

ON AIR



**ΑΚΡΑΙΟ ΜΕΡΙΣΤΩΜΑ ΡΙΖΑΣ
&
ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΔΙΑΦΟΡΟΠΟΙΗΣΗ
ΕΠΙΔΕΡΜΙΚΩΝ ΚΥΤΤΑΡΩΝ**

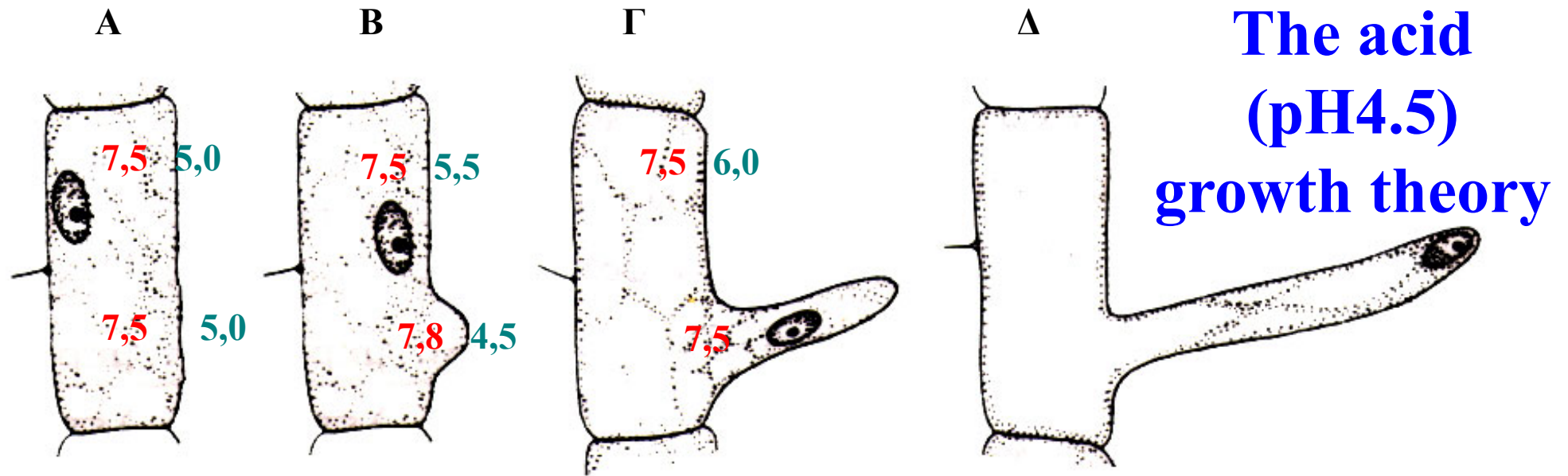
Ριζικά τριχίδια: μοντέλο διακυπταρικής επικοινωνίας

Ρόλος της ρίζας:

1. Στήριξη
2. Απορρόφηση ανόργανων θρεπτικών στοιχείων (θρέψη)
3. Απορρόφηση νερού
4. Ανάπτυξη συμβιωτικών σχέσεων για παράδειγμα αζωτοδέσμευση στα ψυχανθή από αζωτοδεσμευτικά βακτήρια όπως το γένος *Azotobacter*

Ρόλος των ριζικών τριχιδίων: Τα ριζικά τριχίδια ουσιαστικά αυξάνουν την **ενεργή επιφάνεια της ρίζας** αυτό έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της επιφάνειας πρόσληψης **θρεπτικών στοιχείων** και **νερού** από το έδαφος, την βελτίωση της στήριξης. Στα ψυχανθή αποτελούν το σημείο μόλυνσης από τα **αζωτοδεσμευτικά βακτήρια** για τον σχηματισμό του **φυματίου**

Οι φάσεις ανάπτυξης του ριζικού τριχιδίου και η επίδραση του pH στην κυτταρική επιμήκυνση



**The acid
(pH4.5)
growth theory**

(Α) Το επιδερμικό κύτταρο αρχικά διαφοροποιείται σε τριχοβλάστη **καθορισμός κυτταρικής μοίρας**.

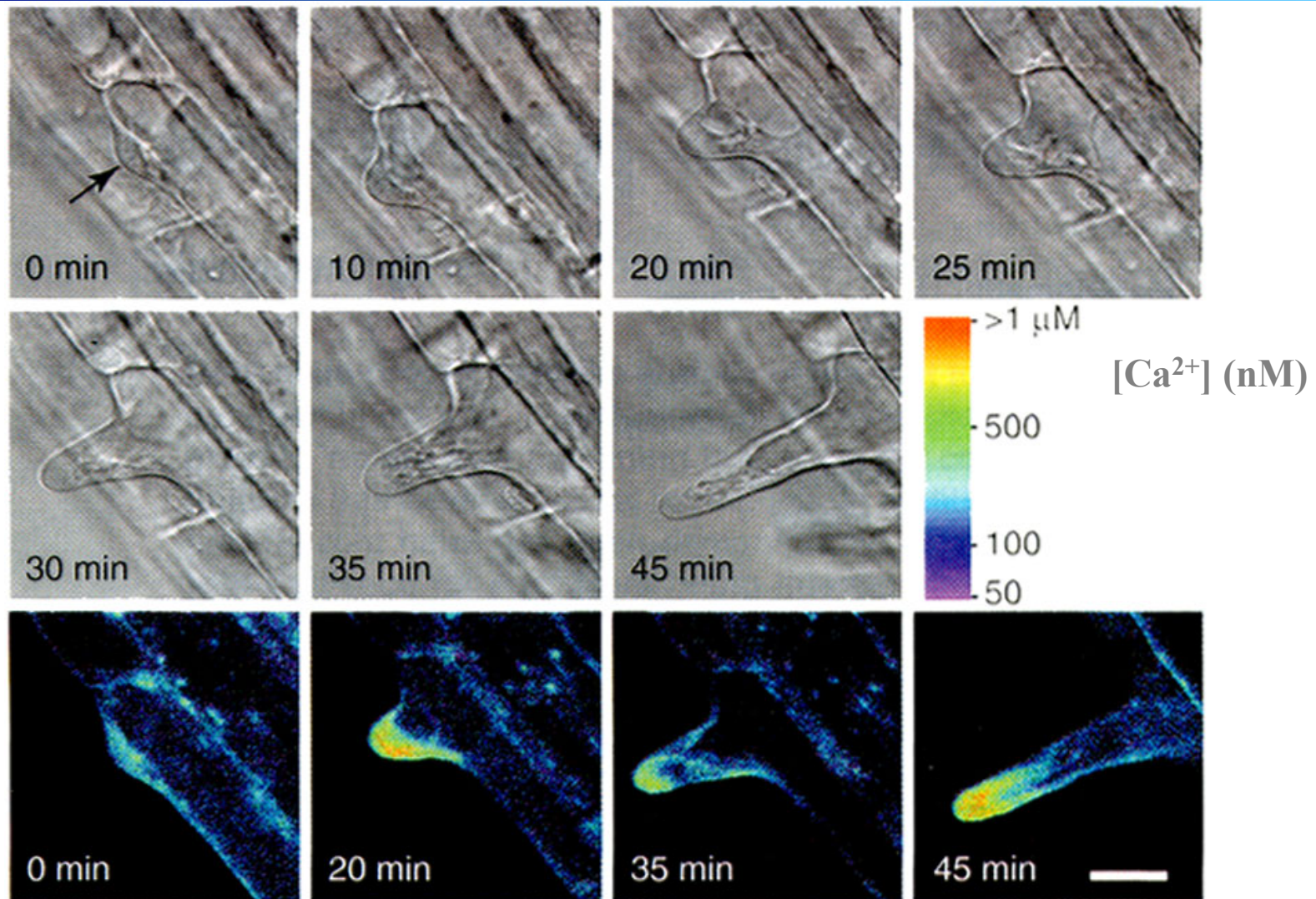
(Β) Το ριζικό τριχίδιο **εκπύσσεται** από την **βάση του τριχοβλάστη**.

(Γ) Ακολουθεί η **επιμήκυνση** του

(Δ) Μέχρι να αποκτήσει το τελικό του μήκος

Κατά την διάρκεια της ανάπτυξης **ο πυρήνας μετακινείται** ακολουθώντας το αναπτυσσόμενο άκρο του τριχιδίου, ενώ ο **κυτταροσκελετός αλλάζει** δομή. Παρουσιάζονται οι τιμές του pH που έχουν μετρηθεί πειραματικά δείχνοντας την **εξειδικευμένη οξίνιση** που εντοπίζεται **στο σημείο έκπτυξης**.

Η επίδραση των ιόντων Ca^{2+} στην ανάπτυξη των ριζικών τριχιδίων



Η **διαβάθμιση** της κυτταροπλασματικής συγκέντρωσης Ca^{2+} σχετίζεται με την **επιμήκυνση του ριζικού τριχιδίου** στο φυτό *Arabidopsis*. Μέχρι και το στάδιο της έκπτυξης δεν παρατηρείται έντονη διαβάθμιση στην $[\text{Ca}^{2+}]$ (0min) αλλά **με την έναρξη της επιμήκυνσης υψηλή** συγκέντρωση Ca^{2+} εντοπίζεται **στο άκρο** του αναπτυσσόμενου τριχιδίου, η οποία διατηρείται μέχρι να αποκτήσει το τελικό μήκος. Το βέλος παρουσιάζει την θέση έκπτυξης. Η κλίμακα αντιστοιχεί σε 20 μm .

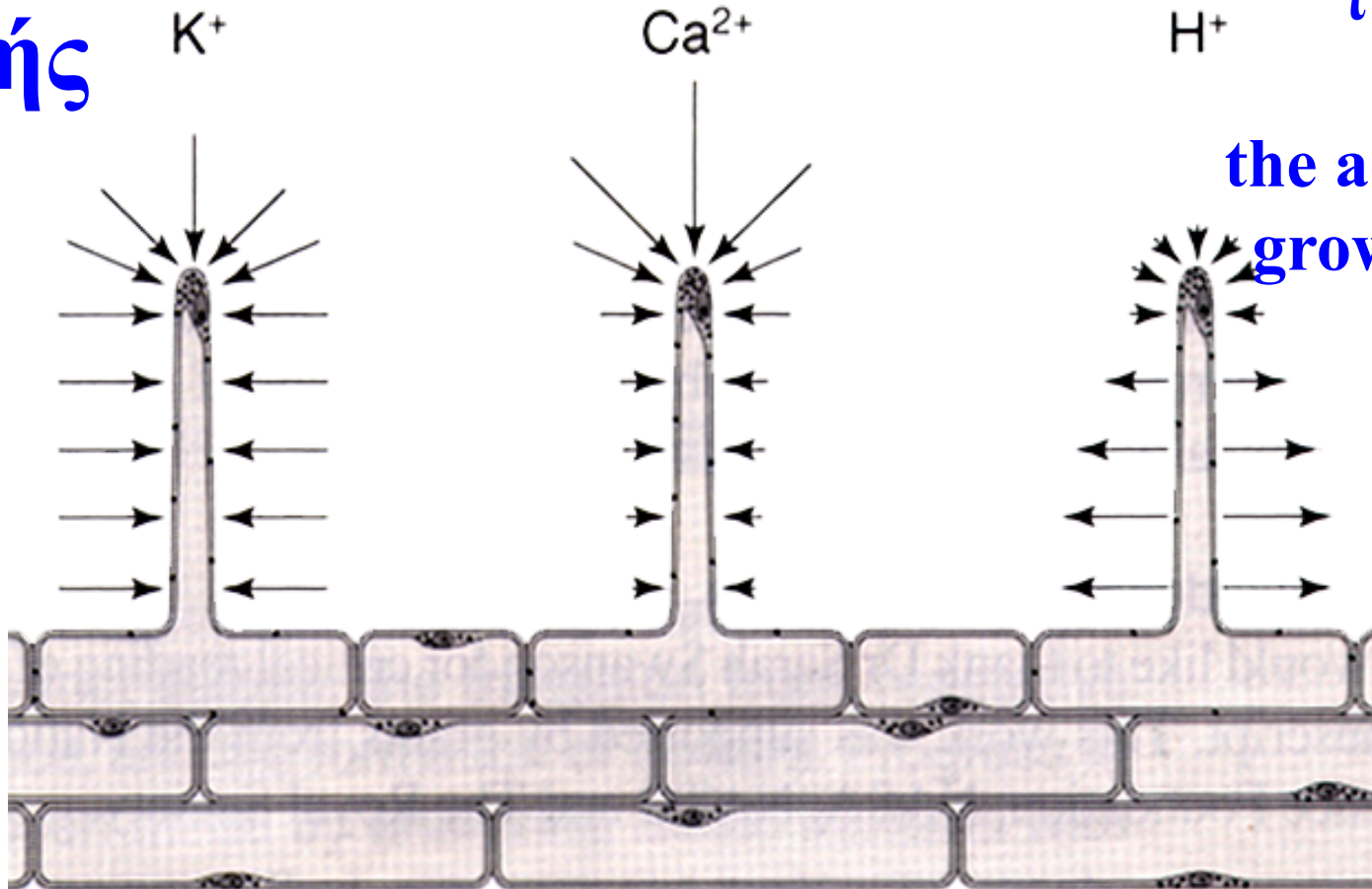
Διατήρηση
σπαργής

πολικότητα

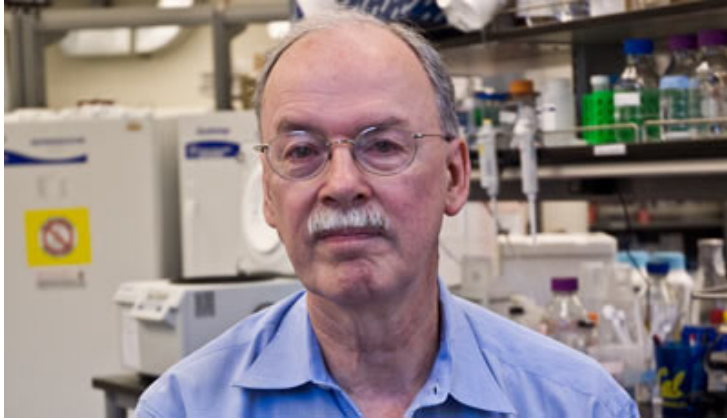
Κυτταρικό
τοίχωμα

και

the acid (pH4.5)
growth theory



Πειράματα **ηλεκτροφυσιολογίας** που έγιναν στα ριζικά τριχίδια του φυτού *Limnobium stoloniferum* (υδροχαρές φυτό) με την χρήση παλλόμενων μικροηλεκτροδίων έδειξαν πως η πρόσληψη ιόντων **Ca²⁺** είναι μεγαλύτερη **στο άκρο** παρά στην βάση ή στο πλάι των αναπτυσσόμενων ριζικών τριχιδίων. Η **πρόσληψη** ιόντων **H⁺** είναι **περιορισμένη στο άκρο** του αναπτυσσόμενου τριχιδίου, ενώ προς την **βάση** του παρατηρείται **έντονη εκροή**. Κατά την διάρκεια της επιμήκυνσης παρατηρείται **σημαντική πρόσληψη K⁺** σε όλο το μήκος του αναπτυσσόμενου τριχιδίου.



