρων είναι το κλείσιμο των στομάτων, η μειωμένη φωτοσυνθετική δραστηριότητα, η είσοδός τους σε ληθαργική κατάσταση, η διακίνηση ABA, η διακίνηση ανιόντων για λόγους ωσμωρύθμισης, απόπτωση οργάνων (κυρίως φύλλων) κ.ά.

Αύξηση, παραγωγικότητα και αποθήκευση άνθρακα στα δασικά οικοσυστήματα

Η αύξηση είναι, ως γνωστό, η ολοκληρωμένη απάντηση του δένδρου στις συνθήκες του περιβάλλοντος. Από τα προϊόντα φωτοσύνθεσης μερικά καταναλώνονται για τις ανάγκες της αναπνοής και



Σχήμα 7. Ημερήσια διακύμανση της φωτοσύνθεσης σε συνθήκες ξηρασίας (τροποποιημένο από: Turner and Burch 1983).

³ Το αμπισικό οξύ (abscisic acid - ABA) είναι μια φυτοορμόνη η οποία προκαλεί κλείσιμο των στομάτων του φυτού σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης.

τη διατήρηση της θερμοκρασίας των φυτικών οργανισμών, άλλα χρησιμοποιούνται για την αύξηση της βιομάζας και, τέλος, μερικά αποταμιεύονται.

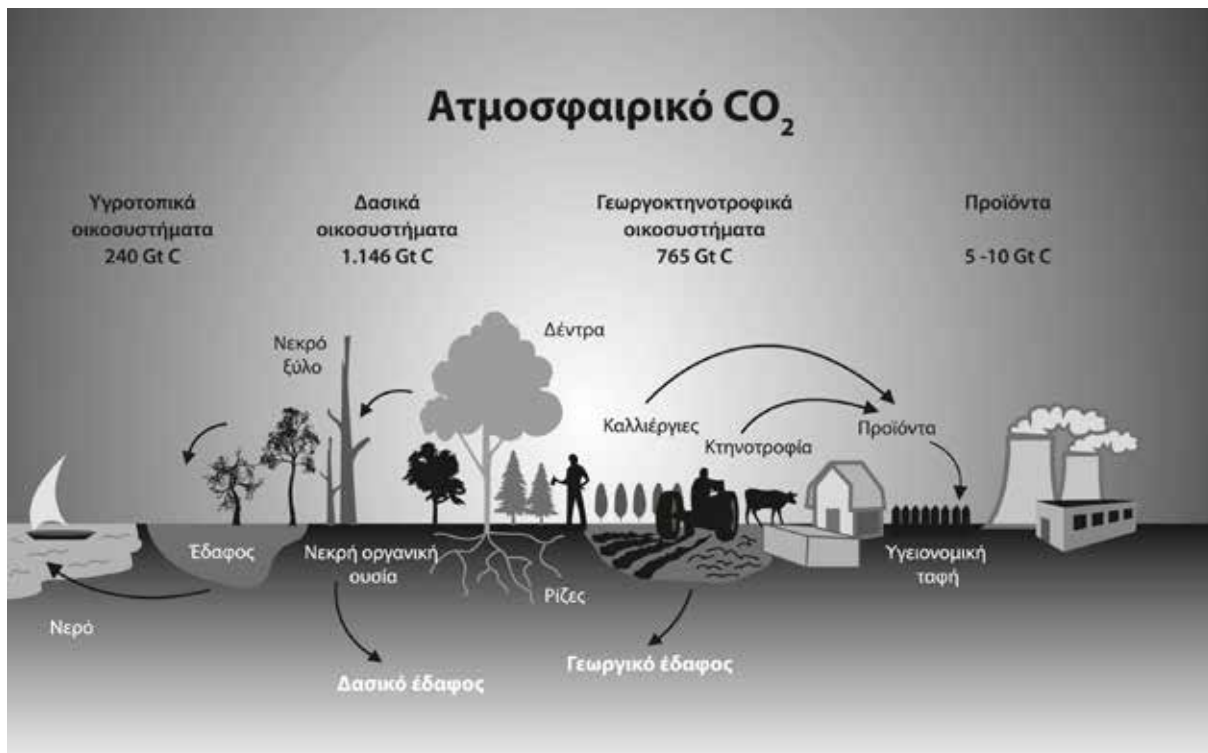
Ο άνθρακας δεσμεύεται στα μέρη των φυτών ή του εδάφους, γεγονός που αποτελεί και τη διαδικασία αποθήκευσης άνθρακα στο οικοσύστημα. Καθώς το δάσος αυξάνεται, είτε με επέκταση του δάσους (αύξηση της επιφάνειάς του) ή με την αύξηση της υπέργειας και υπόγειας βιομάζας, δημιουργεί μια αποθήκη-καταβόθρα (ή αλλιώς χοάνη) με τη δέσμευση του ατμοσφαιρικού διοξειδίου του άνθρακα. Φαινόμενα αποδέσμευσης άνθρακα από τα δασικά οικοσυστήματα έχουμε λόγω των δασικών πυρκαγιών, της αποψίλωσης και της συσσώρευσης νεκρής βιομάζας, οπότε τα δάση πλέον λειτουργούν ως πηγή εκπομπής διοξειδίου του άνθρακα.

