

ON AIR



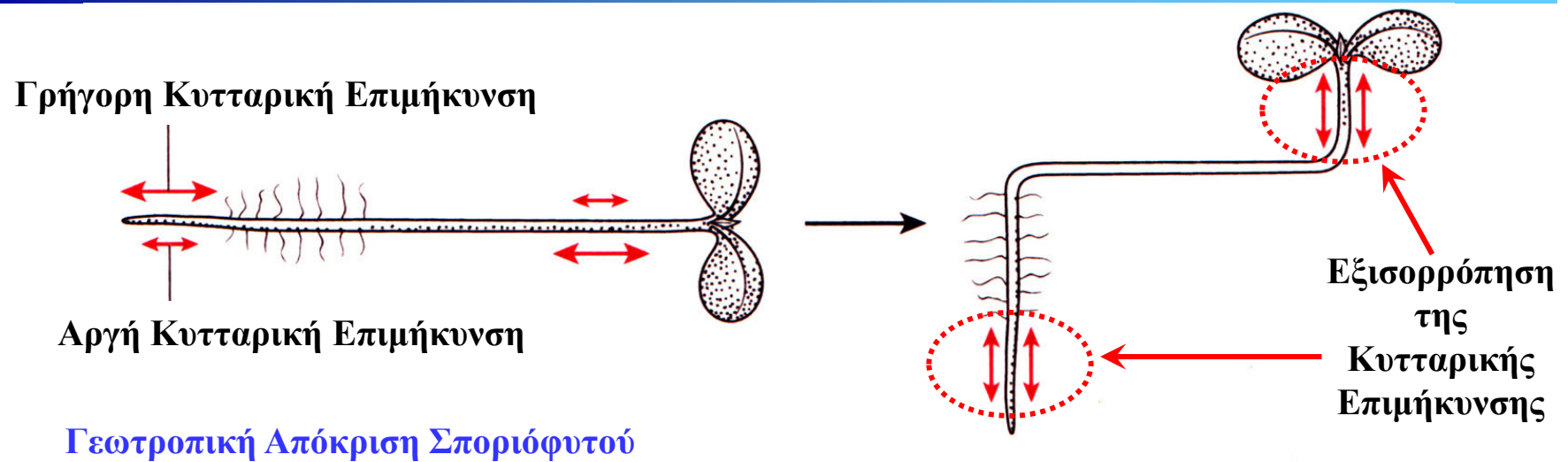
**ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ
ΕΠΗΡΕΑΖΟΥΝ ΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΩΝ
ΦΥΤΩΝ**

- Απόκριση των φυτών στη βαρύτητα
(Γεωτροπισμός)
- Επίδραση μηχανικών ερεθισμάτων στην ανάπτυξη
(Θιγμομορφογένεση)
- Επίδραση της ανόργανης θρέψης στην ανάπτυξη
(Τροφομορφογένεση)
- Επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών στην
άνθηση των οφθαλμών (Εαρινοποίηση)

Θεματική Ενότητα I

Απόκριση των φυτών στη βαρύτητα
(Γεωτροπισμός)

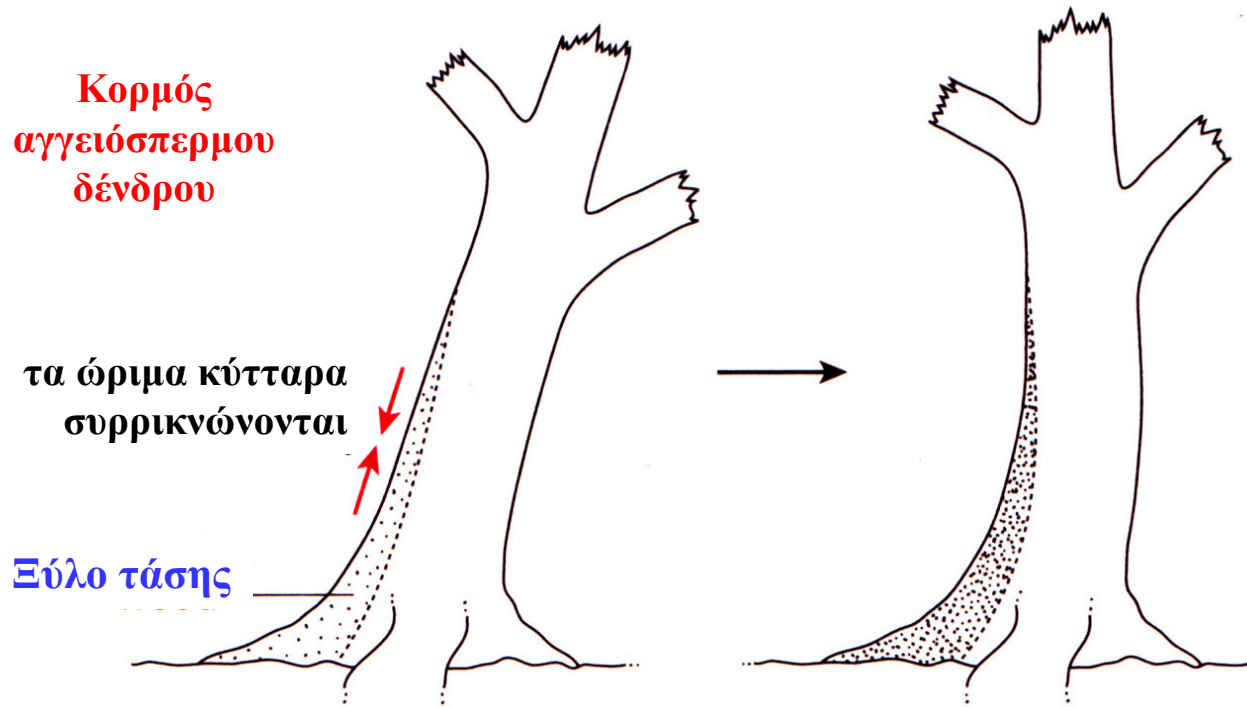
- Τα φυτά **προσανατολίζονται στον χώρο** καθώς αντιλαμβάνονται τον άξονα της βαρύτητας και αντιδρούν **με στρέψη** των φυτικών τους οργάνων που ονομάζεται **γεωτροπισμός** (gravitropism)
- Στα **αγγειόσπερμα** τα μέρη του βλαστού και της ρίζας αναπτύσσονται σε διαφορετικές μεταξύ τους γωνίες σε σχέση με τον άξονα της βαρύτητας. Ο πρωτογενής **βλαστός και η ρίζα αναπτύσσονται κάθετα** προς τα πάνω και κάτω, αντίστοιχα. **Τα δευτερογενή και τα μεγαλύτερης τάξης όργανα** (τριτο-, τεταρτογενή κλπ.) αρχικά αναπτύσσονται ώστε να **απομακρύνονται από τον κύριο άξονα σχεδόν οριζόντια**, ενώ στην συνέχεια στρέφονται παρουσιάζοντας **βαθμιαία κατακόρυφη ανάπτυξη**
- Στα **αναρριχόμενα φυτά η ανάπτυξη** των φυτικών τους οργάνων **μεταβάλλεται συνεχώς** ως προς τον άξονα της βαρύτητας. Αρχικά οι βλαστοί των αναρριχόμενων φυτών αναπτύσσονται **ανοδικά**, αλλά **στην συνέχεια** η κατεύθυνση ανάπτυξης μεταβάλλεται δραματικά **προς τα κάτω**. Αποτέλεσμα αυτής της περιοδικής μεταβολής στην ανάπτυξη του βλαστού είναι το όργανο να αποκτήσει ένα **σιγμοειδές σχήμα**



© Κατά την **πρωτογενή ανάπτυξη** η γεωτροπική στρέψη οφείλεται στη **διαφορετική επιμήκυνση των κυττάρων**

© Έτσι όταν ένας **βλαστός** που αναπτύσσεται κάθετα **τοποθετηθεί οριζόντια**, **τότε** η **κυτταρική επιμήκυνση μειώνεται στο πάνω μέρος του**, ενώ **αυξάνεται στο κάτω**. Αποτέλεσμα της διαφορετικής αυτής κυτταρικής επιμήκυνσης είναι η στρέψη του βλαστού και **πάλι προς τα πάνω**

© Ακριβώς το αντίθετο πρότυπο απόκρισης στην μεταβολή του άξονα της βαρύτητας παρουσιάζει η ρίζα. Όταν το σποριόφυτο τοποθετηθεί οριζόντια τότε **αυξάνεται η κυτταρική επιμήκυνση στην πάνω πλευρά της ρίζας** και **μειώνεται στην κάτω**, με αποτέλεσμα τη στρέψη της ρίζας προς τα κάτω.



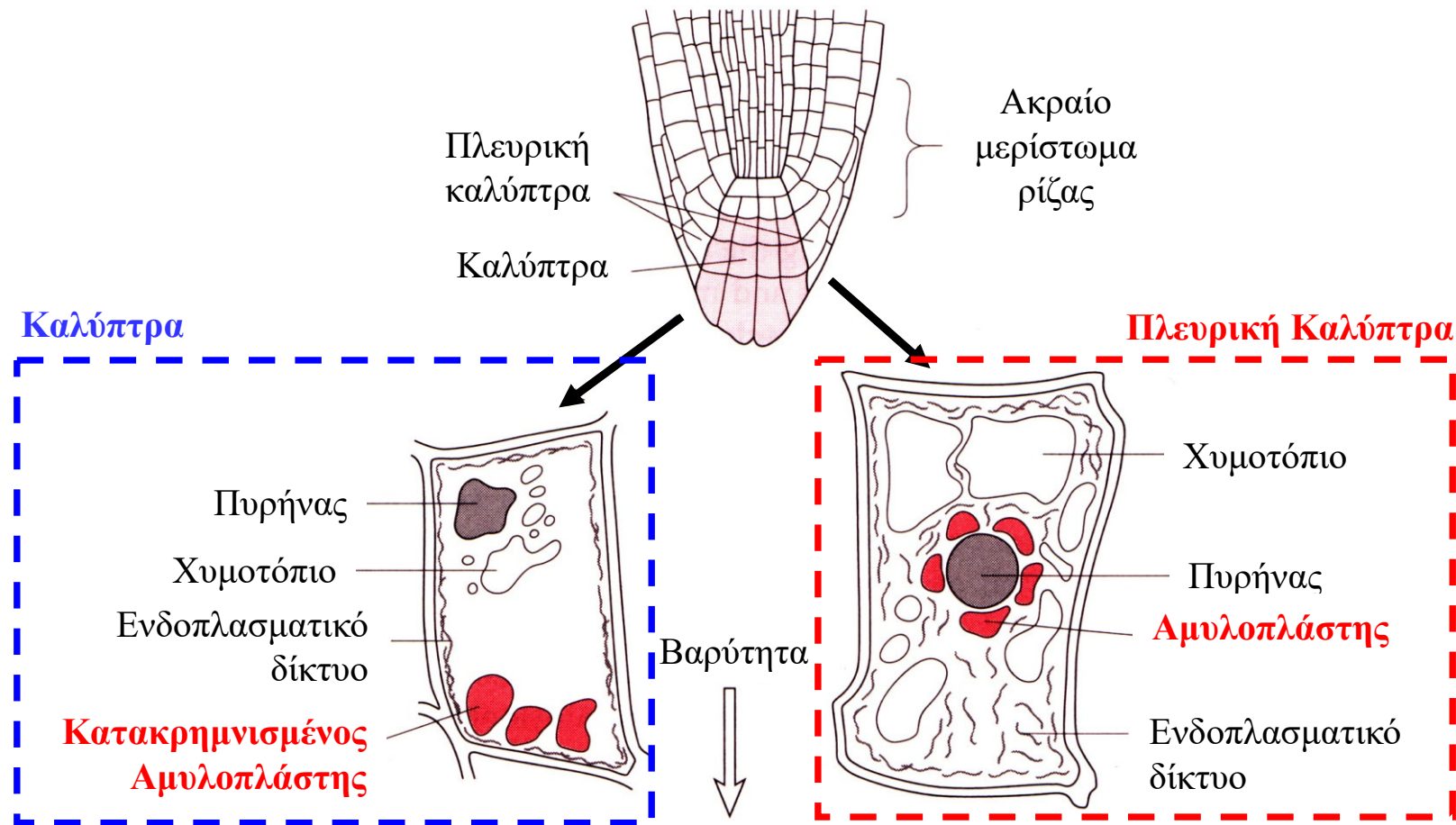
- Η κατεύθυνση ανάπτυξης στους ξυλώδεις βλαστούς **προσανατολίζεται ως προς τον άξονα της βαρύτητας** εξαιτίας του σχηματισμού του **ξύλου αντίδρασης** (reaction wood)
- Όταν ο κορμός ενός **αγγειόσπερμου δένδρου** λόγω δυνατών ανέμων πλευρίσει και **παρεκκλίνει από την φορά του άξονα της βαρύτητας**, τότε το δένδρο σχηματίζει **στην πλευρά του κορμού που είναι εκτεθειμένη στον άνεμο το ξύλο τάσης** (tension wood). Τα κύτταρα του ξύλου τάσης **καθώς ωριμάζουν συρρικνώνονται**, με αποτέλεσμα ο κορμός να αποκτά **την τάση να επιστρέψει στον κατακόρυφο άξονα**. Η όλη διαδικασία ολοκληρώνεται σταδιακά με το πέρασμα των χρόνων.
- Τα **κωνοφόρα δένδρα** σχηματίζουν στην **απάνεμη πλευρά του κορμού του δένδρου το ξύλο συμπίεσης** (compression wood). Τα κύτταρα του ξύλου συμπίεσης **καθώς ωριμάζουν επιμηκύνονται**, ώστε να **ασκούν πίεση στον κορμό του δένδρου να επιστρέψει στον κατακόρυφο άξονα**

Η **αντίληψη της βαρύτητας** οφείλεται στην **κατακρήμνιση με ελεύθερη πτώση** σχετικά μεγάλων **πλαστιδίων αμύλου** που βρίσκονται σε μεγάλη πυκνότητα στο κύτταρο και ονομάζονται **αμυλόκοκκοι**. Καθώς **μεταβάλλεται ο προσανατολισμός** ενός φυτικού οργάνου τότε ξεκινά **η πτώση των αμυλλοκόκκων** στο κυτταρόπλασμα.

Όταν με πειραματικούς χειρισμούς διαταραχθεί η **βιοσύνθεση του αμύλου** στα φυτικά κύτταρα, τότε περιορίζεται η πυκνότητα των αμυλοπλαστών και εμφανίζονται **προβλήματα αντίληψης της βαρύτητας**. Είναι λοιπόν αναμενόμενο μεταλλάγματα του φυτού *Arabidopsis* με χαμηλή βιοσύνθεση αμύλου να παρουσιάζουν περιορισμένες γεωτροπικές αποκρίσεις

Η **κατακρήμνιση των αμυλοκόκκων πραγματοποιείτε** σε εξειδικευμένα κύτταρα που ονομάζονται **στατόλιθοι**

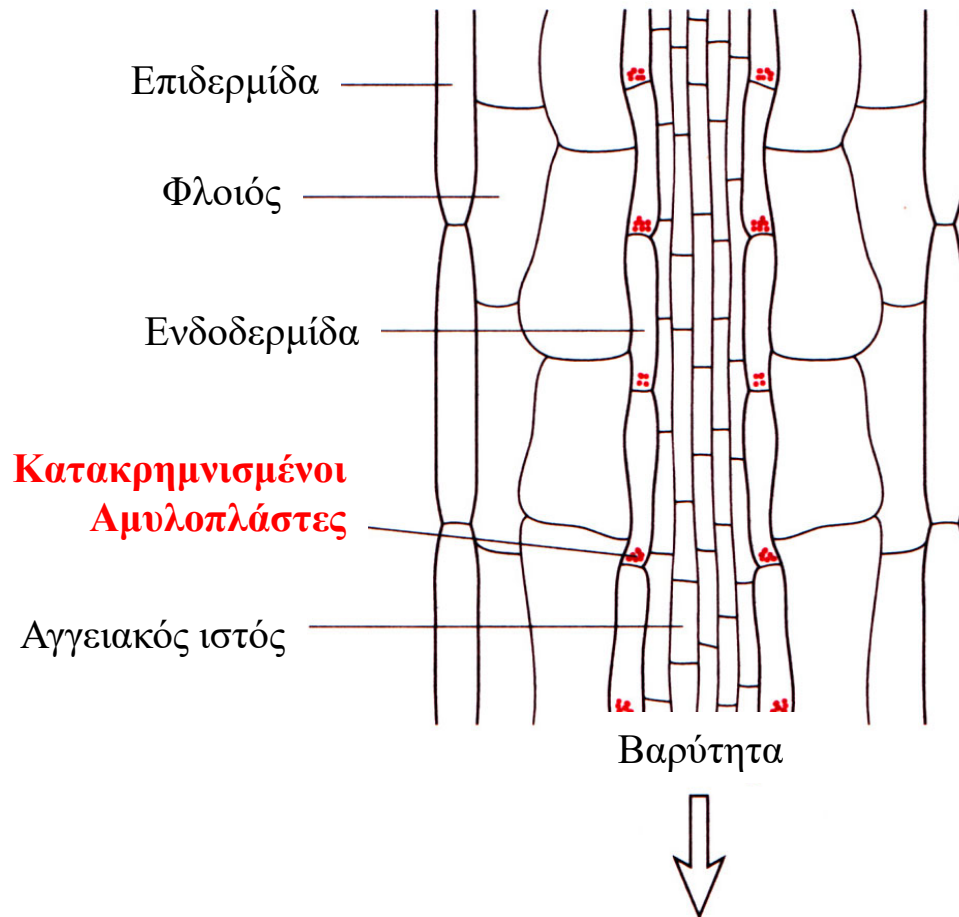
Αντίληψη της βαρύτητας στη ρίζα



Στη ρίζα οι στατόλιθοι βρίσκονται **στην καλύπτρα**. Στα **κύτταρα της καλύπτρας**: 1. το χυμοτόπιο είναι περιορισμένο 2. το ενδοπλασματικό δίκτυο τοποθετείται στην περιφέρεια και 3. ο πυρήνας βρίσκεται συνήθως στο πάνω μέρος του κυττάρου, πλησιέστερα του ριζικού μεριστώματος. Έτσι, **εξασφαλίζεται ικανοποιητικός χώρος στους αμυλοπλάστες** που βρίσκονται στο κεντρικό τμήμα του κυττάρου **να κατακρημνιστούν**. Αντίθετα τα **κύτταρα της πλευρικής καλύπτρας**: 1. έχουν μεγάλο χυμοτόπιο, 2. ο πυρήνας βρίσκεται στο κέντρο του κυττάρου και περιβάλλεται από τους αμυλοπλάστες και 3. το ενδοπλασματικό δίκτυο είναι κατανεμημένο σε ολόκληρο το κυτταρόπλασμα

Πειραματικά επιβεβαιώθηκε ότι τα κύτταρα της καλύπτρας είναι υπεύθυνα για την αντίληψη της βαρύτητας χρησιμοποιώντας **ακτίνες laser**. Όταν σε φυτά *Arabidopsis* **καταστραφούν με ακτίνες laser τα κύτταρα της καλύπτρας** τότε η **ρίζα** ουσιαστικά **χάνει την ικανότητα αντίληψης της βαρύτητας**. Παρόμοια πειράματα με καταστροφή των κυττάρων της **πλευρικής καλύπτρας** **δεν οδήγησαν σε μη γεωτροπική ρίζα**

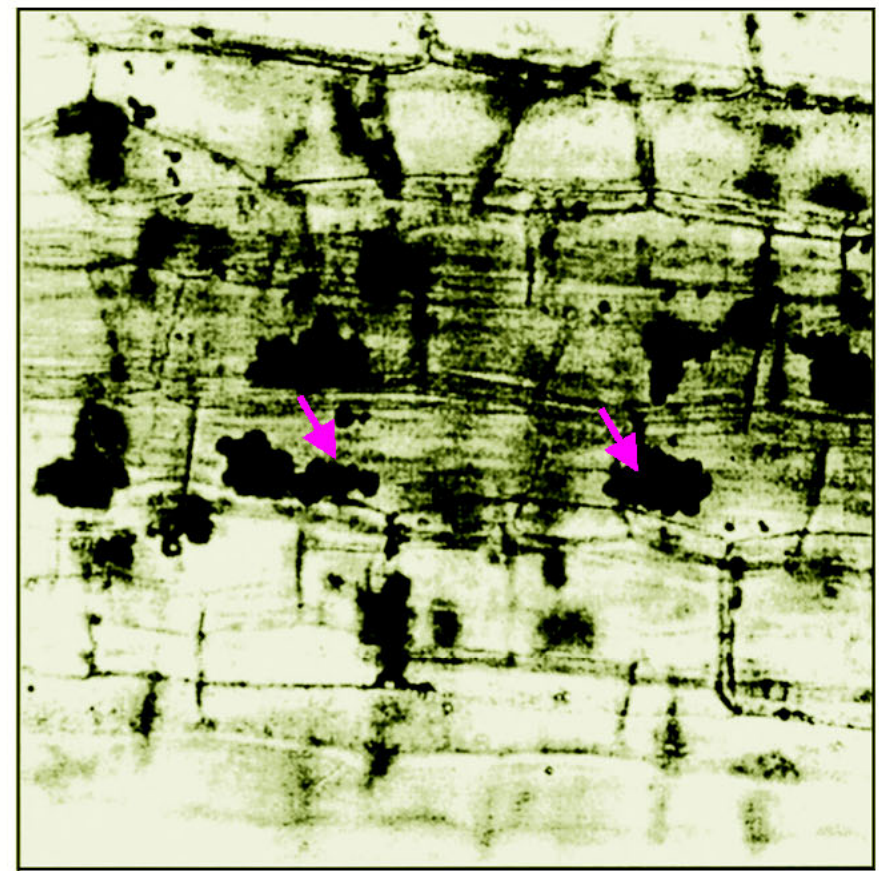
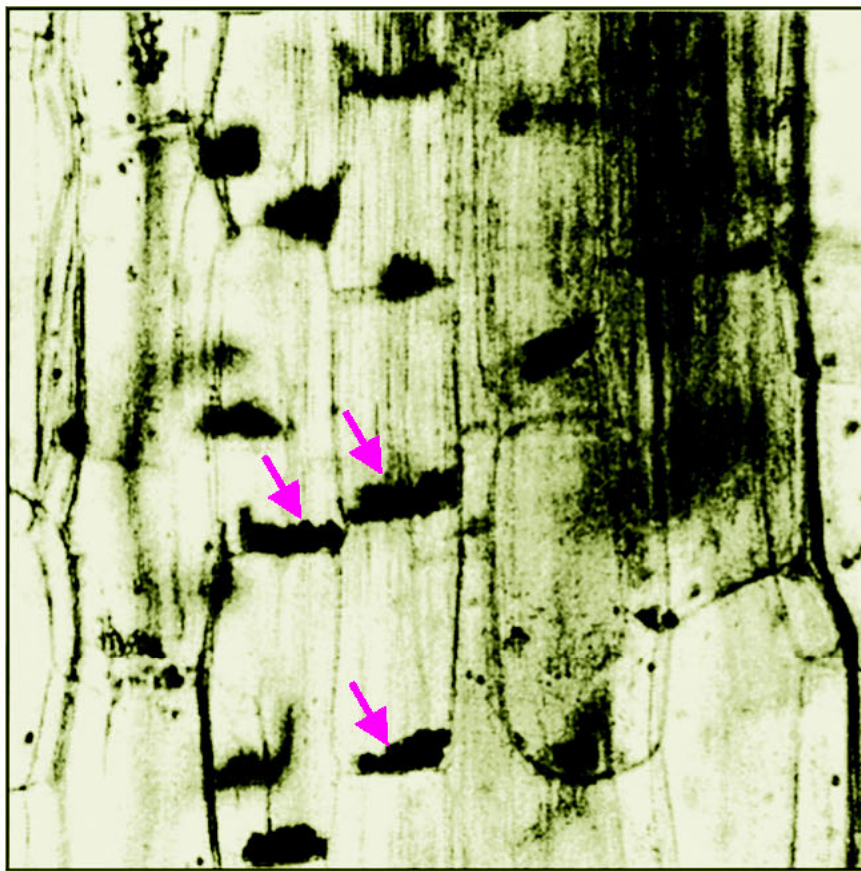
Αντίληψη της βαρύτητας στο βλαστό



Στον βλαστό οι στατόλιθοι βρίσκονται στην κυτταρική σειρά που τοποθετείτε **προς το εσωτερικό του φλοιού** και **το εξωτερικό της ηθμαγγειώδους δεσμίδας**. Ο ιστός αυτός ονομάζεται **ενδοδερμίδα του βλαστού** ή και σε ορισμένες περιπτώσεις **αμυλοκολεός**.

Τα μεταλλάγματα *scarecrow (scr)* και *short-root (shr)* του φυτού *Arabidopsis* αποδεικνύουν πόσο σημαντικός είναι ο βιολογικός ρόλος της **ενδοδερμίδας του βλαστού** στον γεωτροπισμό. Σε αυτά τα μεταλλάγματα ο βλαστός δεν αποκρίνεται κανονικά ως προς τον γεωτροπισμό, διότι εξαιτίας των μεταλλάξεων απουσιάζει η ενδοδερμίδα του βλαστού. Τα μεταλλάγματα *scr* και *shr* αρχικά εντοπίστηκαν επειδή αδυνατούν να σχηματίσουν την κυτταρική σειρά της ενδοδερμίδας στην ρίζα.

Παρόλα αυτά, **η ρίζα αποκρίνεται κανονικά ως προς τον γεωτροπισμό** διότι και στα δυο μεταλλάγματα **τα κύτταρα της καλύπτρας σχηματίζονται κανονικά**.