Chris Somerville, USA

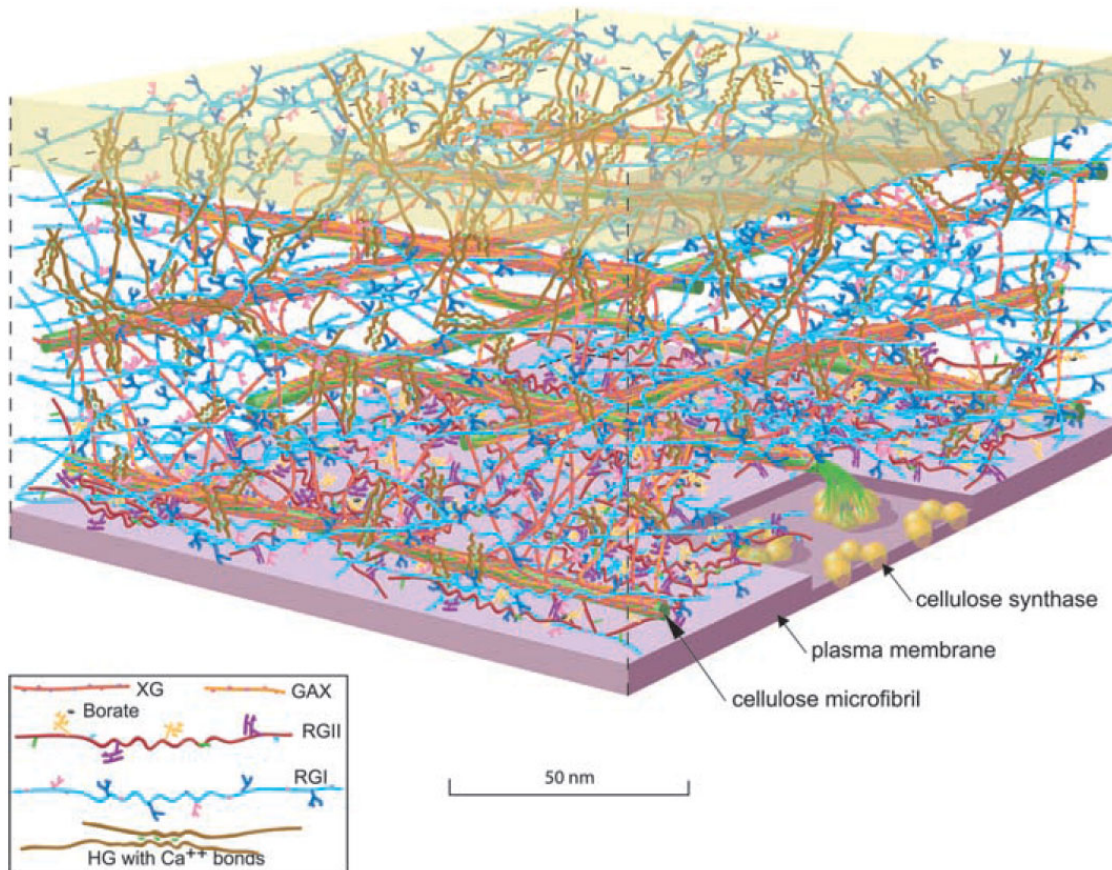
REVIEW

24 DECEMBER 2004 VOL 306 SCIENCE www.sciencemag.org

Toward a Systems Approach to Understanding Plant Cell Walls

Chris Somerville,^{1,2*} Stefan Bauer,¹ Ginger Brininstool,¹ Michelle Facette,^{1,2} Thorsten Hamann,¹ Jennifer Milne,¹ Erin Osborne,¹ Alex Paredez,^{1,2} Staffan Persson,¹ Ted Raab,¹ Sonja Vorwerk,¹ Heather Youngs^{1,2}

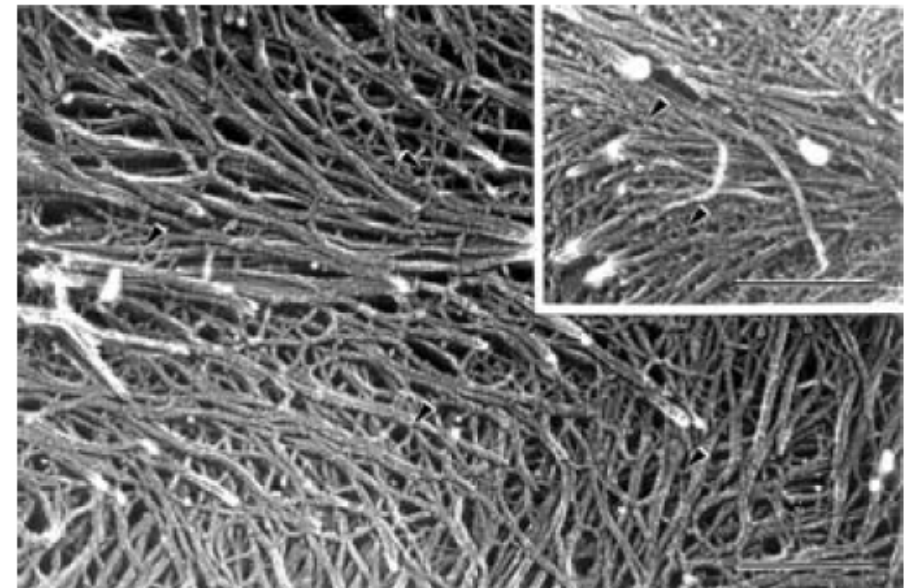
Δομή κυτταρικού τοιχώματος
(κυτταροπλασματική μεμβράνη, συνθετάση κυτταρίνης, ινίδια κυτταρίνης)



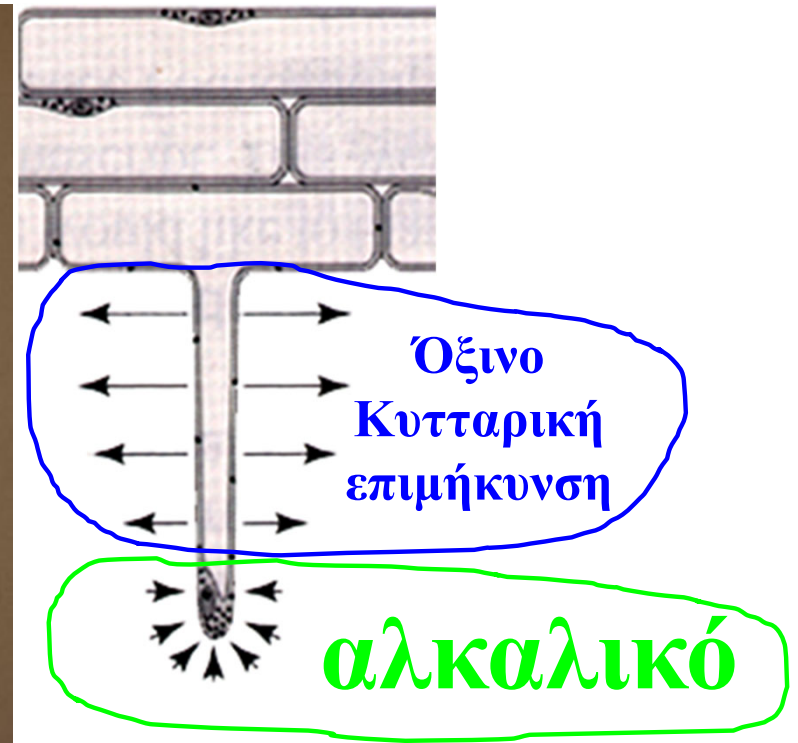
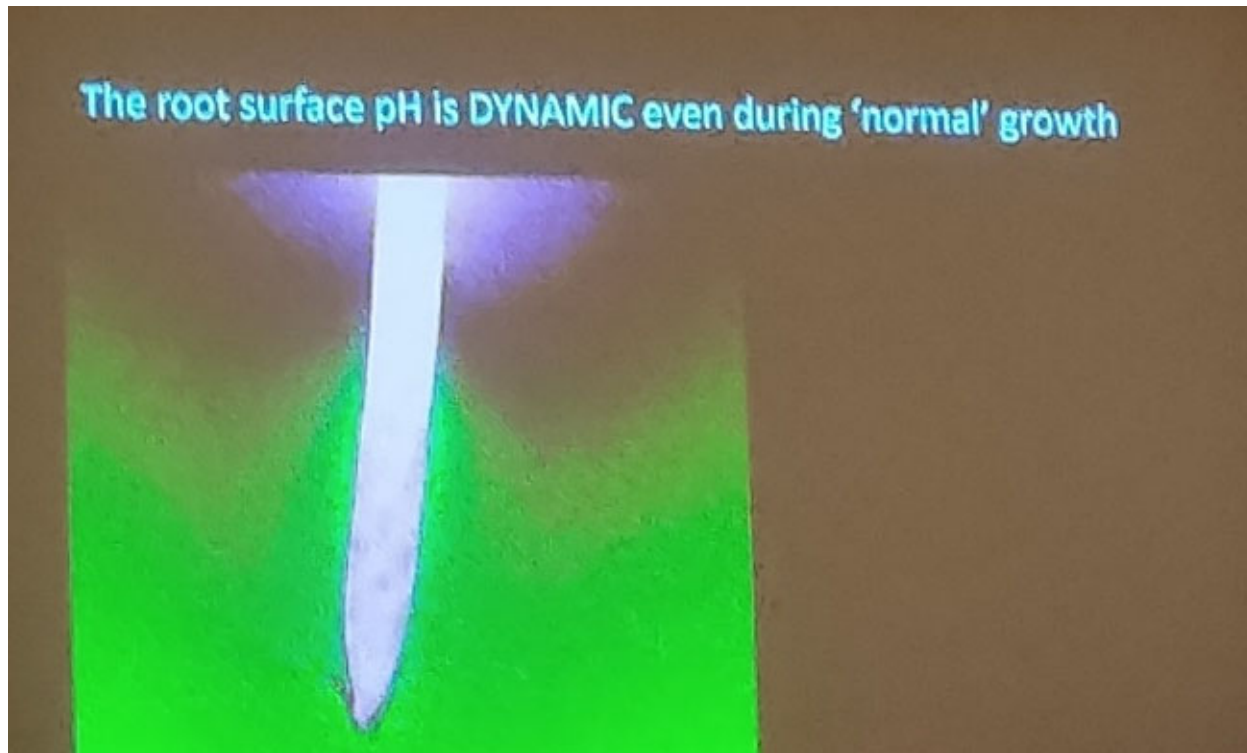
Η κυτταρίνη αλληλεπιδρά με την πηκτίνη και καθορίζει τη μορφολογία των κυττάρων

Τα ινίδια κυτταρίνης θυμίζουν τις **μπετόβερρες** και οι πηκτίνες το **σκυρόδεμα**

Ινίδια κυτταρίνης



Το δυναμικό πρότυπο μεταβολής του pH καθώς επιμηκύνεται η ρίζα



acid growth
theory

η θεωρία της
όξινης ανάπτυξης

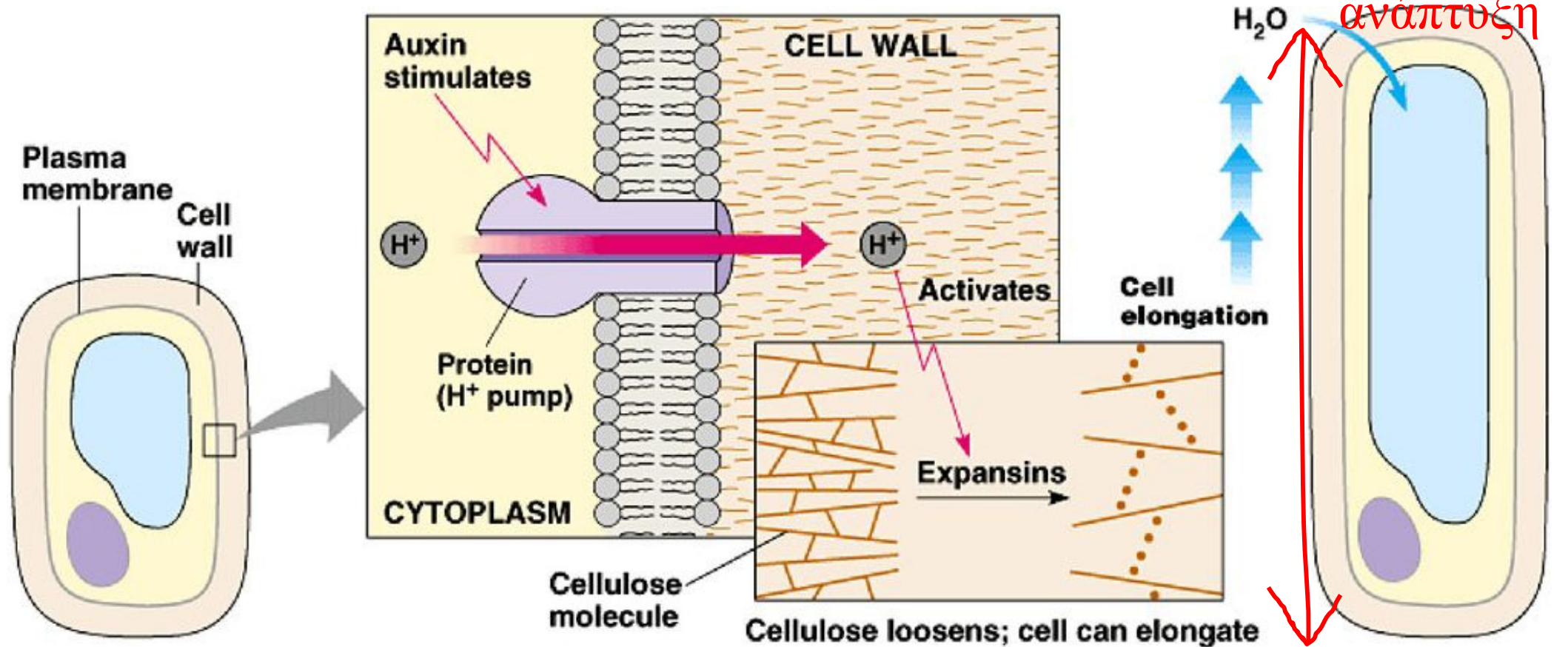
Expansins

Οι **expansins** είναι σημαντικοί παράγοντες για την χαλάρωση του πρωτογενούς **κυτταρικού τοιχώματος** και την **επιμήκυνση των κυττάρων**. Είναι **ένζυμα** με μικρό σχετικά μοριακό βάρος ~26.000Da, τα οποία αρχικά απομονώθηκαν από νεαρά φυτά **αγγουριάς** και στη συνέχεια ταυτοποιήθηκαν σε πλήθος φυτών. Το φυτό *Arabidopsis thaliana* (**δικοτυλήδονο**) έχει 36 ενεργά γονίδια και κωδικοποιεί για 3 διαφορετικούς τύπους: α-expansins, β-expansins και γ-expansins. Το ρύζι, *Oryza sativa* (**μόνοκοτυλήδονο**) έχει 58 ενεργά γονίδια και κωδικοποιεί για 4 διαφορετικούς τύπους: α-expansins, β-expansins, γ-expansins και δ-expansins

Καθώς το φυτικό κύτταρο αναπτύσσεται, στα κυτταρικά τοιχώματα συντίθενται οι **expansins**, οι οποίες δρουν με εξαιρετικά **γρήγορη ταχύτητα**, μέσα σε λίγα δευτερόλεπτα, και η δράση τους σχετίζεται με τη **μείωση του pH (οξίνιση του κυτταρικού τοιχώματος)** για να αναπτυχθεί-επιμηκυνθεί το κύτταρο χρησιμοποιώντας την ώθηση της **σπαργής** που έχει στο εσωτερικό του (είσοδος H_2O)