Βιογεωχημικός κύκλος του άνθρακα

Ο άνθρακας συναντάται σε πολλές μορφές και ανταλλάσσεται μεταξύ της ατμόσφαιρας, των ωκεανών και της γης, διαμορφώνοντας τον κύκλο του άνθρακα. Είναι το βασικό στοιχείο στο οποίο βασίζεται όλη η ζωή στη γη. Εμφανίζεται στην ατμόσφαιρα σε μικρή συγκέντρωση, κυρίως ως CO₂, αλλά επίσης ως CO και μεθάνιο. Υπάρχει διαλυμένο στους ωκεανούς και είναι κύριο στοιχείο του εδάφους, των ιζημάτων και των πετρωμάτων. Η

φωτοσυνθετική δραστηριότητα των φυτών δεσμεύει άνθρακα με τη μορφή του CO₂ από την ατμόσφαιρα και χρησιμοποιεί την ηλιακή ενέργεια για τη μετατροπή του στις βασικές δομικές μονάδες της ζωής. Οι περισσότεροι από τους ζωντανούς οργανισμούς βασίζονται στην αποθηκευμένη χημική ενέργεια των ενώσεων άνθρακα για να στηρίξουν τις λειτουργίες της ζωής τους. Με την αναπνοή επιστρέφουν μέρος του άνθρακα στην ατμόσφαιρα ως CO₂. Άνθρακας υπάρχει στα ζωντανά και νεκρά μέρη των φυτών στο έδαφος, με μια πληθώρα οργανικών ενώσεων.

Τα δάση καταλαμβάνουν σημαντική έκταση στον πλανήτη και περιέχουν τα τρία τέταρτα του αποθηκευμένου άνθρακα στην επίγεια βλάστηση (Dixon et al. 1994). Αναλυτικά στο Σχήμα 8 φαίνεται ότι τα δασικά οικοσυστήματα περιέχουν 1.146 Gt άνθρακα, οι υγροβιότοποι 240 Gt C, τα γεωργοκτηνοτροφικά οικοσυστήματα 765 Gt, ενώ τα προϊόντα ξύλου μόνο 5-10 Gt (Apps 2003). Η έκταση των δασών θα ήταν μεγαλύτερη αν δεν ελαττωνόταν από ανθρώπινες δραστηριότητες. Τα δάση έχουν έναν καθοριστικό ρόλο στη ρύθμιση του κύκλου του άνθρακα. Σημαντικό ποσοστό του ατμοσφαιρικού CO₂ δεσμεύεται από τα δάση και αποδεσμεύεται πάλι στην ατμόσφαιρα από την αναπνοή των δένδρων και την αποσύνθεση. Η αποτελεσματικότητα των δασών να δρουν ως αποθήκες άνθρακα οφείλεται σε μερικά ενδογε-



Σχήμα 8. Ο επίγειος κύκλος του άνθρακα (τροποποιημένο από: Apps 2003).

νή χαρακτηριστικά των οικοσυστημάτων αυτών. Ο άνθρακας παραμένει δεσμευμένος στα δένδρα για τη διάρκεια της ζωής τους, δηλαδή από 10 έως 500 χρόνια. Όταν ένα δένδρο νεκρώνεται ή χάνει μερικά κλαδιά, με τη φυσική αποκλάδωση, ή παρουσιάζει πτώση των φύλλων του, συνήθως κείτεται στον δασικό τάπητα και αποσυντίθεται σταδιακά από τα βακτήρια και τους μύκητες, και είτε εκλύεται με την αναπνοή στην ατμόσφαιρα ή μεταφέρεται στον εδαφικό άνθρακα. Άνθρακας επιστρέφει στην ατμόσφαιρα καθημερινά με την αναπνοή των οργανισμών του εδάφους, αλλά ο περισσότερος παραμένει σε πολύπλοκες χημικές μορφές για εκατοντάδες έως χιλιάδες χρόνια. Ο εδαφικός άνθρακας αποτελεί μια σημαντική αποθήκη άνθρακα. Γενικά, η ποσότητα του CO₂ η οποία αποδεσμεύεται στην ατμόσφαιρα είναι μικρότερη από αυτή που δεσμεύεται, καθώς μεγάλο μέρος του αποθηκεύεται στα δένδρα. Ο ρυθμός αποσύνθεσης δεν επηρεάζεται από την αύξηση της βιομάζας, και είναι μια από τις κύριες αιτίες που η δέσμευση του άνθρακα είναι πάντα μεγαλύτερη από την αποδέσμευση στην ατμόσφαιρα (De Angelis 2000).

Ο παγκόσμιος κύκλος του άνθρακα επηρεάζεται όμως από τις αποδασώσεις, όταν μεγάλες εκτάσεις δασών αποψιλώνονται ή καίγονται και αλλάζουν χρήση. Σύμφωνα με τους Dixon et al. (1994), το ποσοστό της αποψίλωσης των δασών ανέρχεται σε 150-170 χιλιάδες τετραγωνικά χιλιόμετρα ανά έτος, το μεγαλύτερο μέρος της οποίας παρατηρείται σε τροπικές περιοχές. Επίσης, έχει εκτιμηθεί ότι η παγκόσμια απώλεια δασών αντιστοιχεί σε ροή άνθρακα της τάξης των 0,9 Gt C ανά έτος, αν και οι περισσότερες αρχές πλέον εκτιμούν ότι είναι μεγαλύτερη και πιθανά ανέρχεται σε 2,0 Gt C ανά έτος (Grace 2001).

