

Informes

Manrique, E. 2003. Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz. *Ecosistemas* 2003/1 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/031/informe4.htm>)

Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz para la fotosíntesis.

Esteban Manrique Reol. Centro de Ciencias Medioambientales. CSIC. Serrano nº 115 Dpto, 28006 Madrid.

La luz representa uno de los factores más heterogéneos, espacial y temporalmente, de entre los que afectan a las plantas. La luz, por su naturaleza energética, representa además un factor de riesgo añadido en las plantas que la requieren para el proceso fotosintético. Mientras mantienen unos pigmentos como principales responsables de la absorción energética (clorofilas) también han desarrollado otros mecanismos en los que se ven involucrados pigmentos accesorios para disipar de forma no dañina el exceso de energía absorbida en caso necesario. La acción individual o conjunta de diferentes factores de estrés ambiental unidos a la acción de la luz solar pueden poner a prueba la capacidad de resistencia y adaptación de las plantas a un medio determinado. No obstante las especies vegetales no responden de una forma homogénea aun ocupando el mismo espacio y estando sometidas al mismo estrés. Es precisamente esta heterogeneidad del comportamiento ecológico de las plantas sometidas a estrés el que puede tener un importantísimo significado en la descripción de la complejidad funcional de los ecosistemas mediterráneos e incluso ayudar a entender los cambios futuros.

Se podría asegurar sin miedo a equivocarse que los pigmentos fotosintéticos son la base de la vida sobre el planeta Tierra. Son las sustancias capaces de captar energía lumínica y de transformarla en energía química mediante la fotosíntesis. Pero la captación de energía para la función fotosintética no es la única función de los pigmentos fotosintéticos en las plantas. La gran variedad de sustancias que responden al concepto de pigmentos se diferencia en su biogénesis y en su composición y estructura molecular, diferencias que son la causa de sus distintas propiedades. Los diferentes tipos de clorofilas, por ejemplo, que se dan en los distintos organismos fotosintéticos presentan pequeñas diferencias que marcaron ya desde su aparición su adaptabilidad para aprovechar la energía lumínica en ambientes muy diferenciados.

Los pigmentos primarios, son los que tienen como finalidad principal la captación de la energía lumínica. Hay dos tipos según se trate de organismos fotosintéticos procariontes o eucariontes (bacterioclorofila *a* y clorofila *a* respectivamente) y además están acompañados de otros pigmentos accesorios, cuya función es por una parte ampliar el espectro de absorción de los pigmentos primarios y por otra de servirles como sistemas de protección frente a la luz excesiva. Es esta última propiedad y de su importancia ecológica sobre la que se va a tratar en este artículo.

La luz sobre la biosfera

La biosfera recibe radiación solar comprendida entre los 290 nm y los 3000 nm de longitud de onda (**Figura 1**), pero básicamente la mayor proporción de la energía (45%) está concentrada entre los 380 nm y los 710 nm, que constituye el rango de absorción de las clorofilas y los pigmentos accesorios (Larcher, 1995). Pero la incidencia de la radiación lumínica sobre los organismos vivos no es ni con mucho homogénea ni en su calidad ni en su intensidad. Ésta depende en primer lugar de la latitud, de la altitud, del tipo de ambiente (agua, atmósfera) y de su claridad o transparencia.

