

**Γεώργιος Αϊβαλάκης, Γεώργιος Καραμπουρνιώτης, Γεώργιος
Λιακόπουλος**

ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΦΥΤΩΝ

**Επιμέλεια: Γ. Καραμπουρνιώτης
Κριτική Ανάγνωση: Γιάννης Μανέτας**

DRAFT

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Το βιβλίο αυτό γράφτηκε για να καλύψει τις ανάγκες του μαθήματος Φυσιολογίας Φυτών που διδάσκεται στα ΑΕΙ και ΑΤΕΙ της χώρας μας με τους εξής κύριους στόχους: να περιλαμβάνει όλα τα νέα δεδομένα, και ταυτόχρονα να είναι συνοπτικό και κατανοητό.

Η ανάγνωση αυτού του βιβλίου μπορεί να γίνει με τρεις τρόπους: α) Από την αρχή έως το τέλος χωρίς διακοπή της ροής (αγνοώντας τις παραπομπές προς άλλα σημεία του βιβλίου) ώστε να αποκτηθεί από τον αναγνώστη η στοιχειώδης αντίληψη του γνωστικού αντικειμένου, β) λαμβάνοντας επιπλέον υπόψη τους διευκρινιστικούς-ανακεφαλαιωτικούς ορισμούς οι οποίοι βρίσκονται διάσπαρτοι στο κείμενο ώστε να εμπεδωθεί η γνώση των κύριων εννοιών και γ) λεπτομερώς ανά θεματική κατηγορία ανατρέχοντας κάθε φορά στις παραπομπές οι οποίες δίνονται σε διάφορα σημεία του κειμένου ώστε να γίνει μια εις βάθος κατανόηση του αντικειμένου.

Οι σελίδες με κίτρινο χρώμα αφορούν σε γνώσεις που είναι ζωτικής σημασίας προκειμένου ο αναγνώστης να κατανοήσει το κείμενο που ακολουθεί. Οι γνώσεις αυτές παρατίθενται υπό τη μορφή ερωτοαπαντήσεων, ώστε να είναι περισσότερο κατανοητές.

Οι σελίδες με μπλε χρώμα αφορούν σε εφαρμογές που σχετίζονται με τις γνώσεις που αποκτήθηκαν στο κείμενο που προηγήθηκε.

Όλες οι εικόνες και τα σχεδιαγράμματα είναι των συγγραφέων, εκτός εκείνων στα οποία αναφέρεται ο χορηγός.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1: ΕΙΣΑΓΩΓΗ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2: Φωτοσύνθεση: Ο ενεργειακός τροφοδότης της Βιόσφαιρας

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3: Η Διαπνοή: Η αναπόφευκτη συνέπεια του εποικισμού της ξηράς

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4: Η Κυτταρική αναπνοή: Ο διαχειριστής της ενέργειας και των σκελετών άνθρακα

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5: Ορισμένοι παράγοντες του περιβάλλοντος επηρεάζουν τα ισοζύγια ενέργειας, άνθρακα και νερού των φυτών

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6: Η μεταφορά νερού, ανόργανων θρεπτικών στοιχείων και φωτοσυνθετικών προϊόντων: Απαραίτητη προϋπόθεση για την ανάπτυξη ενός πολύπλοκου οργανισμού.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7: Ο εσωτερικός συντονισμός: Οι φυτορμόνες συντονίζουν τις λειτουργίες προκειμένου να ολοκληρωθεί το πολύπλοκο αναπτυξιακό πρόγραμμα

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 8: Ο εξωτερικός συντονισμός: Η αντίληψη των ερεθισμάτων και ο συντονισμός των λειτουργιών με τις συνθήκες που επικρατούν στο εξωτερικό αβιοτικό περιβάλλον

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 9: Η Άμυνα: Φροντίδα για την επιβίωση

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 10: Τα φυτά είναι περίπλοκοι οργανισμοί με στοιχειώδη (;) νοημοσύνη που αρμόζει στο στυλ της ζωής τους.

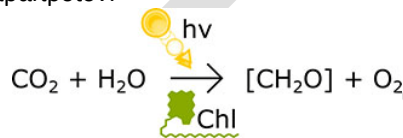
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1

ΕΙΣΑΓΩΓΗ: Οι κύριες λειτουργίες των φυτών. Η επίδραση των φωτοσυνθετικών οργανισμών στη διαμόρφωση της φυσιογνωμίας του πλανήτη

DRAFT

1.1. Το αντικείμενο της Φυσιολογίας είναι η μελέτη των λειτουργιών των φυτών: Μια σύνοψη των κύριων λειτουργιών

Η διαιώνιση ενός είδους εξαρτάται από την δυνατότητά του να ολοκληρώνει επιτυχώς το βιολογικό του κύκλο με τη δημιουργία απογόνων. Η διαδικασία αυτή απαιτεί την εξασφάλιση ενέργειας μέσω της οποίας είναι δυνατή η δημιουργία βιομάζας ώστε να πραγματοποιηθεί το αναπτυξιακό πρόγραμμα του φυτικού οργανισμού. Τα φυτά, ως φωτοαυτότροφοι οργανισμοί, εξασφαλίζουν την απαραίτητη ενέργεια μέσω μιας σημαντικότητας λειτουργίας που ονομάζεται φωτοσύνθεση. Με τη φωτοσύνθεση δίδεται η δυνατότητα σύνθεσης όλων των απαραίτητων οργανικών ενώσεων από ανόργανα συστατικά μέσω της αξιοποίησης της ενέργειας της ηλιακής ακτινοβολίας. Στα σπερματοφύτα, που αποτελούν το αντικείμενο του βιβλίου, η **οξυγονική φωτοσύνθεση**, που επιτελείται κυρίως στα φύλλα, αποτελεί την κυρίαρχη λειτουργία μέσω της οποίας η ενέργεια της φωτεινής ακτινοβολίας χρησιμοποιείται για να δεσμευτεί το CO₂ της ατμόσφαιρας και να αναχθεί ως το επίπεδο των υδατανθράκων, ενώ στη διάρκεια της διαδικασίας αυτής το νερό διασπάται και εκλύεται μοριακό οξυγόνο ως παραπροϊόν:



Το [CH₂O] στη παραπάνω εξίσωση δεν αντιπροσωπεύει μια συγκεκριμένη οργανική ένωση, αλλά μια υδατανθρακική μονάδα. Ένα μόριο εξόζης (ένα μόριο σακχάρου με έξι άτομα άνθρακα) προκύπτει με συνένωση έξι υδατανθρακικών μονάδων. Η αντίδραση είναι ισχυρά **ενδεργονική**, δηλ. απαιτεί σημαντική εισροή ενέργειας (που προσφέρεται μέσω της ηλιακής ακτινοβολίας) προκειμένου να σχηματιστεί ένα mole εξόζης.

Ωστόσο η απρόσκοπτη λειτουργία της οξυγονικής φωτοσύνθεσης (θα αναφέρεται στο εξής απλά ως φωτοσύνθεση), σύμφωνα με την παραπάνω εξίσωση, προϋποθέτει τη δέσμευση του CO₂ από την ατμόσφαιρα. Στο περιβάλλον της ξηράς η δέσμευση αυτή έχει και μια αναπόφευκτη συνέπεια: την απώλεια νερού από τα φωτοσυνθετικά όργανα με τη μορφή υδρατμών. Η λειτουργία αυτή ονομάζεται **διαπνοή** και μέσω αυτής τα φυτά της ξηράς παρουσιάζουν τεράστιες απώλειες νερού το οποίο αναπληρώνεται συνεχώς μέσω της μεταφοράς του από τη ρίζα η οποία το αντλεί από το έδαφος.

Φωτοσύνθεση (οξυγονική): Η λειτουργία μέσω της οποίας η ενέργεια της φωτεινής ακτινοβολίας χρησιμοποιείται για να δεσμευτεί το CO₂ της ατμόσφαιρας και να αναχθεί ως το επίπεδο του υδατάνθρακα, ενώ στη διάρκεια της διαδικασίας αυτής το νερό διασπάται και εκλύεται μοριακό οξυγόνο ως παραπροϊόν.

Κυτταρική αναπνοή: Η διαδικασία η οποία, μέσω της σταδιακής και ελεγχόμενης οξειδωσης οργανικών υποστρωμάτων (που στην πράξη είναι φωτοσυνθετικά προϊόντα) παρέχει την απαιτούμενη ενέργεια για τη σύνθεση νέων προϊόντων στα κύτταρα.