Μετά από μια δασική πυρκαγιά, ένας μεγάλος αριθμός δένδρων καίγεται και μεγάλη ποσότητα της βιομάζας μετατρέπεται σε CO₂ και εκλύεται στην ατμόσφαιρα. Κατά τη διάρκεια μιας δασικής πυρκαγιάς, 10-20% της δασικής βιομάζας καταστρέφεται. Η υπόλοιπη παραμένει ως νεκρή ιστάμενη βιομάζα. Τα νεκρά ιστάμενα δένδρα, όταν υλοτομούνται, διατηρούν δεσμευμένο τον άνθρακα σε μορφές δασικών προϊόντων - συνήθως αυτό είναι το 1/10 της ιστάμενης νεκρής βιομάζας. Το υπόλοιπο ιστάμενο νεκρό ξύλο αποσυντίθεται σταδιακά, αποδεσμεύει CO₂ στην ατμόσφαιρα ή εμπλουτίζει τον εδαφικό άνθρακα. Η φυσική αναγέννηση μετά τη φωτιά δεσμεύει ξανά CO₂ από την ατμόσφαιρα.

Οι βιομηχανικές κοινωνίες επίσης καταναλώνουν ενέργεια που προέρχεται από ορυκτά καύσιμα για την κίνηση αυτοκινήτων, εργοστασίων

και θέρμανση σπιτιών, και αποδίδουν στην ατμόσφαιρα διοξείδιο του άνθρακα. Τα ορυκτά καύσιμα είναι η βιομάζα που συσσωρεύτηκε σε παλαιότερες γεωλογικές εποχές, με τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα φυτών και δένδρων, και μετατράπηκε, υπό την επίδραση του χρόνου, της θερμοκρασίας και της πίεσης, σε ορυκτά καύσιμα. Για παραγωγή ενέργειας χρησιμοποιούμε τα προϊόντα του άνθρακα τα οποία αποθηκεύτηκαν για χιλιάδες έτη και, έτσι, επιστρέφουν στην ατμόσφαιρα μεγάλες ποσότητες διοξειδίου του άνθρακα. Οι ανθρώπινες δραστηριότητες αλλάζουν ποσοτικά μερικές από τις ροές του άνθρακα και αλλάζουν την ισορροπία του παγκόσμιου κύκλου του άνθρακα, και απελευθερώνουν σημαντικές ποσότητες C στην ατμόσφαιρα κάθε χρόνο από τις καύσεις ορυκτών καυσίμων.

Υπάρχουν γρήγορες και αργές μετακινήσεις μεταξύ της μίας ή της άλλης δεξαμενής του κύκλου του άνθρακα. Κάθε μετακίνηση αφαιρεί άνθρακα από μια δεξαμενή και προσθέτει σε μία άλλη. Οι μετακινήσεις αυτές απελευθερώνουν άνθρακα σε αέρια μορφή στην ατμόσφαιρα, με αποτέλεσμα τη θέρμανση του πλανήτη (φαινόμενο του θερμοκηπίου).

Ο γρήγορος κύκλος του άνθρακα περιλαμβάνει τη μετακίνηση του άνθρακα διαμέσου των ζωντανών μορφών ζωής, δηλαδή της βιόσφαιρας. Μεταξύ 10¹⁵ και 10¹⁷ g (1.000 έως 100.000 εκατομμύρια τόνοι ή 1-100 Gt) άνθρακα μετακινούνται κάθε χρόνο. Τα φυτά και το φυτοπλαγκτόν είναι τα κύρια συστατικά του γρήγορου κύκλου. Υπάρχουν διάφοροι μηχανισμοί για να αποδεσμευθεί ο άνθρακας από τη βλάστηση και να επιστρέψει στην ατμόσφαιρα. Σε όλες τις περιπτώσεις των μηχανισμών, οξυγόνο ενώνεται με τα σάκχαρα και εκλύονται νερό, διοξείδιο του άνθρακα και ενέργεια. Στους μηχανισμούς αυτούς συγκαταλέγονται η αναπνοή ανθρώπων και ζώων, η αποσύνθεση φυτών και φυτοπλαγκτού (με τη δράση των βακτηρίων) και οι δασικές πυρκαγιές. Σε όλες τις περιπτώσεις, το διοξείδιο του άνθρακα που απελευθερώνεται καταλήγει στην ατμόσφαιρα. Ο γρήγορος κύκλος του άνθρακα είναι συνδεδεμένος με τη ζωή των φυτών, έτσι ώστε η αυξητική περίοδος των φυτών να διακρίνεται από τις διακυμάνσεις του διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα. Στο βόρειο ημισφαίριο, το χειμώνα, όταν μόνο λίγα φυτικά είδη εξακολουθούν να αναπτύσσονται και η αποσύνθεση των φυτικών υπολειμμάτων επιταχύνεται, κυρίως σε περιοχές όπου το επιτρέπουν οι θερμοκρασιακές συνθήκες, η συγκέντρωση του CO₂ στην ατμόσφαιρα αυξάνεται. Κατά τη διάρκεια της άνοιξης, όταν αρχίζει εκ νέου η αυξητική περίοδος των φυτών, η συγκέντρωση του CO₂ ελαττώνεται.