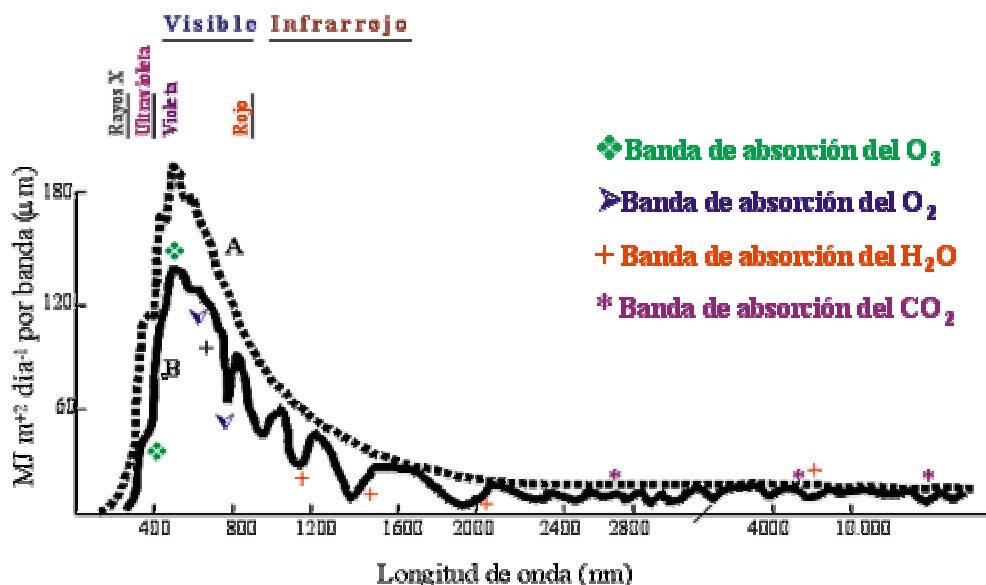


Figura 1. Radiación solar medida por encima de la atmósfera (A) y a nivel de la superficie del suelo (B). La energía está en megajulios por día. Las diferentes marcas señalan las bandas de absorción del ozono (O₃), el oxígeno (O₂), el agua (H₂O) y el dióxido de carbono (CO₂)

De entre todos los factores ambientales que afectan a las plantas quizá sea la luz el que presenta la mayor heterogeneidad espaciotemporal. En una formación vegetal más o menos densa las hojas se superponen en niveles o capas sombreándose unas a otras. La luz es rápidamente absorbida por las primeras capas de hojas y lo que consigue penetrar hasta las capas más bajas (1 a 2% de la luz incidente) es una luz no sólo progresivamente menos intensa, sino empobrecida en aquellas longitudes de onda que ya han sido absorbidas más arriba o, según se mire, enriquecida en las longitudes de onda transmitidas a través del dosel. Esta desigual distribución en la luz que llega a las distintas partes de las plantas tiene unas consecuencias directas en la composición pigmentaria de las mismas. Dicho de otro modo, en un día soleado podríamos asumir que todas las hojas de la planta están recibiendo un exceso de energía lumínica cuando la realidad es diametralmente distinta, tanto para las diferentes partes de la planta como entre plantas entre sí. Además en el curso de un día a medida que cambia el ángulo de incidencia solar, las hojas que están siendo soleadas en un momento dado pueden dejar de estarlo momentos después y viceversa. En resumen podríamos decir que a largo plazo la respuesta de una planta a la luz es la resultante de integrar las respuestas parciales de cada uno de sus elementos (hojas, ramas, etc.).

Tabla 1. Pigmentos fotosintéticos más importantes en los diferentes grupos de organismos con indicación de la banda de absorción de luz.

Organismo	Pigmento primario	Pigmento(s) accesorio(s)	Longitud de onda absorbida (nm)
<i>Procariontas</i>			
Bacterias purpúreas	bchl a	bchl a bchl b	Azul-violeta a rojo 470 – 750 nm Azul-violeta a rojo 470 – 1020 nm
Bacterias verdes sulfúreas	bchl a	Bchl c	Azul a rojo 470 – 750 nm
Cianobacterias	chl a	Ficocianina Ficoeritrina Aloficocianina	Violeta-azul a naranja-rojo 415 – 670 Naranja 630 Verde 570 Rojo 650
<i>Eucariotas</i>			
Algas rojas	chl a	Ficocianina Ficoeritrina Aloficocianina	Violeta-azul a naranja-rojo 415 – 670 Naranja 630 Verde 570 Rojo 650
Algas marrones	chl a	chl c	Violeta-azul a rojo
Algas verdes, musgos y plantas vasculares	chl a	chl b Carotenos α y β Xantofilas	Violeta-azul a naranja-rojo 454 – 670 Azul-verde 450

Adaptado de D. W. Lawlor, 1993. Photosynthesis. 2nd Edition. Longman Scientific and Technical. UK.

Para sobrellevar estos cambios lumínicos que a nivel de hoja puede representar diferencias de hasta uno o dos órdenes de magnitud, las plantas han desarrollado mecanismos que las permite adaptarse o aclimatarse, según los casos. Para entender los mecanismos por los que las plantas pueden adaptarse a estos cambios es necesario recordar algunos hechos importantes de la fisiología de la fotosíntesis y los elementos clave en la captación de luz.

Captación de luz en las hojas

Los pigmentos clorofílicos son con toda seguridad el pigmento biológico más abundante en la tierra y debe su color verde a su capacidad de absorber las fracciones roja y azul de la luz solar, transmitiendo los demás colores cuya mezcla apreciamos en diversos tonos de verde. Las hojas pueden llegar a contener hasta 1 g de clorofila m^{-2} , aunque esta concentración es muy variable entre especies y sobre todo depende, entre otros factores, del estado nutricional, la edad o la historia lumínica previa de la planta.