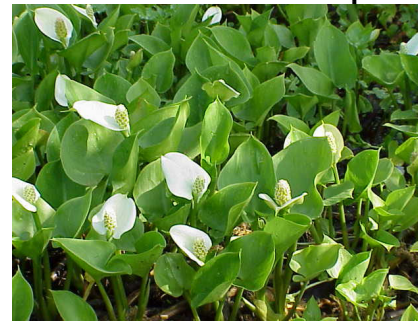


Εικόνα 15.2. Η επίδραση του πεδίου βαρύτητας στην κατανομή των αμυλοπλαστών (στατολίθων) των στατοκυττάρων του μίσχου των φύλλων του φυτού *Calla palustris*. Αριστερά: Επιμήκης τομή κάθετα προσανατολισμένου μίσχου. Οι αμυλοπλάστες (βέλη) έχουν τοποθετηθεί στη βάση των στατοκυττάρων. Δεξιά: Επιμήκης τομή μίσχου που έχει τοποθετηθεί οριζόντια για 15 min. Οι στατόλιθοι έχουν κατακρημνισθεί στα πλευρικά τοιχώματα των στατοκυττάρων. (Χρώση ιωδίου, μικροφωτογράφιση Γ. Καραμπουρνιώτης).

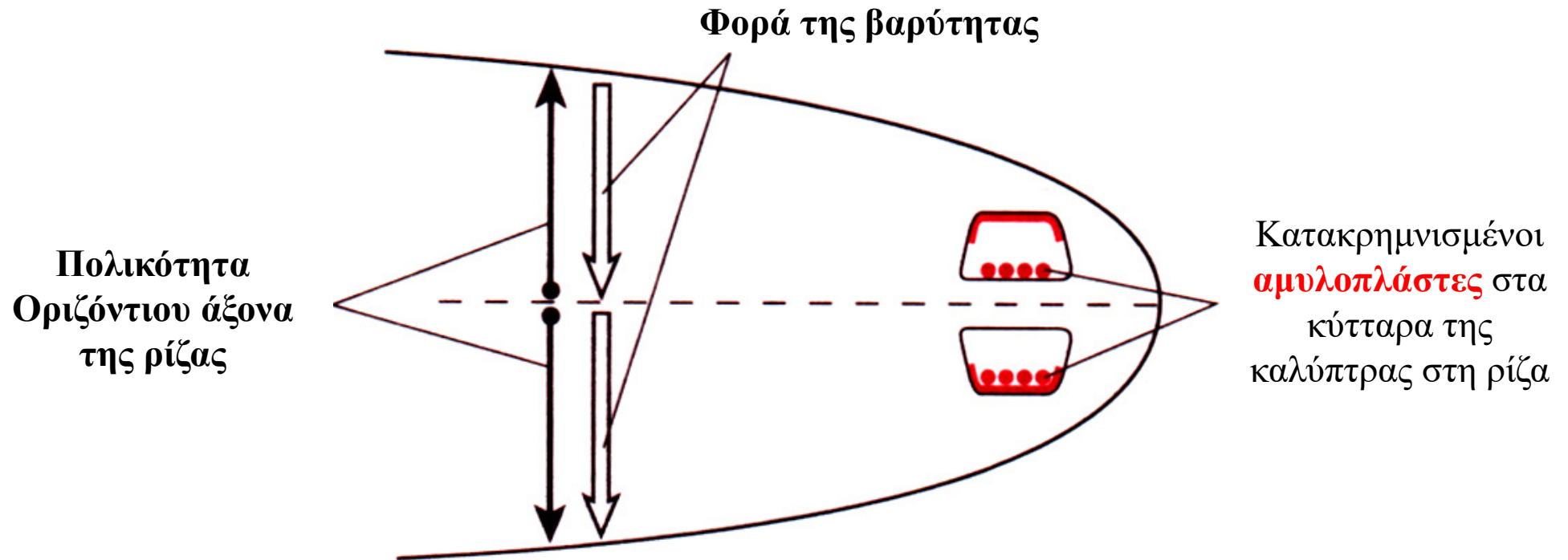
Είδος: *Calla palustris*

Οικ: *Araceae*

Κρίνος

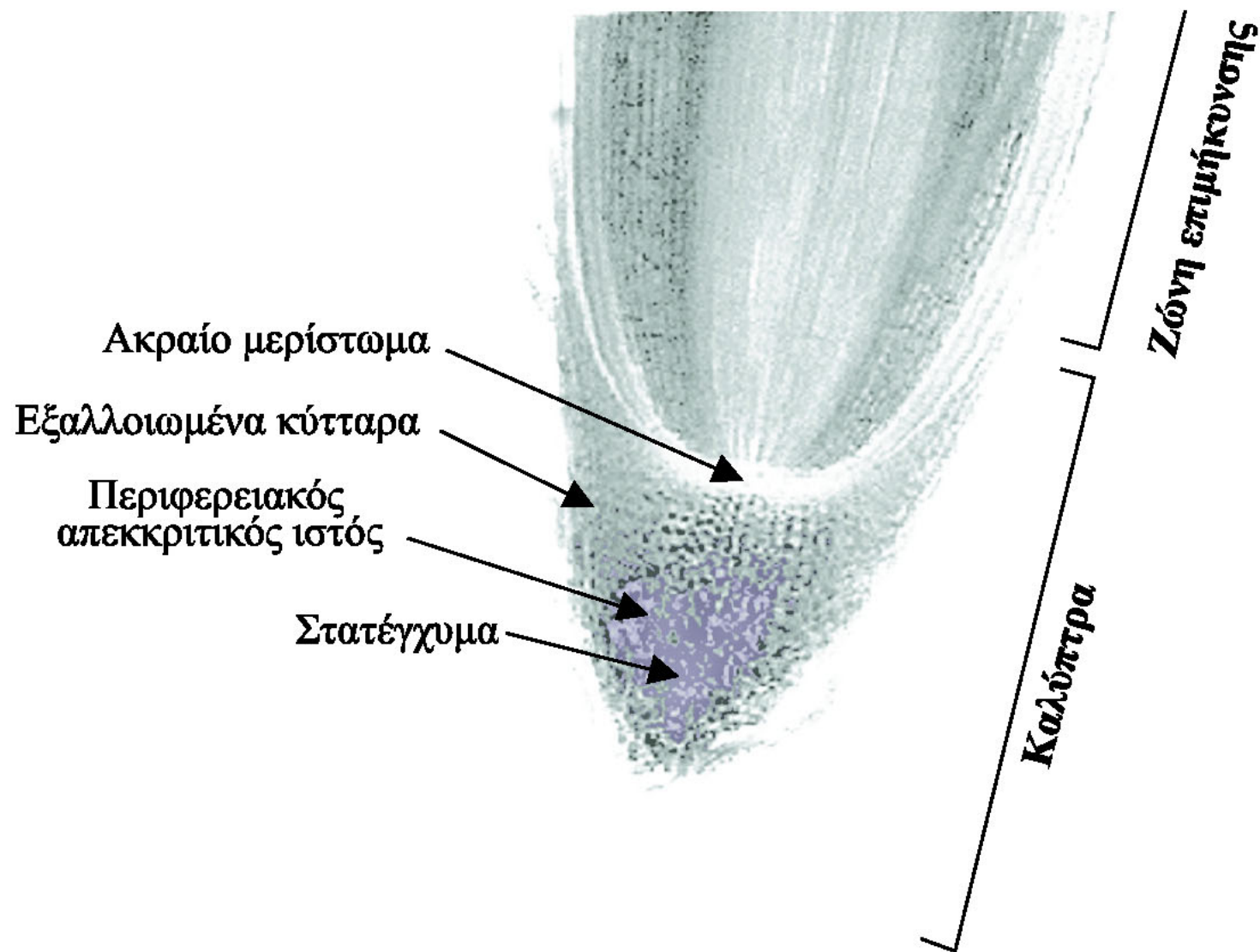


Προσανατολισμός στη ρίζα: Συσχέτιση άξονα ρίζας & βαρύτητας

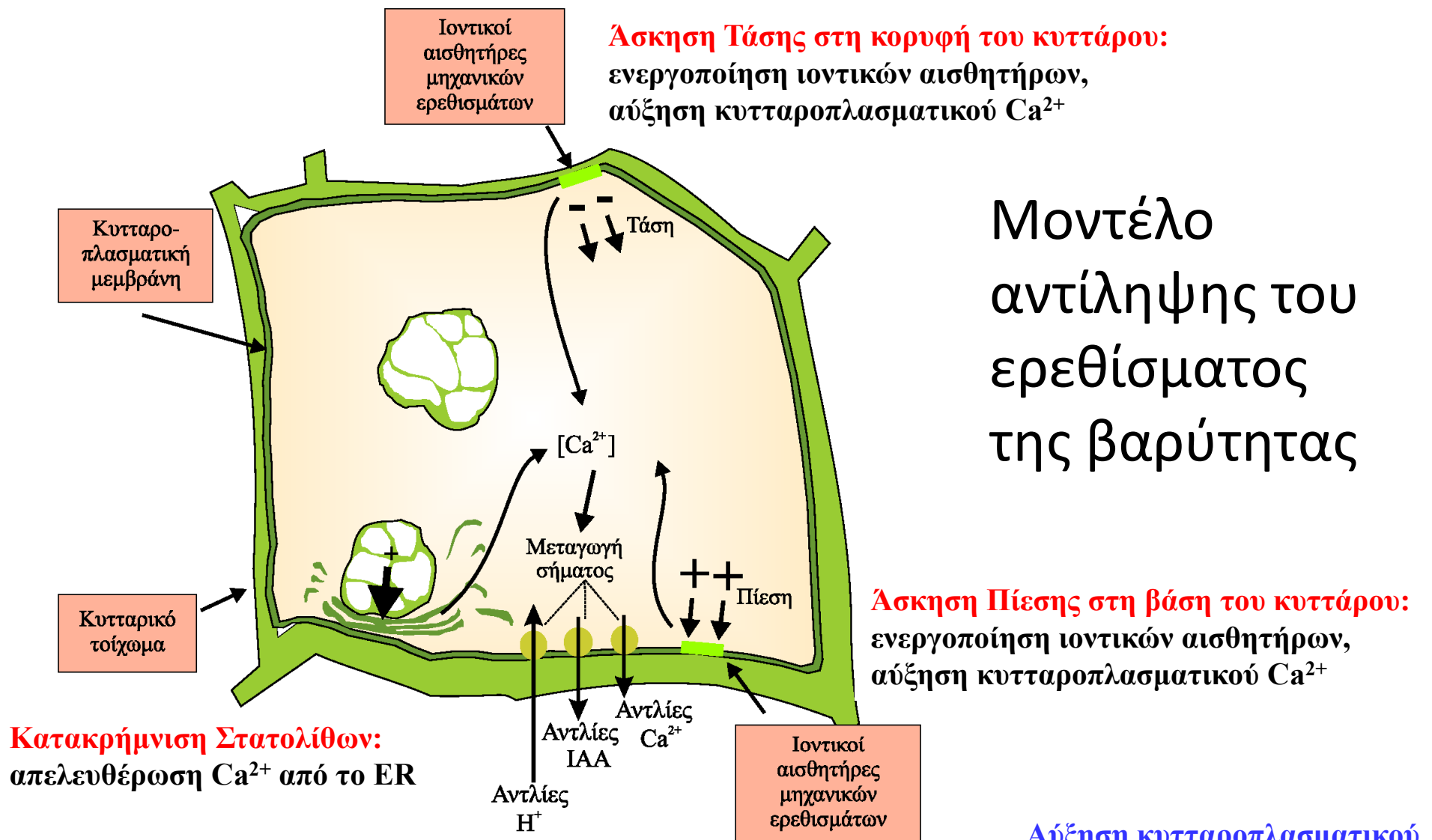


Οι αποκρίσεις στον γεωτροπισμό των κυττάρων της καλύπτρας στη ρίζα μπορούν να συμβούν μόνο όταν τα κύτταρα μπορούν να αντιληφθούν εάν βρίσκονται **στο ανώτερο** ή **στο κατώτερο** μισό της ρίζας. Κάτι τέτοιο συμβαίνει καθώς τα κύτταρα συγκρίνουν την φορά της βαρύτητας σε σχέση με την πολικότητα του οριζόντιου άξονα της ρίζας. Πιο συγκεκριμένα, για **το κύτταρο που βρίσκεται στο ανώτερο μισό της ρίζας ο άξονας της βαρύτητας υποδεικνύει τον κεντρικό πυρήνα** της ρίζας. Αντίθετα, για **το κύτταρο που βρίσκεται στο κατώτερο μισό της ρίζας ο άξονας της βαρύτητας υποδεικνύει την περιφέρεια της ρίζας και όχι τον κεντρικό πυρήνα**.

Συνεπώς τα κύτταρα της καλύπτρας που βρίσκονται στα δυο μισά της ρίζας αποκρίνονται διαφορετικά μεταξύ τους με έναν κυτταρικά αυτόνομο τρόπο, κατά την κατακρήμνιση των αμυλοπλαστών όταν μεταβληθεί ο άξονας της βαρύτητας

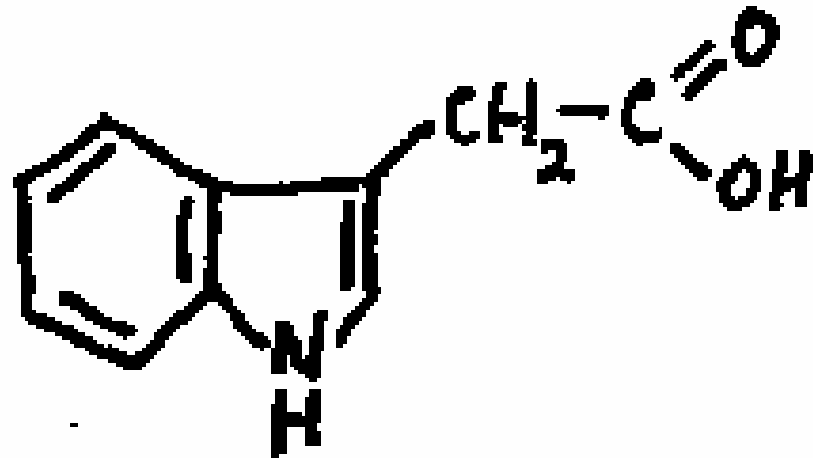


Εικόνα 15.3. Επιμήκης τομή πρωτογενούς ρίζας καλαμποκιού. Διακρίνεται η περιοχή του στατεγχύματος, της οποίας οι ογκώδεις αμυλοπλάστες έχουν χρωσθεί σε μελανή απόχρωση. (Χρώση ιωδίου, μικροφωτογράφιση Γ. Καραμπουρνιώτης.)



Εικόνα 15.4. Σύνοψη των προτεινόμενων υποθέσεων εργασίας των σταδίων αντίληψης και μεταγωγής στην καλύπτρα της ρίζας. Η οριζόντια τοποθέτηση της ρίζας προκαλεί κατακρήμνιση των στατολίθων (απεικονίζονται στο αριστερό μέρος της εικόνας), οι οποίοι ασκούν πίεση στα σύμπλοκα μεμβρανών του ενδοπλασματικού δικτύου, απελευθερώνοντας ιόντα ασβεστίου στο κυτταρόπλασμα. Το ίδιο αποτέλεσμα μπορεί να προκαλέσει η ενεργοποίηση των ιοντικών αισθητήρων (δεξιό μέρος της εικόνας), οι οποίοι αντιλαμβάνονται την άσκηση πίεσης (βάση του κυττάρου) ή/και τάσης (κορυφή του κυττάρου). Η αύξηση της συγκέντρωσης του ασβεστίου προκαλεί ενεργοποίηση ορισμένων μηχανισμών μεταγωγής σήματος (π.χ. του μηχανισμού της καλμοδουλίνης), με τελικό αποτέλεσμα την ενεργοποίηση ορισμένων μεμβρανικών αντλιών.

Ο τρόπος απόκρισης των φυτικών οργάνων στην μεταβολή του άξονα της βαρύτητας φαίνεται να είναι παρόμοιος με τον μηχανισμό που πρότειναν οι Cholodny-Went για την περίπτωση του φωτοτροπισμού. **Η θεωρία Cholodny-Went** υποστηρίζει ότι **οι τροπισμοί (φώτο- και γέω-) οφείλονται στη διαφορετική ανάπτυξη** μεταξύ των δυο αντίθετων πλευρών ενός φυτικού άξονα (βλαστού ή ρίζας) εξαιτίας της **διαβάθμισης στην συγκέντρωση αυξίνης**. Η διαβάθμιση στην συγκέντρωση αυξίνης δημιουργείται από τους **μηχανισμούς διακίνησης της ορμόνης**



Ινδολο-3-οξικό οξύ

(IAA)

Ενδογενές μόριο Αυξίνης

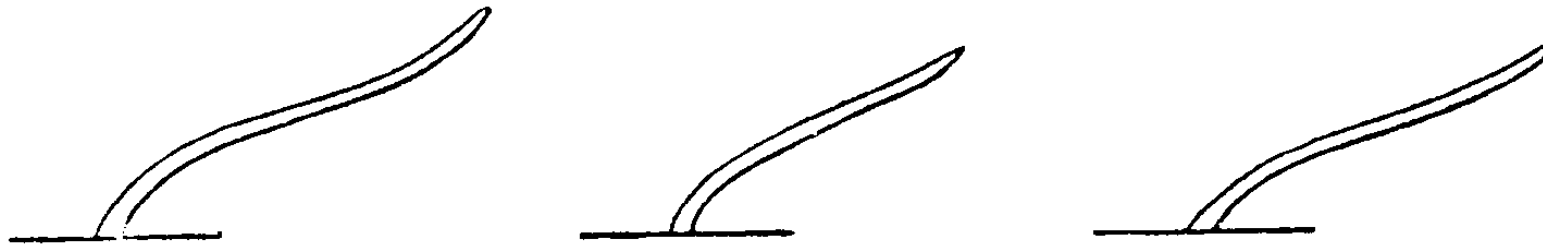
Πρόδρομο μόριο: **Τρυπτοφάνη**

Charles (Πατέρας) & Francis (Γιός) Darwin (1880) *The Power of movements in Plants* London: John Murray, Albermarle Street

Σελίδες 468-477

Το Πείραμα:

Fig. 181.



Phalaris Canariensis: cotyledons after exposure in a box open on one side in front of a south-west window during 8 h. Curvature towards the light accurately traced. The short horizontal lines show the level of the ground.

Οι κοτυληδόνες του φυτού *Phalaris Canariensis* έπειτα από έκθεση σε εισερχόμενο φως από τη μια πλευρά σκοτεινού κουτιού που τοποθετήθηκε στο Νοτιο-Δυτικό παράθυρο για 8 ώρες

Παρατηρείτε στρέψη προς το φως **[φωτοτροπισμός]**

Οι οριζόντιες γραμμές παρουσιάζουν το επίπεδο του εδάφους

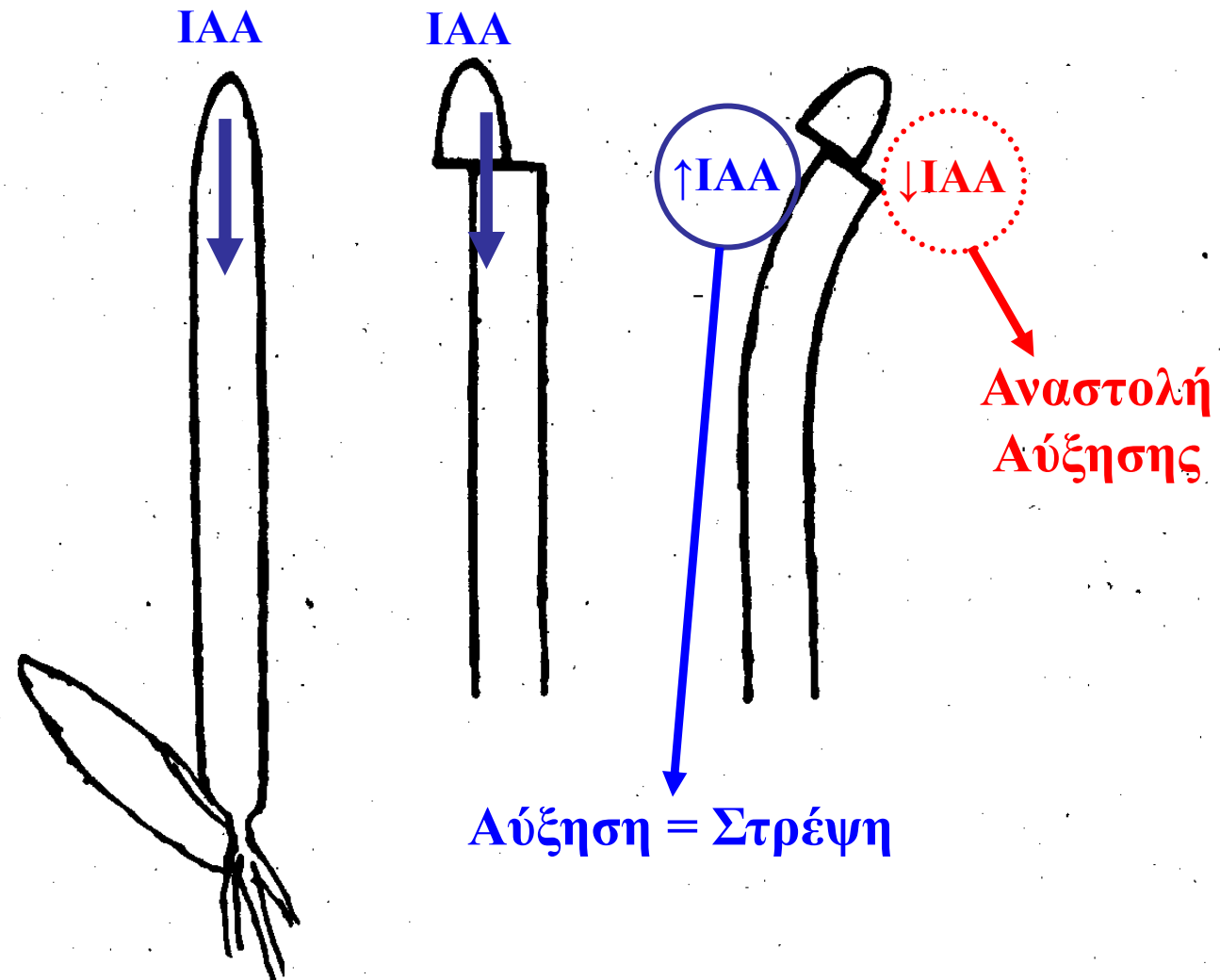
Charles & Francis Darwin (1880) *The Power of movements in Plants* London:
John Murray, Albermarle Street

Σελίδα 474

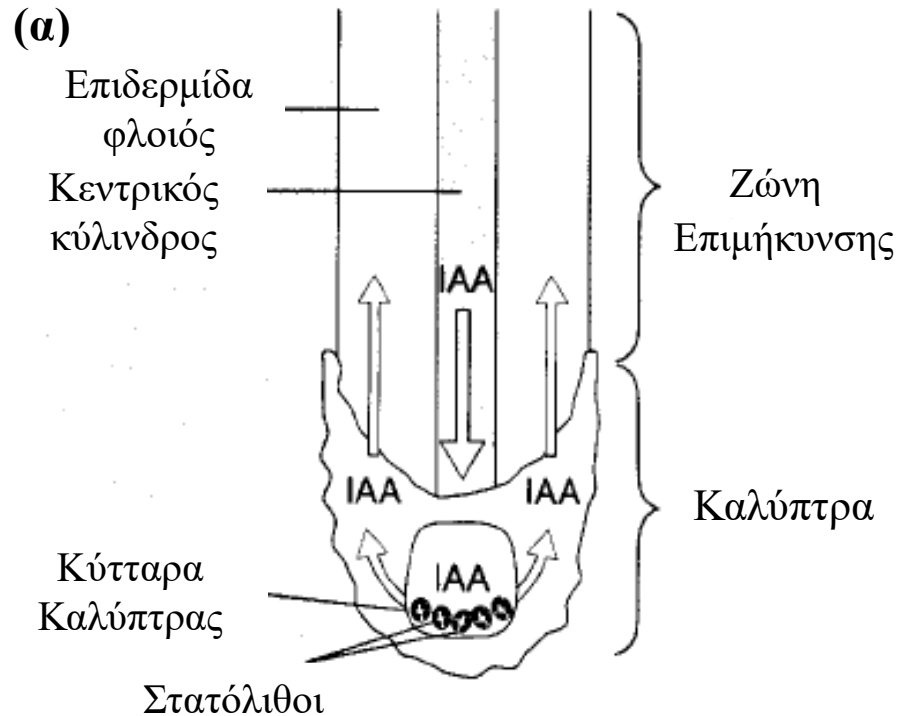
Συμπέρασμα: We must therefore conclude that when seedlings are freely exposed to a lateral light some influence is transmitted from the upper to the lower part, causing the latter to bend.