Ο αργός κύκλος του άνθρακα περιλαμβάνει μια σειρά από χημικές αντιδράσεις και τεκτονικές δραστηριότητες. Ο άνθρακας χρειάζεται στον κύκλο αυτόν 100-200 εκατομμύρια χρόνια για να μετακινηθεί από τα πετρώματα και το έδαφος στους ωκεανούς και στην ατμόσφαιρα. Κατά μέσο όρο, 10^{13} έως 10^{14} g (10 - 100 εκατομμύρια τόνοι ή $0,01$ - $0,1$ Gt) άνθρακα μετακινούνται μέσω του αργού κύκλου κάθε έτος. Οι ανθρώπινες δραστηριότητες εκκλύουν στην ατμόσφαιρα 10^{15} g C ετησίως, ενώ κατά τον γρήγορο κύκλο άνθρακα, 10^{16} έως 10^{17} g C (Lal 2008). Η μετακίνηση άνθρακα από την ατμόσφαιρα στη λιθόσφαιρα αρχίζει με τη βροχή. Ο άνθρακας με το νερό σχηματίζουν ένα ελαφρύ οξύ (carbonic acid) που πέφτει στην επιφάνεια της γης. Το οξύ διαβρώνει τα πετρώματα και αποδεσμεύει ασβέστιο, μαγνήσιο, κάλιο, και οι ποταμοί μεταφέρουν τα ιόντα στους ωκεανούς.

Ο κύκλος του άνθρακα στη γη διατηρεί τη θερμοκρασία του πλανήτη σχετικά σταθερή, λειτουργώντας ως θερμοστάτης. Αυτός ο θερμοστάτης λειτουργεί ως μέρος του αργού κύκλου του άνθρακα. Για μικρότερα χρονικά διαστήματα, από δέκα ως εκατό χιλιάδες χρόνια, η θερμοκρασία της γης μπορεί να διαφέρει. Έτσι, πράγματι, στη γη εμφανίζονται παγετώδεις περίοδοι, και μεταξύ αυτών θερμά διαστήματα σε αυτήν την κλίμακα χρόνου.

Επίδραση της κλιματικής αλλαγής στα δασικά οικοσυστήματα

Η κλιματική αλλαγή επηρεάζει τα δένδρα και τα δασικά οικοσυστήματα άμεσα και έμμεσα. Στις άμεσες επιδράσεις της αυξημένης συγκέντρωσης CO_2 στην ατμόσφαιρα είναι η αύξηση του ρυθμού της φωτοσύνθεσης και η μείωση της διαπνοής (Poorter and Navas 2003). Η αύξηση του ρυθμού της φωτοσύνθεσης οφείλεται στην καταστολή της οξυγόνωσης κατά τη διάρκεια της φωτοσύνθεσης και στην αύξηση εφοδιασμού με CO_2 από το υπόστρωμα (substrate supply), ενώ η μείωση της διαπνοής οφείλεται στο μερικό κλείσιμο των στομάτων των φύλλων (Lambers et al. 1998). Η διαδικασία αυτή αφορά ειδικά την κατηγορία των C_3 φυτών, στην οποία ανήκουν τα περισσότερα δασικά είδη (Ραδόγλου 1989, Eamus and Ceulemans 2001), τα οποία φαίνεται να ανταποκρίνονται πιο έντονα από άλλα φυτικά είδη στην αυξημένη ατμοσφαιρική συγκέντρωση CO_2 (Jarvis 1989, Karnosky 2003). Σε βάθος χρόνου, η επίδραση στη φυσιολογία και στην ανάπτυξη του φυτού δεν είναι τόσο ξεκάθαρη. Για παράδειγμα, η αυξημένη ανάπτυξη των φυτών υπό συνθήκες αυξημένου ατμοσφαιρικού CO_2 μπορεί να έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία φυτών με μεγαλύτερη φυλ-

λική επιφάνεια και, ενδεχομένως, τη μείωση κατανάλωσης νερού που δημιουργήθηκε στη φυλλική επιφάνεια ή την ακύρωσή της (Field et al. 1995, Samarakoon and Giggord 1996). Δευτερεύουσες αλλαγές στη μορφολογία, κατανομή και χημική σύσταση μπορεί να έχουν επιπτώσεις στην ανάπτυξη των φυτών (Poorter et al. 1997). Η αύξηση των δένδρων μπορεί να μην είναι ανάλογη της φωτοσύνθεσης, διότι άλλοι περιοριστικοί παράγοντες (όπως διαθεσιμότητα νερού ή αζώτου) μπορεί να γίνουν πιο σημαντικοί. Η φωτοσύνθεση αυξάνει κατά 50-60% σε κωνοφόρα και πλατύφυλλα είδη όταν δεν υπάρχουν καταπονήσεις, και η αύξηση της ατμοσφαιρικής συγκέντρωσης CO_2 επιταχύνει την αύξηση των δένδρων, ιδιαίτερα σε νεαρή ηλικία. Η αύξηση της συγκέντρωσης CO_2 προκαλεί το κλείσιμο των στομάτων, ελαττώνοντας την απώλεια νερού από τη διαπνοή (Medlyn et al. 2001). Αυτό έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της δέσμευσης του άνθρακα ανά μονάδα καταναλισκόμενου νερού που ονομάζεται «αποτελεσματικότητα της χρήσης νερού» (water use efficiency). Έχει αναφερθεί, ακόμα, αύξηση της υπόγειας βιομάζας και περισσότερο αναπτυγμένο ριζικό σύστημα σε δένδρα που μεγάλωσαν σε αυξημένη ατμοσφαιρική συγκέντρωση CO_2 . Αυτό ενδέχεται να βοηθά τα δένδρα να εκμεταλλευτούν καλύτερα το εδαφικό νερό και να προσεγγίζουν βαθύτερα στρώματα εδάφους, πράγμα που είναι ιδιαίτερα σημαντικό για τη Μεσογειακή περιοχή.