En las plantas vasculares las moléculas de clorofila están organizadas en estructuras captadoras de luz, denominados complejos antena, constituidos por pigmentos unidos a proteínas y que a su vez están conectados con sendos fotosistemas (PS I y PS II) a través de un centro de reacción y que contienen los aceptores y transportadores de electrones necesarios para llevar los electrones excitados por los fotones absorbidos hasta sus finales aceptores, las moléculas de NADP oxidado que pasarán a NADPH reducido.

Para una hoja en la que se mantenga constante la cantidad de clorofila la producción de electrones excitados sería en principio proporcional a la luz que recibe. Pero si lo que medimos es fotosíntesis, incorporación de CO_2 , observamos que ésta incrementa linealmente con la radiación incidente sólo hasta un punto a partir del cual la hoja ya no incorpora más CO_2 por mucho que se incremente la luz disponible. Esto es por que bajo condiciones naturales la fotosíntesis está influenciada a y menudo limitada por diversos factores internos y externos: concentración de CO_2 , concentración de O_2 , temperatura, circulación del aire, estado hídrico, nutrientes, desarrollo, morfología de la hoja, actividad y concentración de los aceptores de electrones y enzimas implicados, resistencia de la hoja a la entrada de gases, etc. De entre todos ellos el factor limitante es aquél que en cada momento esté en menor cantidad, proporción o actividad. La consecuencia final es que una gran proporción de la energía absorbida por las clorofilas no puede ser transferida al sistema fotoquímico y se debe disipar de forma no dañina.

Como se ha mencionado anteriormente la función primordial de la clorofila es la de absorber energía lumínica. La absorción por tanto, depende en gran medida de la concentración de clorofila y de otros pigmentos accesorios. Pero también depende obviamente de la cantidad de luz disponible y de la calidad de la misma, esto es, que contenga suficiente radiación comprendida en la banda de absorción.

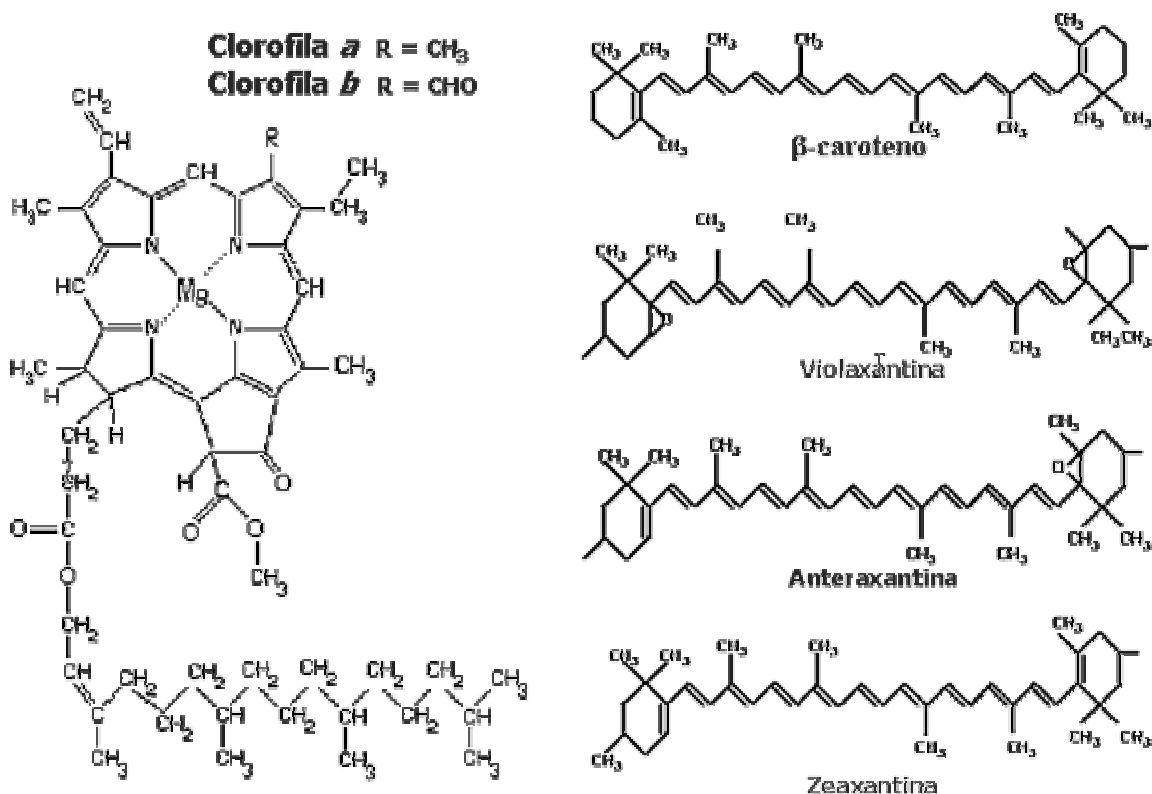


Figura 2. Estructura de la clorofila *a* y *b*, del β-caroteno y de los carotenoides que conforman el ciclo de las xantofilas.