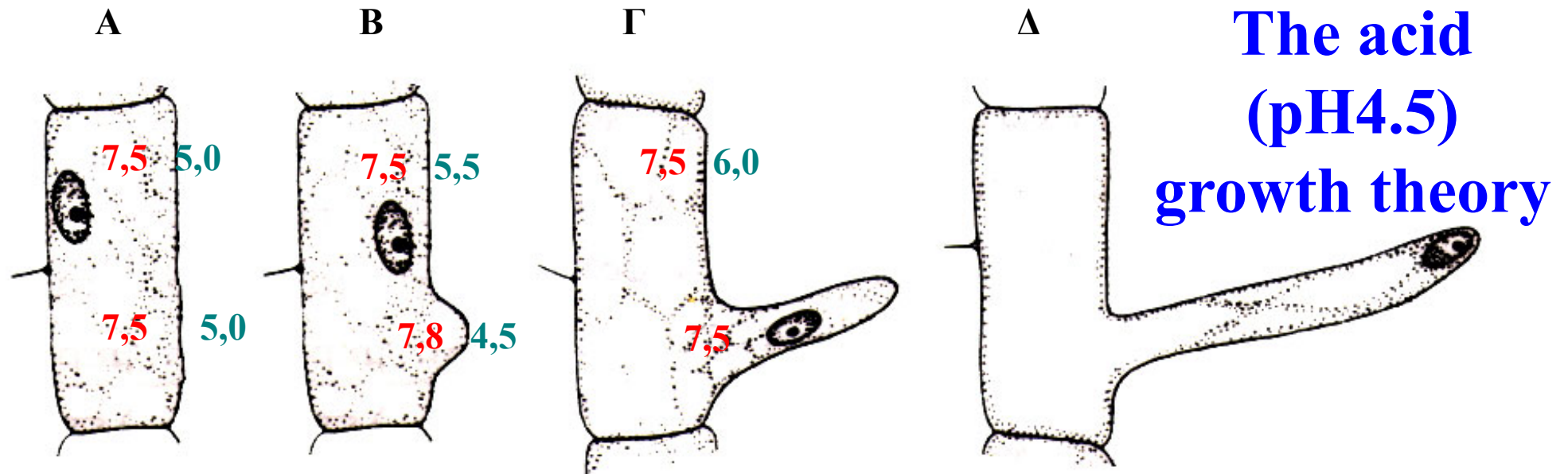
Οι **expansins** φαίνεται ότι όταν ενεργοποιηθούν (χαμηλό pH) **διακόπτουν τους δεσμούς** υδρογόνου μεταξύ των ινιδίων της κυτταρίνης και των γλυκάνων, καθώς και διάφορους μη ομοιοπολικούς δεσμούς μεταξύ των δομικών πολυσακχαριτών του κυτταρικού τοιχώματος. Έτσι, **μόλις χαλαρώσει το κυτταρικό τοίχωμα**, το φυτικό κύτταρο επιμηκύνεται (**ανισότροπη ανάπτυξη**) εξαιτίας της **σπαργής** που διατηρεί στο εσωτερικό του (είσοδος H_2O)

η θεωρία της όξινης ανάπτυξης & ο ρόλος της αυξίνης



- Η αυξίνη ενεργοποιεί τις **αντλίες H⁺** που βρίσκονται στην κυτταροπλασματική μεμβράνη
- Οι αντλίες H⁺ **οξινίζουν τον αποπλάστη** (μεταξύ κυτταροπλασματικής μεμβράνης και κυτταρικό τοίχωμα)
- Το όξινο pH **ενεργοποιεί τις expansins**, ένζυμα που **χαλαρώνουν τη συνοχή του κυτταρικού τοιχώματος**
- Εξαιτίας της χαλάρωσης του κυτταρικού τοιχώματος, όταν το κύτταρο βρίσκεται σε **σπαργή**, τότε **επιμηκώνεται με ανισότροπη ανάπτυξη**

Οι φάσεις ανάπτυξης του ριζικού τριχιδίου και η επίδραση του pH στην κυτταρική επιμήκυνση



■ pH κυτταροπλάσματος ■ pH κυτταρικού τοιχώματος

(Α) Το επιδερμικό κύτταρο αρχικά διαφοροποιείται σε τριχοβλάστη **καθορισμός κυτταρικής μοίρας**.

(Β) Το ριζικό τριχίδιο **εκπτύσσεται** από την **βάση του τριχοβλάστη**.

(Γ) Ακολουθεί η **επιμήκυνση** του

(Δ) Μέχρι να αποκτήσει το τελικό του μήκος

Κατά την διάρκεια της ανάπτυξης **ο πυρήνας μετακινείται** ακολουθώντας το αναπτυσσόμενο άκρο του τριχιδίου, ενώ ο **κυτταροσκελετός αλλάζει** δομή. Παρουσιάζονται οι τιμές του pH που έχουν μετρηθεί πειραματικά δείχνοντας την **εξειδικευμένη οξίνιση** που εντοπίζεται **στο σημείο έκπτυξης**.



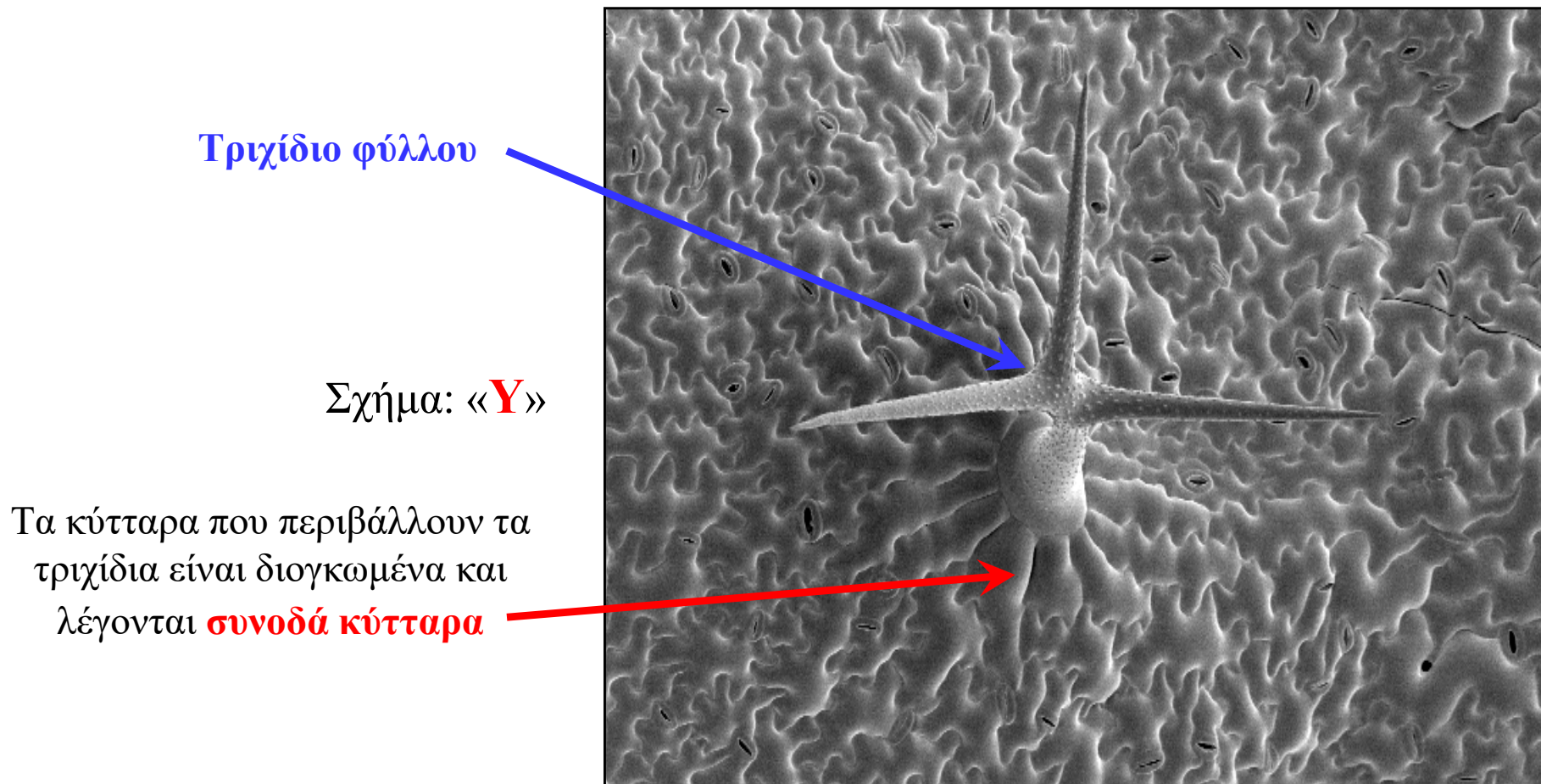
**ΜΟΡΙΑΚΕΣ ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ
ΜΕΤΑΞΥ ΚΥΤΤΑΡΩΝ & ΙΣΤΩΝ ΠΟΥ
ΚΑΘΟΡΙΖΟΥΝ ΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΚΑΙ
ΔΙΑΦΟΡΟΠΟΙΗΣΗ**

- Κύτταρα που έχουν το ίδιο αναπτυξιακό δυναμικό ονομάζονται **ισοδύναμα** (equivalent) και οργανώνονται σε ομάδες
- Κύτταρα εκείνα με διαφορετικό αναπτυξιακό δυναμικό ονομάζονται **μη ισοδύναμα** (non-equivalent)
- Κατά την ανάπτυξη οι κυτταρικές αλληλεπιδράσεις διαχωρίζονται σε εκείνες που συμβαίνουν:
 - α) εντός μιας ομάδας **ισοδύναμων** κυττάρων και
 - β) μεταξύ **μη ισοδύναμων** κυττάρων.
- Οι αλληλεπιδράσεις εντός μιας ομάδας **ισοδύναμων** κυττάρων συγχρονίζονται με βάση τον **παράπλευρο καθορισμό** (lateral specification).
- Όταν όμως η μοίρα ενός κυττάρου καθορίζεται από σήμα που λαμβάνει από ένα **μη ισοδύναμο** κύτταρο, τότε η αλληλεπίδραση τέτοιου τύπου ονομάζεται **επαγωγή** (induction).

- Το πρότυπο ανάπτυξης των τριχιδίων στα φύλλα του *Arabidopsis* παράδειγμα **παράπλευρου καθορισμού**
- Το πρότυπο διαφοροποίησης των ριζικών τριχιδίων στο φυτό *Arabidopsis* παράδειγμα **επαγωγής**
- Ο καθορισμός της **φυλλοταξίας**, δηλαδή της οργάνωσης των φύλλων στον αναπτυσσόμενο βλαστό παράδειγμα **παράπλευρης αναστολής**
- Ανάπτυξη **αγγειακών συνδέσμων** μεταξύ φύλλου και βλαστού

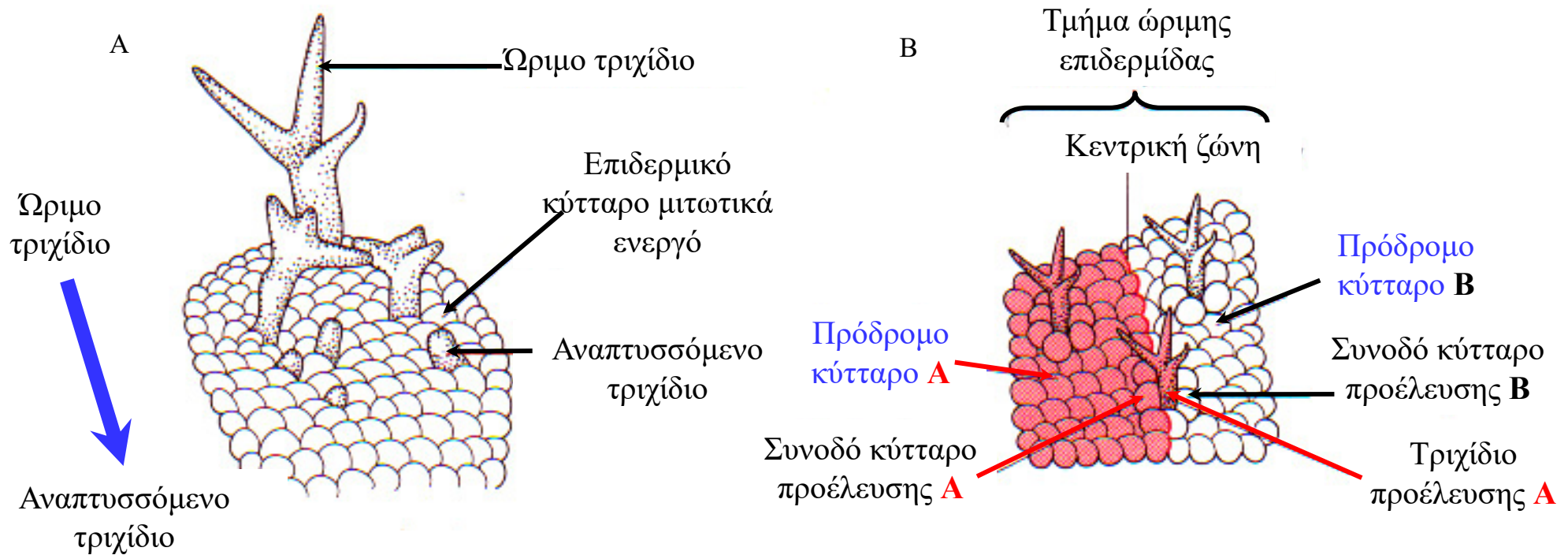
Παράδειγμα I

Το πρότυπο ανάπτυξης των τριχιδίων στα
φύλλα του *Arabidopsis*



- Η κατανομή των τριχιδίων στην επιδερμίδα του φύλλου είναι **ΚΑΝΟΝΙΚΗ** και όχι τυχαία, διότι οι **αποστάσεις** μεταξύ τους **είναι σταθερές**, ενώ σπάνια οργανώνονται σε ζευγάρια ή σε ομάδες. Μια τέτοια διάταξη με την οποία διασφαλίζεται **η μικρότερη απόσταση** μεταξύ μεμονωμένων δομών ονομάζεται **πρότυπο απόστασης** (spacing pattern) και εξηγεί την **οργάνωση των τριχιδίων στα φύλλα** του *Arabidopsis*.

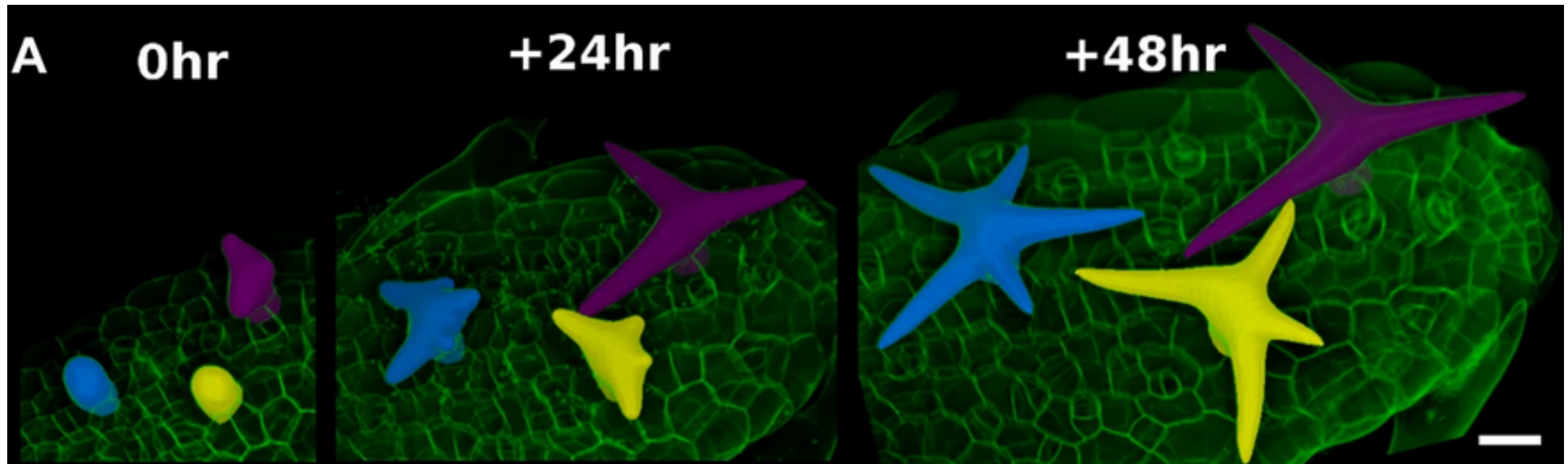
Ανάπτυξη των τριχιδίων στα φύλλα & Ανάλυση προέλευσης



α) Η έκπτυξη των τριχιδίων στην καταβολή των φύλλων **ξεκινά από την άκρη** και επεκτείνεται **προς την βάση** του αναπτυσσόμενου ελάσματος του φύλλου