Οι έμμεσες συνέπειες για τα δασικά οικοσυστήματα θα προέλθουν μέσω των κλιματικών αλλαγών και από την επίδραση που θα έχουν στα οικοσυστήματα η αύξηση της θερμοκρασίας και η μεταβολή της κατανομής των βροχοπτώσεων. Η αύξηση της θερμοκρασίας επηρεάζει μεν τη φωτοσύνθεση, αλλά τα δένδρα έχουν μια σημαντική ικανότητα να προσαρμόζονται στις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες και να λειτουργούν ακόμα και κάτω από ακραίες υψηλές ή χαμηλές θερμοκρασίες, αν υπάρχει διαθέσιμο εδαφικό νερό. Όταν αυξάνεται η θερμοκρασία και η σχετική υγρασία μειώνεται, η διαπνοή αυξάνεται ανά μονάδα φυλλικής επιφάνειας. Αυτό μπορεί να οδηγήσει σε σημαντική αύξηση της συνολικής διαπνοής των συστάδων. Αν, όμως, τα στόματα κλείσουν ως ανταπόκριση στην αύξηση του CO_2 ή αν υπάρχει μείωση στο ημερήσιο εύρος θερμοκρασιών, τότε η διαπνοή μπορεί να μειωθεί, και οι συνολικές απαιτήσεις σε νερό να ελαττωθούν σημαντικά.

Ο ρυθμός αποσύνθεσης της οργανικής ουσίας στο έδαφος είναι πιθανόν να επιταχυνθεί με την αύξηση της θερμοκρασίας· έτσι, θα υπάρχουν περισσότερα θρεπτικά στοιχεία διαθέσιμα στα δένδρα. Αυτό μπορεί να αυξήσει τη φωτοσύνθεση, ιδιαίτερα σε οικοσυστήματα που είχαν έλλειψη θρεπτι-

κών στοιχείων. Όλοι οι παράγοντες που αναφέρονται παραπάνω βρίσκονται σε ισχυρή αλληλεπίδραση. Για τις ίδιες κλιματικές αλλαγές και για ένα συνδυασμό αύξησης θερμοκρασίας και των συγκεντρώσεων του CO₂, η φωτοσύνθεση μπορεί να διαφοροποιείται, αναλόγως των τύπων των δασικών οικοσυστημάτων σε σχέση με το υδατικό ή θρεπτικό έλλειμμα που εμφανίζουν οι περιοχές.

Διαφορετικές ζώνες βλάστησης έχουν διαφορετικούς περιοριστικούς παράγοντες στην παραγωγικότητα των δασών σε σχέση με τις κλιματικές μεταβολές. Στη νότια Ευρώπη και στη λεκάνη της Μεσογείου προβλέπεται ότι οι κλιματικές αλλαγές θα προκαλέσουν υψηλότερες θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού και μείωση της μέσης ετήσιας βροχόπτωσης, με αποτέλεσμα την ένταση των ξηροθερμικών συνθηκών. Οι αναμενόμενες αλλαγές, όμως, μπορεί να διαφέρουν σημαντικά από τόπο σε τόπο και από έτος σε έτος (Körner et al. 2005).

Στη Μεσόγειο, η διαθεσιμότητα του νερού είναι ο πιο σημαντικός παράγοντας που περιορίζει την αύξηση των δένδρων· έτσι προβλέπεται ότι η αύξηση και η παραγωγικότητα των δασικών οικοσυστημάτων θα μειωθεί εξαιτίας των κλιματικών αλλαγών. Φαίνεται, λοιπόν, ότι τα δασικά οικοσυστήματα θα ανταποκριθούν με μείωση της δέσμευσης άνθρακα από την ατμόσφαιρα, που θα προκαλέσει μείωση της παραγωγής βιομάζας. Είναι πιθανόν η ξηρασία να μειώσει την παραγωγικότητα σε ευαίσθητα είδη όπως η οξιά (*Fagus sylvatica*), ενώ άλλα είδη, όπως τα ξηρόφυλλα δρυοδάση, να εμφανιστούν περισσότερο ανθεκτικά σε ξηροθερμικές συνθήκες. Τέτοιες συνθήκες αναμένεται να επηρεάσουν και τη σύνθεση των δασών.

Εκτός από τη διαθεσιμότητα του νερού, η διαθεσιμότητα των θρεπτικών στοιχείων παίζει σημαντικό ρόλο για την ανάπτυξη, δομή και εξάπλωση των μεσογειακών οικοσυστημάτων (Sardans et al. 2008). Ο φώσφορος και το άζωτο είναι περιοριστικοί παράγοντες αυτών των οικοσυστημάτων (Fernández et al. 2006). Οι βιολογικές διεργασίες και η λειτουργία του οικοσυστήματος είναι άρρηκτα συνδεδεμένες με τις αλλαγές του ατμοσφαιρικού αέρα, τη θερμοκρασία του εδάφους, τη συγκέντρωση του ατμοσφαιρικού CO₂ και την ξηρασία. Η προοδευτική μείωση στο διαθέσιμο άζωτο-φωσφόρου, λόγω της αύξησης της βιομάζας από την αύξηση του ατμοσφαιρικού CO₂, μπορεί να έχει ως επακόλουθο τη μείωση του αποθηκευμένου άνθρακα. Η απελευθέρωση άνθρακα κατά τη μικροβιακή αποσύνθεση είναι διαδικασία που παρουσιάζει ευαισθησία στην αλλαγή της θερμοκρασίας και στις υδατικές συνθήκες και, συνεπώς, επηρεάζεται από την κλιματική