Διαπνοή: Η εξάτμιση νερού από τα φύλλα μέσω των στομάτων.

Αφομοίωση απαραίτητων ανόργανων στοιχείων: Η ενσωμάτωση των απαραίτητων ανόργανων στοιχείων σε οργανικές ενώσεις με σκοπό να προκύψουν νέα μόρια με ιδιαίτερα λειτουργικά χαρακτηριστικά.

Απορρόφηση θρεπτικών στοιχείων: Η μετακίνηση των θρεπτικών στοιχείων από το εξωτερικό εδαφικό περιβάλλον στο εσωτερικό του φυτού.

Μεταφορά οργανικών ενώσεων: Η μεταφορά οργανικών μορίων από τα σημεία που παράγονται στα σημεία που καταναλώνονται ή αποθηκεύονται. Συνήθως αφορά σε μεταφορά από τα αυτότροφα όργανα (δηλ. τα φύλλα) σε ετερότροφα (π.χ. ρίζα) ή από τους αποταμιευτικούς ιστούς στο υπόλοιπο φυτικό σώμα.

Άμυνα: Μια σειρά μηχανισμών που έχουν ως στόχο τη προστασία των φυτικών οργάνων από παθογόνα και εχθρούς.

Συντονισμός των λειτουργιών: Μια σειρά μηχανισμών που συντονίζουν τις ζωτικές λειτουργίες τόσο μεταξύ τους, όσο και με τις συνθήκες που επικρατούν στο εξωτερικό περιβάλλον.

Ενδεργονική χημική αντίδραση: Χημική αντίδραση η οποία για να πραγματοποιηθεί απαιτεί την προσφορά ενέργειας.

Εξεργονική χημική αντίδραση: Χημική αντίδραση η οποία όταν πραγματοποιείται εκλύει ενέργεια.

Τα φωτοσυνθετικά προϊόντα παρέχουν σκελετούς άνθρακα και εμπεριέχουν υψηλά ποσά ενέργειας ώστε μέσω αυτών να δημιουργηθεί επιπρόσθετη βιομάζα. Ωστόσο τα οργανίδια στα οποία συμβαίνει η φωτοσύνθεση, οι χλωροπλάστες, δεν διαθέτουν τον κατάλληλο εξοπλισμό ώστε να συνθέσουν το τεράστιο φάσμα οργανικών ενώσεων η σύνθεση των οποίων απαιτείται για τις κυτταρικές λειτουργίες. Αλλωστε δεν μπορούν να φωτοσυνθέσουν κατά τη διάρκεια της νύκτας. Για τους λόγους αυτούς τα φωτοσυνθετικά προϊόντα εισέρχονται ως υποστρώματα στην **κυτταρική αναπνοή**, διαδικασία που επιτελείται στο κυτταρόπλασμα και στα μιτοχόνδρια. Τα υποστρώματα οξειδώνονται σταδιακά και ελεγχόμενα ενώ ανακτάται η ενέργεια που είχε αποκτηθεί μέσω της φωτοσύνθεσης και χρησιμοποιείται για τη σύνθεση νέων προϊόντων. Κατά τη διάρκεια της **εξεργονικής** αυτής διαδικασίας καταναλώνεται O_2 και παράγονται, ως υποπροϊόντα, CO_2 και H_2O .

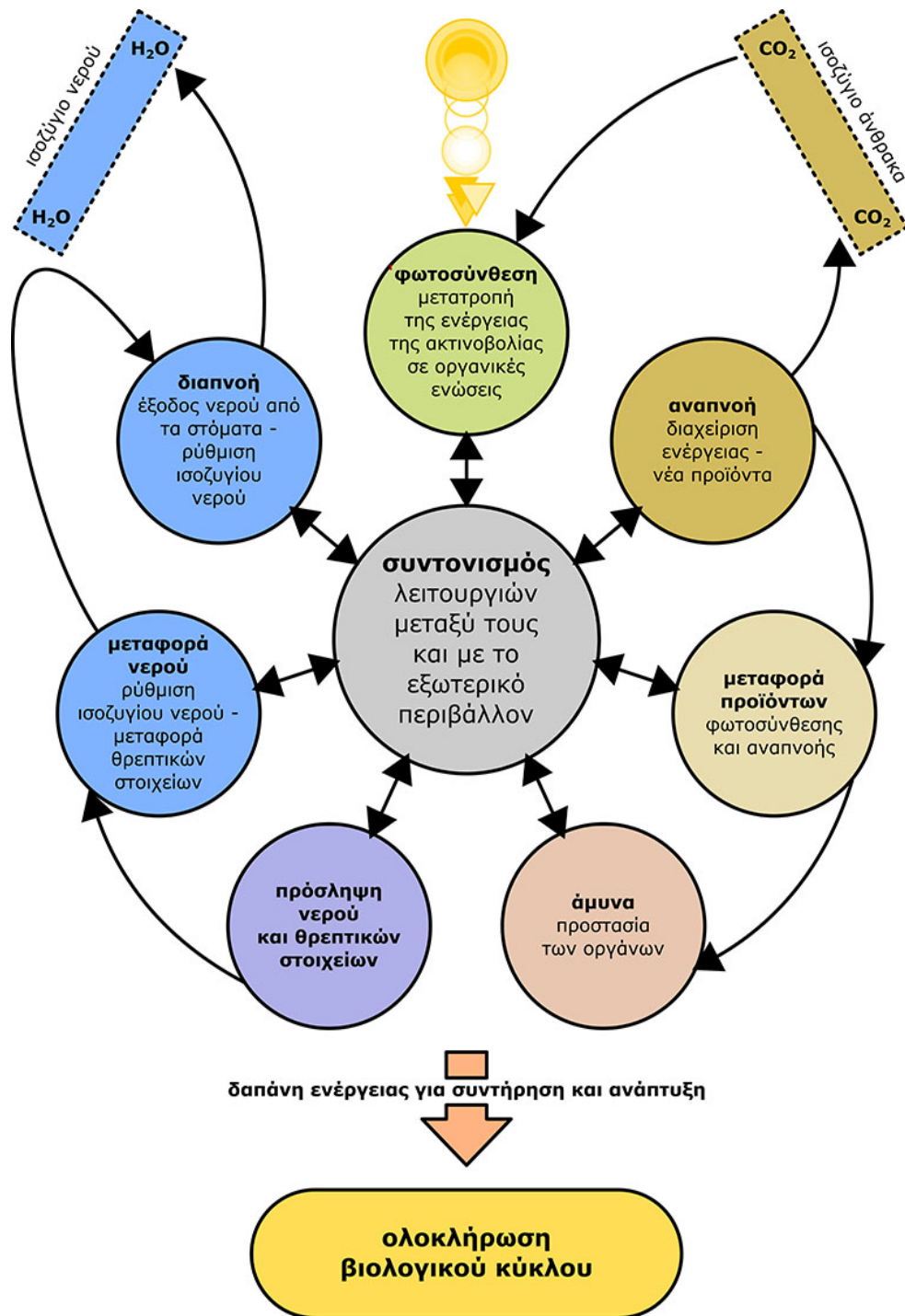


Στενά συνδεδεμένη με τις παραπάνω τρεις λειτουργίες είναι και η **απορρόφηση** και η **αφομοίωση των απαραίτητων ανόργανων στοιχείων** τα οποία προέρχονται από το έδαφος. Τα στοιχεία αυτά είναι απαραίτητα για τη βιοσύνθεση οργανικών μορίων με ιδιαίτερα λειτουργικά χαρακτηριστικά, όπως π.χ. το Mg για τη βιοσύνθεση της χλωροφύλλης, το N για τη βιοσύνθεση πρωτεϊνών, κ.λπ. Η απορρόφηση των στοιχείων αυτών από το έδαφος μέσω της ρίζας, η αφομοίωσή τους και η μεταφορά τους απαιτεί ενέργεια η οποία παρέχεται συνήθως μέσω της κυτταρικής αναπνοής (αλλά και της φωτοσύνθεσης). Τα στοιχεία αυτά βρίσκονται με τη μορφή διαλυμένων αλάτων μέσα στο νερό το οποίο απορροφάται από τη ρίζα για την αναπλήρωση των διαπνευστικών απωλειών, επομένως η μεταφορά τους από τη ρίζα είναι συνδεδεμένη και με τη λειτουργία της διαπνοής. Με τη συνδυασμένη δράση των τεσσάρων αυτών λειτουργιών τα φυτά είναι ικανά να βιοσυνθέσουν το σύνολο των ζωτικής σημασίας οργανικών ενώσεων. Με τη στοχευμένη **μεταφορά των ενώσεων** αυτών και του νερού σε όλο το φυτικό σώμα αυξάνουν τη βιομάζα τους, παράγουν νέα όργανα και μπορούν μέσω της αναπαραγωγικής προσπάθειας να ολοκληρώσουν το βιολογικό τους κύκλο παράγοντας νέους απογόνους. Συνεπώς έχει επιτευχθεί ο αρχικός στόχος, δηλ. η διαιώνιση του είδους. Η επιτυχής ολοκλήρωση της αναπαραγωγικής προσπάθειας προϋποθέτει:

A) τη συμβολή δύο ακόμα ζωτικών λειτουργιών, της **άμυνας** και του **συντονισμού των λειτουργιών**. Μέσω των αμυντικών μηχανισμών τα φυτικά όργανα προστατεύονται αποτελεσματικά έναντι των παθογόνων και των φυτοφάγων. Απαραίτητος είναι επίσης ο συντονισμός των λειτουργιών, τόσο μεταξύ τους (εσωτερικός συντονισμός) όσο και με τις συνθήκες που επικρατούν στο εξωτερικό περιβάλλον (εξωτερικός συντονισμός). Ο εσωτερικός συντονισμός επιτελείται κυρίως μέσω των φυτορμονών, εξειδικευμένων χημικών σημάτων τα οποία ανταλλάσσονται μεταξύ διαφορετικών ιστών ή οργάνων. Ο εξωτερικός συντονισμός επιτυγχάνεται μέσω κατάλληλων αισθητήρων, κυρίως πρωτεϊνών, που αντιλαμβάνονται τα εξωτερικά ερεθίσματα και δίδουν τις κατάλληλες εντολές ώστε οι λειτουργίες να εναρμονιστούν με τις εξωτερικές συνθήκες.

B) Τα ισοζύγια άνθρακα και ενέργειας να είναι θετικά (ώστε να αυξάνει τη βιομάζα του) και το ισοζύγιο νερού ισορροπημένο (ώστε να μην αφυδατωθεί).

Η **Εικόνα 1.1** παρουσιάζει διαγραμματικά μια σύνοψη των ζωτικών λειτουργιών ενός αγγειόσπερμου.



Εικόνα 1.1. Οι κύριες λειτουργίες ενός αγγειόσπερμου και τα ισοζύγια νερού (διαθέσιμο νερό/νερό που χάνεται) και άνθρακα (άνθρακας που αφομοιώνεται / άνθρακας που χάνεται). Το ισοζύγιο ενέργειας αφορά την ενέργεια που αποκτά το φυτό μέσω της απορρόφησης φωτεινής ακτινοβολίας (στο πάνω μέρος του σχήματος) / την ενέργεια που δαπανά για συντήρηση και ανάπτυξη (στο κάτω μέρος του σχήματος).

1.2. Η εμφάνιση των φωτοσυνθετικών οργανισμών άλλαξε δραματικά τη φυσιогνωμία του πλανήτη

Ο πλανήτης γη υπολογίζεται ότι έχει ηλικία 4,5 δισεκατομμυρίων ετών περίπου ενώ η ζωή εκτιμάται πως έκανε την εμφάνισή της πριν από τουλάχιστον 3,5 δισεκατομμύρια χρόνια με τη μορφή ενός

κοινού προγόνου από τον οποίο προέκυψαν όλες οι υπόλοιπες μορφές ζωής. Στη συνέχεια, μέσω της εξέλιξης, προέκυψε ένας τεράστιος αριθμός μορφών ζωής εκ των οποίων άλλες εξελίχθηκαν περαιτέρω και άλλες στην πορεία εξαφανίστηκαν. Η δημιουργία νέων μορφών ζωής ήταν το αποτέλεσμα της εμφάνισης, μέσω της εξέλιξης, νέων κληρονομήσιμων χαρακτηριστικών που βελτίωσαν την **αρμοστικότητα** (δηλαδή την αναπαραγωγική επιτυχία, και επομένως την εξάπλωση και την επιβίωσή τους). Τα βελτιωμένα χαρακτηριστικά αφορούσαν σε καίριες τροποποιήσεις τόσο της μορφής και δομής, όσο και των λειτουργιών των οργανισμών, οι οποίες σχετίζονται:

1. Με την αύξηση της πολυπλοκότητας. Κατά τη διάρκεια της εξέλιξης σημειώθηκε μια τάση μετάβασης από τις απλούστερες στις πολυπλοκότερες μορφές ζωής. Για το λόγο αυτό παρατηρείται τεράστια παραλλακτικότητα μορφών, από τα μικροσκοπικά μονοκύτταρα φύκη έως τα υπερμεγέθη δέντρα ύψους άνω των 100 m και βάρους εκατοντάδων τόνων τα οποία αποτελούνται από τρισεκατομμύρια κύτταρα. Η πολυπλοκότητα απαιτεί ανώτερο επίπεδο οργάνωσης και αυστηρό καταμερισμό ρόλων σε επιμέρους ιστούς ή όργανα. Ο επιμερισμός των ρόλων επιβάλλεται λόγω των πολυάριθμων αναγκών που καλείται να αντιμετωπίσει ο οργανισμός προκειμένου να επιβιώσει αλλά και της αύξησης του μεγέθους του οργανισμού. Εξαιρετικά κρίσιμες κρίνονται οι ανάγκες της αναπαραγωγής, της στήριξης του οργανισμού, της διατήρησης των ισοζυγίων ενέργειας, άνθρακα και νερού σε ανεκτά επίπεδα, της ανταλλαγής συστατικών και πληροφοριών με το περιβάλλον (αλλά και με άλλα κύτταρα και φυτά), και τέλος της αντιμετώπισης βιοτικών (παθογόνα, εχθροί) και αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης (αντίξοες συνθήκες περιβάλλοντος).

2. Με τις μεταβολές στον τρόπο διαβίωσης των οργανισμών ή με τις μεταβολές στις συνθήκες του πλανήτη. Οι σταδιακές κλιματικές και γεωλογικές μεταβολές της επιφάνειας του πλανήτη, πολλές από τις οποίες οφείλονταν στην ύπαρξη ζωής (βλ. παρακάτω), απαιτούσαν την **προσαρμογή** στις νέες συνθήκες και βελτίωση της αρμοστικότητας ώστε οι οργανισμοί να μπορέσουν να επιβιώσουν.

Όσον αφορά στην εξέλιξη των φυτικών οργανισμών, τρία γεγονότα μπορεί να καταγραφούν ως ορόσημα τα οποία σημάδεψαν όχι μόνο την εξελικτική τους πορεία, αλλά και τη φυσιογνωμία του ίδιου του πλανήτη (εικόνα 1.2):

1. Η εμφάνιση των πρώτων φωτοσυνθετικών οργανισμών.
2. Η εμφάνιση της οξυγονικής φωτοσύνθεσης.
3. Η αποίκιση της ξηράς από φυτικούς οργανισμούς.

Αρμοστικότητα: Η ικανότητα προσαρμογής ενός οργανισμού σε ένα περιβάλλον. Κυρίως εκτιμάται με την αναπαραγωγική του επιτυχία.

Προσαρμογή: Κατάλληλες κληρονομήσιμες τροποποιήσεις δομών ή/και λειτουργιών (απομορφισμοί) που παγιώνονται μέσω της διαδικασίας της φυσικής επιλογής επειδή συμβάλλουν στην επιβίωση του οργανισμού σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον.

Καταπόνηση: Η δυσμενής επίδραση ενός παράγοντα του περιβάλλοντος στις λειτουργίες ενός οργανισμού.

1. Η εμφάνιση των πρώτων φωτοσυνθετικών οργανισμών (3,7-4 δισεκατομμύρια χρόνια πριν).