Συμπεραίνουμε λοιπόν πως όταν σπορόφυτα εκτίθενται σε πλάγιο φωτισμό τότε κάποιος παράγοντας (**Αυξίνη**) μεταφέρεται από το ανώτερο στο κατώτερο μέρος, προκαλώντας την στρέψη του τελευταίου

Σύνδεση του τροπισμού κολεοπτίλων με τη δράση του παράγοντα (αυξίνη)

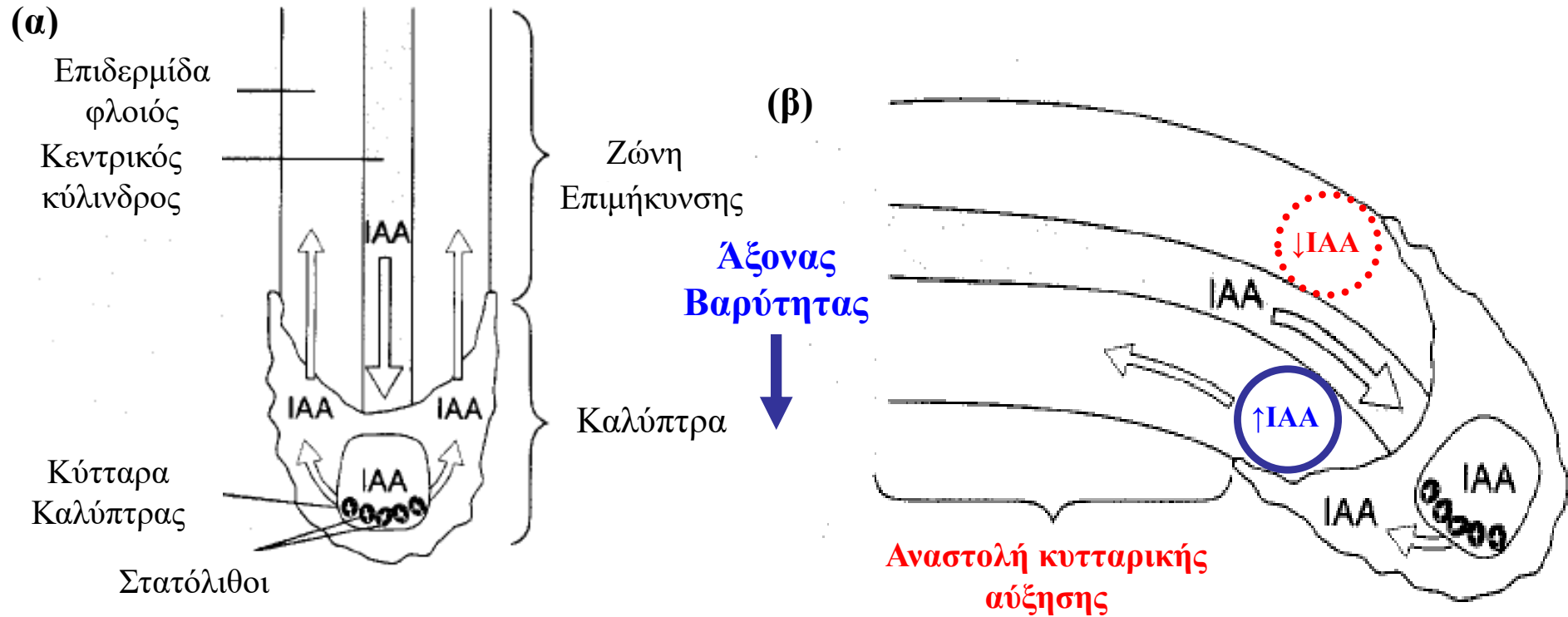


The experiment of Paál. Left, intact seedling; center, tip removed and replaced to one side; right, curvature resulting.



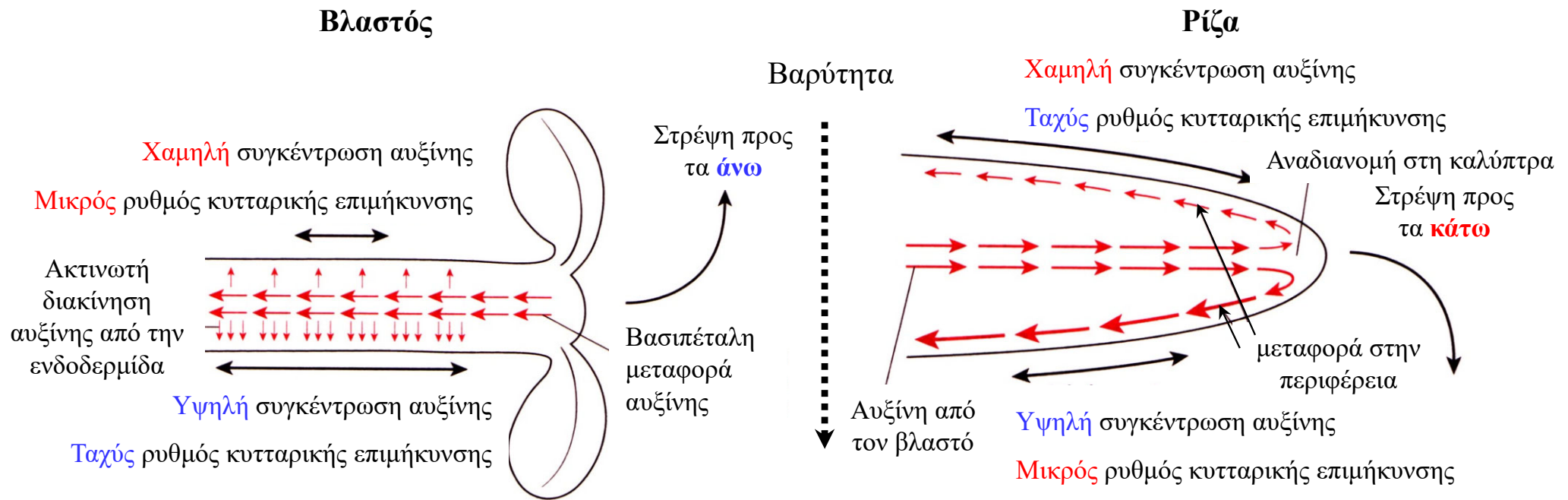
(α) Καθώς η ρίζα αναπτύσσεται παράλληλα ως προς τον άξονα της βαρύτητας η αυξίνη μεταφέρεται **από το υπέργειο μέρος του φυτού στα κύτταρα της καλύπτρας** όπου και συσσωρεύεται. Από εκεί γίνεται **αναδιανομή με αντίθετη φορά** μέσω των κυττάρων του φλοιού και της ριζικής επιδερμίδας. Έτσι η αυξίνη φτάνει στη ζώνη επιμήκυνσης όπου ελέγχει το ρυθμό αύξησης των κυττάρων

Η δράση της αυξίνης στην ρίζα (Γεωτροπισμός)



(β) Η αντίληψη της μεταβολής του άξονα της βαρύτητας γίνεται με την κατακρήμνιση αμυλοπλαστών (στατόλιθοι) που βρίσκονται στα κύτταρα της καλύπτρας. Τότε στο κάτω μέρος της ρίζας παρατηρείτε ασύμμετρη μεταφορά αυξίνης. Η **συσσωρευση** της αυξίνης στο κάτω μέρος της ρίζας έχει ως αποτέλεσμα την **αναστολή** της επιμήκυνσης των κυττάρων και έτσι η ρίζα στρέφεται προς τα κάτω

Η διαβάθμιση αυξίνης προκαλεί διαφορετική μεταβολή στην ανάπτυξη βλαστού και ρίζας



Αναδιανομή αυξίνης κατά την στρέψη στην οριζόντια θέση βλαστού και ρίζας. Η αναδιανομή αυξίνης ξεκινά από τις **θέσεις αντίληψης του γεωτροπισμού**, όπως η ενδοδερμίδα για τον βλαστό και η καλύπτρα για την ρίζα. Ακολουθεί αύξηση της συγκέντρωσης αυξίνης στο κατώτερο μισό και μείωση στο ανώτερο μισό τμήμα του βλαστού και ρίζας. Η διαβάθμιση αυξίνης προκαλεί διαφορετική μεταβολή της ανάπτυξης μεταξύ των δυο οργάνων, με αποτέλεσμα **ο βλαστός να στρέφεται προς τα πάνω** ενώ η ρίζα προς τα κάτω

Μεταλλάγματα με ανωμαλίες στην **μεταγωγή σήματος** ή στην **διακίνηση αυξίνης** αποδεικνύουν τον σημαντικό ρόλο της φυτορμόνης στην γεωτροπική απόκριση

Τα φυτά της μετάλλαξης *nonphototropic hypocotyl4* (*nph4*) του *Arabidopsis* παρουσιάζουν όχι μόνο **περιορισμένη απόκριση στην αυξίνη** αλλά και προβλήματα φωτοτροπισμού και γεωτροπισμού

Τα μεταλλάγματα ***auxin resistant1* (*aux1*)** και ***ethylene insensitive root1* (*eir1*)** **συσχετίζουν** τον μηχανισμό διακίνησης αυξίνης στη ρίζα με την απόκριση στο γεωτροπισμό (η μετάλλαξη *eir1* ονομάζεται επίσης *pin2* και *agr1*).

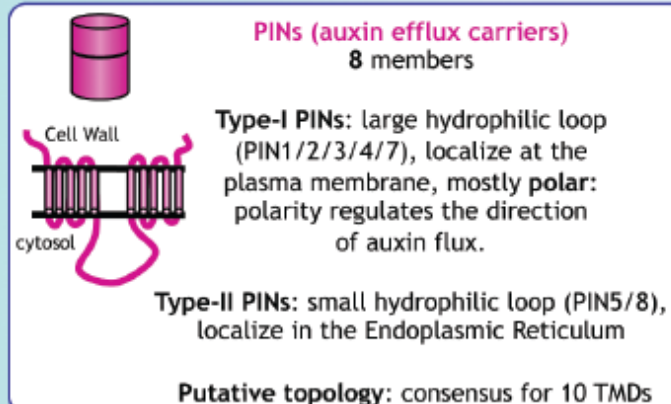
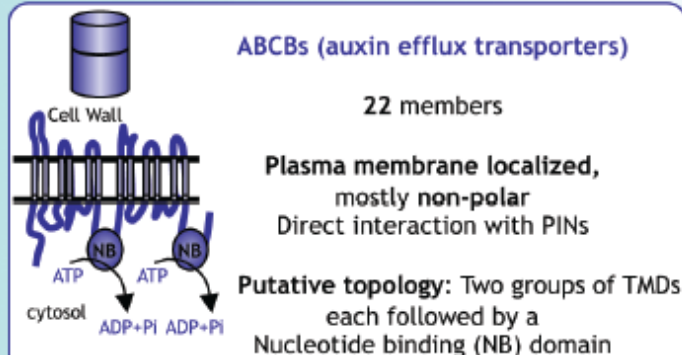
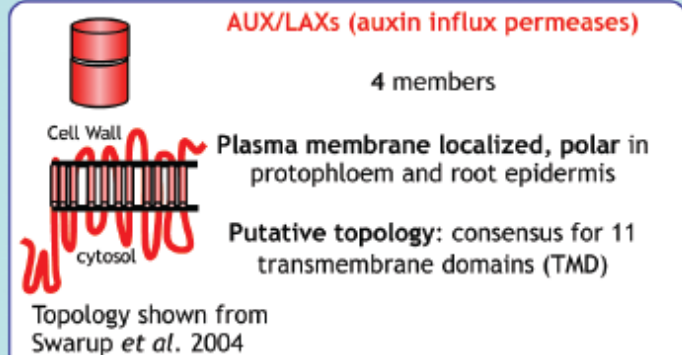
Ιδιαίτερο ενδιαφέρον συγκεντρώνουν οι μεταλλάξεις *aux1* και *eir1*

Η **διακίνηση αυξίνης** οφείλεται σε ένα **συνεχές δίκτυο εισροής και εκροής** μέσα από διαδοχικά χωροθετημένα κύτταρα στη ρίζα, έτσι ώστε η κατευθυνόμενη ροή να καθορίζεται από την **πολική τοποθέτηση των φορέων εκροής στην πλασματική μεμβράνη** των κυττάρων

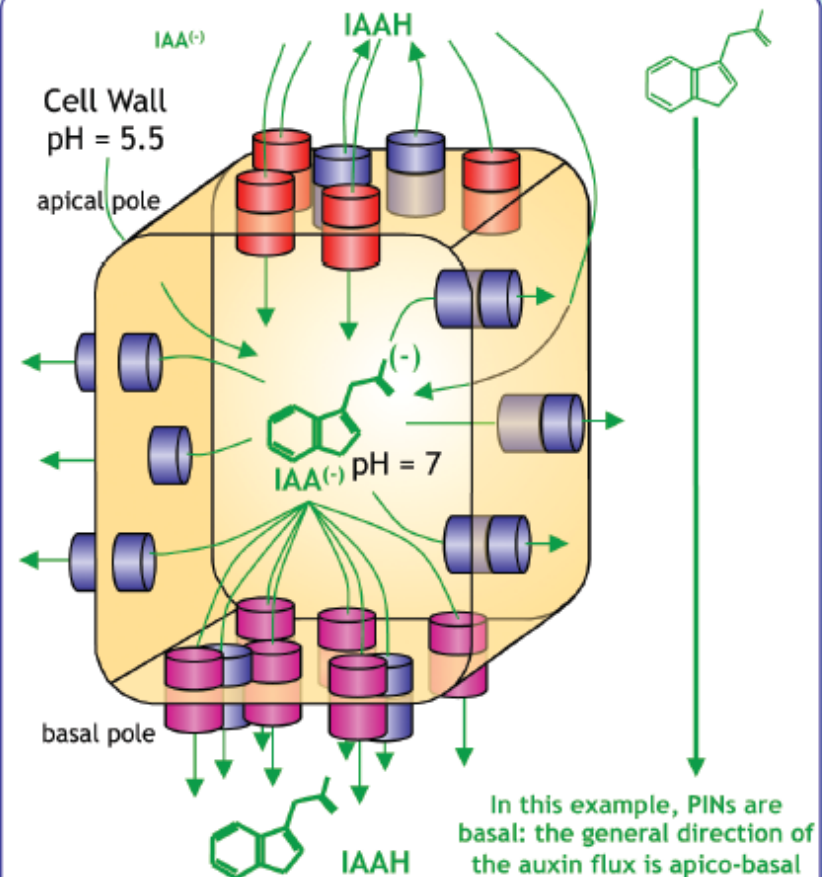
Το **γονίδιο *AUX1*** κωδικοποιεί για ένα **φορέα εισροής αυξίνης** στα φυτικά κύτταρα, ενώ το **γονίδιο *EIR1* ή *PIN2*** για ένα **φορέα εκροής**. Μεμονωμένες μεταλλάξεις και των δυο γονιδίων οδηγούν σε φυτά των οποίων **η ρίζα αδυνατεί να αντιληφθεί το γεωτροπισμό**.

Επιπλέον η εξωγενή εφαρμογή αναστολέων της πολικής διακίνησης της αυξίνης στην ρίζα φυτών *Arabidopsis* αγρίου τύπου έχει ως αποτέλεσμα την **μη γεωτροπική απόκριση**

Box 1. The chemiosmotic theory and the different families of auxin carriers.



Auxin is a weak acid with a dissociation constant of $pK = 4.8$. Hence, it is present under two forms: the anion $IAA^{(-)}$ and the protonated $IAAH$ dependent on the pH compartment. In neutral compartments (cytoplasm), $IAA^{(-)}$ dominates, whereas in acidic compartments (cell wall) both $IAAH$ and $IAA^{(-)}$ are present. $IAAH$ can freely diffuse across the plasma membrane, but there is still a proportion of $IAA^{(-)}$ which needs to be transported inside the cell by the action of influx transporter (AUX/LAX). $IAA^{(-)}$ cannot pass through the plasma membrane and needs to be actively transported by efflux carriers (PINs, ABCBs), the polarity of which regulates the direction of the auxin flux (PINs).



W.T.

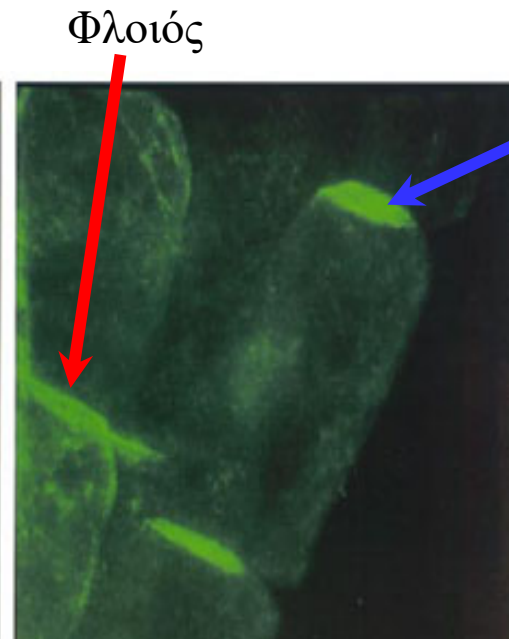
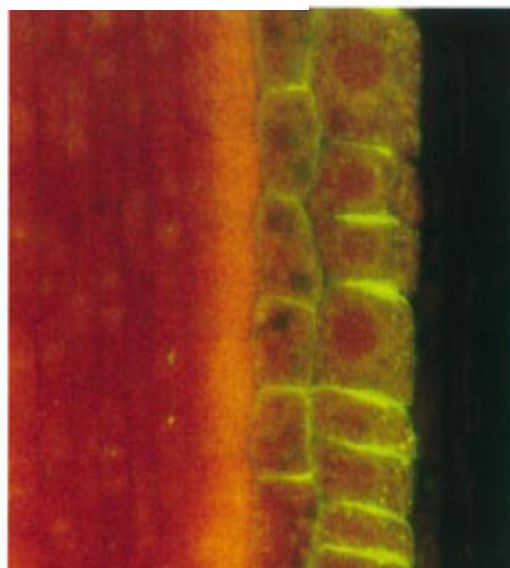
pin1

PIN = βελόνα
pin1



Ιδιαίτερο ενδιαφέρον συγκεντρώνουν οι μεταλλάξεις *aux1* και *eir1*

- Το **γονίδιο *EIR1*** ή ***PIN2*** κωδικοποιεί για ένα πρωτεϊνικό **φορέα εκροής αυξίνης**, ο οποίος σε συνδυασμό **με τα υπόλοιπα γονίδια *PIN*** συνθέτουν το **πολικό δίκτυο ενεργής μεταφοράς αυξίνης** από το βλαστό προς το ακρορίζιο και στην συνέχεια με αντίθετη φορά προς την περιφέρεια



Φλοιός

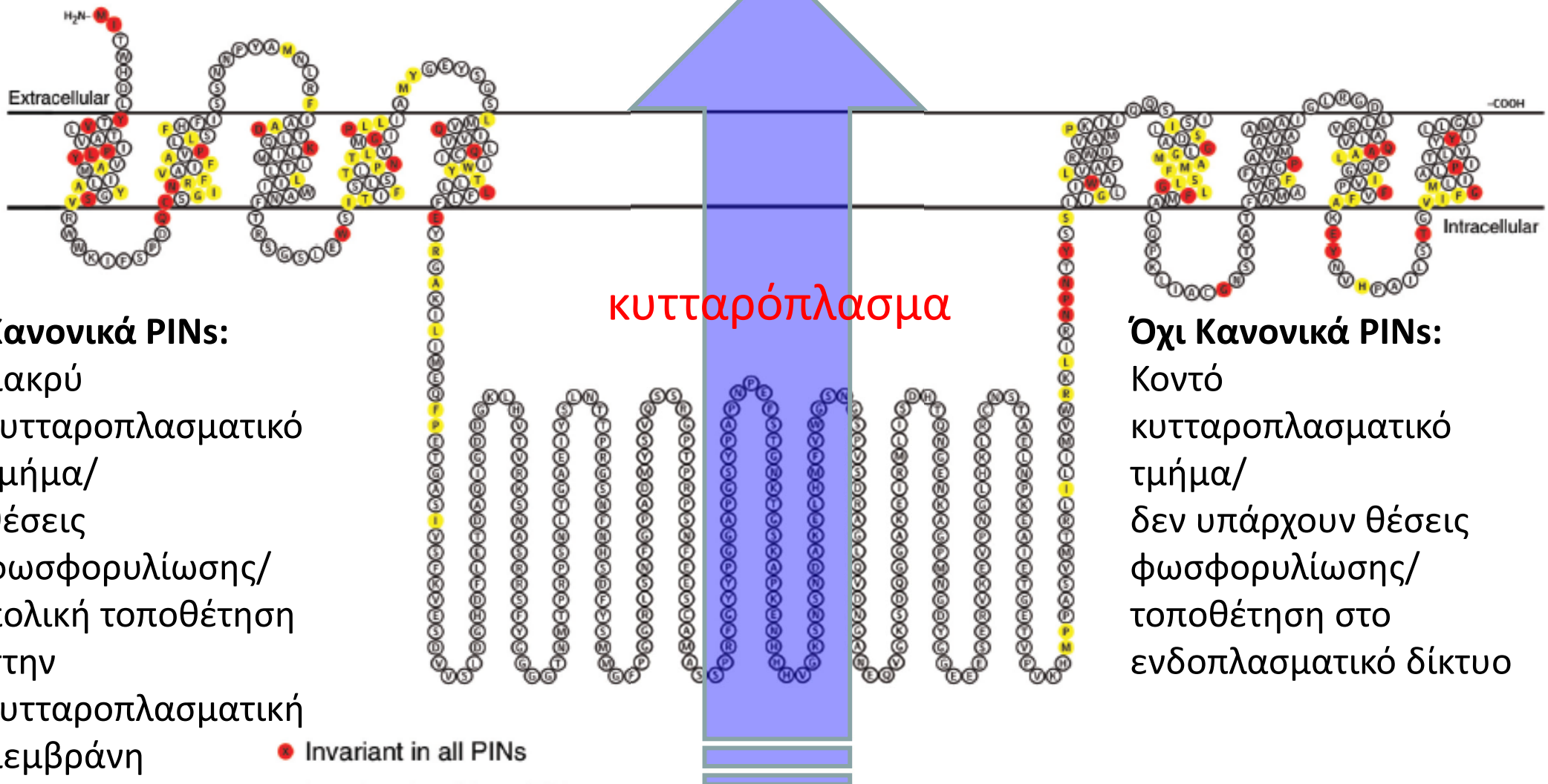
Επιδερμίδα

Η πρωτεΐνη ***EIR1*** ή ***PIN2*** τοποθετείται **πολικά** στα κύτταρα του **φλοιού (βάση)** και στα **κύτταρα της επιδερμίδας (κορυφή)**

Δομή των PIN1-8 που συμμετέχουν στην πολική μεταφορά αυξίνης (efflux)

Διαμεμβρανική πρωτεΐνη/ Διαμεμβρανικές δομές

αποπλάστης



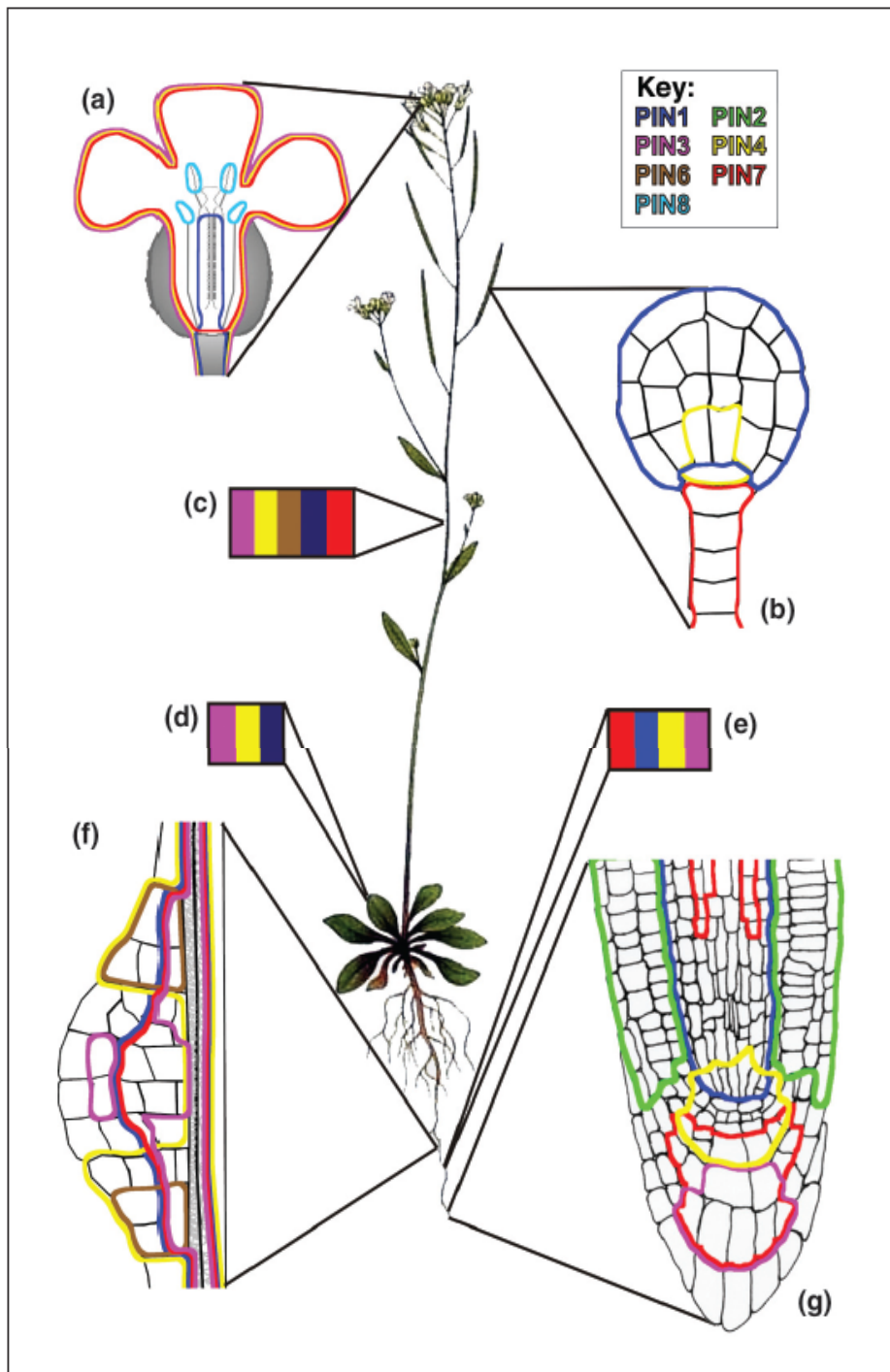
Κανονικά PINs:

μακρύ
κυτταροπλασματικό
τμήμα/
θέσεις
φωσφορυλίωσης/
πολική τοποθέτηση
στην
κυτταροπλασματική
μεμβράνη

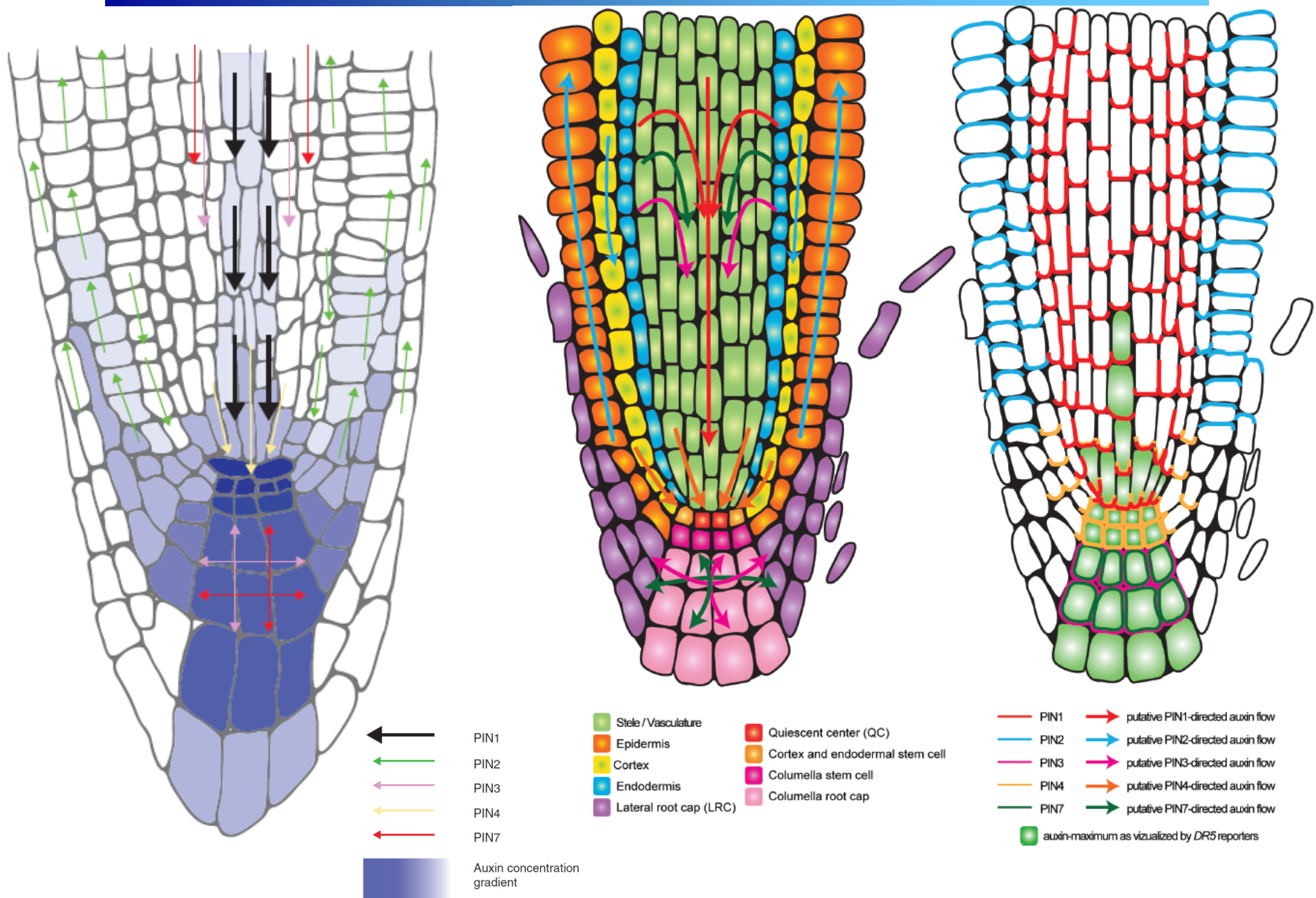
- Invariant in all PINs
- x Invariant in all long PINs

Όχι Κανονικά PINs:

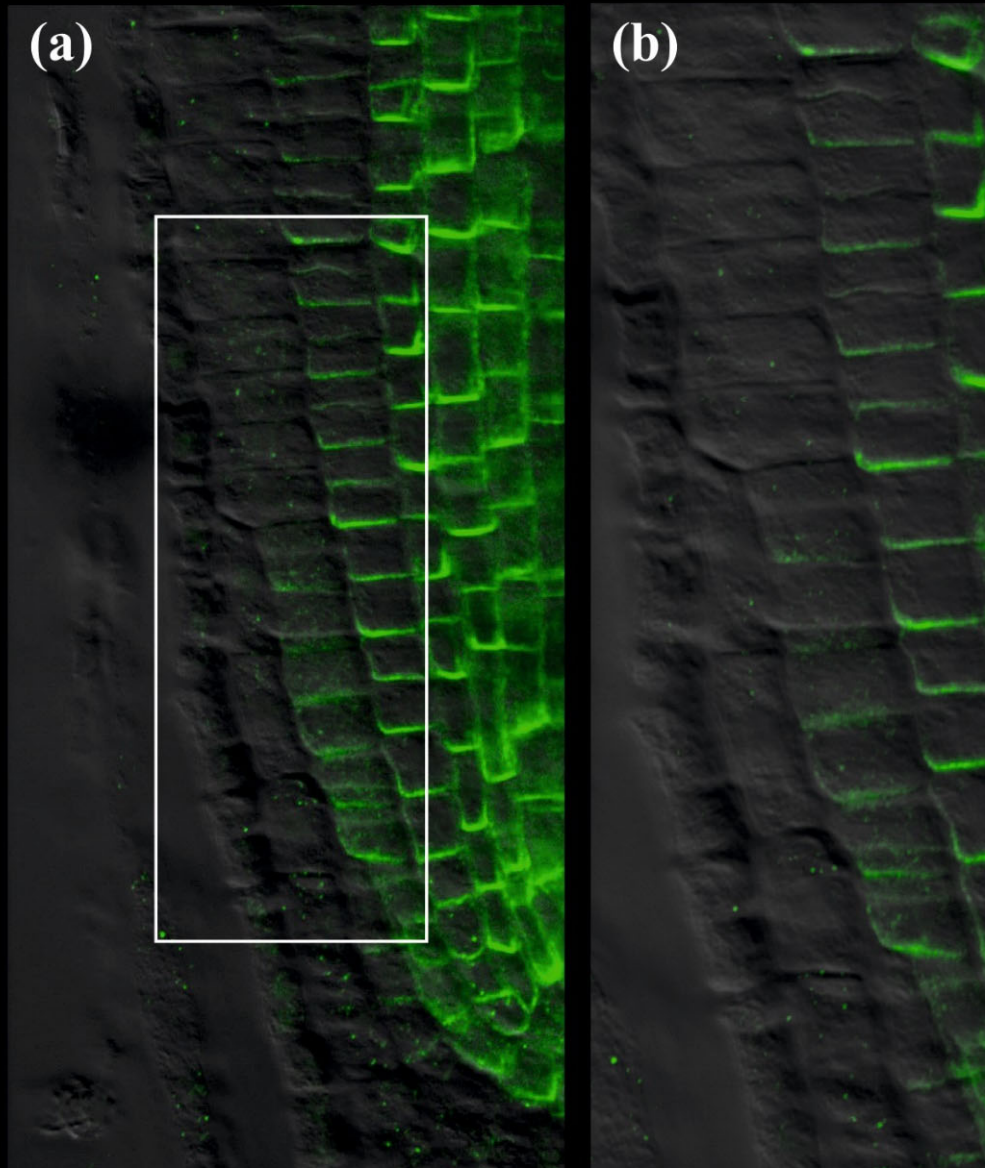
Κοντό
κυτταροπλασματικό
τμήμα/
δεν υπάρχουν θέσεις
φωσφορυλίωσης/
τοποθέτηση στο
ενδοπλασματικό δίκτυο



Η διακίνηση της αυξίνης στην ρίζα & η κατανομή των PINs



Πολική ενδοκυτταρική τοποθέτηση του μεταφορέα αυξίνης PIN1



● (α)

Επιδερμίδα

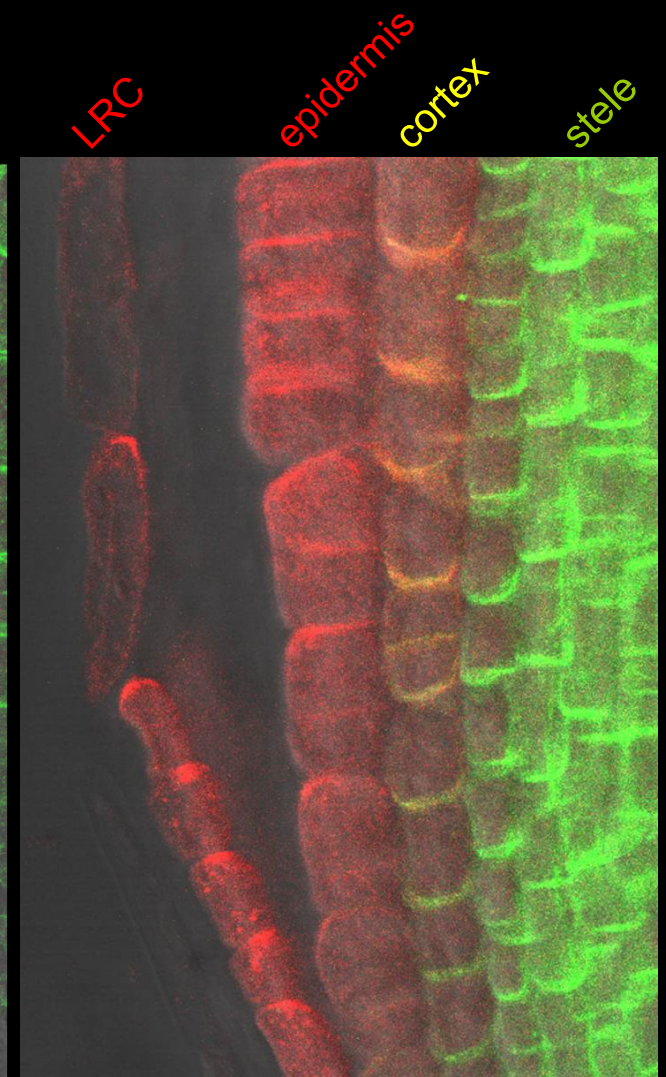
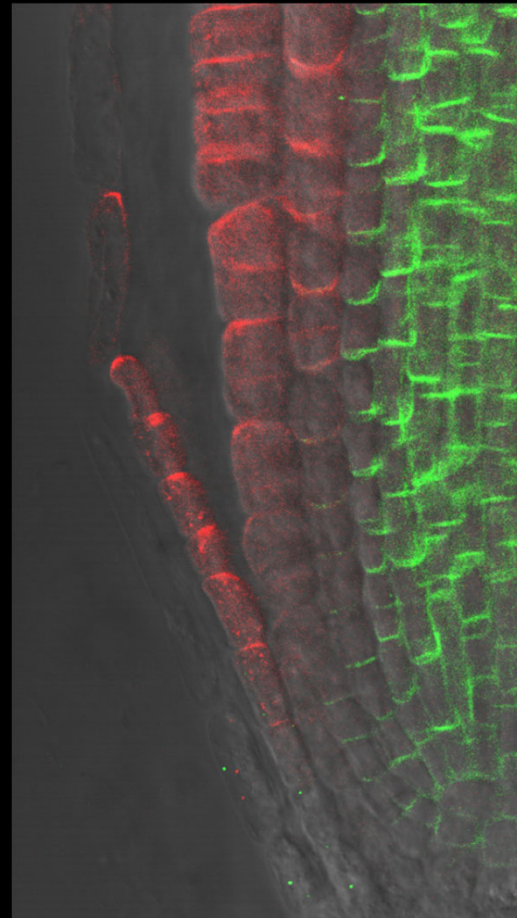
Φλοιός

Ενδοδερμίδα

Περικύκλιο

Protein Tagging

Columbia



PIN1 stele↓ cortex↓

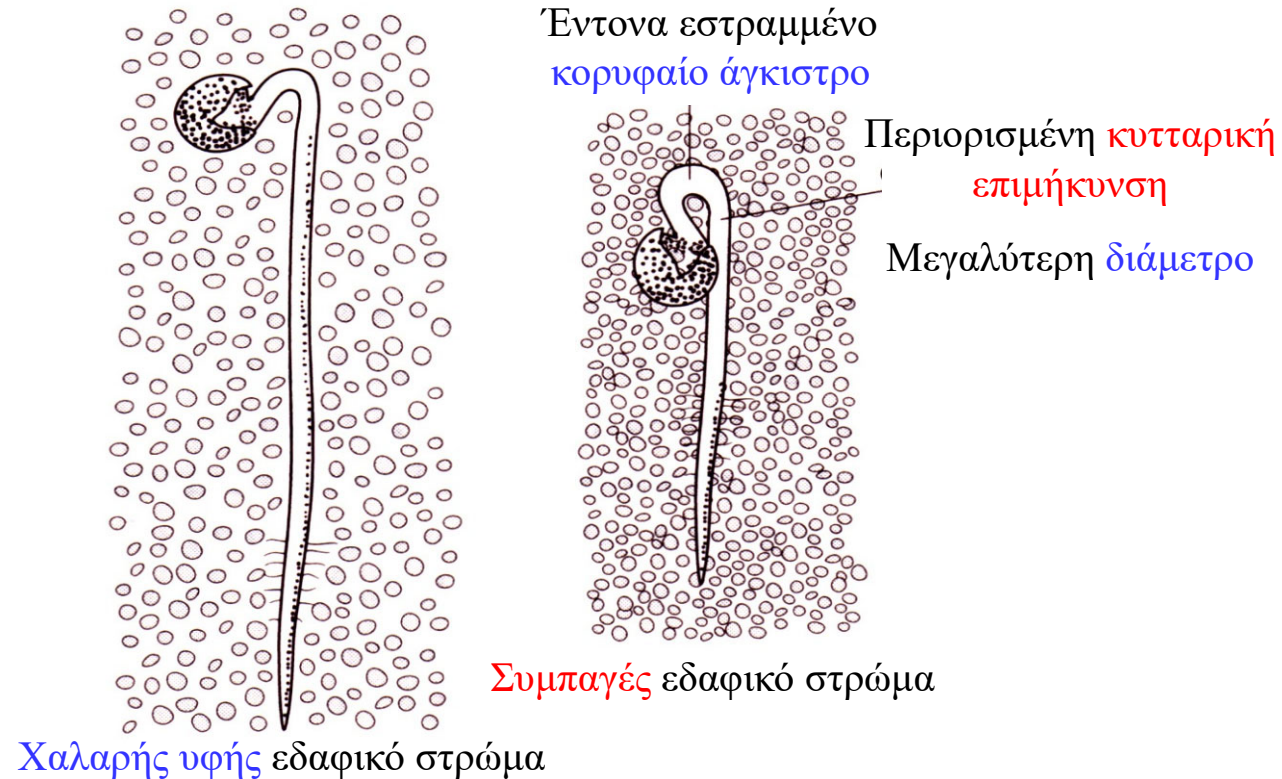
PIN2 epidermis↑ LRC↑
cortex↓

Θεματική Ενότητα II

**Επίδραση μηχανικών ερεθισμάτων στην
ανάπτυξη
(Θιγμομορφογένεση)**

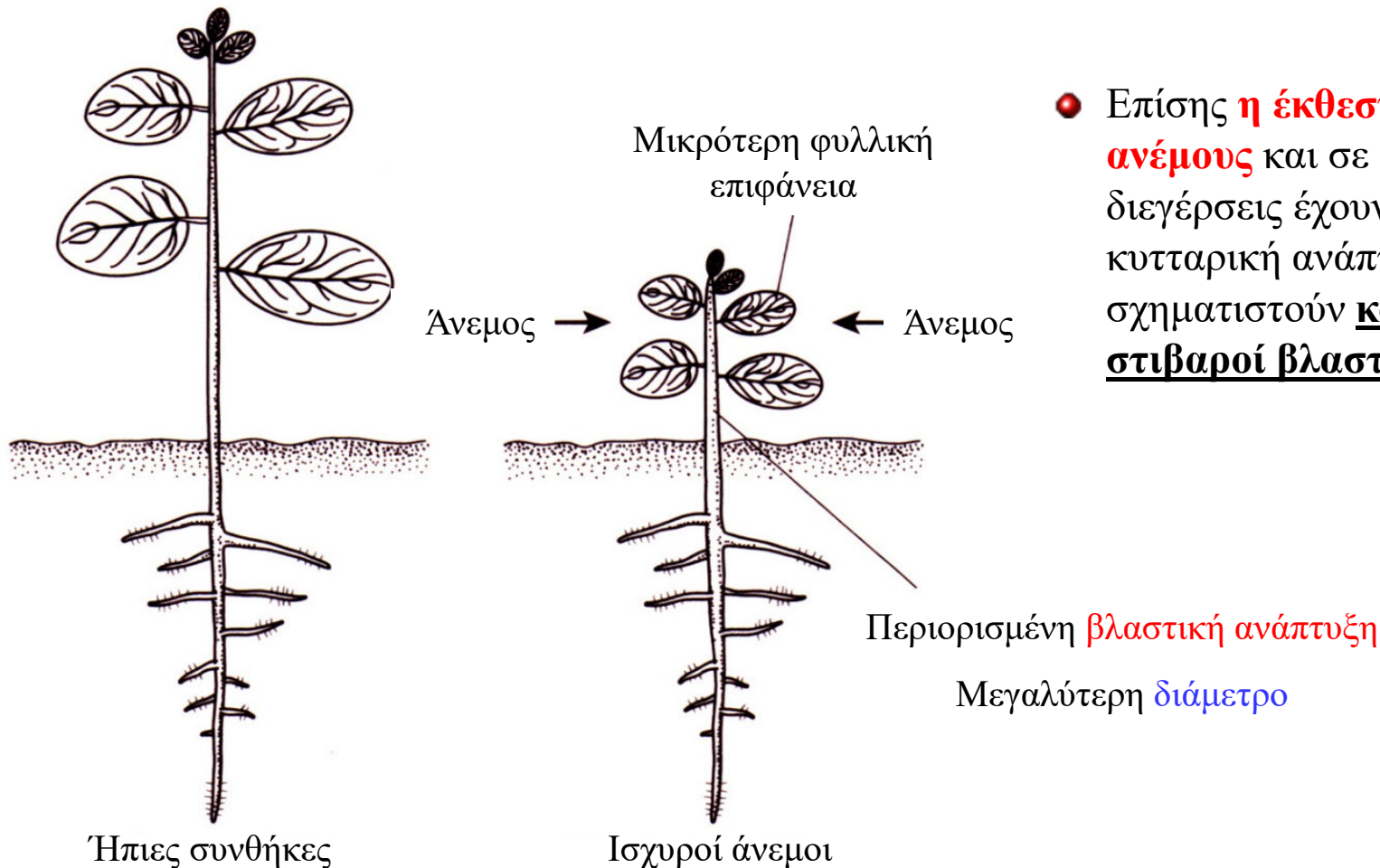
Τα φυτά δέχονται πληθώρα μηχανικών διεγέρσεων όπως διαταραχές από τις κινήσεις των ζώων, τον άνεμο, τη βροχή καθώς και από την πίεση που ασκούν διάφορα φυσικά εμπόδια που παρεμποδίζουν την ανάπτυξη του φυτικού σώματος. Στο σύνολο τους οι μεταβολές στην ανάπτυξη που προκαλούνται από μηχανικές διεγέρσεις χαρακτηρίζονται από τον όρο **Θιγμομορφογένεση** (thigmomorphogenesis), ενώ το φαινόμενο της στρέψης φυτικών οργάνων από μηχανικές διεγέρσεις χαρακτηρίζεται ως **Θιγοτροπισμός** (thigmotropism)

Θιγμομορφογένεση σε σποριόφυτα που βλαστάνουν στο έδαφος



- Οι μηχανικές διεγέρσεις κατά την πρωτογενή ανάπτυξη προκαλούν μείωση της επιμήκυνσης των κυττάρων, ενώ ενισχύουν την ακτινωτή αύξηση των οργάνων, με αποτέλεσμα το φυτό γίνεται κοντότερο και πιο σθεναρό. Το συμπιεσμένο χώμα οδηγεί επίσης στην ενδυνάμωση του κορυφαίου άγκιστρου του βλαστού. Έτσι, τα σποριόφυτα που μεγαλώνουν σε συμπιεσμένο χώμα σε σχέση εκείνα που μεγαλώνουν σε χαλαρό χώμα: **i) αναπτύσσουν κοντότερα φυτικά όργανα** (υπο/επικοτύλιο και ρίζα), **ii) έχουν μεγαλύτερη διάμετρο** και **iii) πιο έντονα εστραμμένο κορυφαίο άγκιστρο**
- Οι αλλαγές αυτές στην ανάπτυξη αυξάνουν την **ικανότητα αντίστασης** των σποριόφυτων έναντι των υψηλών πιέσεων του εδάφους καθώς αυτά αναπτύσσονται μετά την βλάστηση τους, ώστε να **αναδυθούν από το εδαφικό στρώμα που τα καλύπτει**

Θιγμομορφογένεση που προκαλείται από δυνατούς ανέμους



- Επίσης **η έκθεση σε ισχυρούς ανέμους** και σε άλλες μηχανικές διεγέρσεις έχουν ως αποτέλεσμα κυτταρική ανάπτυξη τέτοια ώστε να σχηματιστούν **κοντότεροι** και **πιο στιβαροί βλαστοί**

- Επιπρόσθετα, **η μηχανική διέγερση στον βλαστό** προκαλεί **μείωση του ρυθμού ανάπτυξης του βλαστού, αύξηση της απόθεσης λυγνίνης** και **μείωση της επιφάνειας του φύλλου**. Τέτοιες μεταβολές περιορίζουν τα τμήματα του φυτικού σώματος που είναι εκτεθειμένα στον άνεμο
- Μόλις ο βλαστός διεγερθεί μηχανικά τότε **μεταβάλλεται η ανάπτυξη και του ριζικού συστήματος**. Τμήματα ρίζας που αναπτύσσονται σε εδαφικό στρώμα παράλληλο με την φορά του επικρατούς ανέμου αποκτούν **μεγαλύτερη διάμετρο** και **πυκνότητα**. Οι μεταβολές αυτές στην ανάπτυξη συμβάλουν στην καλύτερη πρόσφυση της ρίζας στο έδαφος εξασφαλίζοντας τη **στήριξη** του βλαστού σε περιοχές όπου επικρατούν ιδιαίτερα ισχυροί άνεμοι.

- © Έχει παρατηρηθεί ότι ο καθημερινός ψεκασμός για 10 δευτερόλεπτα φυτών **ντομάτας** που αναπτύσσονται στο θερμοκήπιο προκαλεί **μείωση του τελικού ύψους** των φυτών **στο περίπου 60%** σε σχέση με το ύψος των φυτών που χρησιμοποιούνται ως μάρτυρες.
- © Είναι λοιπόν αναμενόμενο σε κανονικές συνθήκες ανάπτυξης **τα φυτά στον αγρό** εφόσον είναι συνεχώς εκτεθειμένα σε μηχανικές διεγέρσεις που προκαλούνται από τον άνεμο τελικά να **είναι κοντότερα** και **πιο στιβαρά** από εκείνα που αναπτύσσονται **στο θερμοκήπιο**
- © Ο μηχανισμός με τον οποίο τα φυτά αντιλαμβάνονται τις μηχανικές διεγέρσεις **δεν είναι ακόμα γνωστός**, παρόλα αυτά είναι πιθανόν να βασίζεται σε μεταβολές **της δομής στη κυτταροπλασματική μεμβράνη** και **τον κυτταροσκελετό**

Άμεσες κυτταρικές αποκρίσεις στις μηχανικές διεγέρσεις

© Έχει παρατηρηθεί ότι ήπιου τύπου μηχανικές διεγέρσεις προκαλούν άμεσες κυτταρικές αποκρίσεις τουλάχιστον δυο τύπων: α) μια **στιγμιαία μεταβολή του ηλεκτρικού δυναμικού** εκατέρωθεν της πλασματικής μεμβράνης και β) μια **στιγμιαία αύξηση στη κυτταροπλασματική συγκέντρωση των ιόντων Ca^{2+}**

© Το **μηχανικό ερέθισμα** εξαιτίας της φυσικής επαφής **μεταφέρεται** από ένα κύτταρο στο άλλο **με την μορφή ηλεκτρικού δυναμικού** και σχετίζεται με την **κίνηση** φυτικών οργάνων στα ευαίσθητα στην επαφή φυτά (γένος *Mimosa spp.*) και στα **εντομοβόρα** φυτικά είδη όπως το *Dionaea muscipala*. Οι μεταβολές της κυτταροπλασματικής **συγκέντρωσης ιόντων Ca^{2+}** που προκαλούνται από την φυσική επαφή **ενεργοποιούν την έκφραση γονιδίων** που λειτουργούν στη **θιγμομορφογένεση**

Με την επαφή
τα φύλλα
κλείνουν για
προστασία



Mimosa spp.