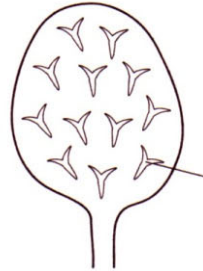
β) Το **τριχίδιο** του φύλλου που βρίσκεται στην κεντρική ζώνη (χρώμα κόκκινο) και μερικά από **τα συνοδά κύτταρα** που το περιβάλλουν (χρώμα άσπρο) **δεν προέρχονται πάντα από το ίδιο πρόδρομο κύτταρο**. Επομένως υπάρχει περίπτωση κάποιο τριχίδιο στην επιφάνεια του φύλλου να έχει **διαφορετική καταγωγή** από τα συνοδά κύτταρα που το περιβάλλουν

Συμπέρασμα: Η θεωρία της **κοινής καταγωγής αδυνατεί** να εξηγήσει την κανονική κατανομή των τριχιδίων στα φύλλα. Επομένως, η μόνη εναλλακτική θεωρία που εξηγεί το **πρότυπο διάταξης** των τριχιδίων στα φύλλα βασίζεται **στην επικοινωνία** μέσω μεταγωγής σήματος **μεταξύ των επιδερμικών κυττάρων** του φύλλου



Μεταλλάξεις που επηρεάζουν τη μορφογένεση των τριχιδίων στα φύλλα του *Arabidopsis*

Πρότυπο ανάπτυξης
τριχιδίων στα φύλλα φυτών
αγρίου τύπου



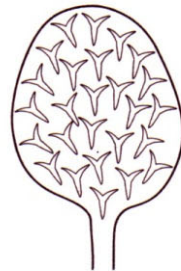
Στα φύλλα φυτών αγρίου τύπου τα τριχίδια παρουσιάζουν **ομοιόμορφη κατανομή** με **σταθερή απόσταση** μεταξύ τους (πρότυπο απόστασης)
τριχιδίο

Μεταλλάξεις
gll και *ttg1*



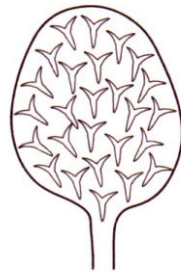
Στα φύλλα των μεταλλάξεων *gll* και *ttg1* **δεν υπάρχουν τριχίδια**, επομένως τα γονίδια *GL1* και *TTG1* χρειάζονται για να **καθορίσουν την μοίρα των τριχιδίων στα φύλλα** (θετικοί ρυθμιστές)

Φυτά αγρίου τύπου με
σταθερή έκφραση του
γονιδίου *R*



Σταθερή έκφραση διαγονιδιακής κατασκευής που φέρει **το γονίδιο *R*** σε γενετικό υπόβαθρο **φυτών αγρίου τύπου** προκαλεί το σχηματισμό **πολυάριθμων τριχιδίων** στο έλασμα του φύλλου που βρίσκονται **σε ομοιόμορφη απόσταση** μεταξύ τους

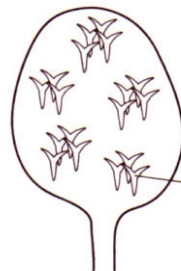
Φυτά της μετάλλαξης *ttg1*
με σταθερή έκφραση του
γονιδίου *R*



Στα φύλλα της μετάλλαξης *ttg1* όπου εκφράζεται σταθερά η διαγονιδιακή κατασκευή που φέρει **το γονίδιο *R*** σχηματίζονται **πολυάριθμα τριχίδια** που βρίσκονται **σε ομοιόμορφη απόσταση** μεταξύ τους. Επομένως η έκφραση του γονιδίου *R* **συμπληρώνει** την φαινοτυπική αδυναμία των φυτών της μετάλλαξης ***ttg1***

Μετάλλαξη *try*

Τριχίδια σε ομάδα



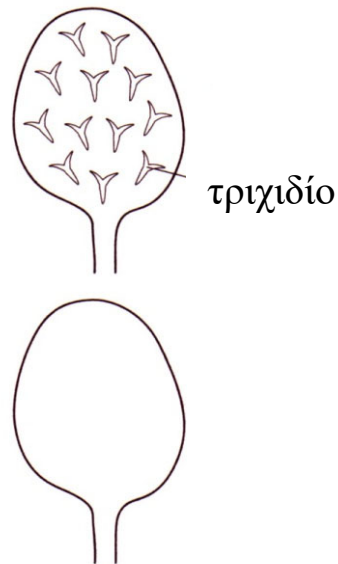
Τριχίδια σε
ομάδα

Στο έλασμα των φύλλων της **μετάλλαξης *try*** τα τριχίδια οργανώνονται **σε ομάδες**, επομένως το **γονίδιο *TRY*** απαιτείται για την **απόσταση** μεταξύ των αναπτυσσόμενων τριχιδίων.

Γονίδια που επηρεάζουν τη μορφογένεση των τριχιδίων στα φύλλα του *Arabidopsis*

- Η ανάπτυξη του **μεταλλάγματος *gll***, εκτός από την **αδυναμία σχηματισμού τριχιδίων στα φύλλα**, είναι κατά τα άλλα φυσιολογική και όμοια με αυτή των φυτών αγρίου τύπου. Το γονίδιο *GL1* κωδικοποιεί για ένα **μεταγραφικό παράγοντα**, ο οποίος ανήκει στην **κατηγορία MYC**. Το γονίδιο *GL1* εκφράζεται σε χαμηλά επίπεδα στα επιδερμικά κύτταρα του αναπτυσσόμενου φύλλου, ενώ **υψηλή έκφραση παρουσιάζει στα τριχίδια του φύλλου που βρίσκονται στη φάση της κυτταρικής διαφοροποίησης**. Είναι λοιπόν πιθανόν η αύξηση της έκφρασης του γονιδίου *GL1* να επάγει την διαφοροποίηση των τριχιδίων στα φύλλα

Πρότυπο ανάπτυξης
τριχιδίων στα φύλλα φυτών
αγρίου τύπου

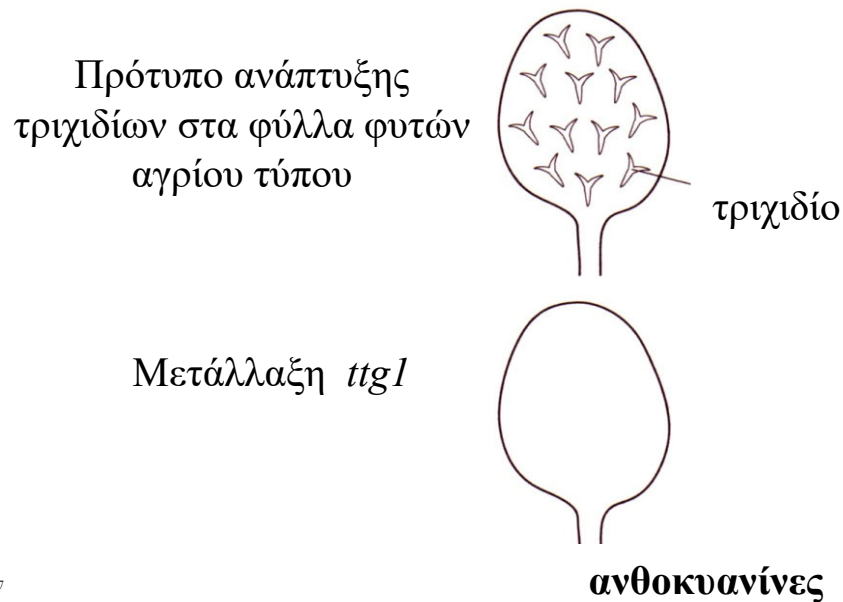


Μετάλλαξη *gll*



Γονίδια που επηρεάζουν τη μορφογένεση των τριχιδίων στα φύλλα του *Arabidopsis*

- Όσον αφορά τα φυτά της **μετάλλαξης *ttg1*** έχουν **πλειοτροπικό φαινότυπο**. Εκτός από την αδυναμία σχηματισμού τριχιδίων στην επιφάνεια των φύλλων τα φυτά της μετάλλαξης *ttg1* δεν συνθέτουν ανθοκυανίνες, παρουσιάζουν ανωμαλίες στο περίβλημα των σπερμάτων και το πρότυπο ανάπτυξης των ριζικών τριχιδίων είναι τροποποιημένο. Το γονίδιο *TTG1* κωδικοποιεί για πρωτεΐνη που φέρει **επαναλήψεις WD40**, πρόκειται για αμινοξικές ακολουθίες υπεύθυνες για **πρωτεϊνικές αλληλεπιδράσεις**, παρόλα αυτά δεν είναι ακόμη γνωστό με ποιες πρωτεΐνες η πρωτεΐνη TTG αλληλεπιδρά. **Έκφραση του γονιδίου εντοπίζεται σε όλα τα φυτικά όργανα** αλλά δεν έχει προσδιοριστεί το ακριβές πρότυπο έκφρασης όσον αφορά την διαφοροποίηση ή όχι ενός επιδερμικού κυττάρου σε τριχίδιο.

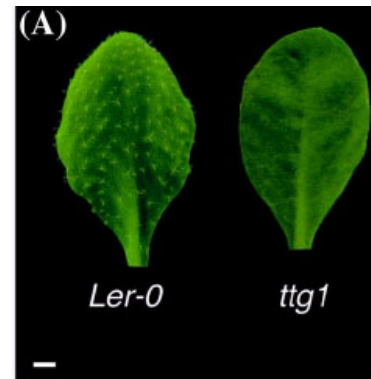


Plant Mol Biol (2016) 92:675–687
DOI 10.1007/s11103-016-0538-8

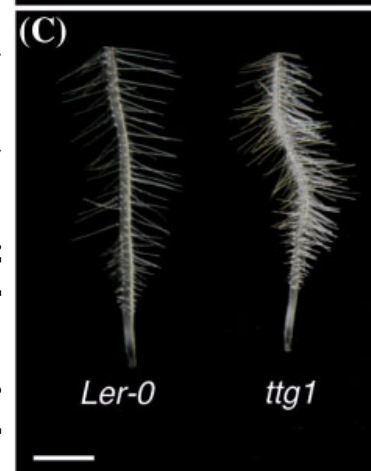
Trichome patterning control involves TTG1 interaction with SPL transcription factors

Eugenia Ioannidi¹ · Stamatis Rigas² · Dikran Tsitssekian² · Gerasimos Daras² · Anastasios Alatzas² · Antonis Makris³ · Georgia Tanou^{1,5} · Anagnostis Argiriou³ · Dimitrios Alexandrou¹ · Scott Poethig⁴ · Polydefkis Hatzopoulos² · Angelos K. Kanellis¹

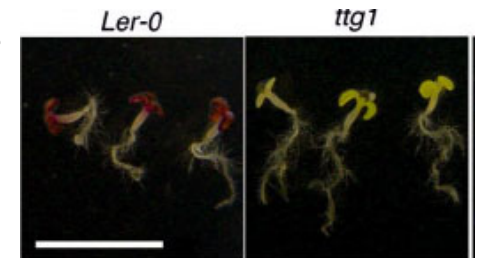
τριχίδια φύλλων (-)



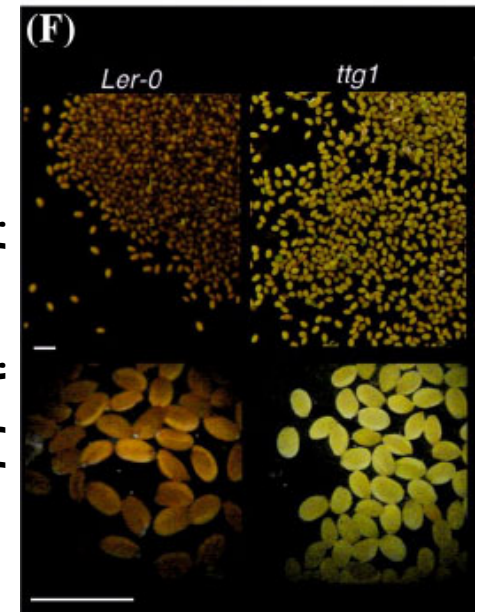
ριζικά τριχίδια (++++)



ανθοκυανίνες



περίβλημα σπερμάτων



Γονίδια που επηρεάζουν τη μορφογένεση των τριχιδίων στα φύλλα του *Arabidopsis*

- Το **γονίδιο *R*** κωδικοποιεί για μια βασική πρωτεΐνη με δομή **έλικας-στροφής-έλικας** (basic Helix-Loop-Helix, **bHLH**) που **αλληλεπιδρά στο καλαμπόκι με μεταγραφικούς παράγοντες MYC [βλέπε γονίδιο *GL1*]** ρυθμίζοντας την μεταγραφή γονιδίων που συμμετέχουν στην **βιοσύνθεση των ανθοκυανινών**. Η δομή έλικας-στροφής-έλικας συμμετέχει στην **σύνδεση με το DNA** και στο **διμερισμό των πρωτεϊνών**. Επομένως στο *Arabidopsis* η πρωτεΐνη ***GL1***, η οποία ανήκει στην κατηγορία των πρωτεϊνών MYC, να σχηματίζει **σύμπλοκα** με ένα ομόλογο **γονίδιο *R*** ρυθμίζοντας την μεταγραφή γονιδίων που **ελέγχουν την μορφογένεση των τριχιδίων στα φύλλα**. Πρόσφατα εντοπίστηκε το **γονίδιο *GL3* ως πιθανό ομόλογο γονίδιο του *R*** μιας και η ομοιότητα σε αμινοξικό επίπεδο μεταξύ τους είναι σχετικά υψηλή

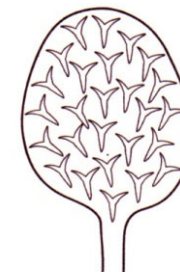
Πρότυπο ανάπτυξης
τριχιδίων στα φύλλα φυτών
αγρίου τύπου



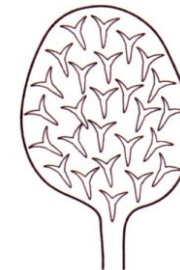
Μετάλλαξη *ttg1*



Φυτά αγρίου τύπου με
σταθερή έκφραση του
γονιδίου *R*



Φυτά της μετάλλαξης *ttg1*
με σταθερή έκφραση του
γονιδίου *R*



Γονίδια που επηρεάζουν τη μορφογένεση των τριχιδίων στα φύλλα του *Arabidopsis*

- **Πριν από την έκπτυξη** των πρώτων τριχιδίων τα κύτταρα της επιδερμίδας του φύλλου λειτουργούν **ως ισοδύναμα** όσον αφορά τον ορισμό της κυτταρικής τους μοίρας προκειμένου να διαφοροποιηθούν ή όχι σε τριχίδιο φύλλου.
- Προκειμένου να **εξασφαλιστεί απόσταση μεταξύ των αναπτυσσόμενων τριχιδίων**, θα πρέπει να λειτουργεί κάποιος **παράγοντας που να αναστέλλει την διαδικασία διαφοροποίησης σε τριχίδιο** φύλλου. Μια τέτοια λειτουργία φαίνεται να επιτελείτε από το **γονίδιο *TRIPTYCHON* (TRY)**. Τα φυτά της μετάλλαξης *try* έχουν **παρόμοιο αριθμό τριχιδίων στο έλασμα του φύλλου** με τα φυτά αγρίου τύπου, **αλλά τα περισσότερα τριχίδια οργανώνονται σε ομάδες**, φαινόμενο που δεν παρατηρείτε όμως στα φυτά αγρίου τύπου. Επομένως, **το γονίδιο *TRY* είναι αναγκαίο για να αποτρέψει την ομαδοποίηση των τριχιδίων στο έλασμα του φύλλου (Ο ΑΝΑΣΤΟΛΕΑΣ)**. Σύμφωνα με το μοντέλο που εξηγεί την μορφογένεση των τριχιδίων στα φύλλα η **συγχρονισμένη έκφραση των γονιδίων *GL1*, *TTG1* και *R*** σε **κάθε επιδερμικό κύτταρο** έχει ως αποτέλεσμα την **επαγωγή της έκφρασης του γονιδίου *TRY*** στο αντίστοιχο κύτταρο. **Στην συνέχεια η παραγόμενη από το συγκεκριμένο κύτταρο πρωτεΐνη TRY αποσκοπεί στην μείωση της έκφρασης των γονιδίων *GL1*, *TTG1* και *R* στα γειτονικά επιδερμικά κύτταρα.**