Πρόκειται για φωτοσυνθετικά βακτήρια τα οποία αξιοποιούσαν τη φασματική περιοχή του εγγύς υπέρυθρου (αντί του ορατού) και παρήγαγαν ως παραπροϊόν της φωτοσύνθεσης θείο ή ενώσεις του θείου και όχι οξυγόνο (μη οξυγονική φωτοσύνθεση). Ως φωτοσυνθετικές χρωστικές πιθανόν χρησιμοποιούσαν μορφές βακτηριοχλωροφυλλών. Το άλμα αυτό επέτρεψε την εμφάνιση στον πλανήτη μορφών ζωής που χρησιμοποιούσαν ως πηγή ενέργειας την ηλιακή ακτινοβολία.

2. Η εμφάνιση της οξυγονικής φωτοσύνθεσης (3.4 δισεκατομμύρια χρόνια πριν).

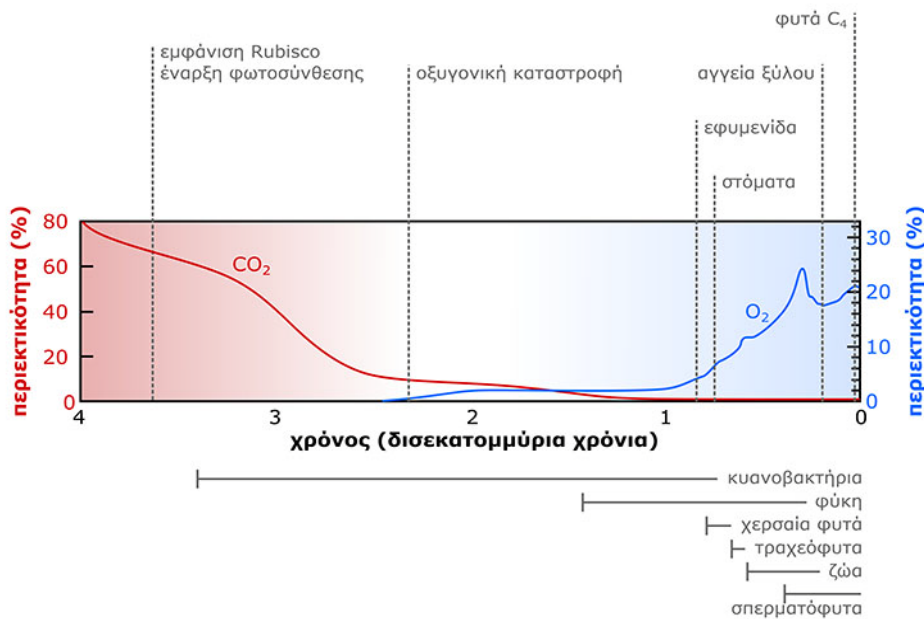
Εμφανίζονται τα κυανοβακτήρια, οι πρώτοι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί που παράγουν οξυγόνο ως παραπροϊόν. Αξιοποιούν την ορατή περιοχή του φάσματος μέσω φωτοσυνθετικών χρωστικών

(φυκομπιλινών, καρτενοειδών, χλωροφυλλών). Το άλμα αυτό έδωσε τη δυνατότητα τεράστιας εξάπλωσης των φωτοσυνθετικών οργανισμών διότι πλέον ο δότης ηλεκτρονίων στη φωτοσυνθετική αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων ήταν το νερό (πανταχού παρόν στους ωκεανούς) και όχι άλλα ανόργανα συστατικά με τοπική παρουσία. Το άλμα αυτό είχε ωστόσο δραματικές συνέπειες στις κλιματικές και γεωλογικές συνθήκες του πλανήτη. Η ατμόσφαιρα του πλανήτη (η οποία αποτελείτο από μεθάνιο, διοξείδιο του άνθρακα και άζωτο) εμπλουτίστηκε με οξυγόνο του οποίου η συγκέντρωση αρχικά ήταν περιορισμένη λόγω της δέσμευσής του από το νερό των ωκεανών και τα πετρώματα του πυθμένα, και ακολούθως από τα σιδηρούχα και ασβεστολιθικά πετρώματα της ξηράς. Στη συνέχεια, και λόγω κορεσμού των πετρωμάτων και του νερού των ωκεανών με οξυγόνο η συγκέντρωση του αερίου στην ατμόσφαιρα άρχισε να αυξάνεται, φθάνοντας σταδιακά στα σημερινά επίπεδα. Η ύπαρξη οξυγόνου στην ατμόσφαιρα του πλανήτη προκάλεσε γεωλογικές μεταβολές (οξειδωση των πετρωμάτων), και είχε δραματικές επιπτώσεις σε οργανισμούς οι οποίοι δεν ήταν εξοικειωμένοι στην ύπαρξή του. Για το λόγο αυτό η αύξηση αυτή του ατμοσφαιρικού οξυγόνου αναφέρεται ως **οξυγονική καταστροφή** ή οξυγονικό ολοκαύτωμα, διότι ήταν η αιτία της πρώτης μαζικής εξαφάνισης ειδών στον πλανήτη. Επρόκειτο για αναερόβια είδη τα οποία δεν διέθεταν τον απαραίτητο βιοχημικό εξοπλισμό ώστε να εξουδετερώσουν τις ενεργές μορφές οξυγόνου (βλ...) που προκαλούν καταστροφές στις μεμβράνες και στο γενετικό υλικό. Η εμφάνιση του οξυγόνου στην ατμόσφαιρα είχε και μια ακόμη σημαντική επίπτωση: Δημιουργήθηκε το στρώμα του όζοντος στη στρατόσφαιρα το οποίο μείωσε σημαντικά τα επίπεδα της υπεριώδους ακτινοβολίας και ήταν ένας παράγοντας που επέτρεψε τον αποικισμό της ξηράς από τους πρώτους φυτικούς οργανισμούς. Από την άλλη πλευρά η ύπαρξη οξυγόνου έδωσε ώθηση σε τροποποιήσεις του μεταβολισμού όλων σχεδόν των μορφών ζωής και είχε ως επιστέγασμα την εξάπλωση των ζωικών οργανισμών που χρησιμοποιούν το οξυγόνο ως αναπνευστικό υπόστρωμα, οπότε επήλθε ισορροπία. Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα, που πήρε πλέον μεγάλες διαστάσεις, είχε και μια ακόμη συνέπεια, την δραματική μείωση των επιπέδων του CO₂ της ατμόσφαιρας. Η μείωση αυτή προκάλεσε προβλήματα και στο φωτοσυνθετικό μεταβολισμό των ίδιων των φυτών με συνέπεια να εμφανιστούν βιοχημικοί μηχανισμοί που αντιμετώπισαν τα προβλήματα αυτά περισσότερο αποτελεσματικά (π.χ. C₄ φυτά, βλ....)

Οξυγονική καταστροφή (σν. οξυγονικό ολοκαύτωμα): Η αύξηση των επιπέδων του οξυγόνου στην ατμόσφαιρα του πλανήτη που ξεκίνησε με την εμφάνιση των κυανοβακτηρίων και της οξυγονικής φωτοσύνθεσης (περίπου 2,4 δισεκατομμύρια χρόνια πριν).

3. Ο αποικισμός της ξηράς από φυτικούς οργανισμούς

Η ζωή εμφανίστηκε σε υδατικό περιβάλλον, ενώ το νερό αποτελεί το απαραίτητο συστατικό όλων των οργανισμών. Ωστόσο οι σταδιακές γεωλογικές μεταβολές της επιφάνειας του πλανήτη επέτρεψαν την εξέλιξη φυτικών οργανισμών οι οποίοι έκαναν το πρώτο άλμα και αποίκισαν και το «αφιλόξενο» περιβάλλον της ξηράς. Αφιλόξενο, γιατί αντίθετα με το σχετικά σταθερό περιβάλλον των ωκεανών, χαρακτηρίζεται από επιπρόσθετους παράγοντες **καταπόνησης**, όπως τις ακραίες θερμοκρασίες, τον κίνδυνο αφυδάτωσης και τα αυξημένα επίπεδα υπεριώδους ακτινοβολίας.



Εικόνα 1.2. Τα κυριότερα γεγονότα στη σύσταση της ατμόσφαιρας του πλανήτη τα τελευταία τέσσερα δισεκατομμύρια χρόνια και τα κυριότερα εξελικτικά άλματα των φωτοσυνθετικών οργανισμών. Τροποποιημένο από Hohmann-Marriott and Blankenship, 2011.