Cuando una molécula de clorofila capta un fotón de luz, un electrón pasa de su estado basal a otro excitado, de mayor nivel energético. Este estado excitado de la clorofila es estable por muy poco tiempo (10^{-9} seg.) e inmediatamente pueden suceder una de estas tres transiciones: transferir la energía a otra molécula de clorofila y así sucesivamente hasta que se alcanza el centro de reacción del fotosistema correspondiente (PSI o PSII) y el electrón pueda ser utilizado en el proceso fotoquímico, retornar a su nivel básico emitiendo la energía en forma de calor y no emitiendo ningún tipo de fotón, o en lugar de volver a su estado básico emitir un fotón de mayor longitud de onda que la absorbida en un proceso que se conoce como fluorescencia (Lambers et al. 1998). Cualquiera de estas tres transiciones tiene como consecuencia la disipación de la energía absorbida. La mayor parte de la fluorescencia que es emitida por la clorofila proviene de la clorofila *a* del PSII. La cantidad de fluorescencia emitida es una forma de medida de la eficiencia de la transferencia de los electrones; ésta incrementa si la transferencia o el proceso fotoquímico está limitado por algún factor o en condiciones de luz excesiva, produciéndose una sobrecarga de electrones excitados cuyo destino puede ser muy dañino para la propia célula.

Disipación de la energía absorbida en exceso

Cuando no todos los fotones absorbidos por las clorofilas pueden ser utilizados en el proceso fotoquímico la planta pone en marcha una serie de mecanismos para disipar dicho exceso de energía y

evitar así que sean dañados las membranas fotosintéticas y la propia clorofila, resultando en un blanqueamiento de la hoja con la consecuente reducción o pérdida de la capacidad fotosintética.

Por lo general y en condiciones normales las plantas están bien adaptadas a los cambios de luz diurnos, estacionales y momentáneos, siempre y cuando la heterogeneidad que representa este tipo de comportamiento lumínico no lo sea tanto como para no mostrar una cierta pauta más o menos predecible a largo plazo. Esto que en principio puede representar un reto continuo para las plantas puede llegar a suponer en ciertas circunstancias, cuando los cambios lumínicos se suman a la acción de otros factores ambientales negativos como muy bajas o muy altas temperaturas ocasionales, sequías prolongadas o deficiencia de nutrientes, un punto de inflexión que puede llegar a poner a prueba todos los mecanismos de defensa e incluso acabar con la vida del vegetal si la acción del factor se prolonga durante tiempo suficiente.

Los carotenoides, denominación con la que se reúnen a los carotenos y las xantofilas, son derivados tetraterpénicos que presentan dobles enlaces conjugados y un anillo ciclohexano sustituido insaturado en cada extremo de la cadena lineal. Son sustancias solubles en solventes orgánicos, de color anaranjado con un máximo de absorción a 530 nm. Estos compuesto presentan en las plantas una función doble, como pigmentos accesorios en la captación de energía lumínica y como moléculas capaces de disipar la energía de excitación excedente en forma de calor evitando daños importantes. Mientras que como transductores de energía hacia los centros de reacción no son muy eficientes (30 % - 40 % de eficiencia) como disipadores de la energía absorbida en exceso por la clorofila son altamente eficientes.

El caroteno más importante en las plantas es el β -caroteno y la luteína es la principal xantofila, pero hay además otras xantofilas que aun no estando en tan alta concentración como los anteriores juegan un papel decisivo en la disipación de la energía excedente: violaxantina, anteraxantina y zeaxantina.

Como ya se ha mencionado anteriormente la función más importante de los carotenos en las plantas vasculares no es precisamente la de actuar como pigmento accesorio sino en la disipación de la energía en exceso y en la detoxificación de las formas reactivas del oxígeno que se forman durante la fotosíntesis.

En presencia de luz el oxígeno reacciona con la clorofila excitada originándose un singlete de oxígeno que es muy reactivo pudiendo oxidar las clorofilas (blanqueamiento), los ácidos grasos poliinsaturados que forman peróxidos y otros compuestos. En presencia de luz en exceso el oxígeno se hace tóxico y la fotosíntesis autodestructiva. Los carotenoides disipan el radical peróxido y también la clorofila excitada adquiriendo el estado triplete que a su vez se disipa desprendiendo calor que cede al medio. (Figuras 3 y 4).