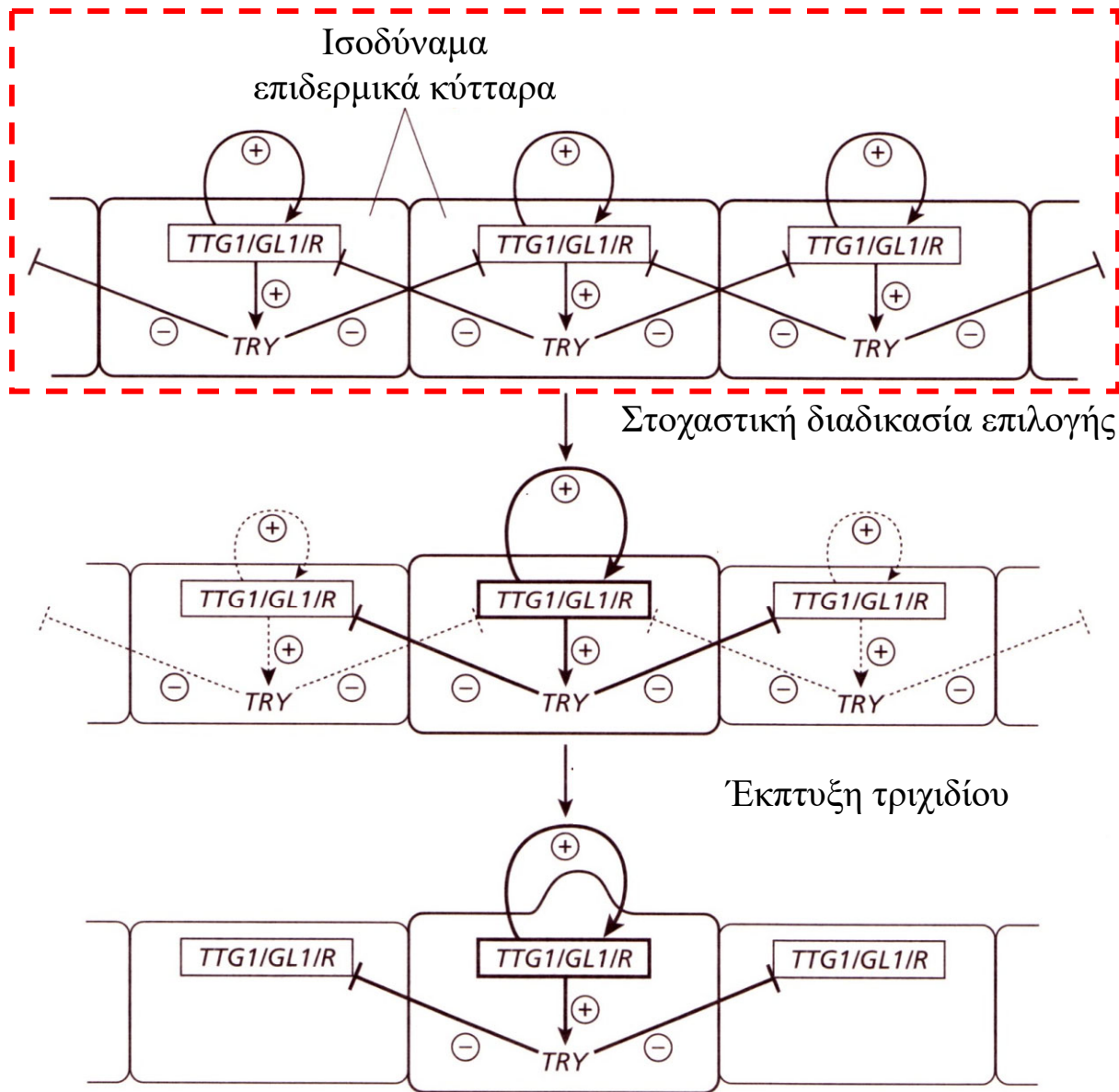
Πρότυπο ανάπτυξης
τριχιδίων στα φύλλα φυτών
αγρίου τύπου



Μετάλλαξη *try*

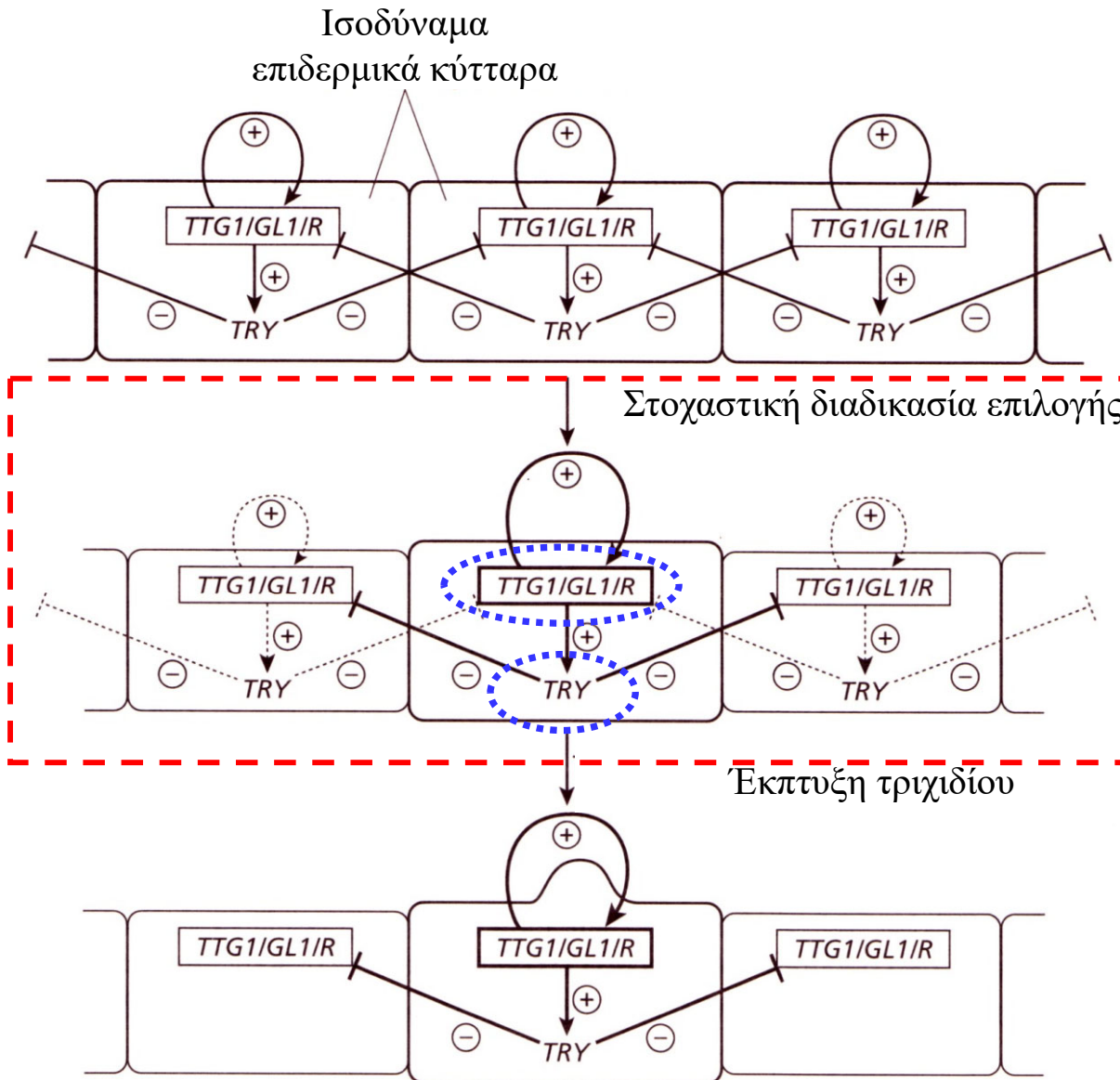


Μοντέλο μορφογένεσης τριχιδίων στα φύλλα



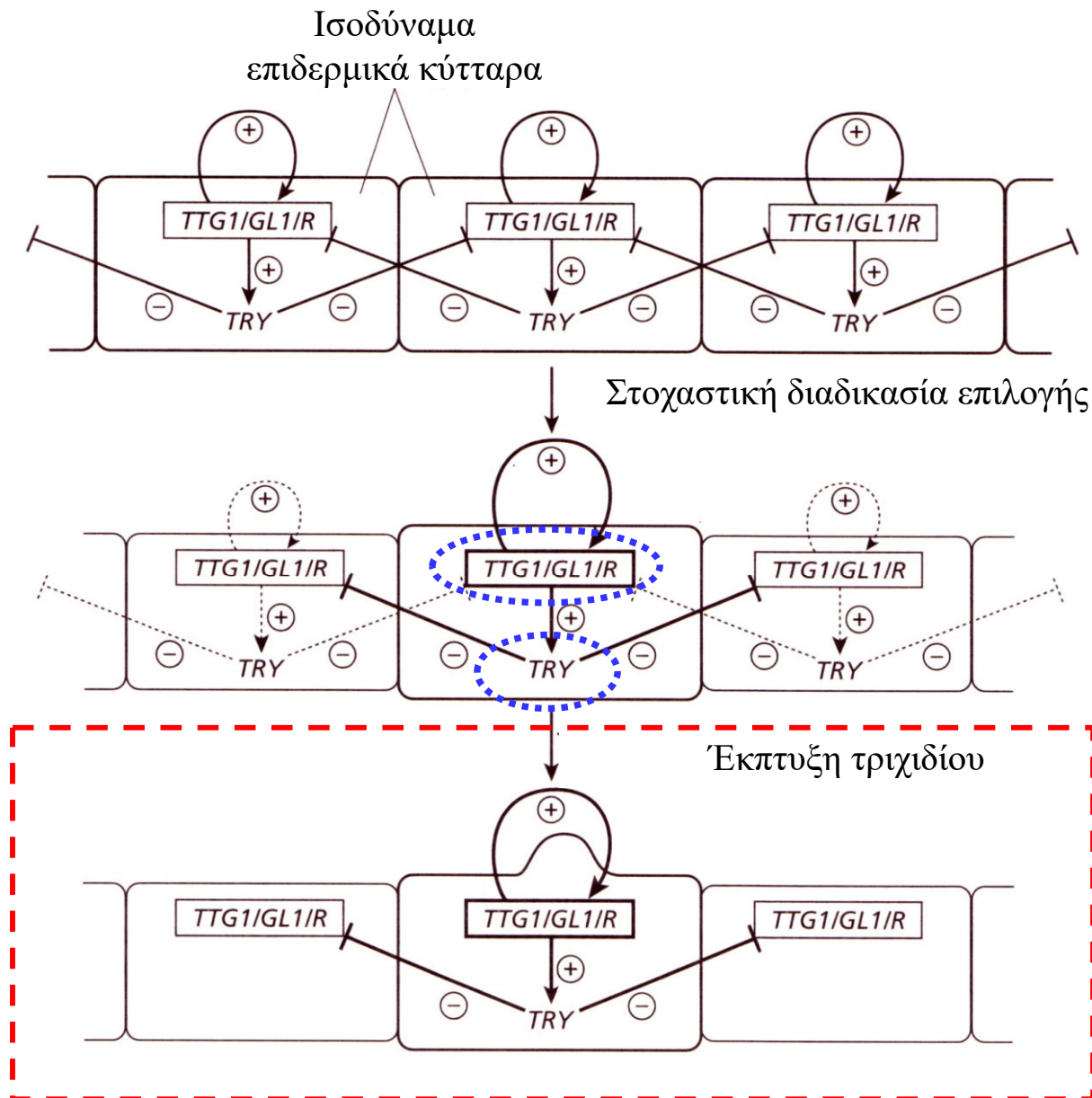
Στα αρχικά στάδια ανάπτυξης του ελάσματος του φύλλου **όλα τα επιδερμικά κύτταρα** (ισοδύναμα κύτταρα) εκφράζουν σε χαμηλά επίπεδα **τα γονίδια *GL1*, *TTG1*** και το υποθετικά ομόλογο γονίδιο ***R*** του *Arabidopsis*. Σε κάθε επιδερμικό κύτταρο **τα γονίδια *GL1*, *TTG1* και *R* συνιστούν ένα αυτορρυθμιζόμενο σύστημα**, δηλαδή λειτουργούν συγχρονισμένα, με σκοπό να προκαλέσουν την αύξηση της έκφρασης τους

Μοντέλο μορφογένεσης τριχιδίων στα φύλλα



Όταν ένα επιδερμικό κύτταρο μέσω, **στοχαστικής διαδικασίας επιλογής**, παρουσιάσει **υψηλότερα επίπεδα έκφρασης των γονιδίων *GL1*, *TTG1* και *R***, σε σχέση με τα γειτονικά του κύτταρα τότε στο συγκεκριμένο κύτταρο προκαλείται **αύξηση της έκφρασης του γονιδίου *TRY***, οπότε αυξάνει η σύνθεση του **αναστολέα**. Αποτέλεσμα στα **γειτονικά του κύτταρα μειώνεται η έκφραση των γονιδίων *GL1*, *TTG1* και *R***. Η κατάσταση αυτή προκαλεί την **μείωση της έκφρασης του γονιδίου *TRY***, με άμεση συνέπεια τη **μείωση της σύνθεσης του αναστολέα στα γειτονικά κύτταρα**.