1.3. Ο αποικισμός της ξηράς από τους φυτικούς οργανισμούς βασίστηκε σε νέες, βελτιωμένες δομές και λειτουργίες

Οι υδρόβιοι οργανισμοί συνήθως δεν αντιμετωπίζουν πρόβλημα αφυδάτωσης, ωστόσο οι οργανισμοί της ξηράς προκειμένου να επιβιώσουν, θα πρέπει να διαθέτουν τους κατάλληλους μηχανισμούς οι οποίοι τους εξασφαλίζουν διατήρηση του υδατικού περιβάλλοντος μέσα στο οποίο λειτουργούν οι υποκυτταρικές δομές, αλλά και επάρκεια νερού κατά τις περιόδους ξηρασίας. Η προσαρμογή στο περιβάλλον της ξηράς απαιτεί την δημιουργία πολύπλοκων δομών με κατάλληλη λειτουργία (από τα φαινομενικά απλά χυμοτόπια των παρεγχυματικών κυττάρων, μέχρι το εκτεταμένο ριζικό σύστημα των δένδρων) ώστε να αντιμετωπιστεί το πρόβλημα της μεταβαλλόμενης διαθεσιμότητας νερού του περιβάλλοντος τόσο σε επίπεδο κυττάρου, όσο και οργανισμού. Απαιτεί επίσης την ύπαρξη στομάτων στα φύλλα, ώστε να ελέγχονται οι απώλειες νερού μέσω της διαπνοής (βλ.). Θα πρέπει επίσης να λειτουργούν κατάλληλες δομές για τη μεταφορά του νερού, αλλά και για τις ανάγκες της αναπαραγωγής εκτός υδατικού περιβάλλοντος. Από την άλλη πλευρά η διαβίωση στο περιβάλλον της ξηράς απαιτεί την κατασκευή πολύπλοκων σθηρικών δομών οι οποίες δεν απαιτούνται στο ευνοϊκό, προστατευτικό, υδατικό περιβάλλον. Συνεπώς η εδραίωση των φυτικών οργανισμών στη ξηρά οφείλεται σε πολυάριθμες λειτουργικές και δομικές βελτιώσεις, όπως η ύπαρξη εφυμενίδας και στομάτων (μέσω των οποίων ελέγχονται οι απώλειες νερού), η βιοσύνθεση της λιγνίνης (η οποία επέτρεψε τη δημιουργία οργανισμών μεγάλου μεγέθους και ανθεκτικών αγγείων του ξύλου σε μηχανική καταπόνηση και σε εμβολές), η βιοσύνθεση φαινολικών ενώσεων (οι οποίες λειτουργούν ως φίλτρα της υπεριώδους ακτινοβολίας), η ανάπτυξη εκτεταμένου ριζικού συστήματος κ.ά. Οι μηχανισμοί αυτοί οδήγησαν στη **προσαρμογή** στο νέο περιβάλλον και έδωσαν την ώθηση για τη τεράστια εξάπλωση των φυτικών οργανισμών στο πλανήτη. Μεγάλα αθροίσματα φυτικών οργανισμών που προέρχονταν από έναν κοινό πρόγονο εμφανίστηκαν προοδευτικά στη διάρκεια της εξέλιξης έχοντας στη κατοχή τους μια ή περισσότερες βελτιώσεις που ευνόησαν την

εξάπλωσή τους. Τα **σπερματοφύτα** (τα φυτά που παράγουν σπέρματα) θεωρούνται τα πλέον επιτυχημένα φυτά, αφού διαθέτουν το πλέον ανεπτυγμένο αγωγό σύστημα, τους ισχυρότερους στηρικτικούς ιστούς και βελτιωμένη αναπαραγωγική διαδικασία προσαρμοσμένη στο περιβάλλον της ξηράς. Η εξάπλωση αυτή είχε ως συνέπεια την περαιτέρω αύξηση των επιπέδων οξυγόνου στην ατμόσφαιρα του πλανήτη. Οι εξελικτικές βελτιώσεις σε όλες τις ομάδες σπερματοφύτων έδωσαν τη δυνατότητα προσαρμογής ακόμη και στα πιο ακραία περιβάλλοντα της ξηράς. Η προσαρμογή επομένως σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον αποτελεί ένα σημαντικό παράγοντα παραλλακτικότητας μορφής των φυτικών οργανισμών. Ένας επιπρόσθετος παράγοντας παραλλακτικότητας είναι και οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των οργανισμών. Αλληλεπιδράσεις που περιλαμβάνουν ανταγωνισμό, συμβίωση, παρασιτισμό, φυτοφαγία κ.ά., αλλά και η συνεξέλιξη με άλλους οργανισμούς, αποτελούν παράγοντες που οδηγούν σε δομικές και λειτουργικές μεταβολές και έντονη παραλλακτικότητα. Π.χ. τα φυμάτια (βλ) αποτελούν δομές οι οποίες δημιουργούνται από τη συμβίωση αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων και των ριζών ορισμένων φυτικών ειδών με αμοιβαία πλεονεκτήματα και για τις δύο κατηγορίες οργανισμών.

Συνοψίζοντας, η εμφάνιση της οξυγονικής φωτοσύνθεσης άλλαξε ανεπιστρεπτί τη φυσιογνωμία του πλανήτη. Μετέβαλε τη σύσταση των πετρωμάτων και της ατμόσφαιρας, δημιούργησε το στρώμα του στρατοσφαιρικού όζοντος και έθεσε τις βάσεις για την τεράστια εξάπλωση των φυτικών οργανισμών, αλλά και τη μετέπειτα εμφάνιση των ζωικών οργανισμών. Ωστόσο οι ίδιοι οι φυτικοί οργανισμοί «ρύπαναν» το περιβάλλον τους διότι μείωσαν δραματικά τη συγκέντρωση του CO₂ της ατμόσφαιρας (του υποστρώματος της φωτοσύνθεσης) και αύξησαν τα επίπεδα του O₂.

Οι λειτουργίες που αναφέρθηκαν στο **κεφάλαιο 1.1.** και εξετάζονται στο βιβλίο αυτό αφορούν κυρίως στα σπερματοφύτα, επομένως ορισμένες εξ αυτών (π.χ. οξυγονική φωτοσύνθεση) αποτελούν το προϊόν του δεύτερου εξελικτικού άλματος, ενώ άλλες (πχ. διαπνοή, απορρόφηση νερού από τη ρίζα, μεταφορά μέσω του βλαστού κ.ά.) κυρίως του τρίτου εξελικτικού άλματος.

1.4. Ερωτήματα που πρέπει να απαντηθούν προκειμένου να γίνουν κατανοητά τα επόμενα κεφάλαια του βιβλίου

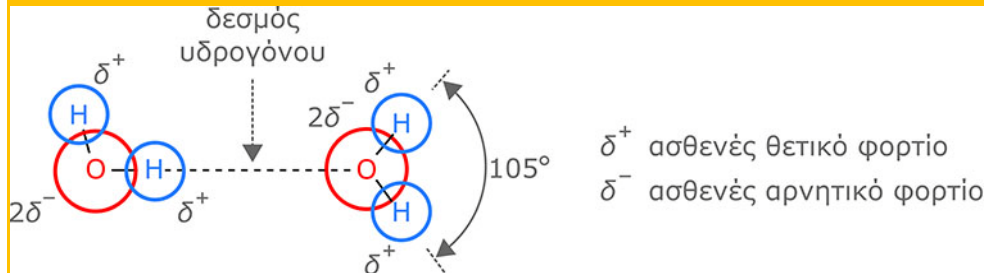
1.4.1. Γιατί το νερό είναι τόσο απαραίτητο;

Όπως έγινε κατανοητό, η ζωή στον πλανήτη εμφανίστηκε μέσα στο νερό, αλλά και λόγω της ύπαρξης του νερού. Το μεγαλύτερο μέρος της μάζας των περισσότερων οργανισμών είναι νερό, το οποίο δεν αποτελεί μόνο το διαλύτη μέσα στον οποίο πραγματοποιούνται οι περισσότερες βιοχημικές αντιδράσεις, αλλά σε ορισμένες περιπτώσεις αποτελεί και το ίδιο ένα από τα αντιδρώντα ή τα προϊόντα των αντιδράσεων. Η οξυγονική φωτοσύνθεση εξάλλου που άλλαξε τη φυσιογνωμία του πλανήτη έκανε το άλμα χρησιμοποιώντας ως δότη ηλεκτρονίων το νερό. Το νερό δεν είναι σημαντικό μόνο στο εσωτερικό των οργανισμών, αλλά παίζει και πολύ μεγάλο ρόλο ως περιβαλλοντικός παράγοντας. Πολυάριθμοι οργανισμοί διαβιούν σε υδάτινο περιβάλλον στη θάλασσα, στις λίμνες και στα ποτάμια. Το νερό διαθέτει μοναδικές φυσικές και χημικές ιδιότητες οι οποίες είναι συνυφασμένες με την ίδια την ύπαρξη της ζωής.