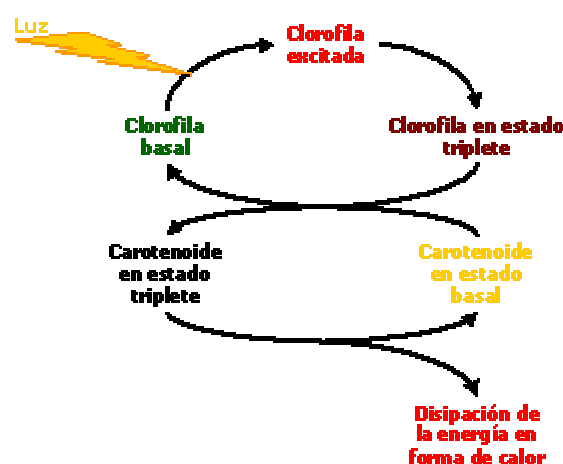


Figura 3.

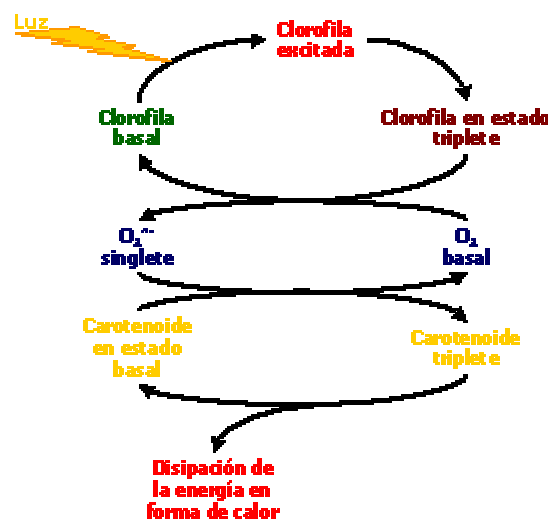


Figura 4.

Fotoprotección y el ciclo de las xantofilas

Las plantas que están aclimatadas a altas intensidades lumínicas consiguen disipar el exceso de energía absorbida a través de las reacciones que tienen lugar en un grupo muy particular de carotenoides.

Durante el proceso fotoquímico el transporte de electrones en los portadores de la membrana tilacoidal conlleva el bombeo de protones desde el estroma cloroplástico al lumen tilacoidal donde se acumulan. Esta acumulación implica una bajada del pH en el interior del lumen hecho que dispara la activación de la enzima violaxantin deepoxidasa, localizada en la cara interna de los sacos tilacoidales (**Figura 5**). Esta enzima es la encargada de transformar el diepóxido violaxantina (V) en zeaxantina (Z) deepoxidada a través del intermediario monoepoxidado anteraxantina (A). En cada paso la violaxantina pierde uno de los dos grupos epoxi que posee en cada uno sus anillos. Esto implica un alargamiento del sistema de dobles enlaces conjugados pasando de 9 en violaxantina a 10 en anteraxantina y 11 en zeaxantina. La zeaxantina es capaz de recibir la energía directamente de la clorofila excitada disipándola posteriormente en forma de calor, sin emisión de radiación. El proceso se invierte cuando la luz desaparece o se va haciendo progresivamente menos intensa, cerrándose el ciclo. La disipación de la energía debida a la zeaxantina puede seguirse mediante la medición de la fluorescencia de la clorofila *a*, ya que la emisión de fluorescencia se reduce proporcionalmente a la capacidad disipadora de la zeaxantina.