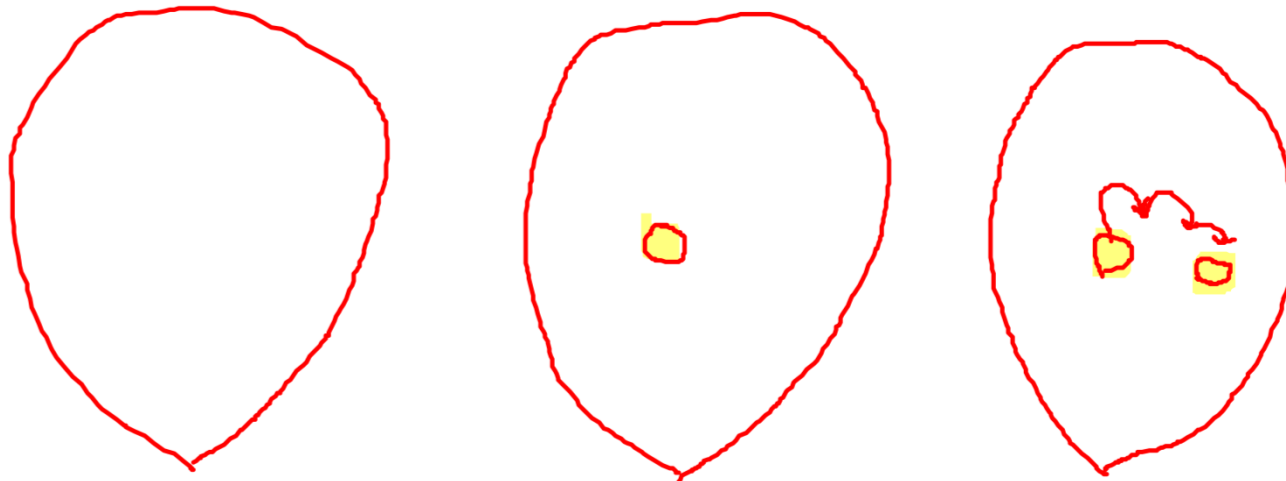
Μοντέλο μορφογένεσης τριχιδίων στα φύλλα



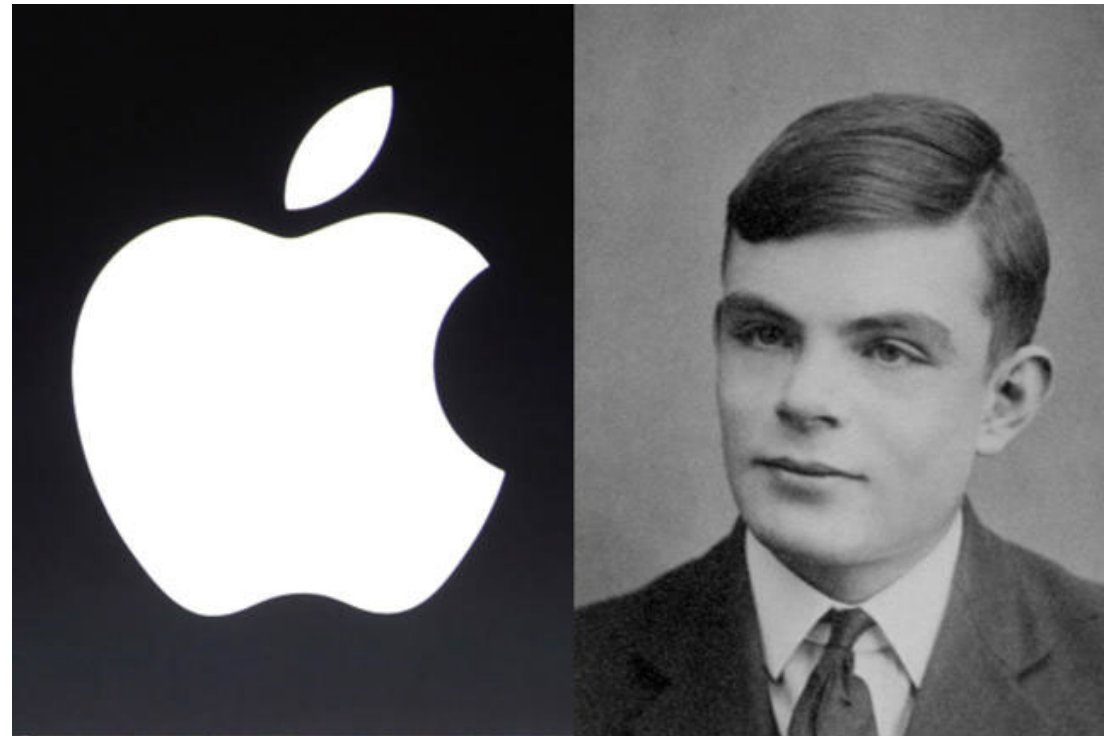
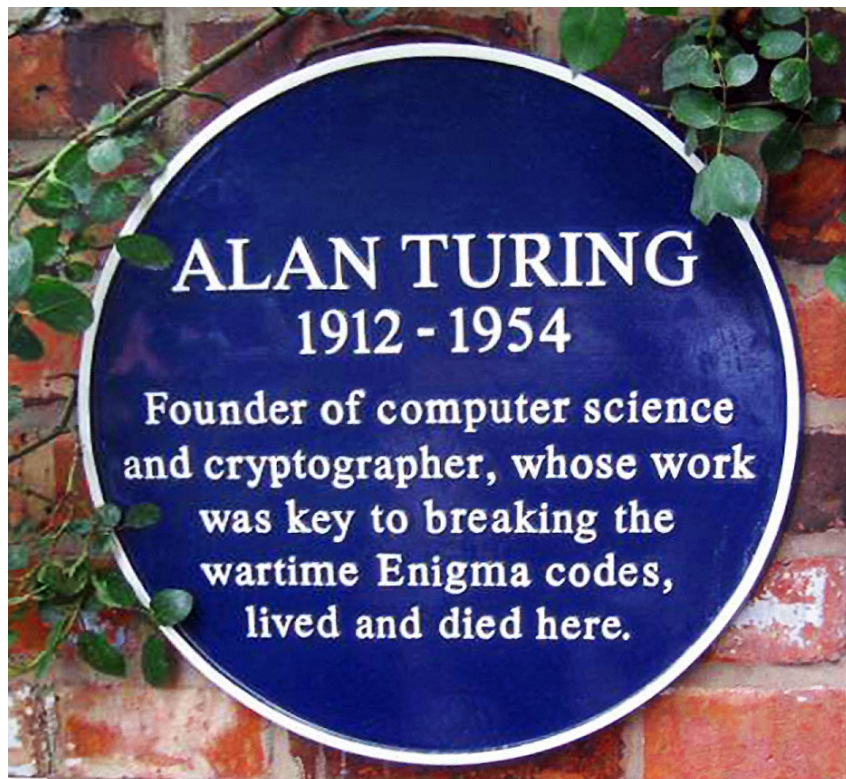
Εφόσον **το αρχικό επιδερμικό κύτταρο** δεν εκτίθεται πλέον σε υψηλά επίπεδα αναστολέα προερχόμενου από τα περιβάλλοντα κύτταρα, **τότε η έκφραση των γονιδίων *GL1*, *TTG1* και *R* στο συγκεκριμένο κύτταρο παρουσιάζει περαιτέρω αύξηση**. Έτσι, ένα κύτταρο ομάδας ισοδύναμων επιδερμικών κυττάρων εισέρχεται σε **βρόγχο ενίσχυσης της μοριακής έκφρασης** των γονιδίων *GL1*, *TTG1* και *R* εξαιτίας της **στοχαστικής διαφοροποίησης της έκφρασης των εν λόγω ρυθμιστικών γονιδίων**. Ως αποτέλεσμα το συγκεκριμένο κύτταρο της επιδερμίδας **διαφοροποιείται σε τριχίδιο φύλλου**, ενώ αντίθετα τα κύτταρα που το περιβάλλουν εμποδίζονται να ακολουθήσουν την ίδια κυτταρική μοίρα (**αλυσιδωτή ανασταλτική διαδικασία**).

Η **στοχαστική διαδικασία** επιλογής επιδερμικών κυττάρων που θα διαφοροποιηθούν σε τριχίδια φύλλων είναι **αναγκαία** κατά **τα πρώτα στάδια ανάπτυξης του φύλλου**.

Στην συνέχεια καθώς το φύλλο αναπτύσσεται τα τριχίδια που σχηματίστηκαν αρχικά απομακρύνονται μεταξύ τους. Έτσι εξαιτίας της **αύξησης της απόστασης αυξάνει και η διάχυση του ανασταλτικού παράγοντα**, επομένως ορισμένα από τα επιδερμικά κύτταρα εκτίθενται σε χαμηλά επίπεδα αναστολέα και έτσι σταδιακά διαφοροποιούνται σε νέα τριχίδια φύλλου. Κάθε νέο τριχίδιο φύλλου παρεμποδίζει με την σειρά του τα γειτονικά κύτταρα να διαφοροποιηθούν σε τριχίδια φύλλου. Μια τέτοια **αλυσιδωτή ανασταλτική διαδικασία κυτταρικής διαφοροποίησης** ονομάζεται **παράπλευρη αναστολή** (lateral inhibition). Τελικά τα αναπτυσσόμενα τριχίδια φύλλων διαχωρίζονται μεταξύ τους από τρία ή τέσσερα επιδερμικά κύτταρα, επομένως η παράπλευρη αναστολή λειτουργεί σε μια **μικρή σχετικά κυτταρική ακτίνα**.



Θεωρίες με βάση των οποίων εξηγείται η απόσταση μεταξύ διαφοροποιημένων κυττάρων, εξαιτίας της αλυσιδωτής επέκτασης της δράσης ενός αναστολέα κυτταρικής διαφοροποίησης, διατυπώθηκαν για πρώτη φορά στις αρχές του 1950 από τον μαθηματικό **Alan Turing**. Οι **θεωρίες του Turing** χαρακτηρίζονται επίσης ως **μηχανισμοί δράσης-διάχυσης** επειδή ερμηνεύουν αλληλεπιδράσεις **επαγωγής / αναστολής** σε σχέση με την διάχυση μιας χημικής ένωσης. Οι μηχανισμοί Turing έχουν βρει μεγάλη εφαρμογή στην εξήγηση διαφόρων αναπτυξιακών συστημάτων, όπως για παράδειγμα στην εξήγηση της απόστασης μεταξύ των αισθητήριων τριχών (sensory bristles) στη μύγα *Drosophila*.



Alan Mathison Turing (wiki) https://en.wikipedia.org/wiki/Alan_Turing

Alan Turing - Celebrating the life of a genius (100_video) <https://www.youtube.com/watch?v=gtRLmL70TH0>

This is only a foretaste of what is to come
and only the shadow of what is going to be



ΚΟΣΜΟΣ

Το χαρτονόμισμα θα κυκλοφορήσει στις 23
Ιουνίου 2021

[Bank of England/Handout via REUTERS/Illustration

Δικαίωση: Ο Alan Turing στο χαρτονόμισμα των £50 στερλινών

<https://www.protagon.gr/epikairotita/dikaiwsi-o-alan-touringk-sto-xartonomisma-twn-50-sterlinwn-44342259936>

A. M. Turing

Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, Vol.237,
No. 641. (Aug. 14, 1952), pp. 37-72.

THE CHEMICAL BASIS OF MORPHOGENESIS

By A. M. TURING, F.R.S. *University of Manchester*

(Received 9 November 1951—Revised 15 March 1952)

φυλλοταξία

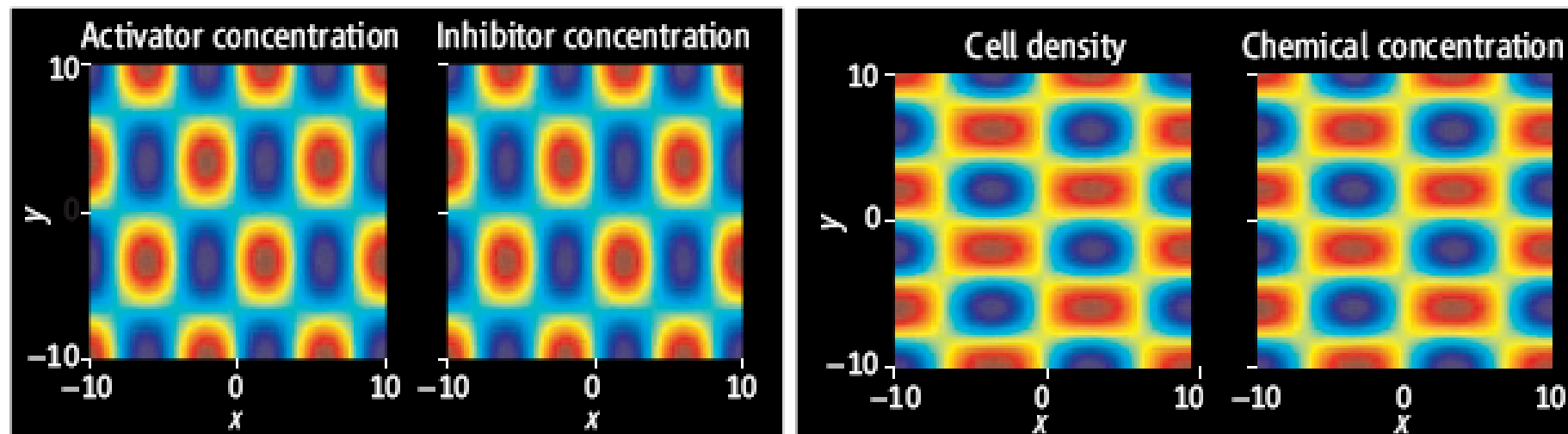
It is suggested that a system of chemical substances, called morphogens, reacting together and diffusing through a tissue, is adequate to account for the main phenomena of morphogenesis. Such a system, although it may originally be quite homogeneous, may later develop a pattern or structure due to an instability of the homogeneous equilibrium, which is triggered off by random disturbances. Such reaction-diffusion systems are considered in some detail in the case of an isolated ring of cells, a mathematically convenient, though biologically unusual system. The investigation is chiefly concerned with the onset of instability. It is found that there are six essentially different forms which this may take. In the most interesting form stationary waves appear on the ring. It is suggested that this might account, for instance, for the tentacle patterns on *Hydra* and for whorled leaves. A system of reactions and diffusion on a sphere is also considered. Such a system appears to account for gastrulation. Another reaction system in two dimensions gives rise to patterns reminiscent of dappling. It is also suggested that stationary waves in two dimensions could account for the phenomena of phyllotaxis.

The purpose of this paper is to discuss a possible mechanism by which the genes of a zygote may determine the anatomical structure of the resulting organism. The theory does not make any new hypotheses; it merely suggests that certain well-known physical laws are sufficient to account for many of the facts. The full understanding of the paper requires a good knowledge of mathematics, some biology, and some elementary chemistry. Since readers cannot be expected to be experts in all of these subjects, a number of elementary facts are explained, which can be found in text-books, but whose omission would make the paper difficult reading.

The Turing Model Comes of Molecular Age

Philip K. Maini, Ruth E. Baker, Cheng-Ming Chuong

Molecular analyses of hair follicle formation provide evidence to support the most well-known mathematical model for biological pattern formation.

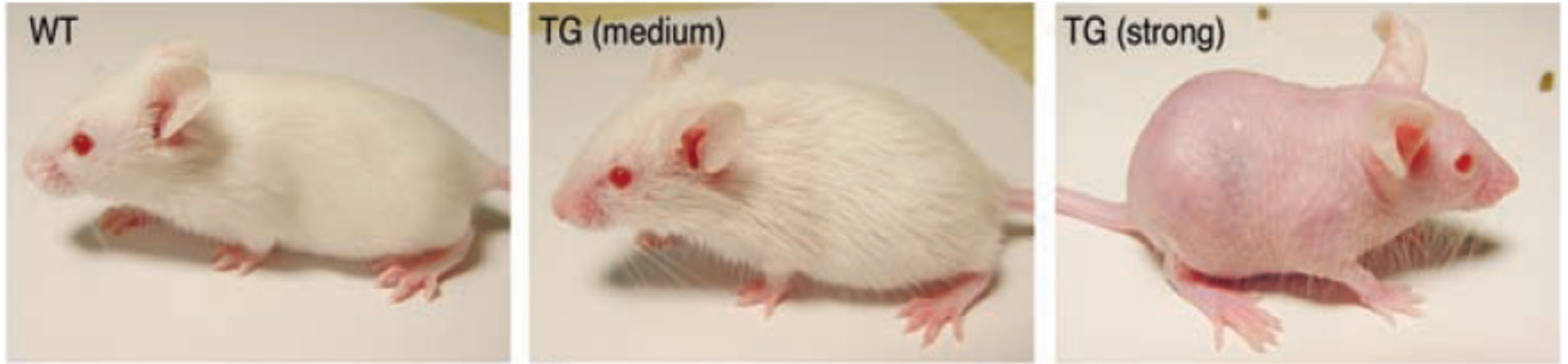


Biological pattern formation. Two mechanisms can show similar results. **(Left)** Outcome of a reaction-diffusion model (7) in which activator and inhibitor react and diffuse. Small random fluctuations in the initial field lead to coinciding spatial patterns of activator and inhibitor concentration. **(Right)** Results of a cell chemotaxis model (9) in which cells and chemical both diffuse, with cells also moving up gradients in chemical concentration. Again, small random fluctuations in the initial field lead to coinciding spatial patterns in cell density and chemical concentration. Blue indicates low concentration levels; red indicates high levels.

WNT and DKK Determine Hair Follicle Spacing Through a Reaction-Diffusion Mechanism

Stefanie Sick,¹ Stefan Reinker,^{2*} Jens Timmer,² Thomas Schlake^{1†}

Mathematical reaction-diffusion models have been suggested to describe formation of animal pigmentation patterns and distribution of epidermal appendages. However, the crucial signals and in vivo mechanisms are still elusive. Here we identify WNT and its inhibitor DKK as primary determinants of murine hair follicle spacing, using a combined experimental and computational modeling approach. Transgenic DKK overexpression reduces overall appendage density. Moderate suppression of endogenous WNT signaling forces follicles to form clusters during an otherwise normal morphogenetic program. These results confirm predictions of a WNT/DKK-specific mathematical model and provide in vivo corroboration of the reaction-diffusion mechanism for epidermal appendage formation.