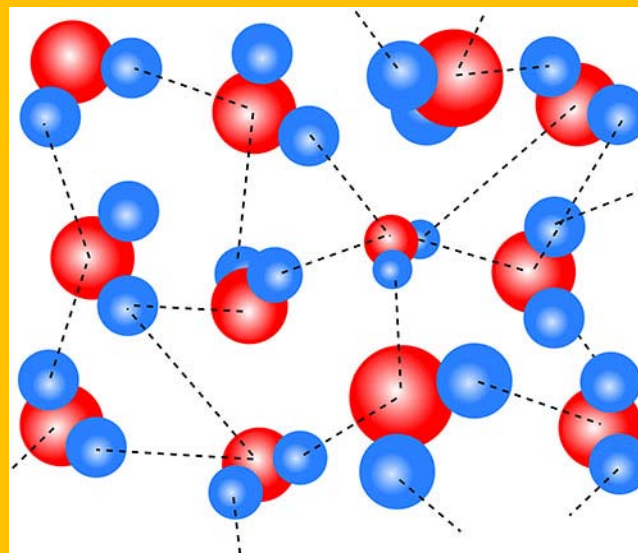
1.4.2. Τι το ιδιαίτερο έχει το μόριο του νερού;

Το μόριο του νερού έχει σχετικά μικρές διαστάσεις, και δεν είναι γραμμικό: Τα άτομα του υδρογόνου με το άτομο του οξυγόνου σχηματίζουν γωνία 105°. Για το λόγο αυτό το μόριο του νερού εμφανίζει πολικότητα, με την πλευρά του οξυγόνου να εμφανίζεται ελαφρά αρνητικά φορτισμένη και την πλευρά του υδρογόνου θετικά. Κατά συνέπεια το μόριο του νερού είναι μεν ηλεκτρικά ουδέτερο αλλά συμπεριφέρεται ως δίπολο. Το περισσότερο ηλεκτροαρνητικό άτομο του οξυγόνου, τείνει να προσελκύει το ηλεκτρόνιο των ατόμων υδρογόνου γειτονικών μορίων νερού (εικόνα 1.2). Επομένως

μεταξύ των διαφορετικών διπόλων μπορεί να αναπτυχθεί ηλεκτροστατική έλξη, ασθενέστερη του ιοντικού δεσμού, αρκετά όμως ισχυρή ώστε να εξασφαλίσει υψηλή συνοχή μεταξύ των μορίων. Η ηλεκτροστατική αυτή έλξη είναι γνωστή ως δεσμός υδρογόνου (εικόνα 1.3). Κάθε μόριο νερού μπορεί να σχηματίζει μέχρι τέσσερις δεσμούς υδρογόνου με τα γειτονικά του μόρια. Όσο πιο χαμηλή είναι η θερμοκρασία, τόσο περισσότεροι δεσμοί υδρογόνου αναπτύσσονται με αποτέλεσμα το παγωμένο νερό να διαθέτει το μέγιστο αριθμό δεσμών υδρογόνου ενώ το νερό σε θερμοκρασία βρασμού τον ελάχιστο.



Εικόνα 1.3. Η πολικότητα των μορίων νερού και ο σχηματισμός δεσμών υδρογόνου μεταξύ γειτονικών μορίων.



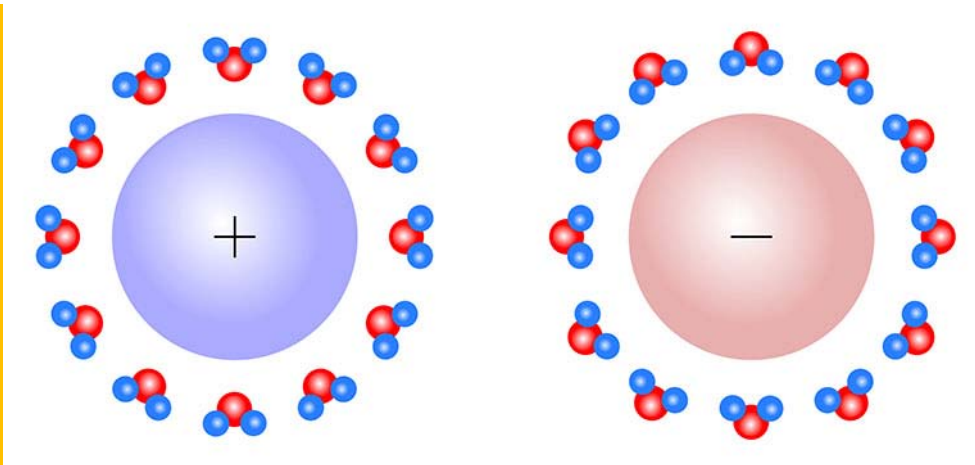
Εικόνα 1.4. Ένα πλέγμα δεσμών υδρογόνου αναπτύσσεται μεταξύ γειτονικών μορίων νερού.

1.4.3. Η δομή του μορίου του νερού προσδίδει σε αυτό ιδιαίτερες ιδιότητες:

Ναι, η συμπεριφορά του ως διπόλου ευθύνεται για μια σειρά ιδιοτήτων που το καθιστούν αναντικατάστατο, όπως:

1. Το νερό είναι εξαιρετικός διαλύτης.

Το νερό αποτελεί έναν εξαιρετικό διαλύτη πολλών ενώσεων μεταξύ των οποίων συμπεριλαμβάνονται τα άλατα, τα μόρια των οποίων διίστανται σε ιόντα όταν διαλύονται στο νερό. Αποτελεί επίσης και έναν εξίσου αποτελεσματικό διαλύτη και πολλών μη ιοντικών ενώσεων, π.χ. σακχάρων και απλών αλκοολών, των οποίων τα μόρια διαθέτουν πολικές (φορτισμένες) ομάδες στο μόριο τους όπως την υδροξυλική ομάδα (-OH). Για τον ίδιο λόγο αποτελεί διαλύτη και περισσότερο ογκωδών μορίων όπως οι πρωτεΐνες. Τα δίπολα του νερού περιβάλλουν τα φορτισμένα ιόντα ή ομάδες των οργανικών ουσιών και εμποδίζουν την ανάπτυξη ηλεκτροστατικών δυνάμεων μεταξύ κατιόντων και ανιόντων, με αποτέλεσμα αυτά να παραμένουν διαλυμένα (εικόνα 1.5.).



Εικόνα 1.5. Το δίπολο του νερού έλκεται από φορτισμένα ιόντα ή φορτισμένες ομάδες πολικών μορίων. Στην περίπτωση κατιόντων, δίπολα νερού προσανατολίζονται γύρω τους με τη πλευρά του οξυγόνου να τοποθετείται απέναντι από το κατιόν (αριστερά). Στην περίπτωση ανιόντων, η πλευρά του ατόμου του υδρογόνου τοποθετείται απέναντι στο ανιόν (δεξιά). Και στις δύο περιπτώσεις δημιουργείται γύρω από τα ιόντα μια «σφαίρα ενυδάτωσης», η οποία ευνοεί τη διάλυσή τους.