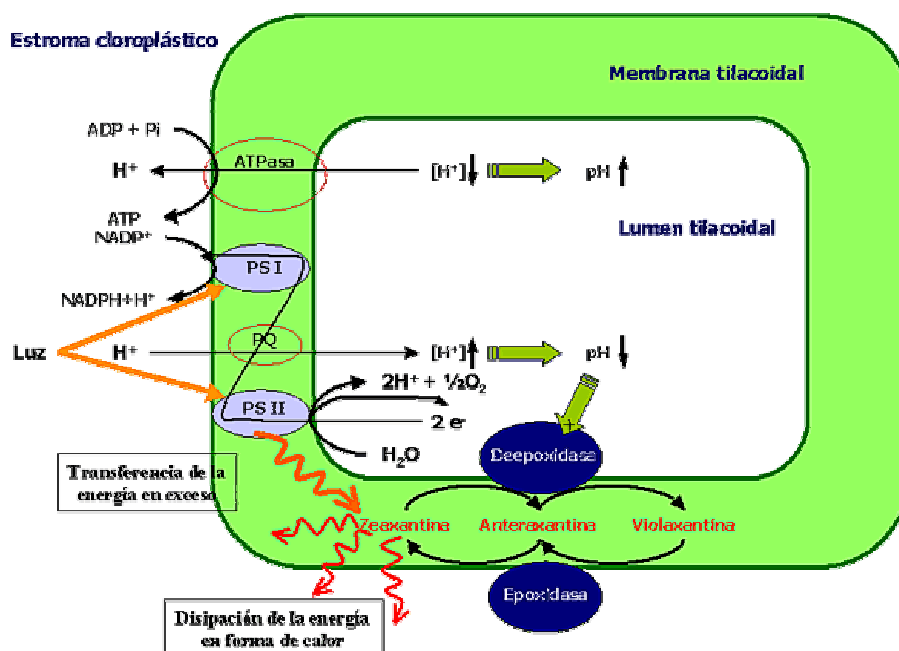


Figura 5. Representación esquemática de las relaciones entre el transporte de electrones promovido por la luz, la acumulación de protones en el lumen cloroplástico, la síntesis de ATP y la activación de la enzima deepoxidasa de la violaxantina debido a la reducción del pH del lumen tilacoidal, acumulando zeaxantina. Ésta es la encargada de disipar el exceso de energía directamente de la clorofila sobreexcitada del PS II disipándola en forma de calor. Tanto la salida de protones a través de la ATPasa de membrana como la disminución de la acumulación de protones por reducción de la intensidad lumínica promueven un incremento del pH intratilacoidal con la consecuente reducción en la actividad del enzima deepoxidasa, actuando más activamente la epoxidasa y volviéndose a acumular violaxantina que no tiene capacidad disipadora.

Variaciones diurnas en los componentes del ciclo de las xantofilas

A medida que incrementa la cantidad de radiación solar que llega a las hojas a lo largo de un ciclo diurno tiene lugar una conversión progresiva de violaxantina en zeaxantina con un incremento por tanto de la concentración relativa de las formas deepoxidadas del ciclo de las xantofilas, frente a las más epoxidadas. Esto es, hay un incremento paulatino del estado de deepoxidación (DPS) del ciclo de las xantofilas. Este incremento en el DPS se correlaciona con la disminución de la eficiencia fotoquímica del PS II medida mediante fluorescencia de la clorofila *a*. (Figura 6).

Los cambios descritos anteriormente tienen lugar hasta un punto que coincide con el máximo de recepción de luz solar a medio día. A partir de este momento en el que la luz incidente empieza a descender tanto el estado de deepoxidación del ciclo como la eficiencia fotoquímica inician su recuperación hacia los valores de la noche precedente. Estos cambios se repiten día tras día en un proceso cíclico siempre y cuando no concurren factores ambientales o bióticos que interfieran con el proceso normal de recuperación. Factores como temperaturas nocturnas o diurnas más bajas de lo normal o una sequía prolongada pueden reducir la capacidad de recuperación del DPS, permaneciendo un remanente de poder disipante durante la noche que impide que el sistema alcance una eficiencia fotoquímica equiparable en días sucesivos.

Este proceso no tiene lugar en todas las hojas de la planta al mismo tiempo, sino que se sucede de una forma gradual según la orientación de las mismas y a medida que las va llegando la luz. Aquellas hojas expuestas al este, sobre todo si la planta es voluminosa (un árbol o un gran arbusto) son las primeras en responder a la incidencia de la luz, mientras que las expuestas a poniente no pondrán en marcha su mecanismo fotoprotector hasta el atardecer, cuando ya las anteriores presentan signos de recuperación. Esto permite a la planta actuar siempre bajo las mejores condiciones aprovechando al máximo la energía en cada momento con el menor riesgo posible.

Significado ecológico del ciclo de las xantofilas

El exceso de luz en las plantas ataca directamente a los centros de reacción del fotosistema II. La acumulación de energía de excitación que no puede ser eficientemente canalizada hacia la ruta fotoquímica provoca la rápida destrucción de una de las