Appearance of wild-type and differently affected Foxn1::Dkk2 mice.

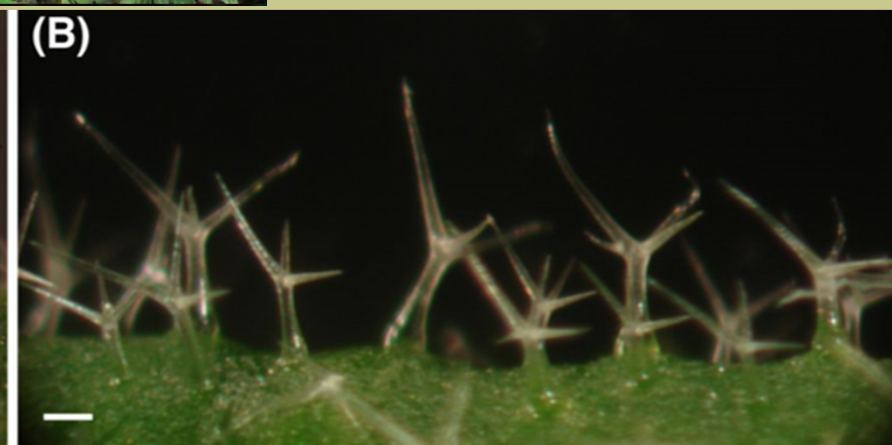
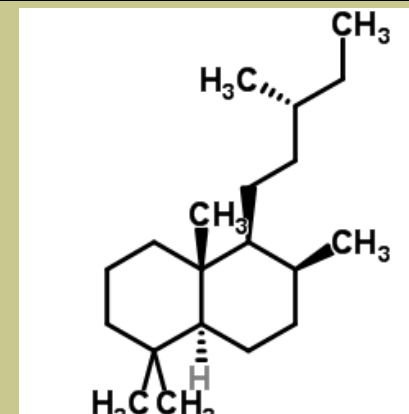
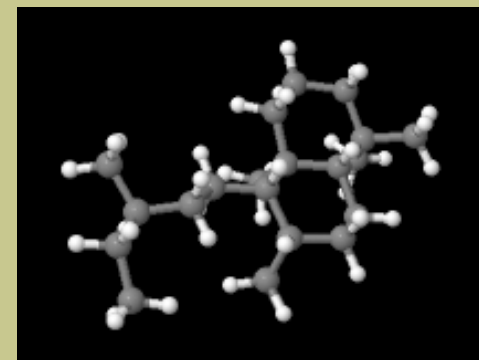
Η υπερέκφραση του συστήματος DKK2
περιορίζει την απόσταση μεταξύ των
τριχών της επιδερμίδας



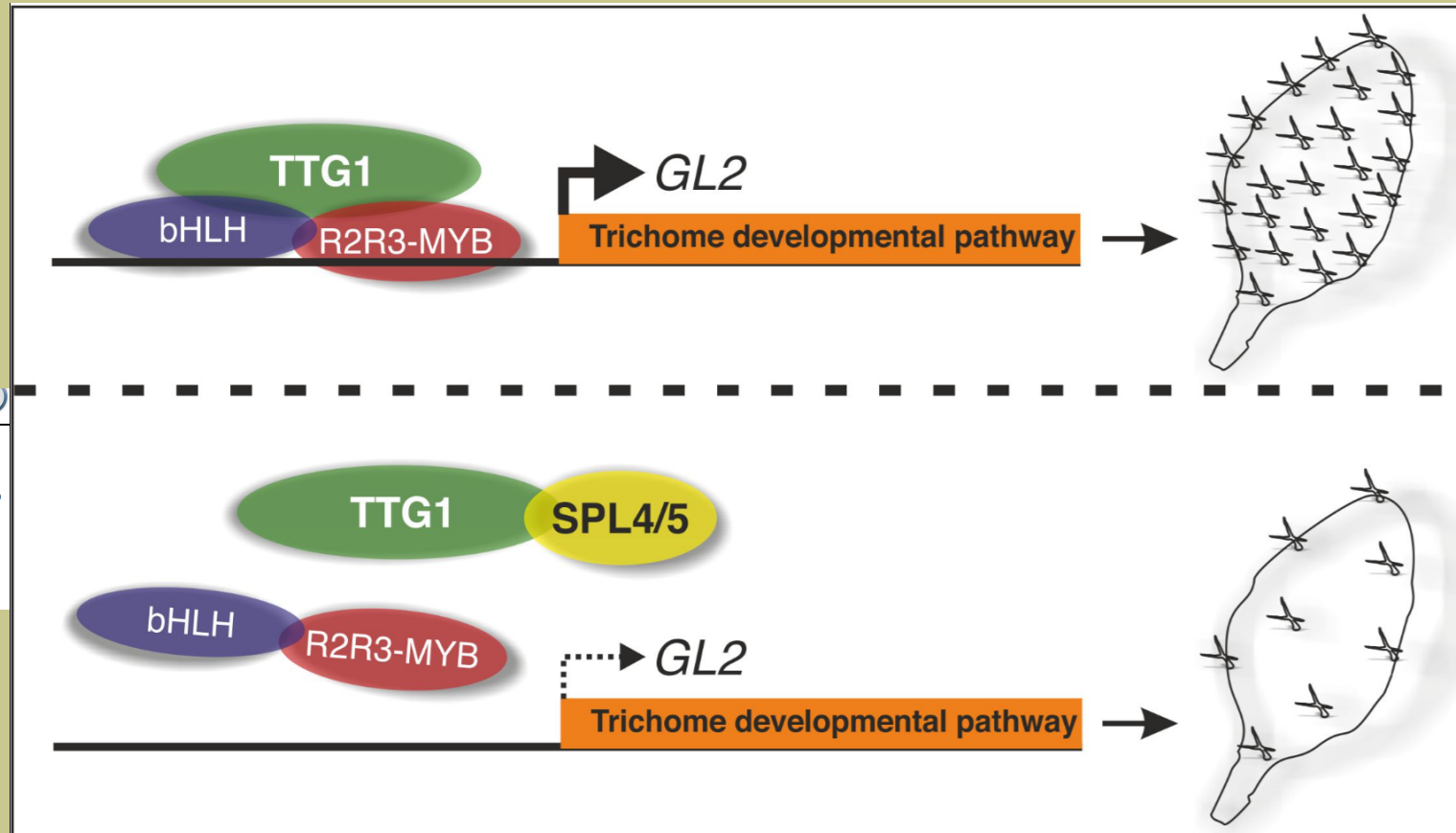
Βιοτεχνολογική Εφαρμογή

Cistus creticus οικ. *Cistaceae*,
λαβδανιά (φαρμακευτικό φυτό)

λάβδανο $C_{20}H_{38}$



Το σύμπλοκο MYB-bHLH-TTG1 ρυθμίζει την έκφραση του *GL2* και οδηγεί στο σχηματισμό αδενώδων τριχών



Plant Mol Biol (2016) 92:675–687
DOI 10.1007/s11103-016-0538-8

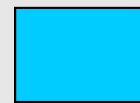
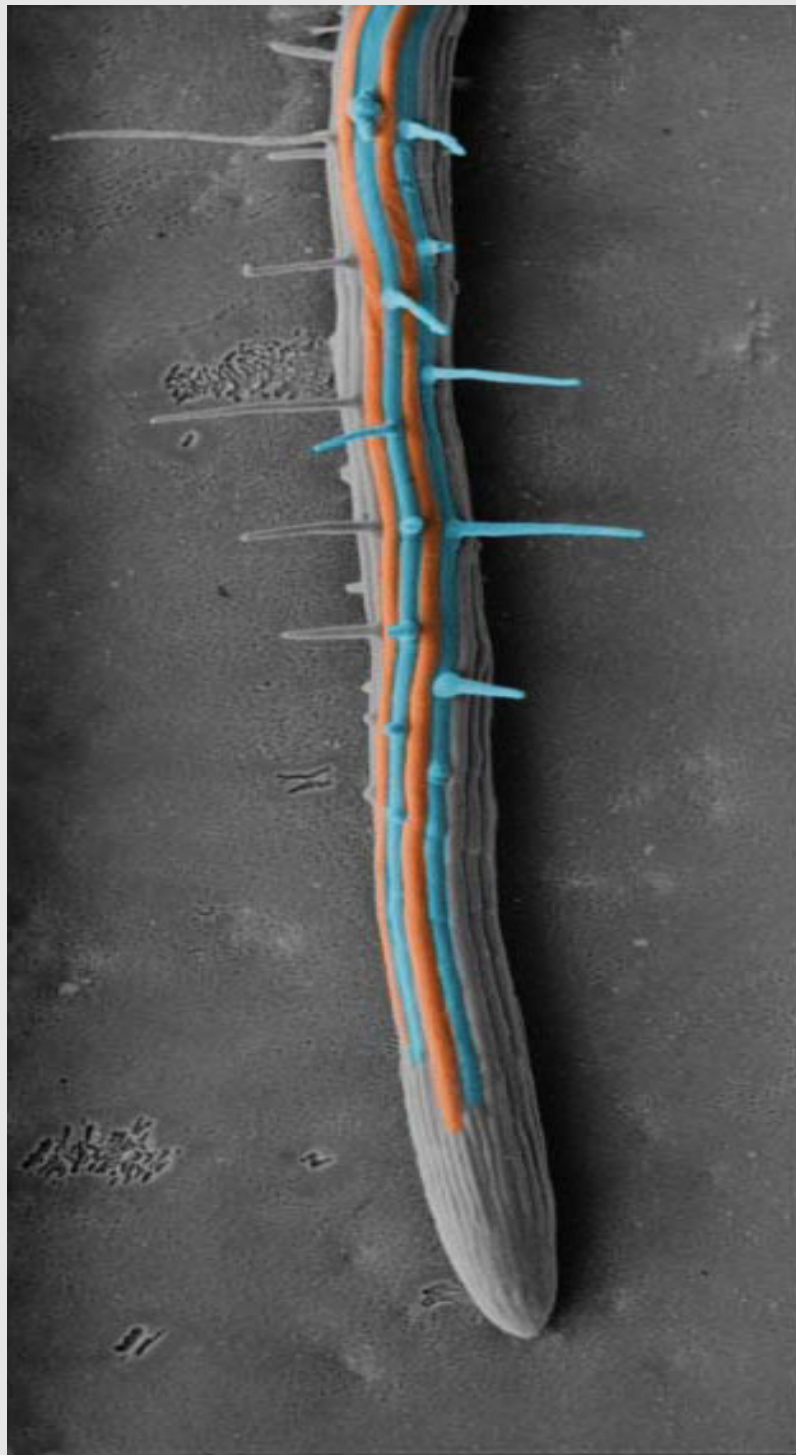
Trichome patterning control involves TTG1 interaction with SPL transcription factors

Eugenia Ioannidi¹ · Stamatis Rigas² · Dikran Tsitssekian² · Gerasimos Daras² · Anastasios Alatzas² · Antonis Makris³ · Georgia Tanou^{1,4} · Anagnostis Argiriou³ · Dimitrios Alexandrou¹ · Scott Poethig⁴ · Polydefkis Hatzopoulos² · Angelos K. Kanellis¹



Παράδειγμα II

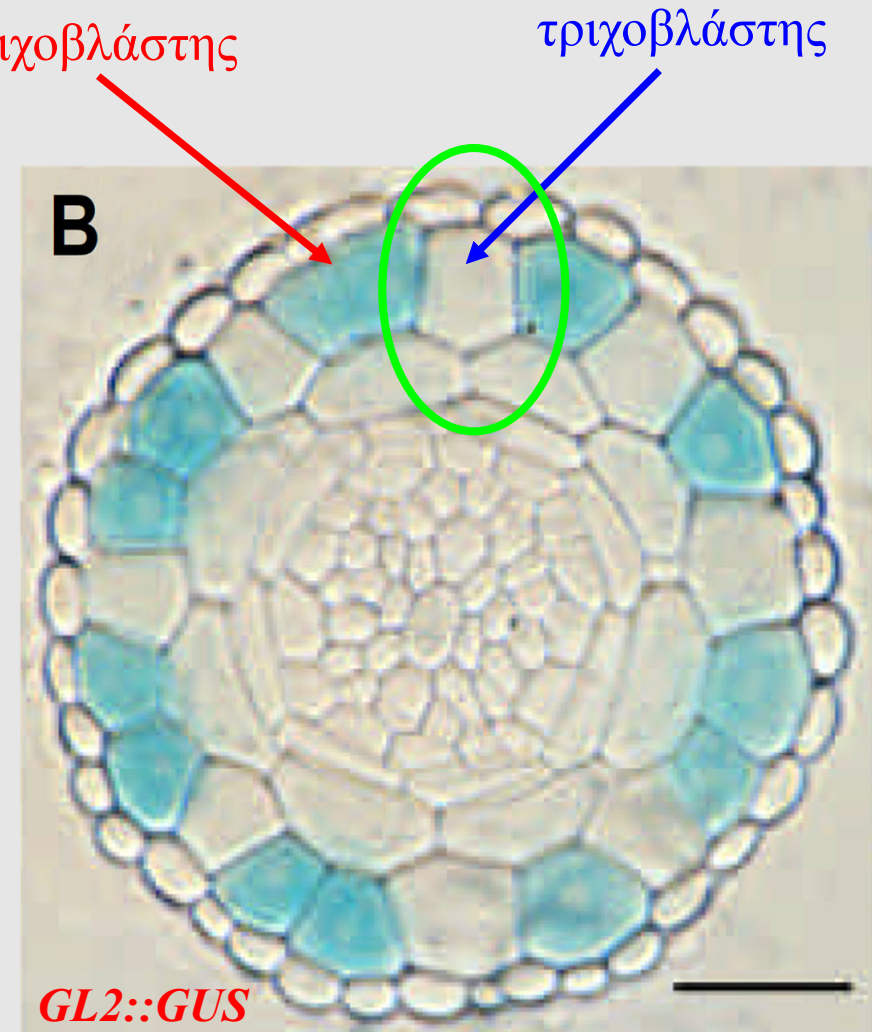
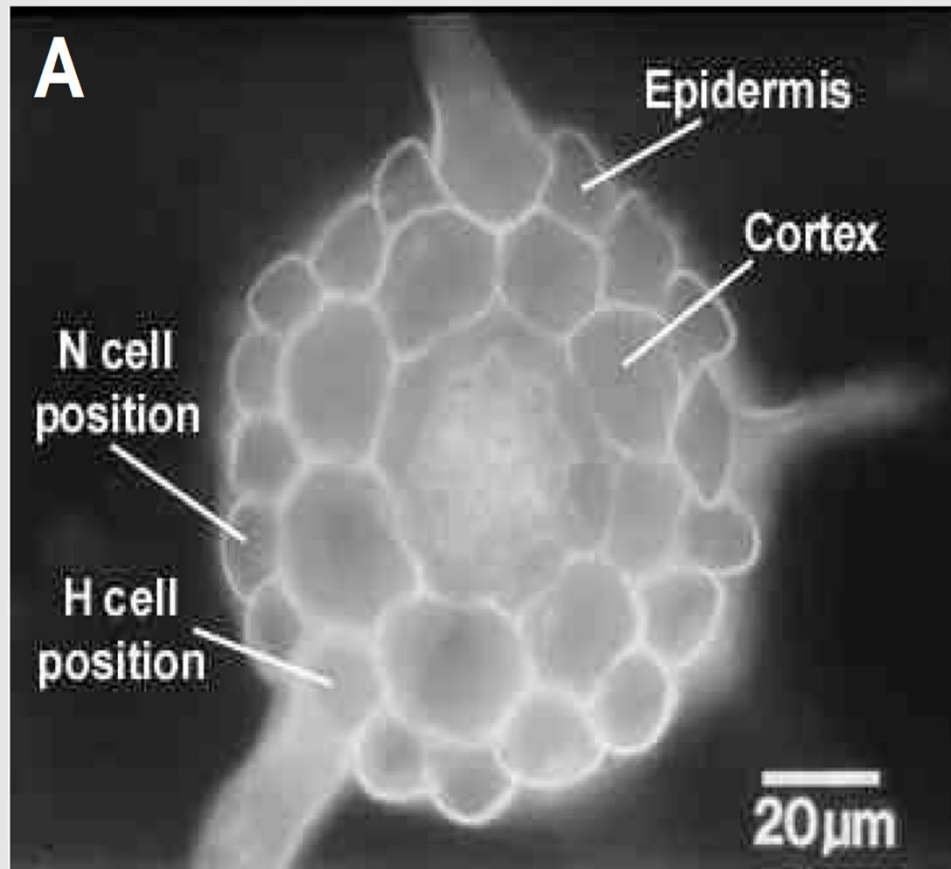
Το πρότυπο διαφοροποίησης των ριζικών
τριχιδίων στο φυτό *Arabidopsis*