αλλαγή (Andresen et al. 2010). Γενικά, ο ρυθμός της νιτροποίησης, ο ρυθμός μετατροπής σε ανόργανη μορφή (mineralization) του αζώτου και του φωσφόρου και η απώλεια του ανόργανου αζώτου εντείνονται με την αύξηση της θερμοκρασίας (van Meeteren et al. 2008). Κατά συνέπεια, η πιθανή ένταση της κινητοποίησης των θρεπτικών στοιχείων (απαραίτητης για την αύξηση της πρωτογενούς παραγωγής) λόγω της αύξησης της θερμοκρασίας, θα οδηγήσει στην αποθήκευση μεγαλύτερων ποσοτήτων άνθρακα από χερσαίους οργανισμούς. Όμως, η ξηρασία ενδέχεται να φέρει τα αντίθετα αποτελέσματα σε σχέση με την αύξηση της θερμοκρασίας. Αποτελέσματα μοντέλων που συμπεριλαμβάνουν οικοσυστήματα από διαφορετικές κλιματικές ζώνες προέβλεψαν τη μείωση της πρωτογενούς παραγωγικότητας, της αναπνοής και της μετατροπής του άνθρακα σε ανόργανη μορφή σε εύκρατα οικοσυστήματα (mesic ecosystems) (Gerten et al. 2008).

Η κλιματική αλλαγή αναμένεται επίσης να επηρεάσει την κατανομή των ειδών. Βιοκλιματικοί θύλακες (συνθήκες στις οποίες κάποιο είδος μεγαλώνει άριστα) θα μετακινηθούν βόρεια ή σε μεγαλύτερα υψόμετρα. Εξαιτίας της μεταβολής στο εύρος των θερμοκρασιών, της μείωσης της εδαφικής υγρασίας και της περίσσειας του CO₂, ο ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών αναμένεται να περιοριστεί και να απλοποιηθούν τα μεσογειακά οικοσυστήματα. Η αλλαγή της δυναμικής του ανταγωνισμού των ειδών θα επηρεάσει σημαντικά τις μεικτές συστάδες και τα φυσικά οικοσυστήματα. Σε σύντομα χρονικά διαστήματα θα επηρεαστούν τα φυσικά όρια εξάπλωσης των δασικών ειδών, καθώς αλλάζουν τα θερμότερα και ξηρότερα όρια εξάπλωσής τους. Σε μεγαλύτερα χρονικά διαστήματα αναμένεται να παρατηρηθεί μετανάστευση ειδών. Έτσι, η δασική πεύκη πιθανόν να εκλείψει από τις νοτιότερες περιοχές εξάπλωσής της στη χώρα μας. Η οξιά και άλλα πλατύφυλλα είδη θα μετακινηθούν βορειότερα, ενώ τα ψυχρόδρια αναμένεται να ανέλθουν. Στη Μεσογειακή περιοχή οι δασικές πυρκαγιές θα αυξηθούν και θα θίγουν ψηλότερα κατανεμημένα οικοσυστήματα, και πιθανόν να οδηγήσουν στο σχηματισμό περισσότερων θαμνώνων αείφυλλων πλατύφυλλων και υποβαθμισμένων, γενικώς, οικοσυστημάτων.

Εν κατακλείδι, η αύξηση του CO₂ στην ατμόσφαιρα θα αλλάξει το κλίμα της γης και τον κύκλο του άνθρακα. Τα δασικά οικοσυστήματα θα δεχτούν σημαντικές πιέσεις, θα υποχρεωθούν σε συνθετικές και λειτουργικές μεταβολές αμφίβολης χρονικής διάρκειας και, ενδεχομένως, να οδηγήσουν σε μεγάλες απώλειες. Κατ'επέκταση, οι διαχειριστικοί στόχοι θα πρέπει να προσαρμοστούν στη διατήρηση υγιών δασών, ώστε να επιτελούν το φυ-

σικό τους ρόλο, εν προκειμένω να δεσμεύουν CO₂ μέσω της φωτοσύνθεσης και να το αποθηκεύουν ως βιομάζα. Αντίστοιχα θα πρέπει να προσαρμοστούν τα διαχειριστικά μέτρα, ώστε τα δάση να προστατεύονται αποτελεσματικά από τις πυρκαγιές, η εκμετάλλευση του ξύλου και της βιομάζας να ακολουθεί τις αρχές της αειφορίας, η αποκατάσταση των υποβαθμισμένων οικοσυστημάτων να είναι μόνιμη μέριμνα, όπως επίσης και η προστασία τους από τις πιθανές αλλαγές χρήσης.

Βιβλιογραφία

A. Ελληνική

Καράταγλης, Σ. 1992. Φυσιολογία Φυτών. Art of Text, Θεσσαλονίκη.

Κωνσταντινίδου, Ε.-Ι.Α. 2002. Φυσιολογία φυτού. Σχολή Γεωτεχνικών Επιστημών, Τμήμα Γεωπονίας, ΑΠΘ.

Λιαρικός, Κ., και Ε. Κορακάκη (επιμ. έκδοσης) 2010. Το αβέβαιο μέλλον των ελληνικών δασών. Αποτελέσματα από το πρόγραμμα του WWF Ελλάς «Το Μέλλον των Δασών», WWF Ελλάς, Αθήνα.