Mimosa pudica or
Sensitive plant

<https://youtu.be/r5Ju2QuYpwQ>

Dionaea muscipala



Παγιδεύει το
έντομο για
θρέψη
(πηγή N και P)

[BBC] Venus fly trap

<https://youtu.be/O7eQKSf0LmY>

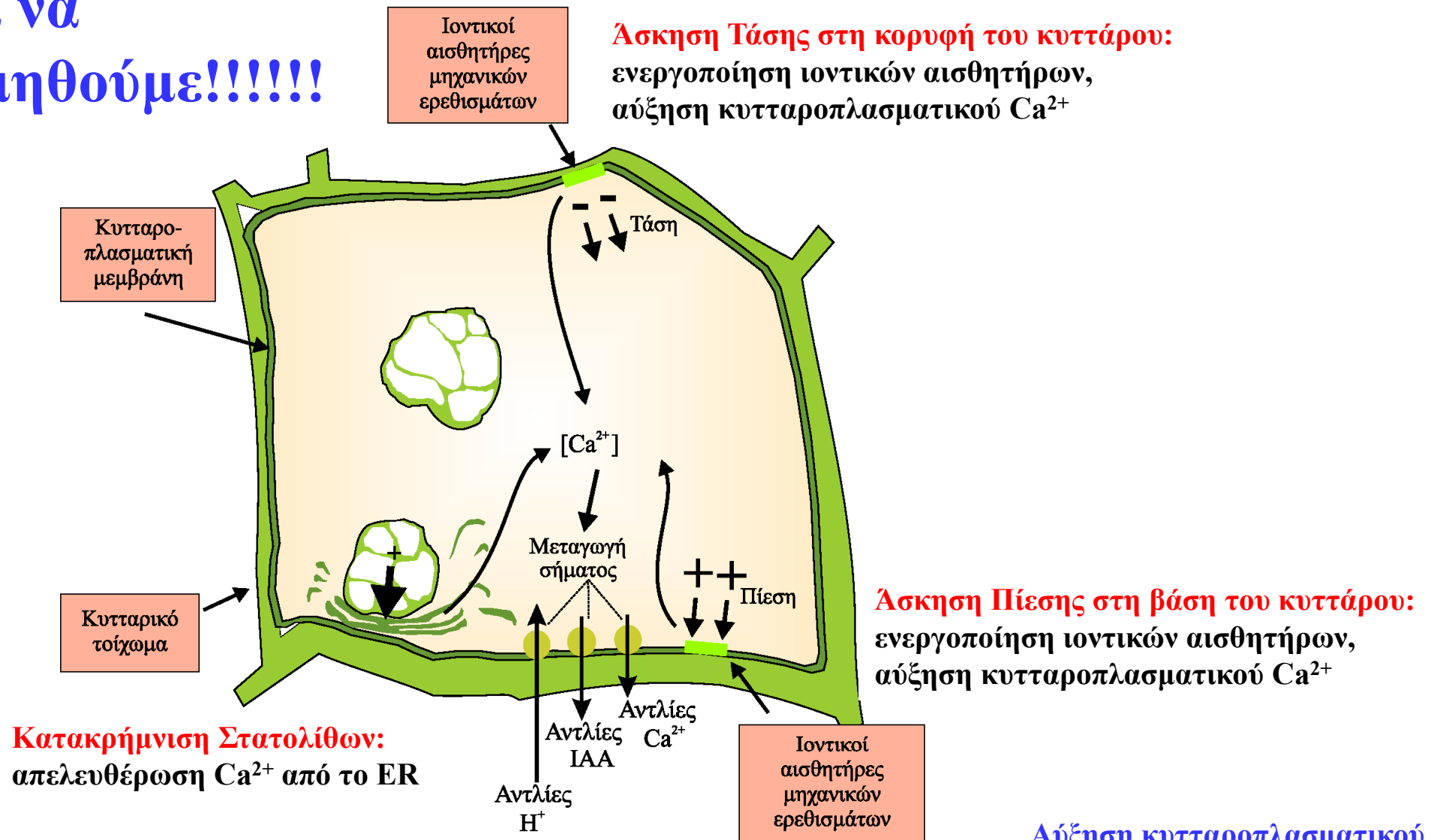
[Mimosa Pudica or Sensitive Plant] _ Shy Plant _ Touch-Me-Not Plant



BBC one



Για να θυμηθούμε!!!!!!

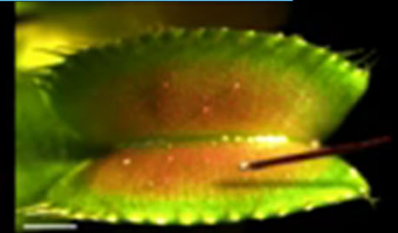


Εικόνα 15.4. Σύνοψη των προτεινόμενων υποθέσεων εργασίας των σταδίων αντίληψης και μεταγωγής στην καλύπτρα της ρίζας. Η οριζόντια τοποθέτηση της ρίζας προκαλεί κατακρήμνιση των στατολίων (απεικονίζονται στο αριστερό μέρος της εικόνας), οι οποίοι ασκούν πίεση στα σύμπλοκα μεμβρανών του ενδοπλασματικού δικτύου, απελευθερώνοντας ιόντα ασβεστίου στο κυτταρόπλασμα. Το ίδιο αποτέλεσμα μπορεί να προκαλέσει η ενεργοποίηση των ιοντικών αισθητήρων (δεξιό μέρος της εικόνας), οι οποίοι αντιλαμβάνονται την άσκηση πίεσης (βάση του κυττάρου) ή/και τάσης (κορυφή του κυττάρου). Η αύξηση της συγκέντρωσης του ασβεστίου προκαλεί ενεργοποίηση ορισμένων μηχανισμών μεταγωγής σήματος (π.χ. του μηχανισμού της καλμοδουλίνης), με τελικό αποτέλεσμα την ενεργοποίηση ορισμένων μεμβρανικών αντλιών.

Αύξηση κυτταροπλασματικού Ca^{2+} : Μεταγωγή σήματος μέσω του μηχανισμού της καλμοντουλίνης και τελικά ενεργοποίηση μεμβρανικών αντλιών

- Ο **ψεκασμός ή η ήπια επαφή** φυτών *Arabidopsis* έχει παρατηρηθεί ότι προκαλεί την γρήγορη συσσώρευση mRNA που αντιστοιχούν στα 5 μέλη της πολυγονιδιακής οικογένειας των **γονιδίων επαφής** (*TOUCH-TCH*). Εντός 10 λεπτών από την διέγερση εξαιτίας της φυσικής επαφής η συσσώρευση των mRNA που μεταγράφονται από τα γονίδια *TCH* είναι **10 έως 100 φορές υψηλότερη**. **Η αύξηση των mRNA είναι παροδική** και η συγκέντρωσή τους **επανέρχεται στα φυσιολογικά επίπεδα εντός 1 έως 3 ώρες**
- **Αύξηση** της κυτταροπλασματικής **συγκέντρωσης ιόντων Ca^{2+}** , η οποία προκαλείται από την μηχανική διέγερση, είναι υπεύθυνη για **ενεργοποίηση της έκφρασης των γονιδίων *TCH***. Η εφαρμογή **χειλικών παραγόντων** (EGTA) που δεσμεύουν τα δισθενή κατιόντα Ca^{2+} **αναστέλλουν την έκφραση** των περισσότερων γονιδίων *TCH*
- Οι πρωτεΐνες που κωδικοποιούνται από τα γονίδια *TCH1*, *TCH2* και *TCH3* συμμετέχουν σε μηχανισμούς **μεταγωγής σήματος ιόντων Ca^{2+}** . Η πρωτεΐνη ***TCH1* είναι μια καλμοντουλίνη**, η οποία ενεργοποιείται από τη δέσμευση ιόντων Ca^{2+} και λειτουργεί ως διακόπτης για την μετάδοση σιγιάλου. Τα γονίδια ***TCH2* και *TCH3*** κωδικοποιούν για πρωτεΐνες με **δομή παρόμοια της καλμοντουλίνης** και πιθανόν να συμμετέχουν επίσης στην μετάδοση σήματος από την μεταβολή της συγκέντρωσης των κυτταροπλασματικών ιόντων Ca^{2+} . Το **γονίδιο *TCH4*** κωδικοποιεί για την **ενδο-τρανς-γλυκοσυλάση (XET)**, ένζυμο που συμμετέχει στη **σύνθεση ή τροποποίηση του κυτταρικού τοιχώματος**. Τα XET ένζυμα διακόπτουν ή συνδέουν αλυσίδες ξυλογλουκάνης, οι οποίες συνδέονται με μικροϊνίδια κυτταρίνης επηρεάζοντας έτσι τη δομή, τη σταθερότητα και γενικότερα τις φυσικές ιδιότητες του κυτταρικού τοιχώματος. Η πρωτεΐνη *TCH4* να συμμετέχει σε θιγμομορφογενετικές μεταβολές καθορίζοντας το πρότυπο της κυτταρικής επιμήκυνσης
- Η **έκφραση των γονιδίων *TCH*** μπορεί να αυξηθεί από υψηλές ή χαμηλές θερμοκρασίες και το **σκοτάδι**. Όπως ακριβώς οι μηχανικές διεγέρσεις έτσι και η θερμική καταπόνηση ή το σκοτάδι προκαλούν άμεση **αύξηση της συγκέντρωσης κυτταροπλασματικού Ca^{2+}** με αποτέλεσμα την ισχυρή επαγωγή της έκφρασης των γονιδίων *TCH*

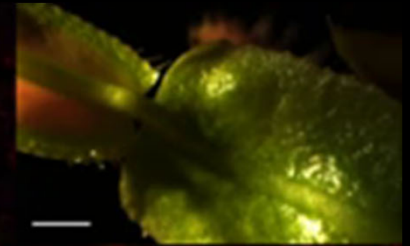
Time from first mechanical stimulus
-04.11 s



First stimulus Second stimulus Movement



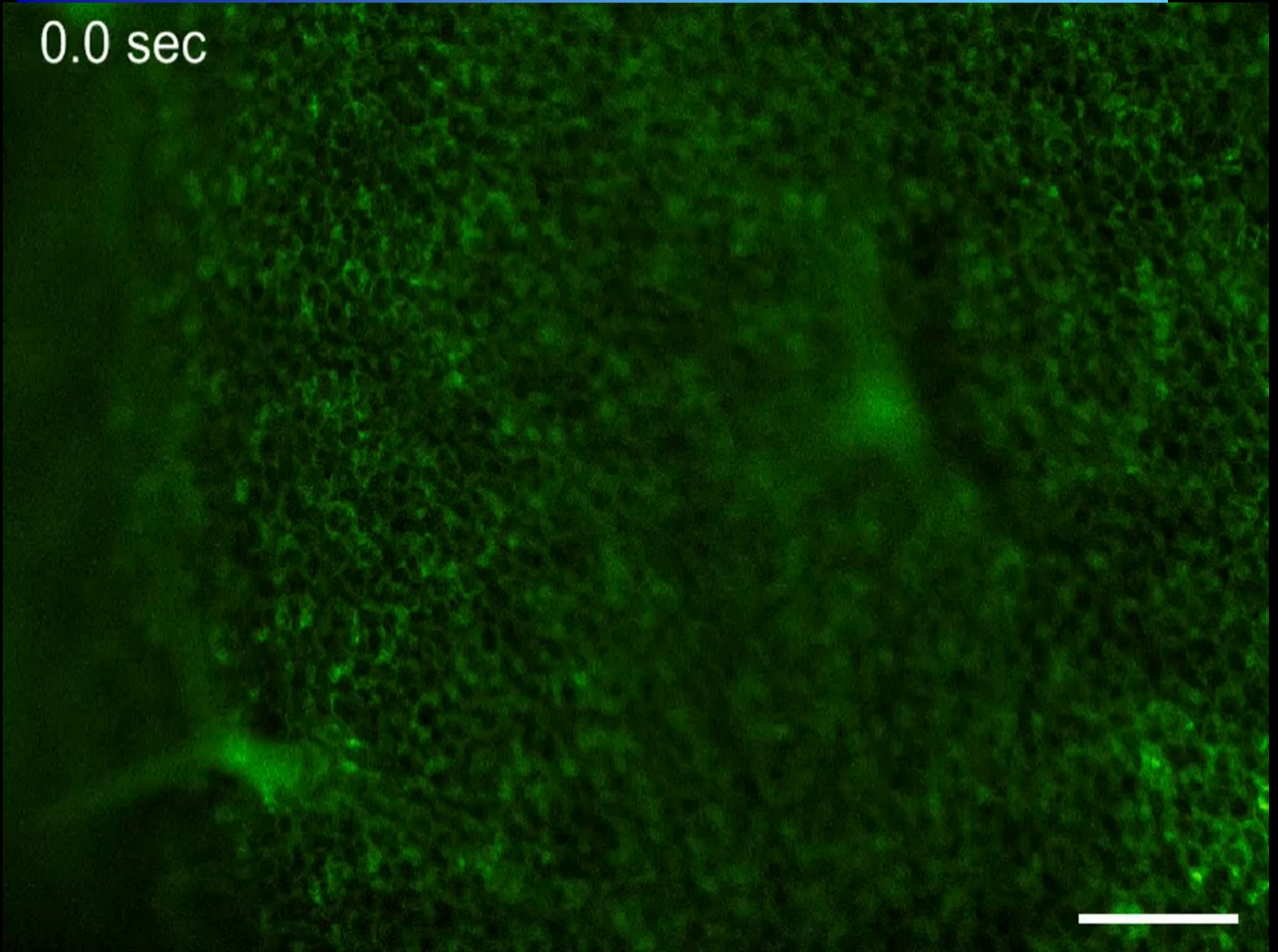
Time from wounding stimulus (10x speed)
-11 s



Wounding stimulus



0.0 sec

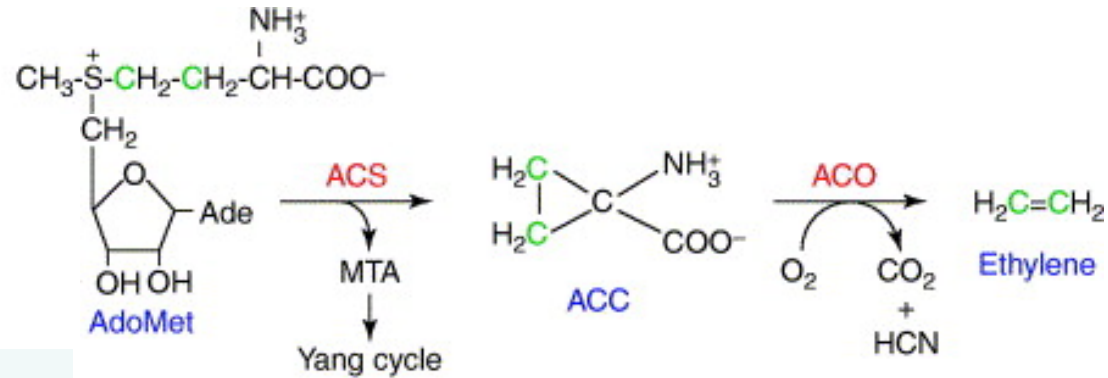




- Το **αιθυλένιο** συμμετέχει στη μεταγωγή σήματος ελέγχοντας διάφορες μορφές **θιγμομορφογένεσης**. Η **βιοσύνθεση αιθυλενίου αυξάνει** ως αποτέλεσμα της απόκρισης σε μηχανικές διεγέρσεις, όπως για παράδειγμα στην **επαφή ή την τριβή**. Από την άλλη η έκθεση των φυτών σε περιβάλλον με αιθυλένιο επάγει τις θιγμομορφογενετικές αποκρίσεις.
- Σποριόφυτα *Arabidopsis* που μεγαλώνουν σε περιβάλλον με αιθυλένιο εμφανίζουν την **τριπλή απόκριση**. Ο όρος αυτός χαρακτηρίζει α) την εμφάνιση ενός έντονα εστραμμένου κορυφαίου άγκιστρου β) την μείωση της επιμήκυνσης του αναπτυσσόμενου βλαστού και γ) την αύξηση της διαμέτρου του βλαστού
- Παρόμοια χαρακτηριστικά ανάπτυξης εμφανίζουν τα σποριόφυτα που αναπτύσσονται υπό τη πίεση **συμπαγούς εδαφικού στρώματος**. Κάτι τέτοιο συμβαίνει επειδή το συμπαγές εδαφικό στρώμα **από την μια αυξάνει την βιοσύνθεση του αιθυλενίου**, εξαιτίας της μηχανική διέγερσης που ασκείται. Παράλληλα όμως, **παρεμποδίζει την διάχυση του παραγόμενου αερίου**, με αποτέλεσμα αυτό να **εγκλωβίζεται** και να επηρεάζει την ανάπτυξη του σποριόφυτου

Δυο σπάνια και ασταθή ένζυμα (ACS & ACO) συμβάλουν στην διακλάδωση του κύκλου του Yang οδηγώντας στη βιοσύνθεση του αιθυλενίου

ACS (συνθετάση του ACC)
ACO (οξειδάση του ACC)



TRENDS in Plant Science

Η απομόνωση των συγκεκριμένων ενζύμων και ο χαρακτηρισμός των γονιδίων που τα κωδικοποιούν ήταν επίπονη διαδικασία

Η συνεισφορά των Tony Bleecker και Hans Kende μεταξύ άλλων ήταν καθοριστική σε αυτή την προσπάθεια



Tony Bleecker
(1950 – 2005)



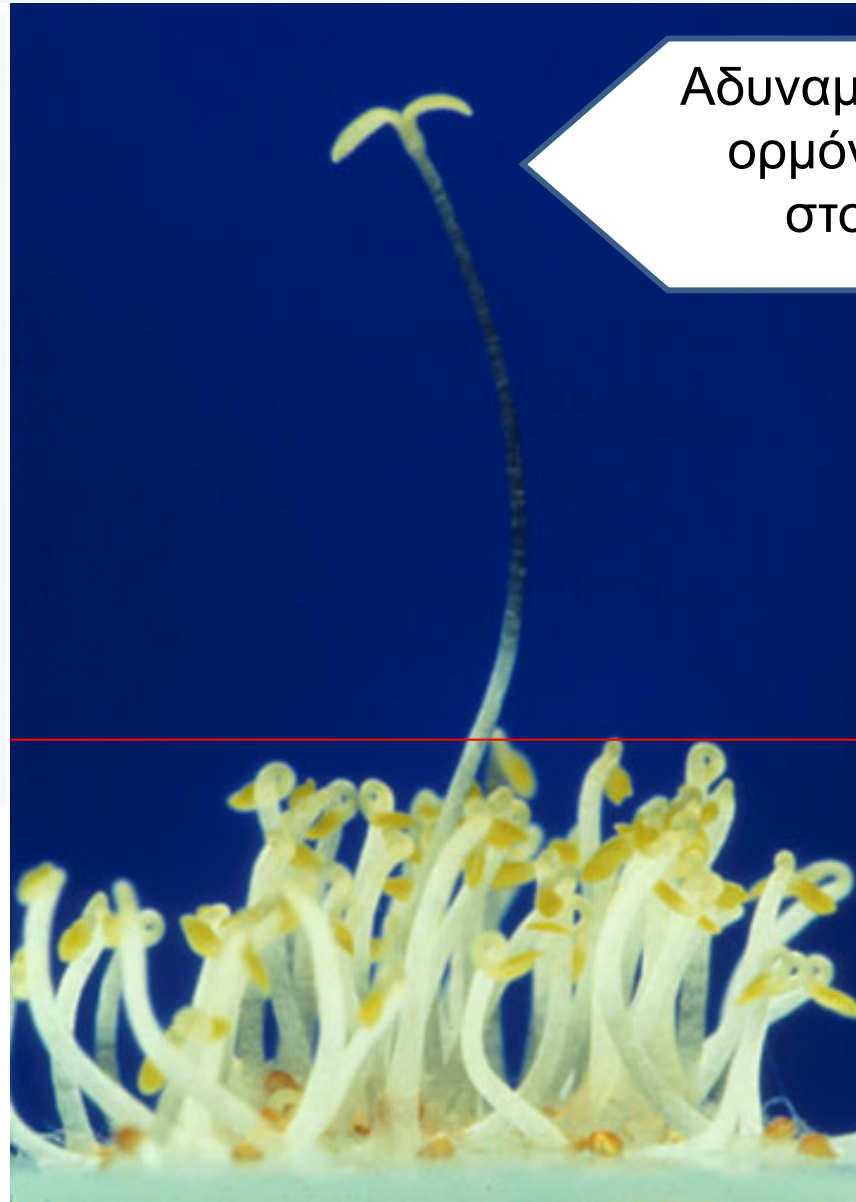
Hans Kende
(1937 - 2006)

Απόκριση στο Αιθυλένιο

Ο υποδοχέας και η μεταγωγή σήματος

Στη δεκαετία του 1980 οι Tony Bleecker, Hans Kende και συνεργάτες πραγματοποιώντας σάρωση πληθυσμού γενετικών μεταλλαγμένων φυτών *Arabidopsis thaliana* απομόνωσαν των υποδοχέα ETR1 (ethylene receptor1) του αιθυλενίου σηματοδοτώντας την αποκρυπτογράφηση του μηχανισμού απόκρισης στην ορμόνη

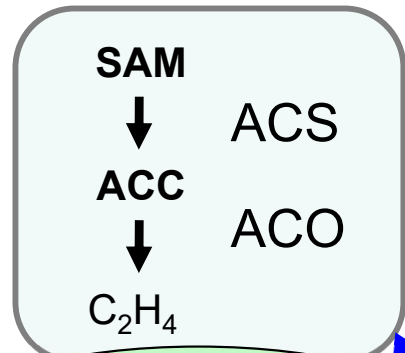
Φαινότυπος
τριπλής
απόκρισης



Αδυναμία αντίληψης της
ορμόνης-Μετάλλαξη
στον υποδοχέα

Βιοσύνθεση Αιθυλενίου-Αντίληψη-Μεταγωγή Σήματος

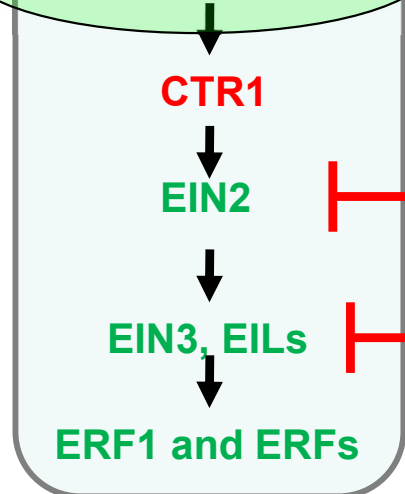
Βιοσύνθεση
Αιθυλενίου



Αντίληψη



Μεταγωγή
Σήματος/
Απόκριση

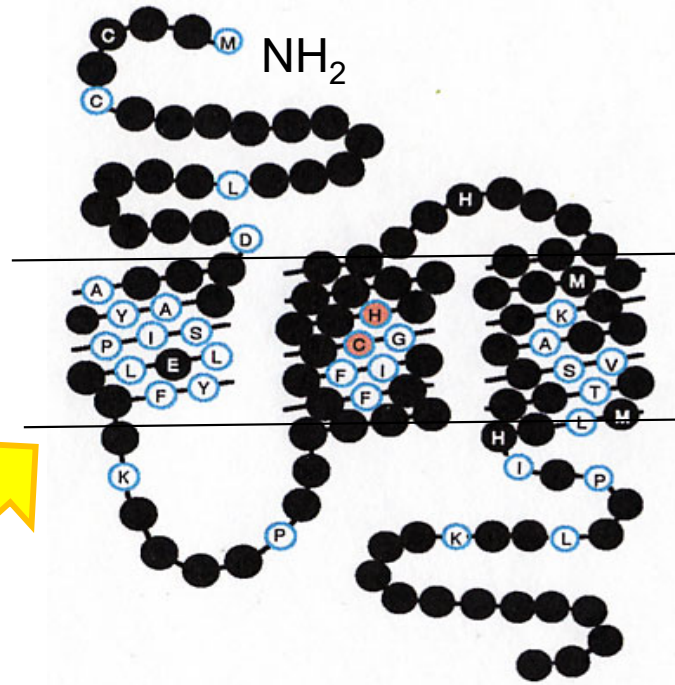


Ο Υποδοχέας
ETR1 (ethylene receptor1)
Παρουσία αιθυλενίου αναστέλλεται η μεταγωγή
σήματος από τον υποδοχέα, η CTR1 είναι ανενεργή
και ενεργοποιούνται τα γονίδια του αιθυλενίου