Για το λόγο αυτό το υδατικό περιβάλλον, όπως αυτό των κυττάρων, ευνοεί τη διεξαγωγή αντιδράσεων διότι τα διαλυμένα μόρια ή ιόντα κινούνται ελεύθερα μέσα σε αυτό. Από την άλλη πλευρά μη πολικές ενώσεις, όπως τα λιπίδια, δεν διαλύονται στο νερό και μπορούν να συμβάλλουν στη διαμερισματοποίηση του κυττάρου σχηματίζοντας μεμβράνες. Τα μη πολικά τμήματα μορίων που απωθούνται από το νερό χαρακτηρίζονται ως υδρόφοβα και συνήθως σε υδατικό περιβάλλον συγκροτούν συσσωματώματα με τη μορφή σταγονιδίων. Τέτοιου είδους υδρόφοβες αλληλεπιδράσεις αποτελούν τον κρίσιμο παράγοντα για τη διατήρηση της δομής και της σταθερότητας των μεμβρανών, πολλών πρωτεϊνικών μορίων, νουκλεϊκών οξέων και άλλων υποκυτταρικών δομών. Ως αποτελεσματικός διαλύτης, το νερό προσφέρεται επίσης και ως το καταλληλότερο μέσο μεταφοράς συστατικών διαμέσου των αγωγών ιστών, δηλ. του ηθμού και του ξύλου, αλλά και μέσω συμπλασμικής και αποπλασμικής μεταφοράς (βλ. Κεφάλαιο 6).

2. Το νερό παρουσιάζει υψηλή ειδική θερμότητα. Ως ειδική θερμότητα ενός υλικού ορίζεται το ποσό της θερμότητας που απαιτείται για να αυξηθεί η θερμοκρασία ενός kg του υλικού αυτού κατά 1°C . Η ειδική θερμότητα του νερού είναι ασυνήθιστα υψηλή για το είδος του μορίου, που σημαίνει ότι απαιτούνται σχετικά υψηλά ποσά θερμότητας προκειμένου να αυξηθεί η θερμοκρασία του νερού. Το νερό επομένως χαρακτηρίζεται από υψηλή **θερμοχωρητικότητα**. Τα υψηλά ποσά θερμότητας απαιτούνται για το σπάσιμο των δεσμών υδρογόνου. Η ιδιότητα αυτή του νερού έχει καθοριστική βιολογική σημασία διότι αποτρέπονται οι ταχείες αυξομειώσεις της θερμοκρασίας των οργανισμών. Πέραν αυτού, το νερό αποκτά ιδιότητες θερμομονωτικού υλικού και μέσου ρύθμισης της θερμοκρασίας των οργανισμών με τη μεταφορά θερμότητας. Η κάλυψη των φυτών από χιόνι αποτρέπει την περαιτέρω πτώση της θερμοκρασίας στους ιστούς τους, που θα είχε ως αποτέλεσμα το σχηματισμό πάγου στα κύτταρα και επομένως το θάνατό τους.

Θερμοχωρητικότητα: Η ποσότητα θερμότητας που αποβάλλεται ή απορροφάται από ένα σώμα όταν η θερμοκρασία του μεταβληθεί κατά 1°C και είναι το γινόμενο της μάζας του σώματος επί την ειδική του θερμότητα.

Επιφανειακή τάση: Η δύναμη που έλκει τα μόρια μεταξύ τους στην επιφάνεια ενός υγρού.

Συνάφεια: Οι έλκτικές δυνάμεις που αναπτύσσονται μεταξύ ενός υγρού και μιας στερεής επιφάνειας

Τριχοειδές φαινόμενο: Η αυθόρμητη ανύψωση του νερού σε σωλήνες μικρής διαμέτρου

3. Το νερό διαθέτει υψηλή λανθάνουσα θερμότητα εξάτμισης. Είναι η θερμότητα που απαιτείται για την εξάτμιση ενός υγρού. Παρά το μικρό μέγεθος του μορίου του, η θερμότητα που απαιτείται για την εξάτμιση του νερού είναι πολύ μεγάλη. Η ιδιότητά του αυτή σχετίζεται και πάλι με την ύπαρξη δεσμών υδρογόνου οι οποίοι πρέπει να σπάσουν ώστε τα μόριά του να διαφύγουν στην αέρια κατάσταση.. Επειδή κατά την εξάτμιση του το νερό αντλεί θερμότητα από το περιβάλλον, η

θερμοκρασία των επιφανειών από τις οποίες εξατμίζεται, μειώνεται. Η εξάτμιση του νερού από τα φύλλα μέσω της διαπνοής (βλ. 5.16), αποτελεί έναν αποτελεσματικό μηχανισμό ψύξης των φύλλων.

4. Το νερό παρουσιάζει υψηλά σημεία πήξης και βρασμού. Τα χαρακτηριστικά του αυτά τα οφείλει και πάλι στην ύπαρξη δεσμών υδρογόνου. Παρόμοιου μεγέθους μόρια (όπως π.χ. η αμμωνία) παρουσιάζουν σημεία πήξεως και βρασμού πολύ χαμηλότερα από τους 0° C. Επομένως, στην ιδιότητα του νερού να παραμένει υγρό σε ήπιες θερμοκρασίες οφείλεται και η σημασία του για τη ζωή, η οποία είναι συμβατή μόνο με τις θερμοκρασίες αυτές .

5. Το νερό παρουσιάζει ιδιόμορφη συμπεριφορά και κατά τη δημιουργία πάγου. Η πυκνότητα του νερού ελαττώνεται κάτω από τους 4° C με αποτέλεσμα ο πάγος να επιπλέει στην επιφάνεια του νερού και έτσι να επιτρέπει σε οργανισμούς να επιβιώσουν κάτω από τον πάγο.



Εικόνα 1.6. Λόγω των υψηλών δυνάμεων συνοχής που διαθέτει το νερό αλλά και λόγω της κηρώδους φύσης της εφυμένιδας, με την οποία δεν παρουσιάζει υψηλή συνάφεια, δεν διαβρέχει το φύλλο αλλά σχηματίζει μεγάλες σταγόνες οι οποίες ρέουν από την επιφάνεια του φύλλου. Φωτογραφία: 'Wood sorrel' (Peter Stevens). Ένθετη φωτογραφία: 'Water drop on a leaf' (Freedom II Andres).

6. Το νερό διαθέτει υψηλή δύναμη συνοχής και συνάφειας. Ο όρος συνοχή αναφέρεται στις ελκτικές δυνάμεις με τις οποίες συγκρατούνται τα μόρια του νερού μεταξύ τους. Στην επιφάνεια ενός υγρού η δύναμη που έλκει τα μόρια του υγρού μεταξύ τους, αναφέρεται ως **επιφανειακή τάση**. Η δύναμη αυτή τείνει να ελαχιστοποιήσει την εκτεθειμένη επιφάνεια του υγρού (σχηματισμός σταγόνων, εικόνα 1.6). Η επιφανειακή τάση του νερού είναι κατά πολύ ψηλότερη από κάθε άλλο υγρό. Η **συνάφεια** αναφέρεται στις ελκτικές δυνάμεις που αναπτύσσονται μεταξύ νερού και μιας στερεής επιφάνειας, όπως π.χ. τα κυτταρικά τοιχώματα ή τα αγγεία. Οι ιδιότητες του νερού που προαναφέρθηκαν είναι υπεύθυνες για την εμφάνιση του **τριχοειδούς φαινομένου**, δηλ. για την αυθόρμητη ανύψωση του νερού σε σωλήνες μικρής διαμέτρου. Η μεταφορά νερού μέσω των αγγείων του ξύλου μπορεί να ερμηνευτεί σ' ένα βαθμό και λόγω τριχοειδών φαινομένων.

7. Το νερό λαμβάνει μέρος σε πολυάριθμες βιοχημικές αντιδράσεις. Το νερό αποτελεί και ένα σημαντικό ενδιάμεσο μεταβολίτη πολλών αντιδράσεων των φυτικών κυττάρων. Το νερό αποτελεί τον δότη ηλεκτρονίων κατά τις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης (φωτόλυση του νερού, βλ. 5.10) τον τελικό δέκτη ηλεκτρονίων της αναπνοής (βλ. 2.5.4.4.), ενώ συμμετέχει σε αντιδράσεις υδρόλυσης, συμπύκνωσης, κ.ά.

8. Το νερό είναι διαφανές στην ορατή ακτινοβολία. Η ιδιότητά του αυτή επιτρέπει τη διέλευση της φωτεινής ακτινοβολίας τόσο στα φωτοσυνθετικά κύτταρα, όσο και μέσω υδάτινων μαζών, παρά τις τεράστιες συγκεντρώσεις του.