Ντάφης, Σ. 1986. Δασική Οικολογία. Εκδόσεις Γιαχούδη-Γιαπούλη, Θεσσαλονίκη.

Ραδόγλου, Κ. 1989. Άμεσες συνέπειες της αύξησης της ατμοσφαιρικής συγκέντρωσης του CO₂ στα δένδρα και στα δασικά οικοσυστήματα. Σελ. 55-72 στο Πρακτικά Πανελληνίου Δασολογικού Συνεδρίου «Βελτίωση της Παραγωγικότητας στην Ελληνική Δασοπονία», Δράμα, 4-7 Οκτωβρίου 1989. Ελληνική Δασολογική Εταιρεία, Γεωτεχνικό Επιμελητήριο Ελλάδος, Αθήνα.

Ραδόγλου, Κ. 1995. Εποχιακή μεταβολή της φωτοσύνθεσης σε δενδρύλλια φυσικής αναγέννησης χαλεπίου πεύκης και των ειδών της υποβλάστησης. Επιστημονική Επετηρίδα του Τμήματος Δασολογίας και Φυσικού Περιβάλλοντος, ΑΠΘ. (Τόμος αφιερωμένος στον ομότιμο καθηγητή Σπ. Αθ. Ντάφη) ΔΗ/1:284-301.

B. Ξενόγλωσση

Alcamo, J., J.M. Moreno, B. Nováky, M. Bindi, R. Corobov, R.J.N. Devoy, C. Giannakopoulos, E. Martin, J.E. Olesen, and A. Shvidenko. 2007. Europe. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Pages 541-580 in M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden, and C.E. Hanson, editors. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.

Andresen, L., A. Michelsen, S. Jonasson, I. Schmidt, T. Mikkelsen, P. Ambus, and C. Beier. 2010. Plant nutrient mobilization in temperate heathland responds to elevated CO₂, temperature and drought. *Plant Soil* 328:381-96.

Apps, M.J. 2003. Forests, the global carbon cycle and climate change. Pages 139-147 in: Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO), editors. Proceedings (Vol. b) of the XII World Forestry Congress, 21-28 September 2003, Quebec, Canada.

Barnes, B.V., D.R. Zak, S.R. Denton, and S.H. Spurr. 1998. *Forest Ecology*. 4th edition, John Wiley & Sons, Inc., New York.

Ceulemans, R., and B. Saugier. 1991. Photosynthesis. Pages 21-50 in A.S. Raghavendra, editor. *Physiology of Trees*. John Wiley & Sons., New York.

Comstock, J. 2000. Variation in hydraulic architecture and gas exchange in two desert sub-shrubs, *Hymenoclea salsola* and *Ambrosia dumosa*. *Oecologia* 125:1-10.

Davies, W.J., and J. Zhang. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology* 42:55-76.

De Angelis, P., K.S. Chigwerewe, and G.E.S. Mugnossa. 2000. Litter quality and decomposition in a CO₂ enriched Mediterranean forest ecosystem. *Plant and Soil* 224:31-41.

Dixon, R.K., S. Brown, R.A. Houghton, A.M. Solomon, M.C. Texler, and J. Wisniewski. 1994. Carbon pools and flux of global ecosystems. *Science* 263:185-190.

Eamus, D., and R. Ceulemans. 2001. Effects of greenhouse gases on the gas exchange of forest trees. Pages 17-56 in D.F. Kornosky, R. Ceulemans, J.L. Scarascia – Mugnozza, and J.L. Innes, editors. *The impact of carbon dioxide and other greenhouse gases on forest ecosystems*. CABI Press, Wallingford.

Ewers, F.W., J.B. Fisher, and S.T. Chiu. 1990. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84:544-552.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2005. *Global Forest Resource Assessment 2005: Progress towards sustainable forest management* FAO Forestry Paper 147. Rome.

Fernández, M., C. Novillo, and J.A. Pardos, 2006. Effects of water and nutrient availability in *Pinus pinaster* Ait. Open pollinated families at an ear-