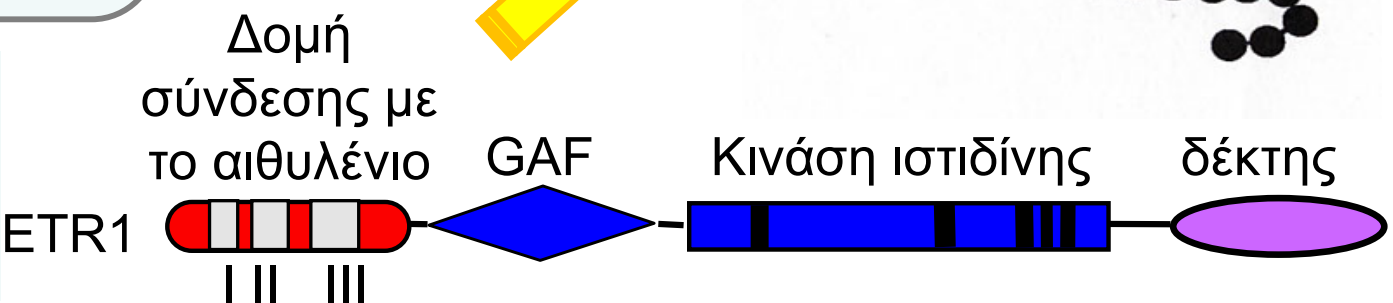
RTE/GR

ETP1 and ETP2

EBF1 and EBF2

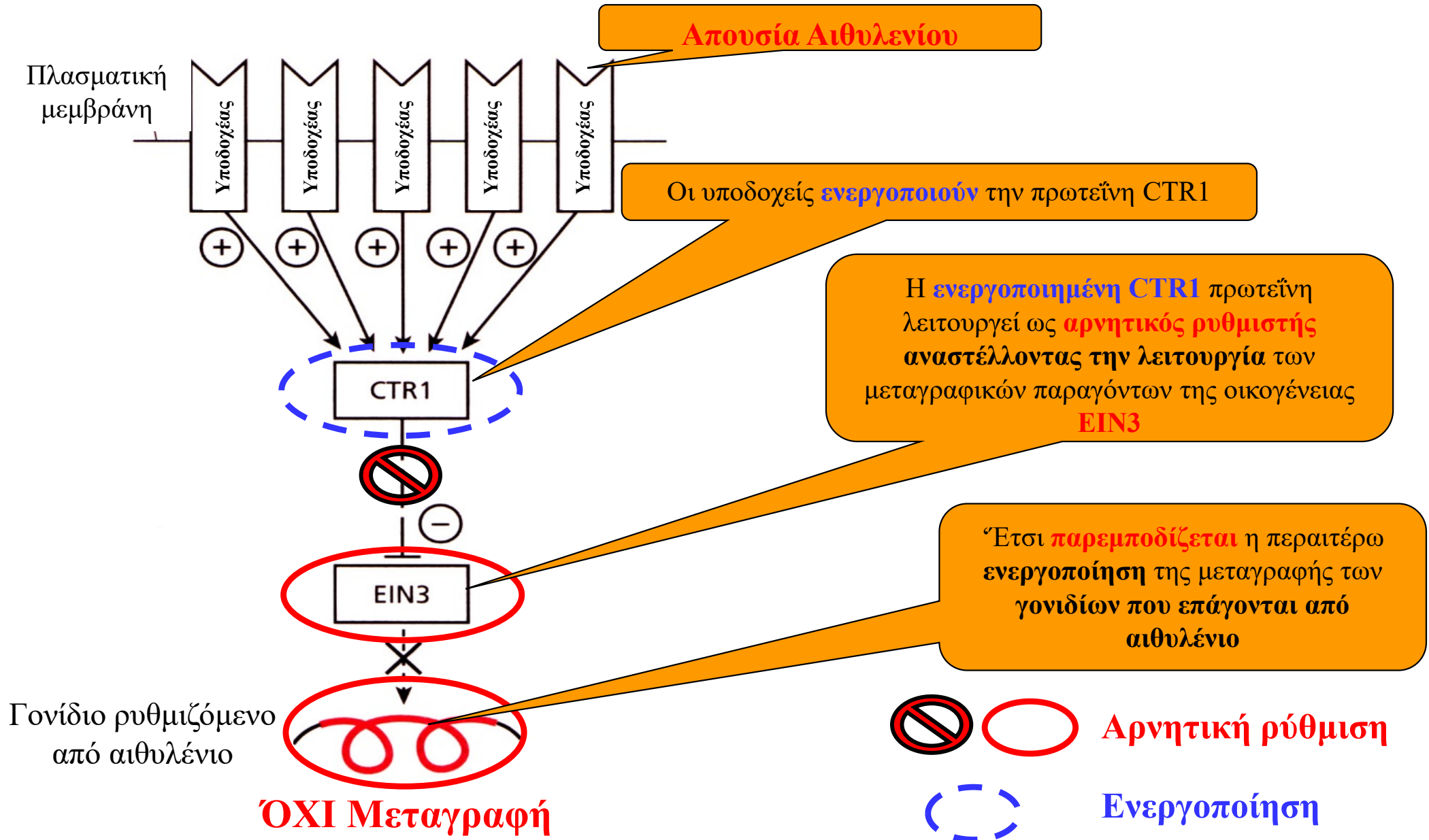


Η δομή σύνδεσης με το
αιθυλένιο του ETR1
περιλαμβάνει τρία
διαμεμβρανικά τμήματα (I, II, II)

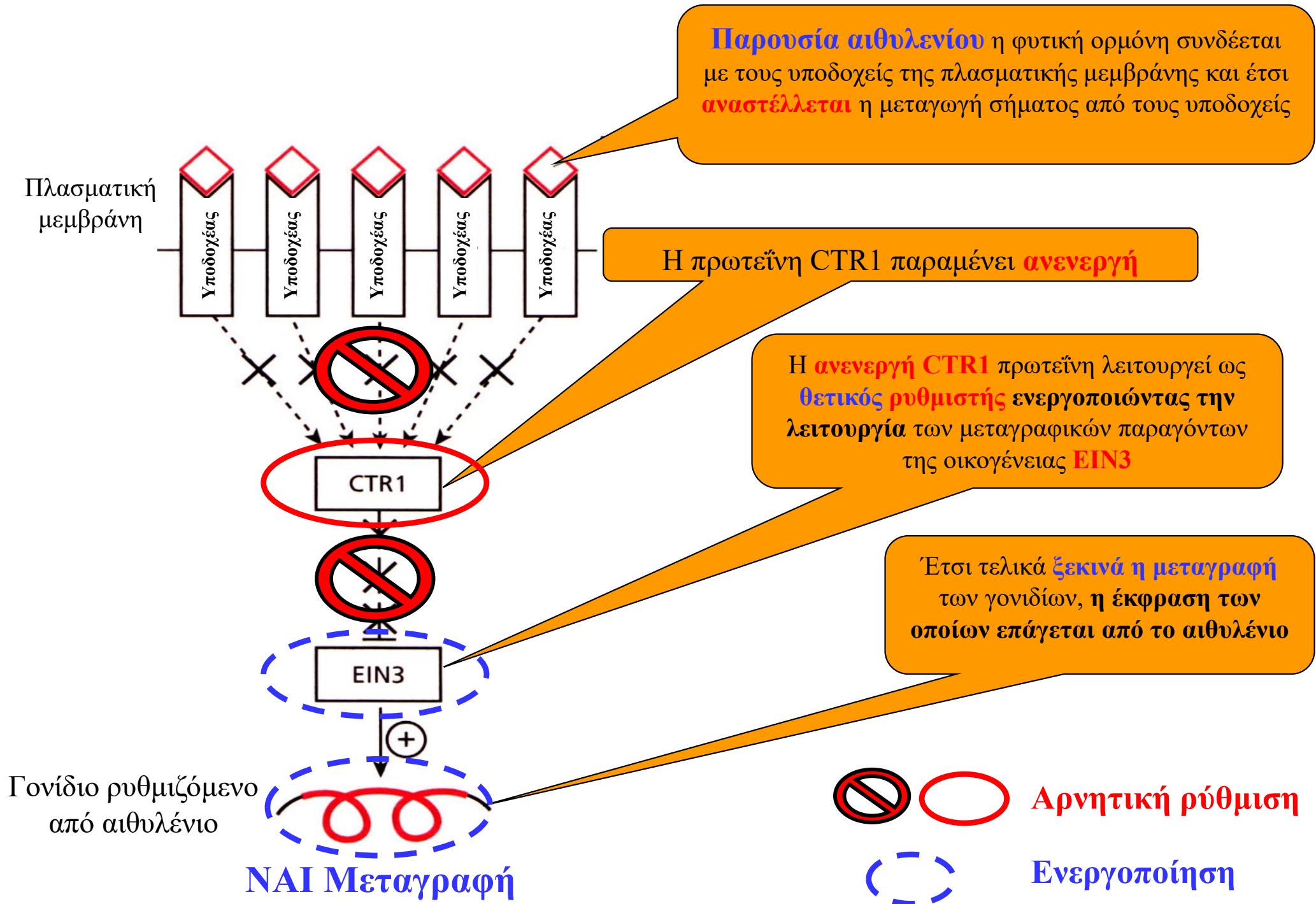


Μοριακή αντίληψη αιθυλενίου – Συνθήκες απουσίας

Τα **φυτικά κύτταρα** αντιλαμβάνονται το **αιθυλένιο** μέσω μιας μικρής οικογένειας γονιδίων που κωδικοποιούν για **μεμβρανικούς υποδοχείς της ορμόνης**. Στο φυτό *Arabidopsis* οι υποδοχείς κωδικοποιούνται από τα εξής πέντε γονίδια: ***ETR1*, *ETR2*, *ERS1*, *ERS2* και *EIN4***



Μοριακή αντίληψη του αιθυλενίου



- Οι μεμβρανικοί υποδοχείς είναι **ενεργοί απουσία** αιθυλενίου, ενώ **απενεργοποιούνται** όταν **συνδεθούν** με την ορμόνη
- Οι υποδοχείς αιθυλενίου ρυθμίζουν την λειτουργία της **πρωτεΐνης CTR1** (Constitutive Triple Response1- Ιδιοσυστατική Τριπλή Απόκριση1), το όνομα της οποίας οφείλεται στο **φαινότυπο μεταλλαγμάτων** που εμφανίζουν **συνεχώς την τριπλή απόκριση** ακόμα και **απουσία της επίδρασης αιθυλενίου**. Με βάση την γενετική ανάλυση η πρωτεΐνη CTR1 λειτουργεί ανασταλτικά στην απόκριση στο αιθυλένιο, επομένως **απουσία της ορμόνης οι υποδοχείς ενεργοποιούν την μεταγωγή σήματος μέσω της CTR1. Με την σύνδεση όμως του αιθυλενίου στον υποδοχέα**, τότε αυτός διατηρείτε ανενεργός με αποτέλεσμα **ανενεργή να παραμένει η μεταγωγή σήματος από την πρωτεΐνη CTR1**. Η ακολουθία αυτή οδηγεί τελικά στην απόκριση στο αιθυλένιο. Η CTR1 είναι ομόλογη πρωτεΐνη της κινάσης τύπου RAF των θηλαστικών, η οποία μέσω φωσφορυλιώσεων ελέγχει τα πρώτα βήματα ενεργοποίησης ακολουθίας μεταγωγής σήματος, η οποία τελικά καταλήγει στην ρύθμιση της λειτουργίας μεταγραφικών παραγόντων. Επομένως είναι πιθανόν **το αιθυλένιο να ρυθμίζει αρνητικά τον μηχανισμό μεταγωγής σήματος ξεκινώντας από την CTR1**.

Θεματική Ενότητα III

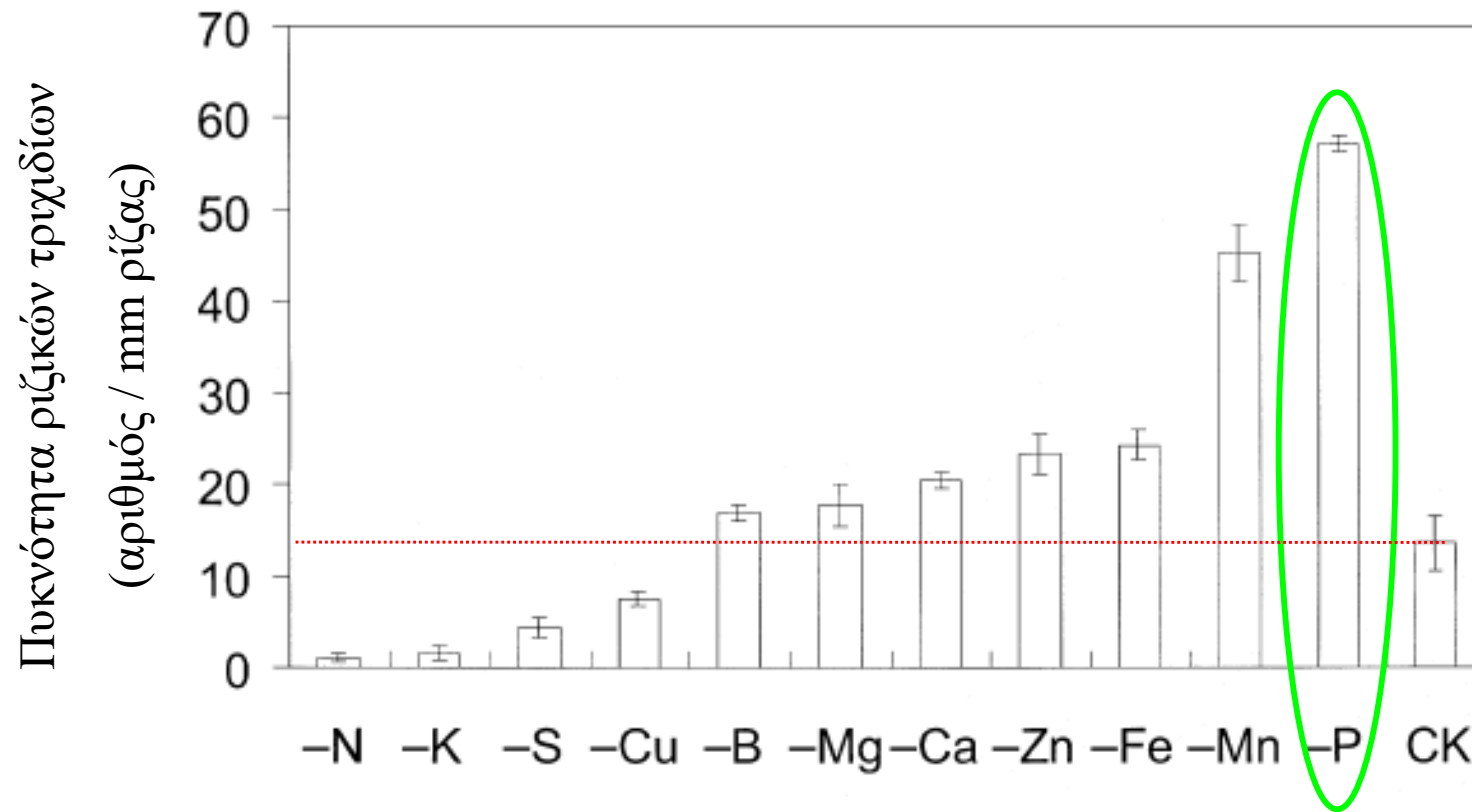
**Επίδραση της ανόργανης θρέψης
στην ανάπτυξη
(Τροφομορφογένεση)**

Τροφομορφογένεση: χαρακτηρίζουμε τις μεταβολές στο πρόγραμμα ανάπτυξης της ρίζας που συμβαίνουν σε συνθήκες αδυναμίας θρέψης του φυτού. Συγκεκριμένα, η έλλειψη ενός απαραίτητου θρεπτικού στοιχείου τροποποιεί την ανάπτυξη της ρίζας προκειμένου το φυτό να απορροφήσει τις απαραίτητες ποσότητες του στοιχείου που βρίσκεται σε έλλειψη και να ολοκληρώσει τον βιολογικό του κύκλο.

Οι τροποποιήσεις στην ανάπτυξη του φυτού σχετίζονται με (3):

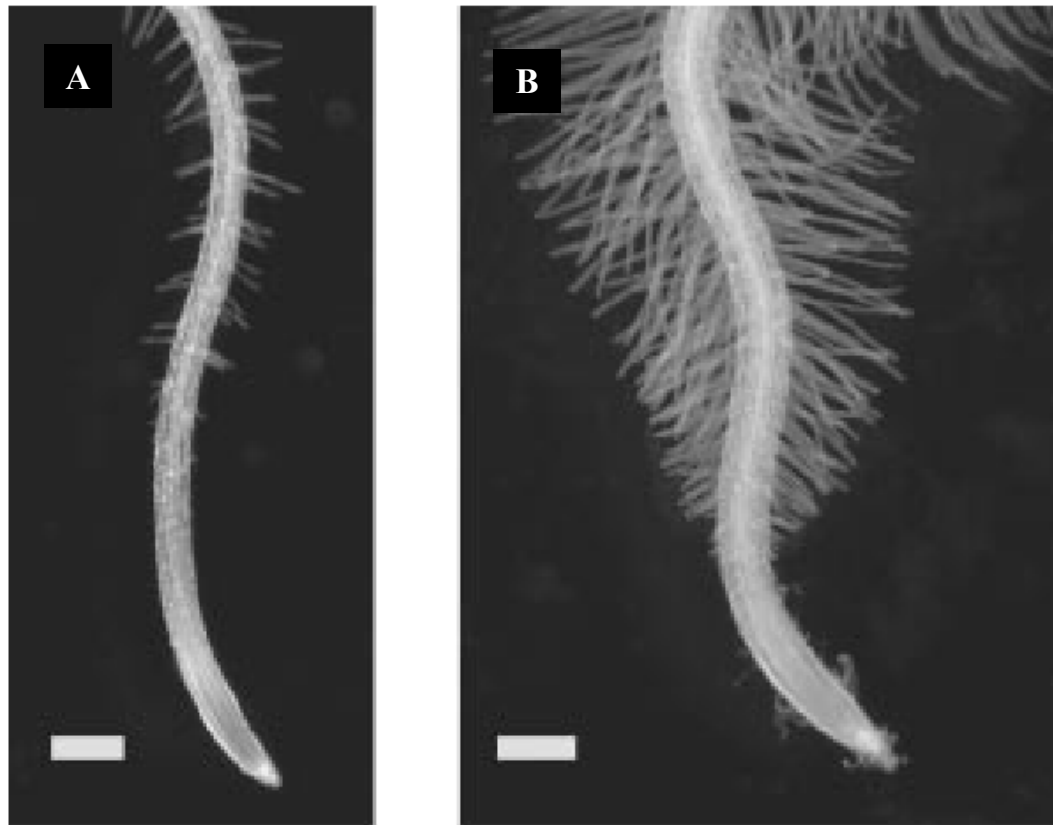
- ❶ την μεταβολή του **ρυθμού ανάπτυξης** της ρίζας
- ❷ την μεταβολή της **γωνίας ανάπτυξης** της ρίζας
- ❸ την μεταβολή της **αρχιτεκτονικής** του ριζικού συστήματος

Τα **ριζικά τριχίδια** του φυτού *Arabidopsis thaliana* έχουν πλέον εδραιωθεί ως μοντέλο για τη μελέτη σε επίπεδο φυσιολογίας, μοριακής βιολογίας & γενετικής της συσχέτισης μεταξύ της **θρέψης** και **των μεταβολών της ανάπτυξης** του φυτικού σώματος



Μεμονωμένη απομάκρυνση θρεπτικών στοιχείων από
το μέσο ανάπτυξης

Σε συνθήκες **έλλειψης** φωσφόρου (δυσκίνητο στο έδαφος μακροστοιχείο) προκαλείται **αύξηση** της ριζικής επιφάνειας αφού αυξάνεται η πυκνότητα των ριζικών τριχιδίων στην ριζική επιδερμίδα, προκειμένου το φυτό να απορροφήσει τις αναγκαίες ποσότητες φωσφόρου και να καλύψει τις θρεπτικές του ανάγκες



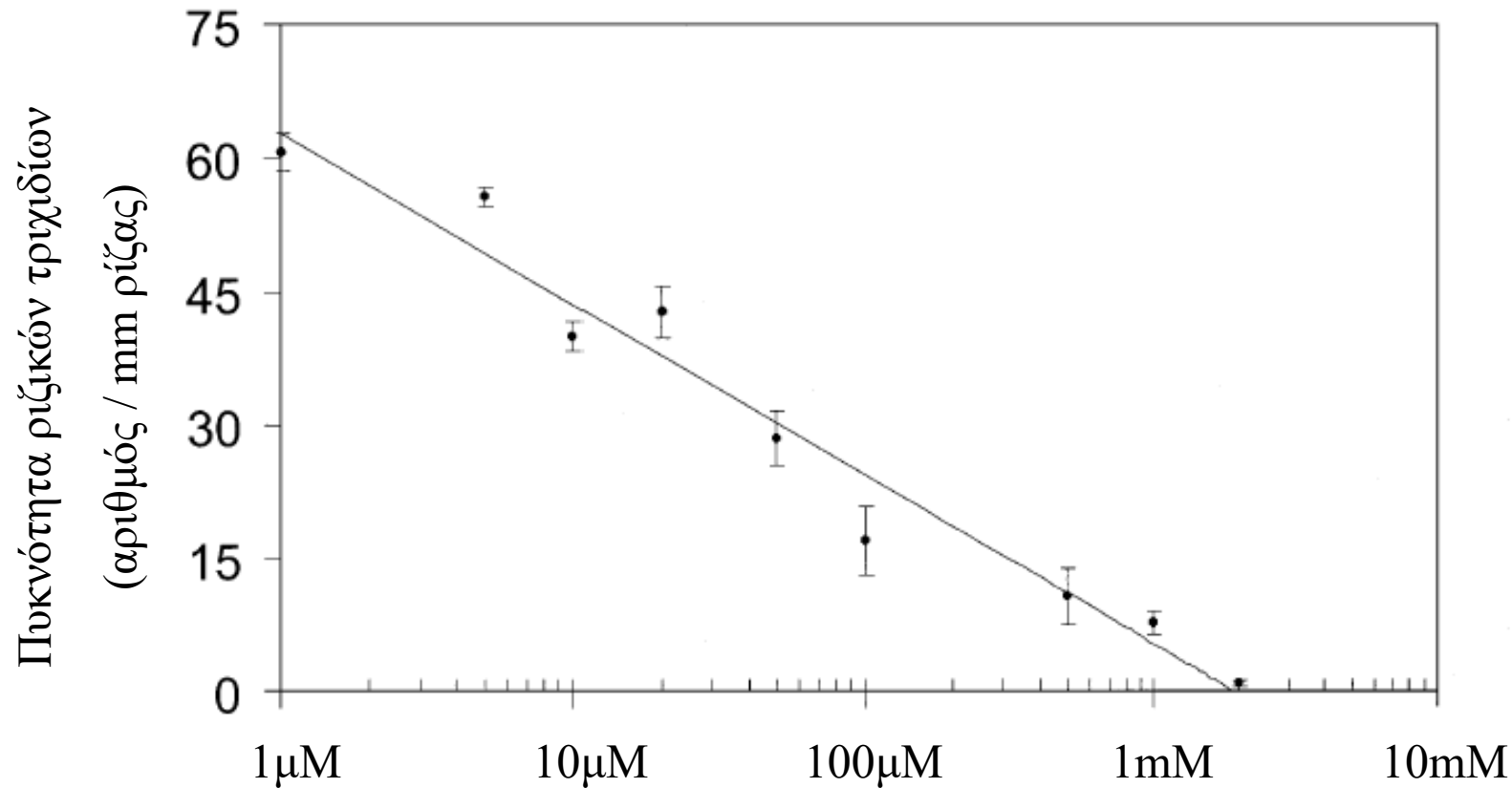
Επίδραση του P στην ανάπτυξη των ριζικών τριχιδίων σε φυτά *Arabidopsis*

A. Ανάπτυξη σε **Υψηλό** P (1mM)

B. Ανάπτυξη σε **Χαμηλό** P (1μM)

Κλίμακα = 250μm

Συσχέτιση μεταξύ της [P] & της πυκνότητας των ριζικών τριχιδίων



Συγκέντρωση Φωσφόρου

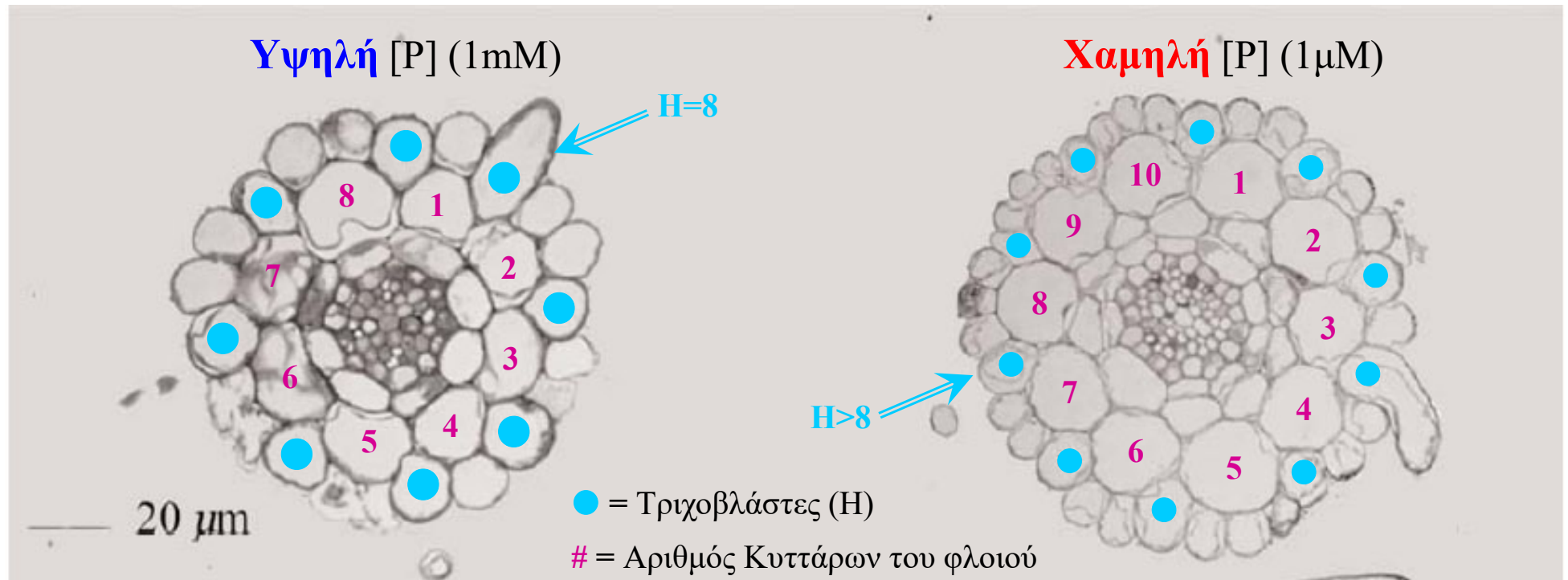
Η διαθεσιμότητα φωσφόρου ρυθμίζει την πυκνότητα των ριζικών τριχιδίων στο φυτό *Arabidopsis*

Η πυκνότητα των τριχιδίων της ριζικής επιδερμίδας **μειώνεται γραμμικά** καθώς διαθέσιμη συγκέντρωση P **αυξάνεται λογαριθμικά** στο θρεπτικό μέσο ανάπτυξης

Bates & Lynch (1996) *Plant, Cell and Environment* **19**, 529-538

Ma et al. (2001) *Plant, Cell and Environment* **24**, 459-467

Η έλλειψη P προκαλεί ανατομικές τροποποιήσεις στην πρωτογενή ρίζα



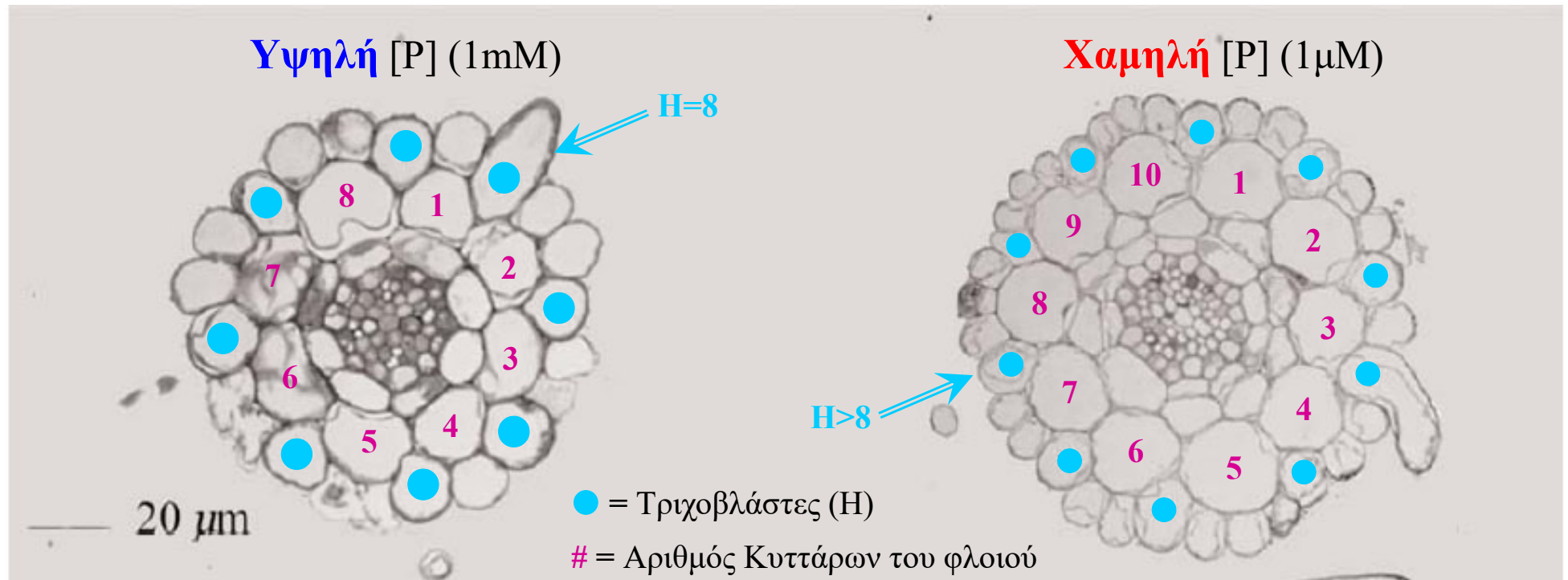
Σε συνθήκες έλλειψης P παρατηρείτε (4):

- 1 9 % **αύξηση** της διαμέτρου της ρίζας
- 2 45 % **αύξηση** των κυττάρων του φλοιού
- 3 **μείωση** του μεγέθους των επιδερμικών κυττάρων
- 4 **αύξηση** του αριθμού των τριχοβλαστών από 8 σε 12 (Μ.Ο.)