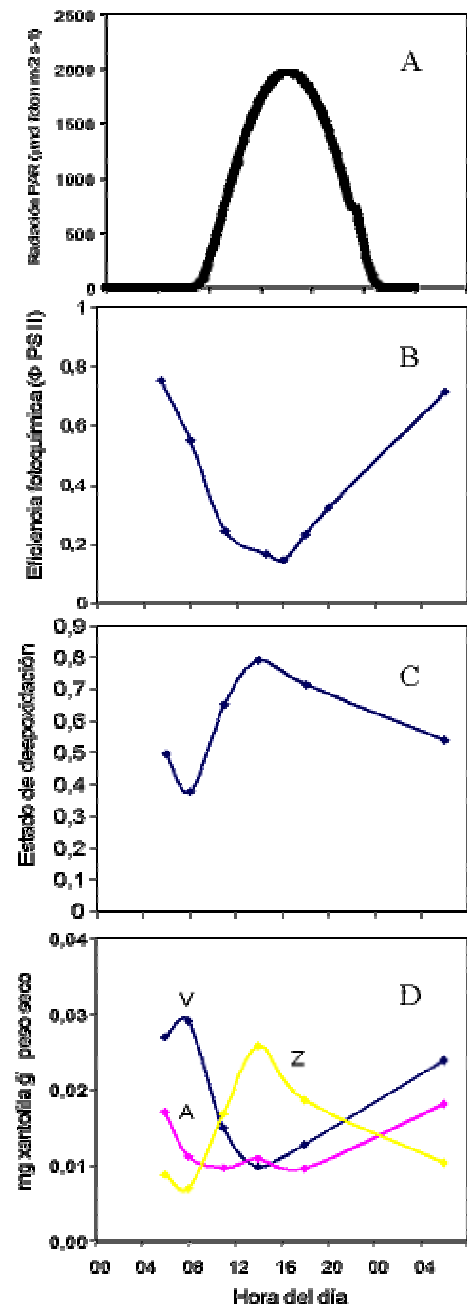


Figura 6. Evolución de la radiación fotosintéticamente activa (PAR $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) incidente en un espartal de Almería (A); de la eficiencia fotoquímica del PS II ($\Phi_{\text{PS II}}$) en las hojas de esparto medida mediante la fluorescencia de la clorofila *a* (B); del estado de deepoxidación (DPS) de las xantofilas del ciclo (Z+A/V+A+Z) (C); y de la concentración de cada una de las xantofilas (mg g^{-1} de peso seco de hoja) del ciclo (D) a lo largo de un día despejado.

subunidades proteicas del PS II, la denominada proteína D1. En ese momento se interrumpe el transporte electrónico y disminuye la eficiencia del PS II. Es lo que se conoce como fotoinactivación del PS II. Esta proteína D1 es rápidamente sintetizada "de novo" y reemplazada en los fotosistemas. Pero cuando la tasa de destrucción de D1 supera la de síntesis y reparación se acumulan fotosistemas inactivos, incrementa la carga energética del sistema que no puede ser transferida y los diferentes componentes moleculares del entorno pueden resultar irreversiblemente dañados. De ahí la importancia del ciclo de las xantofilas anteriormente comentado en la función de disipar inocuamente el exceso de energía que se pueda producir.

El ciclo de las xantofilas es un proceso flexible que responde no sólo a las condiciones lumínicas (fluctuaciones diurnas, insolaciones puntuales o transiciones sol-sombra) sino también a otros factores ambientales como las temperaturas extremas, el déficit hídrico o la disponibilidad de nutrientes (Demmig-Adams et al. 1996). En el medio natural, las plantas suelen estar sometidas a la acción de estos y otros factores ambientales que modulan su respuesta de forma conjunta. Pero además las diferentes especies que conviven en el ecosistema responden de forma muy diferente a las fluctuaciones del medio y a las influencias de otros organismos. Estas diferencias fisiológicas entre especies son las que contribuyen de forma definitiva a las diferencias funcionales entre ecosistemas.

En las regiones de clima mediterráneo las diferentes especies se enfrentan de formas distintas a la falta de agua estival y adoptan estrategias fisiológicas (cierre de estomas), además de otras morfo-anatómicas (enrollamiento foliar, cambios en la reflexión, paraheliotropismo, etc., ver Long et al. 1994) o bioquímicas (reacción de Mehler, el ciclo Asada-Halliwell, la fotorespiración, etc., ver Smirnoff 1993), muy dispares para poder sobrellevar a la vez la elevada radiación solar que reciben durante el día. Entre las adaptaciones bioquímicas destaca el mecanismo de disipación inocua de la energía de excitación en exceso en forma de calor promovido por la función del ciclo de las xantofilas (Demmig-Adams and Adams 1992, Long et al. 1994, Verhoeven et al. 1997).

La función del ciclo de las xantofilas no sólo es común a todas las plantas en las que se han encontrado sus componentes sino que se mantiene funcional durante todo el año, especialmente durante los días soleados del período de mayor demanda hídrica, el verano. Durante este periodo tanto la concentración total de los componentes del ciclo como su estado de deepoxidación presentan sus valores más altos. Esto es, las plantas durante el verano es cuando requieren un mayor potencial fotoprotector. A esto se une el hecho de que también durante el periodo estival las plantas presentan la mínima concentración de clorofila, de esta forma reducen la sobreexcitación y maximizan la función del ciclo de las xantofilas (Kyparisis et al. 2000).