- ly age: growth, gas exchange and water relations. *New Forest* 31:321-342.
- Field, C.B., R.B. Jackson, and H.A. Mooney. 1995. Stomatal responses to increased CO₂: implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment* 18:1214-25.
- Fischlin, A., G.F. Midgley, J.T. Price, R. Leemans, B. Gopal, C. Turley, M.D.A. Rounsevell, O.P. Dube, J. Tarazona, and A.A. Velichko. 2007. Ecosystems, their properties, goods, and services. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Pages 211-272 in M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, editors. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge.
- Gerten, D., Y. Luo, G. Le Maire, W.J. Partons, C. Keough, E. Weng, C. Beier, P. Ciais, W. Cramer, J.S. Dukes, P.J. Hanson, A.A.K. Knapp, S. Linder, D. Nepstad, L. Rustad, and A. Sowerby. 2008. Modeled effects of precipitation on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones. *Global Change Biology* 14:1-15.
- Gowing, D.J.G., W.J. Davies, and H.G. Jones. 1990. A positive root source signal as an indicator of soil drying in apple, *Malus domestica*. *Journal of Experimental Botany* 41:1535-1540.
- Grace, J. 2001. Carbon cycle. Pages 609-629 in S.A. Levin, editor. *Encyclopedia of Biodiversity* 1. Academic Press, San Diego, USA. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2001. A report of working group I of IPCC. Available from <http://www.ipcc.ch/> (accessed on December 2011).
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. *Climate change 2007: Synthesis Report*. Contribution of Working Group I, II and III to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Core Writing Team, Pachauri, R.K. and A. Reisinger (eds) IPCC. Geneva, Switzerland.
- Jarvis, P.G. Atmospheric carbon dioxide and forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences* 324:369-392.
- Karnosky, D.F. 2003. Impact of elevated atmospheric CO₂ on forest trees and forest ecosystems: knowledge gaps. *Environment International* 29: 161-169.
- Korakaki, E. 2008. The role of size and age in the physiological ecology of Scots pine and poplar trees. PhD Thesis. Institute of Atmospheric and Environmental Sciences, School of GeoSciences, Edinburgh University, Edinburgh.
- Körner, C., D. Sarris, and D. Christodoulakis. 2005. Long-term increase in climatic dryness in the East Mediterranean as evidenced for the island of Samos. *Regional Environment Change* 5:27-36.
- Kozlowski, T.T., and S.G. Pallardy. 1997a. *Growth control in woody plants*. Academic Press, San Diego.
- Kozlowski, T.T., and S.G. Pallardy. 1997b. *Physiology of Woody Plants*. 2nd edition. Academic Press, San Diego.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer, and S.G. Pallardy. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego.
- Kramer, P.J. 1983. *Water Relations of Plants*. Academic Press, Florida.
- Lambers, H., F.S. Chapin III, and T.L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer, New York.
- Lal, R. 2008. Sequestration of atmospheric CO₂ in global carbon pools. *Energy and Environmental Science* 1:86-100.
- Larcher, W. 1980. *Physiological Plant Ecology*. 2nd, totally revised edition. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.
- Medlyn, B.E., C.N.V. Barton, M.S.J. Broadmeadow, R. Ceulemans, P. DeAngelis, and M. Forstreuter. 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. *New Phytologist* 149:247-64.
- Meinzer, F.C., J.L. Andrade, G. Goldstein, N.M. Holbrook, J. Cavelier, and P. Jackson. 1997. Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant, Cell and Environment* 20:1242-1252.
- Meinzer, F.C., G. Goldstein, A.C. Franco, M. Bustamante, E. Iglar, P. Jackson, and P.W. Rundel. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* 13:273-282.
- Meinzer, F.C., and D.A. Grantz. 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant, Cell and Environment* 13:383-388.
- Melillo, J.M., D.A. Mc Guire, D.W. Kichlighter, B. Moore, C.J. Vorosmarty, and A.L. Schoss. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363:234-240.
- Mencuccini, M., and J. Comstock. 1999. Variability in hydraulic architecture and gas exchange of common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars under well-watered conditions: interactions with

- leaf size. *Australian Journal of Plant Physiology* 26:115-124.
- Panshin, A.J., and C. De Zeeuw. 1980. *Textbook of Wood Technology*, 4th edition. McGraw-Hill, New York.
- Poorter H., and M.-L. Navas. 2003. Plant growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups. *New Phytology* 157: 175-98.
- Poorter, H., Y. van Berkel, B. Baxter, J. den Hertog, P. Dijkstra, R.M. Gifford, K.L. Griffin, C. Roumet, J. Roy, and S.C. Wong. 1997. The effect of elevated CO₂ on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C₃ species. *Plant, Cell and Environment* 20:472-82.
- Radoglou, K.M. 1996. Environmental control of CO₂ assimilation rates and stomatal conductance in five oak species growing under field conditions in Greece. *Annals of Forest Science* 53:269-278.
- Raftoyannis, Y., and K. Radoglou. 2002. Physiological response of beech and sessile oak in a natural mixed stand during a dry summer. *Annals of Botany* 89:723-730.
- Samarakoon, A.B., and R.M. Gifford. 1996. Water Use and Growth of Cotton in Response to Elevated CO₂ in Wet and Drying Soil. *Australian Journal of Plant Physiology* 23:63-74.
- Sardans, J., J. Peñuelas, and M. Estiarte. 2008. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland. *Applied Soil Ecology* 39:223-35.
- Schaer, C., P.L. Vidale, D. Luthi, C. Frei, C. Haberli, M.A. Liniger, and C. Appenzeller. 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427:332-336.
- Seneviratne, S.I., D. Luthi, M. Litschi, and C. Schaer. 2006. Land-atmosphere coupling and climate change. *Nature* 443:205-209.
- Sperry, J.S., and W.T. Pockman. 1993. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment* 16:279-287.
- Turner, N.C., and G.J. Burch. 1981. The role of water in plants. Pages 73-126 in I. D. Teare, and M.M. Peer, editors. *Crop-water relations*. Wiley Interscience, New York.
- Tyree, M.T., and F.W. Ewers. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119:345-360.
- Van Meeteren, M.J.M., A. Tietema, E.E. van Loon, and J.M. Verstraten. 2008. Microbial dynamics and litter decomposition under a changed climate in a Dutch heathland. *Applied Soil Ecology* 38: 119-127.
- Van Straalen, N.M., and D. Roelofs. 2006. *An introduction to ecological genomics*. Oxford University Press, Oxford.
- Waring, R.H., and S.W. Running. 1998. *Forest Ecosystems. Analysis at multiple scales*. Academic Press, San Diego.
- Zimmermann, M.H., and A.A. Jeje. 1981. Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. *Canadian Journal of Botany* 59: 1882-1892.