Ma et al. (2001) *Plant, Cell and Environment* **24**, 459-467

Poivier & Bucher (2002) *The Arabidopsis Book*

Η έλλειψη P προκαλεί ανατομικές τροποποιήσεις στην πρωτογενή ρίζα



Αποτέλεσμα:

Αύξηση της πυκνότητας των ριζικών τριχιδίων, συνεπώς **αύξηση** της επιφάνειας της ρίζας

Συμπέρασμα:

Η έλλειψη P επηρεάζει την **διαφοροποίηση** & το **πρότυπο ανάπτυξης** των κυττάρων της ρίζας [**τροφομορφογένεση**]

Ma et al. (2001) *Plant, Cell and Environment* **24**, 459-467

Poivier & Bucher (2002) *The Arabidopsis Book*

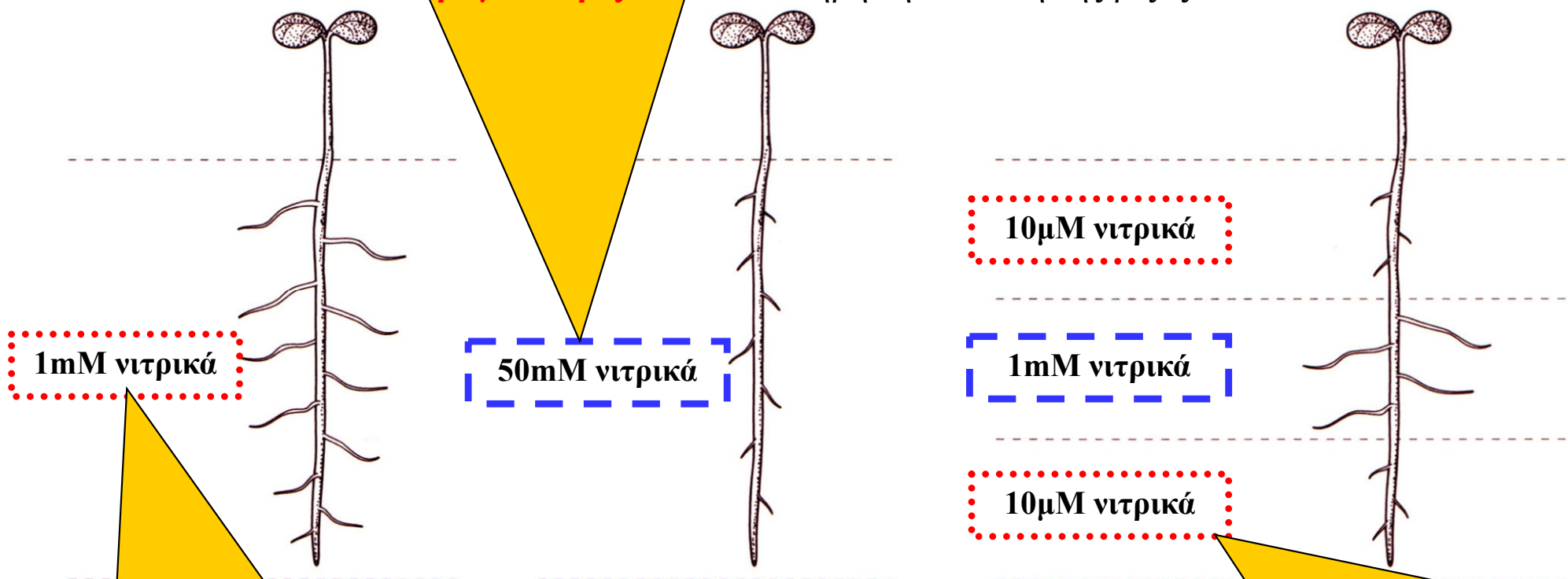
Μοριακός Μηχανισμός: **Άγνωστος**

Υπόθεση: Πιθανή εμπλοκή **Αυξίνης** & **Αιθυλενίου**

- Οι δευτερογενείς-πλευρικές ρίζες του φυτού *Arabidopsis* παρουσιάζουν **δυο αντίθετες μεταξύ τους αποκρίσεις** στην υψηλή συγκέντρωση νιτρικών στο έδαφος
- Η **πρώτη απόκριση** εμφανίζεται όταν το ριζικό σύστημα αναπτύσσεται **συνεχώς (σταθερά) σε υψηλή συγκέντρωση** νιτρικών. Τότε παρατηρείτε **μείωση στην επιμήκυνση των δευτερογενών ριζών σε ολόκληρη την έκταση της ρίζας**. Το φαινόμενο αυτό φαίνεται ότι αποτελεί την κύρια απόκριση σε συνθήκες επάρκειας νιτρικών, αφού η **επιμήκυνση των δευτερογενών ριζών καταστέλλεται** ακόμα και στα μέρη του ριζικού συστήματος που παροδικά δεν αναπτύσσονται σε υψηλά νιτρικά
- Η **δεύτερη απόκριση** παρατηρείτε όταν **η διαθεσιμότητα των νιτρικών είναι γενικά χαμηλή**. Σε συνθήκες γενικά χαμηλής διαθεσιμότητας νιτρικών, τα μέρη της ρίζας που παροδικά διέρχονται από εδαφικά στρώματα **σχετικά πλούσια σε νιτρικά** παρουσιάζουν **υψηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης των δευτερογενών ριζών** κατά 2 έως 3 φορές. Στην περίπτωση αυτή η αύξηση συνοδεύεται από μικρή αναστολή της επιμήκυνσης των δευτερογενών ριζών στα υπόλοιπα μέρη του ριζικού συστήματος.

Η διαθεσιμότητα των νιτρικών επηρεάζει τις δευτερογενείς-πλευρικές ρίζες

Όταν το ριζικό σύστημα αναπτύσσεται **συνεχώς σε υψηλή συγκέντρωση νιτρικών**, τότε **μειώνεται η επιμήκυνση των δευτερογενών ριζών** σε ολόκληρη την έκταση της ρίζας



Όταν το ριζικό σύστημα αναπτύσσεται **συνεχώς σε χαμηλή συγκέντρωση νιτρικών**, τότε **ο ρυθμός επιμήκυνσης των δευτερογενών ριζών** είναι μεγαλύτερος σε ολόκληρη την έκταση της ρίζας

Σε συνθήκες **γενικά χαμηλής διαθεσιμότητας νιτρικών**, τα μέρη της ρίζας που **βρίσκονται παροδικά** σε εδαφικά στρώματα σχετικά **πλούσια σε νιτρικά** παρουσιάζουν **υψηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης των δευτερογενών ριζών** κατά 2 έως 3 φορές. Στην περίπτωση αυτή η αύξηση συνοδεύεται από **μικρή αναστολή της επιμήκυνσης των δευτερογενών ριζών στα υπόλοιπα μέρη** του ριζικού συστήματος

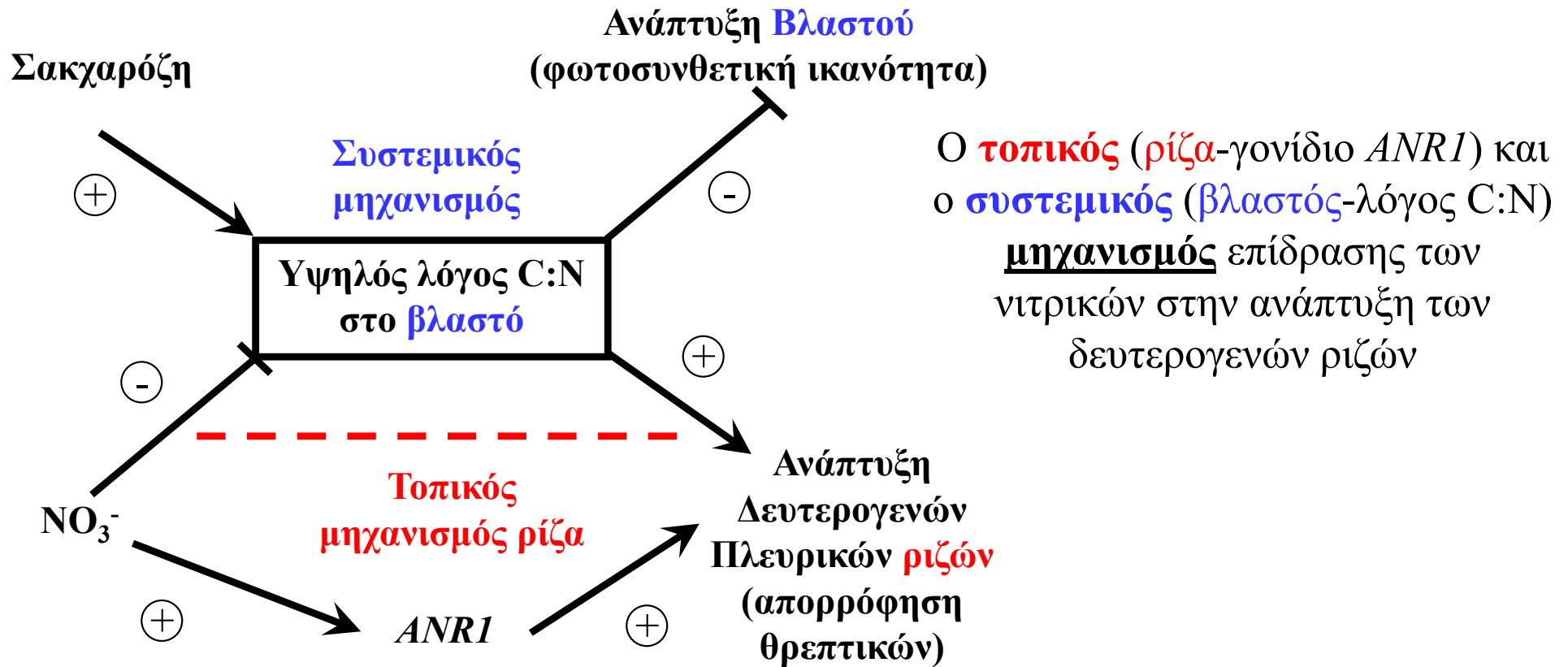
Η θεωρία του μεταβολικού μηχανισμού (ΔΕΝ ισχύει πλέον)

- Είχε αρχικά προταθεί η θεωρία του **μεταβολικού μηχανισμού** (metabolic mechanism) σύμφωνα με την οποία η **ανομοιόμορφη κατανομή των θρεπτικών στοιχείων στο έδαφος**, η οποία μπορεί τοπικά να προκαλέσει είτε έλλειψη είτε επάρκεια σε θρεπτικά στοιχεία, **τροποποιεί κατά τόπους τις μεταβολικές διεργασίες στη ρίζα επηρεάζοντας έμμεσα την αρχιτεκτονική του ριζικού συστήματος**
- Έτσι, όταν η δευτερογενή ρίζα ενός φυτού που αναπτύσσεται **γενικά σε συνθήκες έλλειψης νιτρικών διαπεράσει εδαφικό στρώμα πλούσιο σε νιτρικά**, τότε η επάρκεια των νιτρικών θα προκαλέσει τη **γρήγορη ανάπτυξη δευτερογενούς ρίζας μόνο στο συγκεκριμένο τμήμα της ρίζας**
- **Με βάση την θεωρία του μεταβολικού μηχανισμού** η ταχεία αυτή ανάπτυξη της συγκεκριμένης δευτερογενούς ρίζας συνοδεύεται από **αύξηση της κατανάλωσης προϊόντων της φωτοσύνθεσης αποκλειστικά στο τμήμα αυτό του ριζικού συστήματος**. Ως αποτέλεσμα σημειώνεται **ανεπάρκεια προϊόντων της φωτοσύνθεσης στα υπόλοιπα μέρη της ρίζας**, οπότε **αναστέλλεται η ανάπτυξη των υπόλοιπων δευτερογενών ριζών του φυτού**
- **Εναλλακτική πλέον θεωρία του μεταβολικού μηχανισμού** είναι ότι **τα ιόντα νιτρικών** επηρεάζουν αναπτυξιακά μονοπάτια **λειτουργώντας ως μοριακά σινιάλα**, με αυτό τον τρόπο ρυθμίζουν την ανάπτυξη του ριζικού συστήματος. Ένα τέτοιο μονοπάτι μεταγωγής σήματος φαίνεται ότι σε κάποιο βαθμό ελέγχεται από το γονίδιο *ANR1* (*Arabidopsis Nitrate Regulated 1*)

Το γονίδιο *ANR1* (*Arabidopsis Nitrate Regulated 1*) είναι ο μοριακός διακόπτης στα νιτρικών

- **Η έκφραση του γονιδίου *ANR1* δεν ανιχνεύεται** στις ρίζες φυτών που αναπτύσσονται **σε συνθήκες έλλειψης νιτρικών**. Παρόλα αυτά **συσσώρευση μεταγραφημάτων του γονιδίου *ANR1*** εντοπίζονται μόλις **μισή ώρα μετά την εφαρμογή νιτρικών**
- Το γονίδιο *ANR1* κωδικοποιεί για **μεταγραφικό παράγοντα** που φέρει δομή MADS
- Όταν διαγονιδιακά φυτά στα οποία **δεν εκφράζεται το γονίδιο *ANR1*** αναπτύσσονται συνεχώς **σε συνθήκες έλλειψης νιτρικών** **δεν αποκρίνονται στις παροδικά υψηλές συγκεντρώσεις των ιόντων**
- Εντούτοις, στα φυτά αυτά όπως και στα φυτά αγρίου τύπου **αναστέλλεται φυσιολογικά η ανάπτυξη των δευτερογενών ριζών** όταν αναπτύσσονται συνεχώς σε υψηλές συγκεντρώσεις νιτρικών

Οι δυο ανταγωνιστικοί μηχανισμοί απόκρισης στα νιτρικά



● **Συστημικός μηχανισμός:** Στο βλαστό όταν ο λόγος άνθρακα/αζώτου είναι υψηλός (δηλαδή νιτρικά χαμηλά), τότε η **ανάπτυξη των δευτερογενών ριζών επάγεται συστηματικά**, ενώ αναστέλλεται η ανάπτυξη του βλαστού. Κατά επέκταση όταν στο βλαστό τα νιτρικά αυξάνουν, **επομένως ο λόγος C/N μειώνεται**, τότε **συστημικά αναστέλλεται η ανάπτυξη των δευτερογενών ριζών** και επάγεται η ανάπτυξη του βλαστού

● **Τοπικός μηχανισμός:** Αντίθετα στη ρίζα η υψηλή συγκέντρωση νιτρικών επάγει την έκφραση του γονιδίου *ANR1*, το οποίο ρυθμίζει θετικά στην ανάπτυξη των δευτερογενών ριζών

● **Συμπέρασμα:** Κατά την ανάπτυξη του φυτικού σώματος επέρχεται μια ισορροπία μεταξύ της **φωτοσυνθετικής ικανότητας** και της **θρέψης (απορρόφησης θρεπτικών στοιχείων)**

● **Συμπέρασμα:** Κατά την ανάπτυξη του φυτικού σώματος επέρχεται μια ισορροπία μεταξύ της **φωτοσυνθετικής ικανότητας** και της **θρέψης** (απορρόφησης θρεπτικών στοιχείων)

● Όταν λοιπόν η **διαθεσιμότητα αζώτου** με την μορφή νιτρικών **είναι χαμηλή** (C/N υψηλός) τότε τα ενεργειακά αποθέματα του φυτού χρησιμοποιούνται ώστε να **αναπτυχθούν γρήγορα οι δευτερογενείς ρίζες**. Με τον τρόπο αυτό **αυξάνει η ενεργή επιφάνεια του ριζικού συστήματος** ενώ παράλληλα **οι ρίζες εισχωρούν σε νέα εδαφικά στρώματα** σε μια προσπάθεια να **αντλήσουν περισσότερο άζωτο** και να **ξεπεράσουν το πρόβλημα της έλλειψης**

● Όταν όμως το φυτό αναπτύσσεται σε συνθήκες **επάρκειας αζώτου** (C/N χαμηλός) τότε **αναστέλλεται η ανάπτυξη των δευτερογενών ριζών**. Τα θρεπτικά αποθέματα στην περίπτωση αυτή χρησιμοποιούνται για την ανάπτυξη του υπέργειου φυτικού τμήματος, ώστε **να αυξηθεί η βλάστηση και κατά συνέπεια η φωτοσυνθετική του ικανότητα**

Επίδραση των νιτρικών στην ανάπτυξη των πλευρικών ριζών στο κριθάρι (μονοκότυλο)

Μεταβολές στην **ανάπτυξη πλευρικών ριζών** κατά μήκος μίας κύριας ρίζας κριθαριού όταν αυτή αναπτύσσεται σε **τρεις διακριτές ζώνες του εδάφους**. Η κάθε μία από τις τρεις ζώνες περιέχει είτε **"υψηλή" συγκέντρωση νιτρικών (1,0mM)** είτε **"χαμηλή" συγκέντρωση νιτρικών (0,01mM)**. Η ενδιάμεση από τις τρεις ζώνες οριοθετείται από δύο οριζόντιες γραμμές πράσινου χρώματος. Οι εναλλαγές στην συγκέντρωση των νιτρικών για την κάθε περίπτωση είναι:

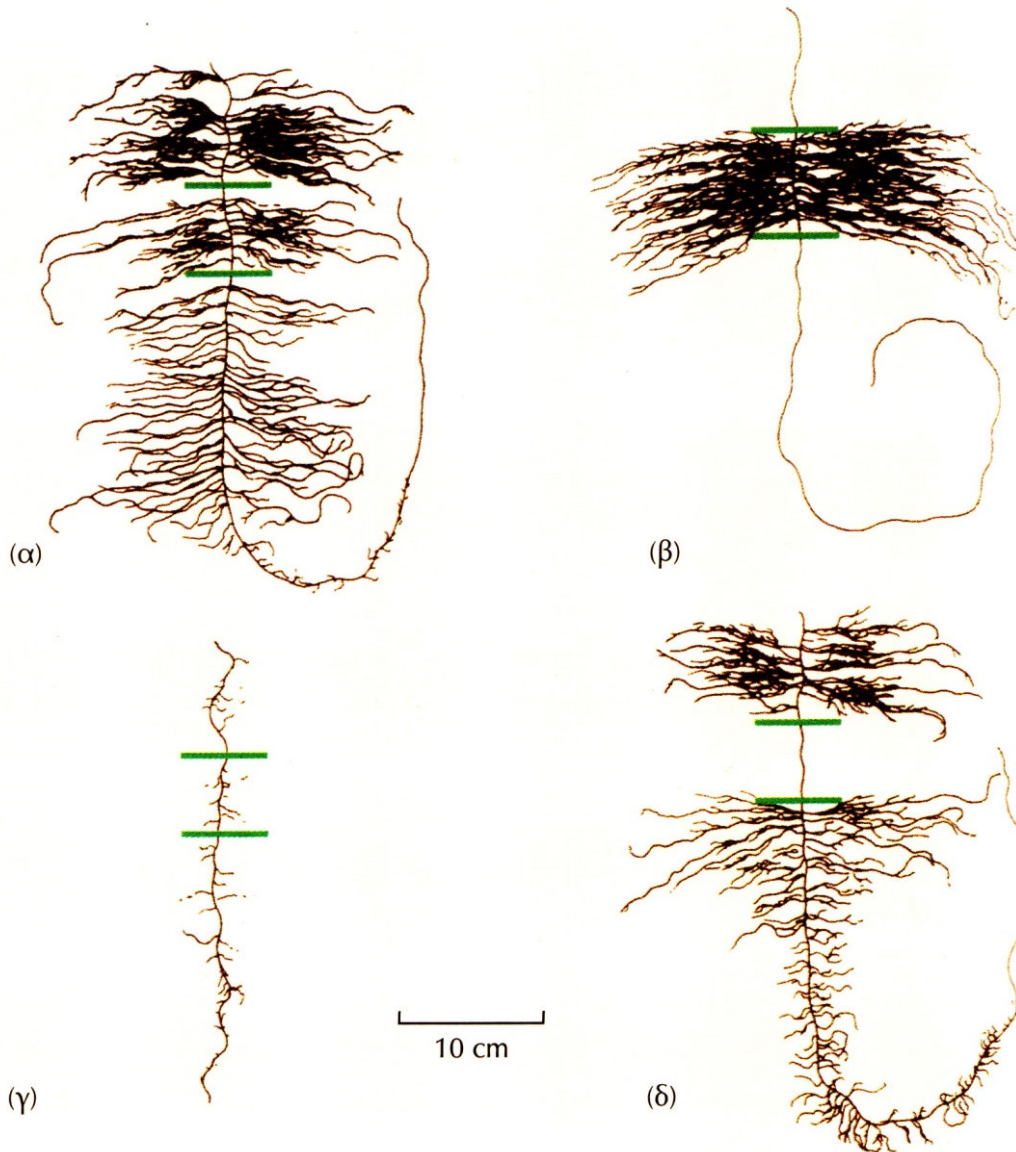
(α) **υψηλή, υψηλή, υψηλή,**

(β) **χαμηλή, υψηλή, χαμηλή,**

(γ) **χαμηλή, χαμηλή, χαμηλή,**

(δ) **υψηλή, χαμηλή, υψηλή.**

Τα αποτελέσματα αφορούν πείραμα που είχε διάρκεια 26 ημέρες.