Las diferentes formas de tolerar la sequía estival en las plantas mediterráneas que comparten hábitat ha llevado a clasificarlas en dos tipos: plantas evitadoras y plantas tolerantes de la sequía (Kramer 1983, Jones 1992). Las plantas que utilizan el mecanismo evitador previenen el daño por déficit hídrico mediante un rápido cierre de estomas evitando cambios en el potencial hídrico de la planta pero limitando la asimilación de carbono. Por el contrario las plantas que utilizan el mecanismo tolerante aunque reducen la pérdida de agua mantienen cierta asimilación de carbono y su potencial hídrico se reduce durante las horas de luz aunque se recupera por la noche. Ejemplos de especies representantes de estos dos mecanismos son *Pinus halepensis* y *Quercus ilex* ssp. *ballota*, *Q. Coccifera* y *Juniperus phoenicea*. Mientras la primera se comporta como una planta evitadora de la sequía, cerrando estomas y manteniendo un potencial hídrico constante, el resto presentan un comportamiento tolerante manteniendo un intercambio gaseoso en los estomas y reduciendo por tanto su potencial hídrico al mediodía como consecuencia de la transpiración. Pero en el pino, el bloqueo de la entrada de CO₂ en las acículas no implica una mayor disipación del exceso de energía a través del ciclo de las xantofilas como

en las otras especies, aunque tampoco muestra una mayor fotoinactivación del fotosistema II. Por el contrario, tanto una como otras presentan concentraciones del ciclo VAZ similares y el mismo nivel de deepoxidación. Además, a pesar de las diferencias en asimilación de las tres especies tolerantes a la sequía todas presentan una caída importante en la eficiencia fotoquímica al mediodía, debida a la acumulación de las formas deexoxidadas del ciclo de las xantofilas (Martínez-Ferri et al. 2000).

En estudios hechos con esparto (*Stipa tenacissima* L.) en la provincia de Almería (Balaguer et al., 2002), donde por causas climáticas esta especie está sometida a un déficit hídrico importante durante el verano, con una altísima radiación solar y altas temperaturas ambientales, se ha visto que ésta planta suprime por completo la asimilación de CO₂, viéndose reducida la eficiencia fotoquímica máxima en un 72% (Fv/Fm, medida antes del amanecer). Esta reducción está ligada a la retención de altos niveles de las formas deexoxidadas del ciclo de las xantofilas. A su vez, estas plantas reducen en verano su concentración clorofila en las hojas hasta un 60% en relación a los valores de primavera u otoño para minimizar la absorción de luz en estas condiciones. No obstante las hojas recuperan totalmente su eficiencia fotoquímica, concentración de xantofilas y clorofila volviendo a ser equiparables a las de primavera tras las primeras lluvias otoñales.

Bibliografía

Balaguer, L., F.I. Pugnaire, E. Martínez, C. Armas, F. Valladares and E. Manrique. 2002. Ecophysiological significance of chlorophyll loss and reduced photochemical efficiency under extreme aridity in *Stipa tenacissima* L. *Plant and Soil* 240:343-352.

Demmig-Adams, B. and W.W. Adams, III. 1992. Photochemical and other responses of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43:599-626.

Jones, H.G. 1992. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, 428 p.

Kramer, P.J. 1983. *Water relations on plants*. Academic Press, New York, 496 p.

Kyparisis, A., P. Drilias and Y. Manetas. 2000. Seasonal fluctuations in photoprotective (xanthophylls cycle) and photoselective (chlorophylls) capacity in eight Mediterranean plant species belonging to two different growth forms. *Aus. J. Plant Physiol.* 27:265-272.

Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer, Berlin, 506 p.

Lambers, H., F.S. Chapin III and T.L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, Berlin, 540 p.

Lawlor, D. W. 1993. *Photosynthesis*. Longman Scientific and Technical. UK.

Long, S.P., S. Humphries and P.G. Falkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45:633-662.

Martínez-Ferri, E., L. Balaguer, F. Valladares, J.M. Chico and E. Manrique. 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology* 20:131-138.

Smirnoff, N. 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist* 125:27-58.

Verhoeven, A.S., B. Demmig-Adams and W.W. Adams, III. 1997. Enhanced employment of the xanthophylls cycle and thermal energy dissipation in spinach exposed to high light and N stress. *Plant Physiol.* 113:817-824.