9. Το νερό παρουσιάζει υψηλή αντοχή στην τάση και είναι ασυμπίεστο. Οι ιδιότητες αυτές οφείλονται στην ύπαρξη δεσμών υδρογόνου. Η υψηλή αντοχή στην τάση αποτρέπει τη θραύση της στήλης του νερού στα αγγεία, μέσα στα οποία βρίσκεται υπό τάση (δηλ. αρνητική πίεση, βλ Κεφάλαιο 6). Στη συμπεριφορά του ως ασυμπίεστο υγρό οφείλεται η μορφή των φυτικών κυττάρων, λόγω της άσκησης πίεσης σπαραγγής (βλ. 2.4). Η απώλεια νερού έχει ως αποτέλεσμα το μαρασμό των οργάνων και την απώλεια της αρχικής μορφής τους.

1.4.4. Γιατί η ύπαρξη εφυμενίδας είναι τόσο σημαντική;

Διότι η εφυμενίδα καλύπτει με τη μορφή ενός συνεχούς στρώματος κάθε υπέργειο φυτικό όργανο, του οποίου αποτελεί το εξωτερικό όριο.. Είναι επιφορτισμένη με δύο σημαντικούς ρόλους: Τη προστασία από απώλειες νερού και τη προστασία από προσβολές παθογόνων. Οι απώλειες νερού περιορίζονται διότι η εφυμενίδα απαρτίζεται από την υμενίνη και τους κηρούς, ουσίες με ισχυρά υδρόφοβο χαρακτήρα. Η προστασία από προσβολές οφείλεται σε δύο κυρίως λόγους: Α. Λόγω του ισχυρά υδρόφοβου χαρακτήρα της μειώνει την παραμονή του νερού στις επιφάνειες που καλύπτει επειδή παρεμποδίζει την διάβρεξή τους (εικόνα 1.6). Με τον μηχανισμό αυτόν περιορίζεται η βλάστηση των σπορίων και η επιβίωση των μικροοργανισμών. Β. Λόγω της αντοχής της, αλλά και δευτερογενών μεταβολιτών που περιέχει, εμποδίζει την εισχώρηση των υφών των μυκήτων και των μυζητήρων των εντόμων. Επίσης λειτουργεί ως μία οριακή επιφάνεια από την οποία τα φυτά αντιλαμβάνονται, μέσω των διεγερτών (βλ...), την άφιξη μικροοργανισμών, εντόμων κ. ά.

Η **υμενίνη** είναι ένα ετερογενές πολυμερές το οποίο απαρτίζεται κυρίως από λιπαρά οξέα που συνδέονται μεταξύ τους με εστερικούς δεσμούς. Στο σχηματισμό της υμενίνης συμμετέχουν ως δομικές μονάδες λιπαρά οξέα κυρίως των τύπων 16:0 και 18:1, τα οποία μπορεί να διαθέτουν υδροξυλικές ή εποξυ-ομάδες (πίνακας 1.1). Η υμενίνη συνήθως καλύπτεται εξωτερικά ή/και είναι εμποτισμένη από ένα μίγμα μη πολυμερισμένων υδρογονανθράκων των οποίων η αλυσίδα περιλαμβάνει μεγάλο αριθμό ατόμων άνθρακα, τους **κηρούς** (πίνακας 1.1). Οι κηροί συγκροτούν ένα εξαιρετικά υδρόφοβο στρώμα στο οποίο ενσωματώνονται και άλλα λιπόφιλα συστατικά με αμυντικό ρόλο, όπως στερόλες, μεθυλιωμένα φλαβονοειδή, κ.ά.

Τα υπόγεια όργανα καλύπτονται από ένα στρώμα φελλίνης. Η χημική σύσταση της φελλίνης παρουσιάζει ομοιότητες με εκείνη της υμενίνης, αλλά εμφανίζει αυξημένη περιεκτικότητα σε συστατικά με μεγάλο αριθμό ατόμων άνθρακα στην αλυσίδα, σε δικαρβοξυλικά λιπαρά οξέα καθώς και σε φαινολικές ενώσεις (πίνακας 1.1).

Πίνακας 1.1. Ορισμένοι τυπικοί εκπρόσωποι των δομικών μονάδων των πολυμερών της υμενίνης και της φελλίνης καθώς και ορισμένα συστατικά των κηρών.

υμενίνη (κουτίνη)		
ομάδα λιπαρών οξέων με 16 άτομα C CH ₃ (CH ₂) ₁₄ COOH HOCH ₂ (CH ₂) ₁₄ COOH	ομάδα λιπαρών οξέων με 18 άτομα C CH ₃ (CH ₂) ₇ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH HOCH ₂ (CH ₂) ₇ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	
φελλίνη (σουβερίνη)		
CH ₃ (CH ₂) _m COOH CH ₃ (CH ₂) _m CH ₂ OH HOCH ₂ (CH ₂) _n COOH HOOC(CH ₂) _n COOH διάφορες φαινολικές ενώσεις κυρίως του τύπου του υδροξυκιναμικού οξέος (m=18-30, n=14-20)		
κηροί		
αλκάνια CH ₃ (CH ₂) ₂₇ CH ₃ CH ₃ (CH ₂) ₂₉ CH ₃	λιπαρό οξύ, αλκοόλη CH ₃ (CH ₂) ₂₂ COOH CH ₃ (CH ₂) ₂₄ CH ₂ OH	εστέρας CH ₃ (CH ₂) ₂₂ COO(CH ₂) ₂₅ CH ₃

Σφαίρα ενυδάτωσης: Η στοιβάδα μορίων νερού που περιβάλλει πολικά μόρια

Υμενίνη: Ετερογενές πολυμερές το οποίο απαρτίζεται κυρίως από λιπαρά οξέα (κυρίως των τύπων 16:0 και 18:1) που συνδέονται μεταξύ τους με εστερικούς δεσμούς σχηματίζοντας ένα πλέγμα στο

οποίο συμπεριλαμβάνονται και φαινολικές ενώσεις. Η υμενίνη καλύπτει την επιφάνεια όλων των υπέργειων οργάνων και καλύπτεται εξωτερικά από κηρούς.

Κηροί: Μίγμα μη πολυμερισμένων υδρογονανθράκων των οποίων η αλυσίδα περιλαμβάνει μεγάλο αριθμό ατόμων άνθρακα. Συγκροτούν ένα εξαιρετικά υδρόφοβο στρώμα στο οποίο ενσωματώνονται και άλλα λιπόφιλα συστατικά με αμυντικό ρόλο, όπως στερόλες, και μεθυλιωμένα φλαβονοειδή.

Φελλίνη: Ετερογενές πολυμερές με σύσταση παρόμοια της υμενίνης, που όμως εμφανίζει αυξημένη περιεκτικότητα σε συστατικά με μεγάλο αριθμό ατόμων άνθρακα στην αλυσίδα, σε δικαρβοξυλικά λιπαρά οξέα καθώς και σε φαινολικές ενώσεις. Η φελλίνη καλύπτει συνήθως την επιφάνεια υπόγειων οργάνων.

Βιβλιογραφία

- Hohmann-Marriott MF, Blankenship RE. 2011. Evolution of Photosynthesis. Annual Review of Plant Biology 62: 515–48
- Igamberdiev AU, Lea PJ. 2006. Land plants equilibrate O₂ and CO₂ concentrations in the atmosphere. Photosynthesis Research 87: 177-194.
- Waters ER. 2003. Molecular adaptation and the origin of land plants. Molecular Phylogenetics and evolution 29: 456-463.
- Kenrick P. and Crane PR. 1997. The origin and early evolution of plants on land. Nature 389: 32-39.
- Sage RF. 2003. The evolution of C₄ photosynthesis. New Phytologist 161: 341-370.
- Sleep NH, Bird DK. 2008. Evolutionary ecology during the rise of dioxygen in the earth's atmosphere. Phil. Trans. R. Soc. B 363: 2651-26664.
- Blankenship RE. 2010. Early evolution of photosynthesis. Plant Physiology 154: 434-438.
- Rozema J, van de Staaij J, Bjorn LO, Caldwell M. 1997. UV-B as an environmental factor in plant life: stress and regulation. Trends in Ecology and Evolution 12: 22-28.
- Μανέτας Ι. 2011. Τι θα έβλεπε η Αλίκη στη χώρα των φυτών. ΠΕΚ (ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΑΚΕΣ ΕΚΔΟΣΕΙΣ ΚΡΗΤΗΣ).
- Μανέτας Ι. 2014. Περί φυτών αφηγήματα. ΠΕΚ (ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΑΚΕΣ ΕΚΔΟΣΕΙΣ ΚΡΗΤΗΣ).