Στο κριθάρι ο **τύπος απόκρισης** στην **υψηλή συγκέντρωση νιτρικών** του εδάφους **είναι ένας** είτε το φυτό αναπτύσσεται συνεχώς σε υψηλή συγκέντρωση νιτρικών, είτε η ρίζα παροδικά διέρχεται εδαφικό στρώμα υψηλής συγκέντρωσης. Όπου **πολλά νιτρικά ανάπτυξη δευτερογενών-πλευρικών ριζών**. Αντίθετα όπου **χαμηλά νιτρικά οι πλευρικές ρίζες δεν αναπτύσσονται**

Θεματική Ενότητα IV

**Επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών
στην άνθηση των οφθαλμών
(Εαρινοποίηση)**

Στα φυλλοβόλα δένδρα **ο λήθαργος των ανθοφόρων οφθαλμών** δεν διακόπτεται εάν αυτοί προηγούμενα δεν έχουν εκτεθεί για ορισμένο χρονικό διάστημα **σε χαμηλές θερμοκρασίες**. Με αυτή την φυσιολογική διαδικασία που ονομάζεται **εαρινοποίηση**, **προστατεύονται οι ανθοφόροι οφθαλμοί** από την πρόωρη έκπτυξη τους όταν παροδικά επικρατούν υψηλές θερμοκρασίες κατά την διάρκεια της χειμερινής περιόδου

- Έχει παρατηρηθεί ότι όταν φυτά **στα αρχικά στάδια ανάπτυξης τους** εκτίθενται για μερικές μέρες **σε χαμηλές θερμοκρασίες**, οι οποίες όμως δεν προσεγγίζουν θερμοκρασίες παγετού, τότε στην συνέχεια παρουσιάζουν **ανθεκτικότητα σε συνθήκες παγετού**
- Η διαδικασία αυτή χαρακτηρίζεται ως **σκληραγώγηση** και πρόκειται για **σταδιακή ακολουθία εγκλιματισμού των φυτών σε ακραίες χαμηλές θερμοκρασίες**
- Αρχικά η μείωση της θερμοκρασίας προκαλεί ως άμεση απόκριση την **αύξηση της κυτταροπλασματικής συγκέντρωσης ιόντων ασβεστίου**. Τελικά η σκληραγώγηση βασίζεται σε μεταβολές που συμβαίνουν στο επίπεδο φυσιολογίας των κυττάρων που οδηγούν στην **συσσώρευση κρυοπροστατευτικών μορίων στο κυτταρόπλασμα** (σάκχαρα και πολυαμίνες) και στις **μεταβολές της χημικής σύστασης των κυτταρικών μεμβρανών** (ρευστό μωσαϊκό).
- Οι **χαμηλές θερμοκρασίες** μεταβάλλουν την **ελαστικότητα των κυτταρικών μεμβρανών (θεωρία ρευστού μωσαϊκού)**, οι οποίες γίνονται **περισσότερο άκαμπτες**

Φαινότυπος της μετάλλαξης *hos* (*high response to osmotic stress1*)

- Η παρατήρηση του φαινοτύπου στο μετάλλαγμα *hos1* (*high response to osmotic stress1* – *υψηλή απόκριση σε ωσμωτική καταπόνηση1*) οδηγεί στο συμπέρασμα ότι η σκληραγώγηση και η εαρινοποίηση ρυθμίζονται από *αλληλοεπικαλυπτόμενους μηχανισμούς*
- Οι *χαμηλές θερμοκρασίες* στα φυτά της μετάλλαξης *hos1* επάγουν *γρηγορότερα και περισσότερο έντονα* τα γονίδια που σχετίζονται με την *σκληραγώγηση* σε σχέση με τα φυτά αγρίου τύπου
- Συνεπώς το *γονίδιο HOS1* φαίνεται ότι *λειτουργεί ως αρνητικός ρυθμιστής στην απόκριση στο ψύχος*
- Το *γονίδιο HOS1* παρουσιάζει ομολογία με το *γονίδιο COP1*, πρόκειται για ένζυμα (λιγάση) που *συνδέουν μόρια ουμπικουΐτινης σε πρωτεΐνες*, οι οποίες με αυτή την επισήμανση *οδηγούνται προς αποικοδόμηση*
- Η *πρωτεΐνη COP1* βρίσκεται στο κυτταρόπλασμα και στον πυρήνα, η υποκυτταρική κατανομή της καθορίζεται ποσοτικά από την *επίδραση του φωτός*. Έτσι, *στο φως η πρωτεΐνη COP1 είναι κυτταροπλασματική*, ενώ *στο σκοτάδι εντοπίζεται στον πυρήνα του κυττάρου*
- Αντίστοιχα η *πρωτεΐνη HOS1* μετακινείται μεταξύ του *κυτταροπλάσματος* και του *πυρήνα*. Η κινητικότητα της καθορίζεται από τις περιβαλλοντικές θερμοκρασίες. Έτσι, *σε φυσιολογικές θερμοκρασίες ανάπτυξης είναι κυτταροπλασματική*, ενώ *στις χαμηλές θερμοκρασίες συσσωρεύεται στον πυρήνα*

- **Η ουμπικουΐτίνη είναι μια μικρή πρωτεΐνη 76 αμινοξέων**, η οποία συνδέεται σε πρωτεϊνικά μόρια **που πρόκειται στην συνέχεια να αποδομηθούν** από το πρωτεάσωμα 26S. Μόλις η ουμπικουΐτίνη συνδεθεί με την πρωτεΐνη στόχο, τότε σταδιακά σχηματίζεται μια **αλυσίδα πολύ-ουμπικουΐτίνης**. Ο κρίκος αυτής της αλυσίδας είναι ο δεσμός που αναπτύσσεται μεταξύ του **καρβόξυ άκρου** κάθε προστιθέμενου μορίου ουμπικουΐτίνης με το **αμινοξύ λυσίνη** που βρίσκεται στην **θέση 48** του προηγούμενου μορίου ουμπικουΐτίνης της αλυσίδας.
- Οι πρωτεΐνες που φέρουν αλυσίδα πολύ-ουμπικουΐτίνης οδηγούνται **προς αποδόμηση από το πρωτεάσωμα 26S**, μια πρωτεολυτική διαδικασία που για να πραγματοποιηθεί απαιτεί την **υδρόλυση μορίων ATP**.
- Στο τέλος της πρωτεϊνικής αποδόμησης **απελευθερώνονται μικρού μήκους πεπτίδια** και **ανακυκλωμένα μόρια ουμπικουΐτίνης έτοιμα προς χρήση**. Τα μικρά αυτά πεπτίδια στην συνέχεια αποικοδομούνται πλήρως από τις πεπτιδάσες του κυτταροπλάσματος παρέχοντας **ελεύθερα αμινοξέα**.

Technion Nobel (Israel) discovery Ubiquitin **the kiss of death**
saves your life

<https://youtu.be/u9EGAAys7ZU>



The Nobel Prize in Chemistry 2004
Aaron Ciechanover, Avram Hershko, Irwin Rose

The Nobel Prize in Chemistry 2004 ▼

Nobel Prize Award Ceremony ▼

Aaron Ciechanover ▼

Avram Hershko ▼

Irwin Rose ▼



Photo: D. Porges

Aaron Ciechanover



Photo: D. Porges

Avram Hershko

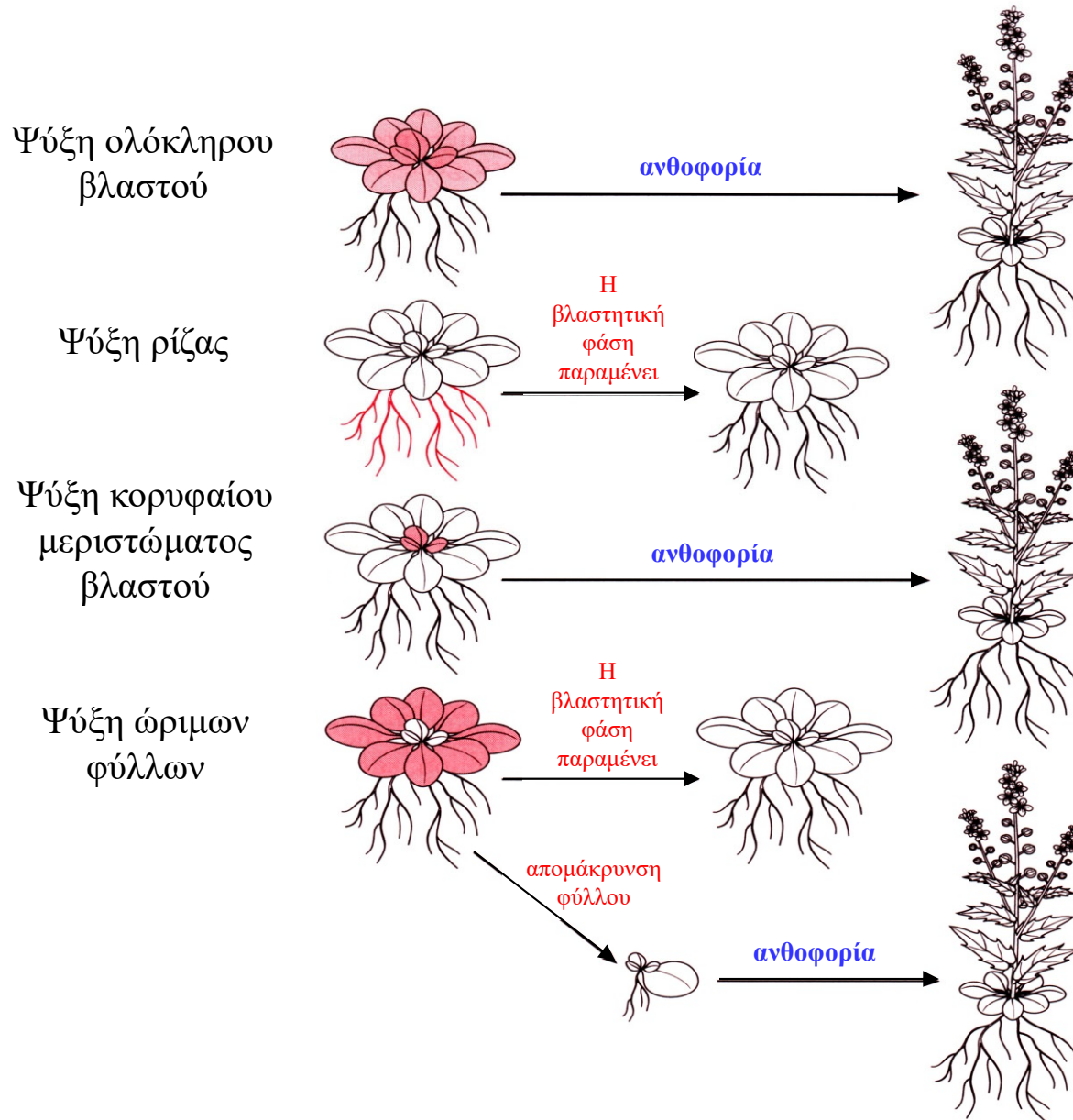


Irwin Rose

**Ubiquitin System Animation -
Nobel Prize in Chemistry 2004
Technion**

<https://youtu.be/jbc1QCu9hFg>

The Nobel Prize in Chemistry 2004 was awarded jointly to Aaron Ciechanover, Avram Hershko and Irwin Rose "for the discovery of ubiquitin-mediated protein degradation".



Συμπέρασμα: η εαρινοποίηση λειτουργεί σε τοπικό επίπεδο στα όργανα του φυτικού σώματος

Οι **επιδράσεις της εαρινοποίησης** στα διάφορα μέρη του σταυρανθούς *Thlaspi arvense*, το οποίο έχει **απόλυτη ανάγκη** την **επίδραση της εαρινοποίησης** με αποτέλεσμα να ανθίζει μόνο όταν υποστεί περίοδο χαμηλών θερμοκρασιών.

- Ο πιο πιθανός μοριακός μηχανισμός που εξηγεί την διατήρηση της κατάστασης εαρινοποίησης είναι το πρότυπο μεθυλίωσης του DNA των κυττάρων
- Η μεθυλίωση DNA στις ρυθμιστικές ακολουθίες του υποκινητή γονιδίων αναστέλλει την έκφραση τους λειτουργώντας έτσι ως μηχανισμός μεταγραφικού ελέγχου
- Το πρότυπο μεθυλίωσης διατηρείτε φυσιολογικά στην μίτωση κατά την φάση αντιγραφής του DNA και επομένως κληρονομείτε στα θυγατρικά κύτταρα, δηλαδή εξαρτάται από την κυτταρική σειρά. Η εγγενής αναπαραγωγή (μείωση) εξαλείφει το πρότυπο μεθυλίωσης, επομένως σε κάθε γενιά είναι απαραίτητη η επίδραση της εαρινοποίησης

Παρατηρήσεις που υποστηρίζουν ότι η μεθυλίωση ελέγχει την εαρινοποίηση

- I) Η παρατεταμένη έκθεση σε **χαμηλές θερμοκρασίες** προκαλεί **ουσιαστική μείωση του επιπέδου μεθυλίωσης του DNA**. Συγκεκριμένα στο φυτό *Arabidopsis* η διατήρηση σποριόφυτων για **4 εβδομάδες στους 8°C** έχει ως αποτέλεσμα την **μείωση του επιπέδου μεθυλίωσης του DNA στο 86%** σε σχέση με μετρήσεις που έγιναν σε σποριόφυτα που δεν είχαν υποστεί εαρινοποίηση
- II) Η εφαρμογή **χημικών παραγόντων** που προκαλούν **απομεθυλίωση του DNA**, όπως η 5-αζακυτιδίνη (5-αζαC), επάγουν την **πρόωρη άνθηση** σε ποικιλίες που αποκρίνονται στην εαρινοποίηση, ενώ αντίθετα δεν έχουν **καμία επίδραση** στην περίοδο άνθησης σε ποικιλίες που δεν αντιδρούν στο ερέθισμα της εαρινοποίησης
- III) Διαγονιδιακές σειρές του φυτού *Arabidopsis* στις οποίες έχει **πλήρως αποσιωπηθεί η έκφραση του γονιδίου της μεθυλτρανσφεράσης** και επομένως παρουσιάζουν **μειωμένη μεθυλίωση**, **ανθίζουν πρόωρα** σε συνθήκες μικρής μέρας χωρίς εαρινοποίηση

Το γονίδιο *FLC*

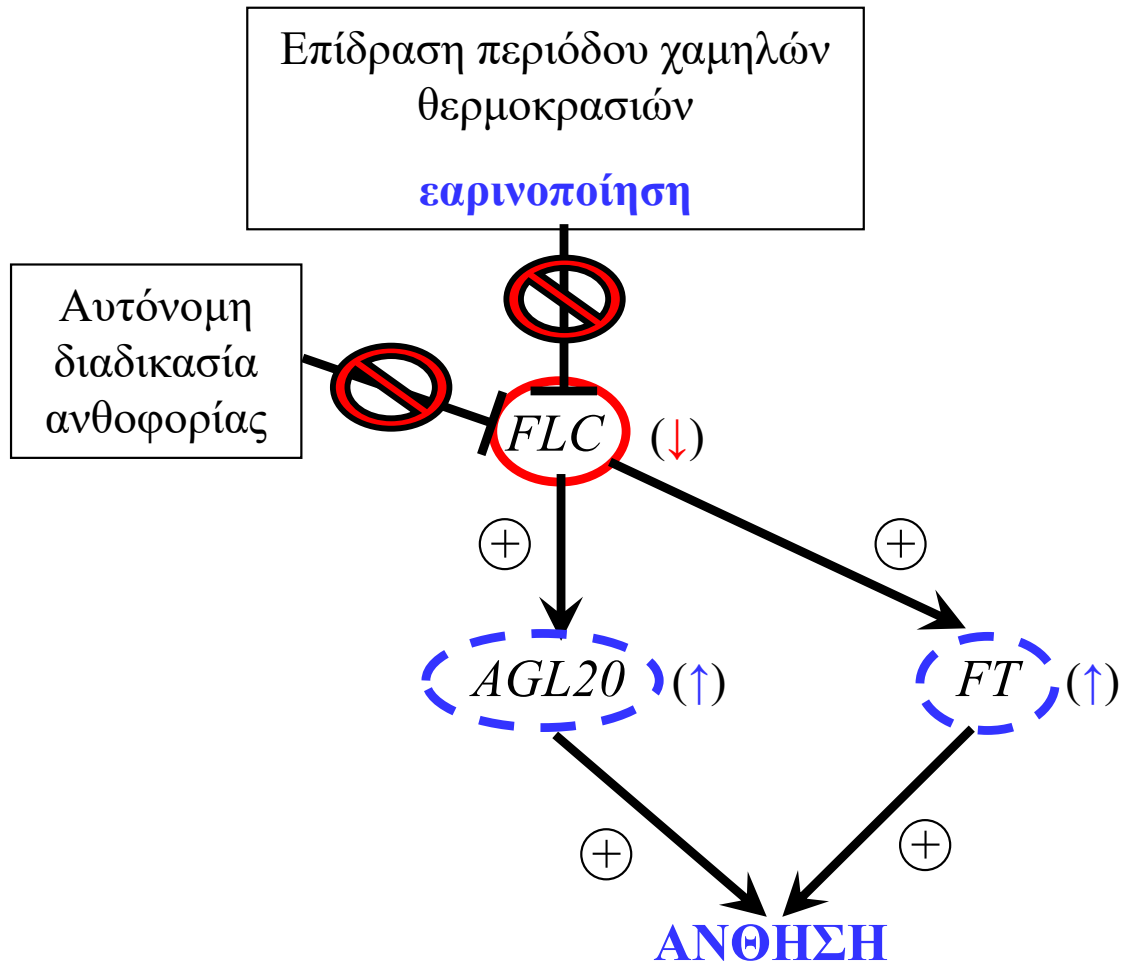
Το γονίδιο *FLC* κωδικοποιεί για μεταγραφικό παράγοντα που φέρει δομή MADS

Τα φυτά που αντιλαμβάνονται το ερέθισμα της εαρινοποίησης αρχικά παρουσιάζουν υψηλή έκφραση του γονιδίου *FLC*, η οποία σταδιακά με την επίδραση των χαμηλών θερμοκρασιών δηλαδή με την εαρινοποίηση, μειώνεται

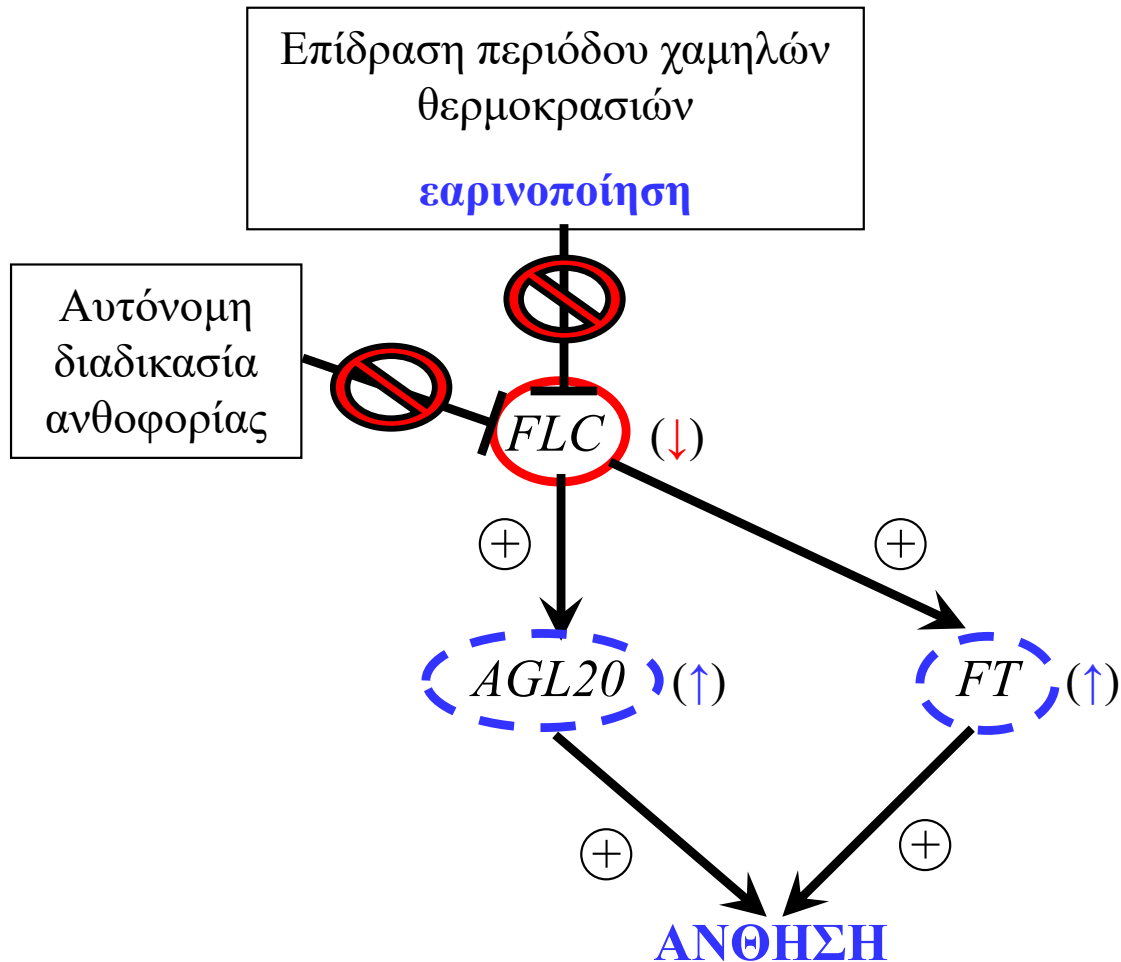
Ο ρυθμός μείωσης της έκφρασης του γονιδίου *FLC* σχετίζεται αντιστρόφως ανάλογα με την χρονική διάρκεια επίδρασης των χαμηλών θερμοκρασιών

Η έκφραση του γονιδίου *FLC* πιθανός να ρυθμίζεται επιγενετικά από μεταβολές στο επίπεδο μεθυλίωσης του DNA (ιστονών χρωματίνης) που προκαλούνται από την επίδραση της εαρινοποίησης

Μείωση της έκφρασης του γονιδίου *FLC* παρατηρείτε επίσης και από την αυτόνομη ενεργοποίηση του μηχανισμού άνθησης



Τα γονίδια που ελέγχουν την εαρινοποίηση



Μοριακοί στόχοι του γονιδίου *FLC*

το γονίδιο *AGL20* (*Agamous-Like20*)

Η μεταγραφή του γονιδίου *AGL20* σε φυτά με λειτουργικούς αλληλομόρφους του γονιδίου *FLC* είναι αρχικά χαμηλή

Έπειτα από την εαρινοποίηση και όταν η έκφραση του γονιδίου *FLC* μειώνεται η έκφραση του γονιδίου *AGL20* αυξάνει

Επομένως, το γονίδιο *FLC* αναστέλλει την έκφραση του γονιδίου *AGL20*

το γονίδιο *FT* (*FLOWERING LOCUS-T*)

Η αυτόνομη ενεργοποίηση του μηχανισμού άνθησης, που έχει προηγουμένως αναφερθεί ότι καταστέλλει την έκφραση του γονιδίου *FLC*, επάγει την έκφραση του γονιδίου *FT*

Συνεπώς το γονίδιο *FLC* λειτουργεί κατασταλτικά στην έκφραση του γονιδίου *FT*

Εξέλιξη οικοτύπων που δεν έχουν ανάγκη την εαρινοποίηση



Το φυτό *Arabidopsis* **εντοπίζεται** σε ολόκληρο το βόρειο ημισφαίριο

Στις νοτιότερες γεωγραφικές περιοχές, όπου ο χειμώνας είναι ήπιος **δεν είναι αναγκαία η εαρινοποίηση**, σε αντίθεση με τις βορειότερες όπου η εαρινοποίηση προστατεύει από τους παγετούς

Ανάλυση 40 οικοτύπων του φυτού *Arabidopsis* αποκάλυψε ότι **η αιτία που καθιστά περιττή την εαρινοποίηση** για την άνθηση είναι **η αδυναμία λειτουργίας του γονιδίου *FRI* (*FRIGIDA*)**

Έχουν εντοπιστεί **δυο μη λειτουργικοί αλληλόμορφοι** του γονιδίου *FRI* που οφείλονται **σε μερική έλλειψη του γονιδίου**. Η ίδια **έλλειψη -376bp-** εντοπίζεται σε οικότυπους με διασπορά **από Γαλλία μέχρι Ιαπωνία** (ανθρώπινος παράγοντας)

C24, CS906
unknown
location



M7323, CS6184
unknown
location



Van-0, CS6884
Vancouver, BC,
W123/N49,100m



Col-0, N1092
Columbia, MO.
W93/N38,100m



Kin-0, CS6755
Kindalville, MI.
W85/N43,250m



Cen-0, CS6661
Caen, FR
W0/N49,~50m



Nok-1, CS6808
Noordwijk, NL
E4/N52,~0m



Est, CS6173
Estonia - EE
E25/N59,150m



Ms-0, CS6797
Moscow, RU
E37/55N,~200m



Ta-0, CS6867
Tabor, CZ
E14/N49,~450m



Dra-1, CS6686
Drahonin, CZ
E16/N49, 450m



En-T, CS6176
Tajikistan - TJ
E71/N39



Sha, CS929
Pamiro-Alay, TJ
E71/N39,3400m



NFE-1, CS22163
United Kingdom - UK
Location unknown



CIBC-10, CS22229
United Kingdom - UK
Location unknown



HR-5, CS22205
United Kingdom - UK
Location unknown



Bla-5, CS6620
Blanes, ES
E3/N41,~50m



Can-0, CS6660
Canary Islands
W15/N28, 1260m



Cvi, CS8580
Cape Verde Islands
W24/N16,1200m



Bay-0, CS954
Bayreuth, DE
E11/N50, ~300m



Ler-2, CS8581
Landsberg, DE
E15/N53, ~100m



Er-0, CS6698
Erlangen, DE
E11/N49,~250m



Fr-2, CS6708
Frankfurt, DE
E8/N50,~50m



Li-2:1, CS6772
Limburg, DE
E8/N50,~150m



Old-2, CS6821
Oldenburg, DE
E8/N53,~50m



Ove-0, CS6823
Ovelgoenne, DE
E8/N53,~50m



Nd-1, CS1636
Niederzenz, DE
200-300m



Is-0, CS6741
Isenburg, DE
E7/N50,~150m



GOT-1, CS22277
Goettingen, DE
10E/51N



Nw-1, CS6812
Neuweilnau, DE
E8/N50,~150m



Uk-3, CS6880
Umkirch, DE
E7/N48,~250m



AK-1, CS6602
Achkarren, DE
E8/N48,~250m



Sf-2e, CS6857
San Feliu, ES
E3/N41,~50m



Se-0, CS6852
San Eleno, ES
E2/N41,~50m



X Inactivation

Σας Ευχαριστώ!!!!