Τριχοβλάστες

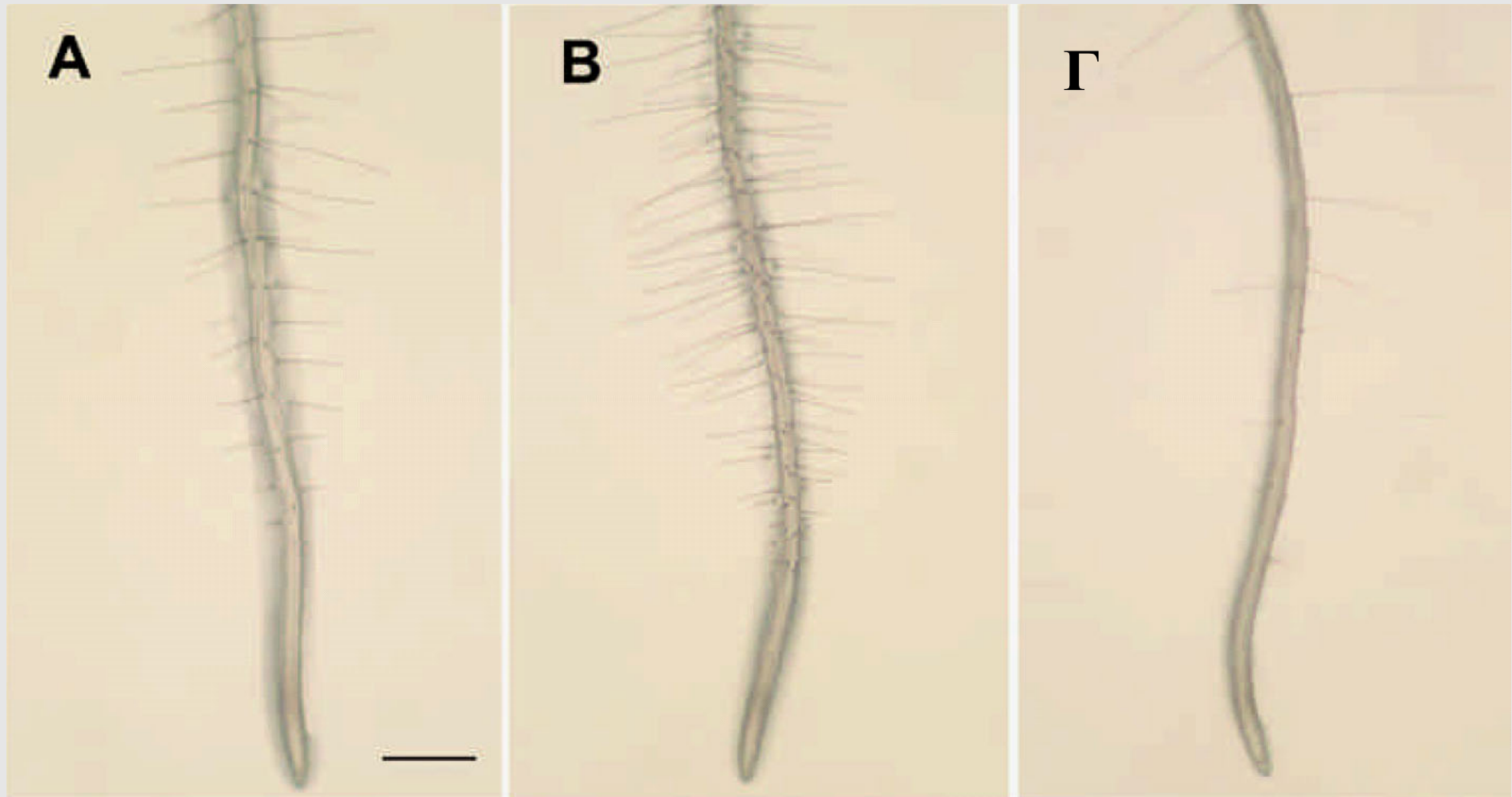


Ατριχοβλάστες



Οι **τριχοβλάστες** αναπτύσσονται στο σημείο επαφής δυο διαδοχικών κυττάρων του φλοιού

Φαινότυποι μεταλλάξεων που επηρεάζουν την μορφογένεση των ριζικών τριχιδίων στο *Arabidopsis*



Άγριος τύπος

GLABRA2 (GL2)

CAPRICE (CPC)

Εκτοπικά ριζικά τριχίδια

Μειωμένος αριθμός
ριζικών τριχιδίων

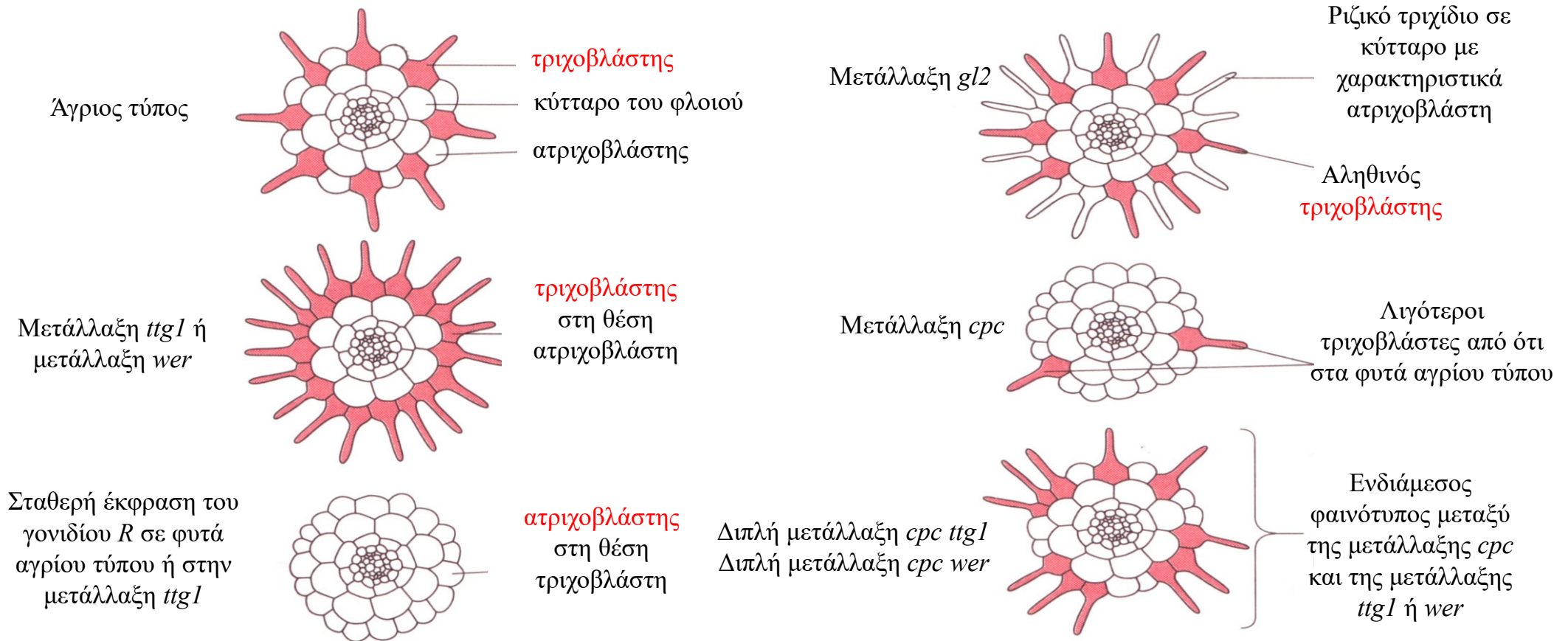
Μοριακή γενετική της εξειδίκευσης (κυτταρικής μοίρας) των τριχοβλαστών

Table 1. Arabidopsis Genes Controlling Root Epidermal Cell Specification

Locus	Gene Product	Chromosomal Location	Mutant phenotype	References / Accession Numbers
<i>CAPRICE (CPC)</i>	MYB protein	II	Reduced number of root hairs	Wada et al., 1997; AB004871
<i>ECTOPIC ROOT HAIR1 (ERH1)</i>	unknown	V	Ectopic root hairs	Schneider et al., 1997
<i>ECTOPIC ROOT HAIR3 (ERH3)</i>	unknown	I	Ectopic root hairs	Schneider et al., 1997
<i>GLABRA (GL2)</i>	Homeodomain protein	I	Ectopic root hairs	Masucci et al., 1994; DiCristina et al., 1994; L32873
<i>POMPOM (POM1)</i>	unknown	I	Ectopic root hairs	Schneider et al., 1997
<i>ROOTHAIRLESS1 (RHL1)</i>	novel nuclear protein	I	Reduced number of root hairs	Schneider et al., 1998; AF062371
<i>ROOTHAIRLESS2 (RHL2)</i>	unknown	V	Reduced number of root hairs	Schneider et al., 1997
<i>ROOTHAIRLESS3 (RHL3)</i>	unknown	III	Reduced number of root hairs	Schneider et al., 1997
<i>TRANSPARENT TESTA GLABRA (TTG)</i>	WD repeat protein	V	Ectopic root hairs	Galway et al., 1994; AJ133743
<i>WEREWOLF (WER)</i>	MYB protein	V	Ectopic root hairs	Lee and Schiefelbein, 1999; AF126399

Γονίδια και οι αντίστοιχες **μεταλλάξεις** που ελέγχουν τον καθορισμό της κυτταρικής μοίρας των επιδερμικών κυττάρων της ρίζας

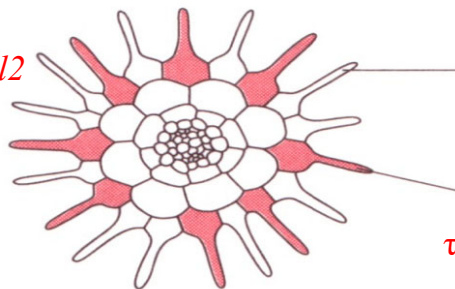
Γονίδια και μεταλλάξεις που καθορίζουν την μοίρα των επιδερμικών κυττάρων



Γονίδια που καθορίζουν την μοίρα των επιδερμικών κυττάρων *GLABRA2 (GL2)*

Το γονίδιο ***GLABRA2 (GL2)*** κωδικοποιεί έναν **μεταγραφικό παράγοντα** που έχει την δομή του φερμουάρ-λευκίνης [HD-Zip, Homeodomain-leucine Zipper], η οποία χαρακτηρίζει τα ομοιοτικά γονίδια. Η μετάλλαξη χαρτογραφήθηκε στο χρωμόσωμα I. Η έκφρασή του εντοπίζεται αποκλειστικά στους **ατριχοβλάστες** κατά τα πρώτα στάδια της διαφοροποίησης, όχι όμως στα αρχικά κύτταρα της ριζικής επιδερμίδας και στα τριχίδια που βρίσκονται στην επιφάνεια των φύλλων. Η μετάλλαξη *gl2* έχει σαν αποτέλεσμα τον σχηματισμό ριζικών τριχιδίων σε θέσεις που κανονικά θα έπρεπε να υπάρχουν ατριχοβλάστες - **εκτοπικά ριζικά τριχίδια**. Παρόλο που τα κύτταρα αυτά διαφοροποιούνται και σχηματίζουν ριζικά τριχίδια **διατηρούν τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των ατριχοβλαστών** έχοντας μικρό κυτταρόπλασμα, μεγαλύτερο ρυθμό ανάπτυξης του χυμοτοπίου και επιμηκύνονται γρηγορότερα. Συνεπώς, **το γονίδιο *GL2*** είναι απαραίτητο στα τελευταία στάδια μορφογένεσης του ατριχοβλάστη **παρεμποδίζοντας τον σχηματισμό ριζικού τριχιδίου στις κυτταρικές σειρές των ατριχοβλαστών** της ριζικής επιδερμίδας του φυτού *Arabidopsis*.

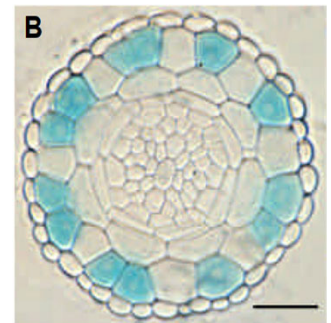
Μετάλλαξη *gl2*



Ριζικό τριχίδιο σε
κύτταρο με
χαρακτηριστικά
ατριχοβλάστη

Αληθινός
τριχοβλάστης

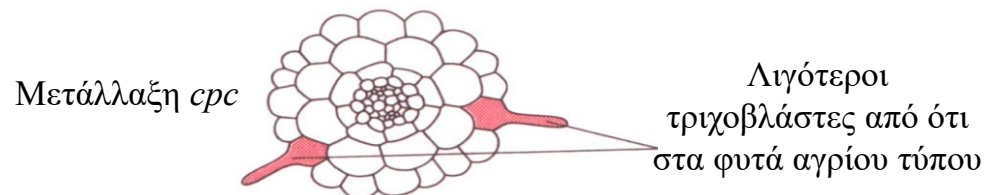
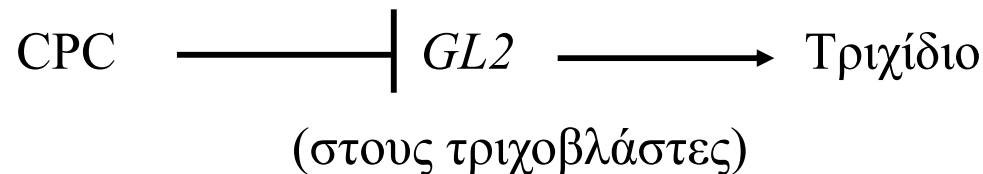
GL2::GUS



Στην μετάλλαξη **caprice (cpc)** ο αριθμός των ριζικών τριχιδίων είναι μικρότερος από τα φυτά *Arabidopsis* αγρίου τύπου. Ως εκ τούτου, το γονίδιο **CPC** θεωρείται απαραίτητο για την διαφοροποίηση των επιδερμικών κυττάρων **σε τριχοβλάστες**

κωδικοποιώντας **μια μικρού μεγέθους πρωτεΐνη MYB**, η οποία μπορεί να συνδεθεί με το DNA αλλά στερείται των τυπικών χαρακτηριστικών που είναι απαραίτητα για να λειτουργήσει **ως μεταγραφικός ρυθμιστής**. Η μετάλλαξη χαρτογραφήθηκε στο χρωμόσωμα II. Η διπλή μετάλλαξη μεταξύ των *cpc* και *gl2* φυτών αποκάλυψε πως η πρώτη είναι επιστατική της δεύτερης.

Η πρωτεΐνη CPC παρεμποδίζει την έκφραση του γονιδίου GL2, λειτουργώντας σαν αρνητικός μεταγραφικός ρυθμιστής **του**. Αποτέλεσμα λοιπόν της μη έκφρασης του γονιδίου *GL2* στους τριχοβλάστες είναι τα κύτταρα αυτά να σχηματίσουν ριζικά τριχίδια.



Γονίδια που καθορίζουν την μοίρα των επιδερμικών κυττάρων *TRANSPARENT TESTA GLABRA1 (TTG1)*

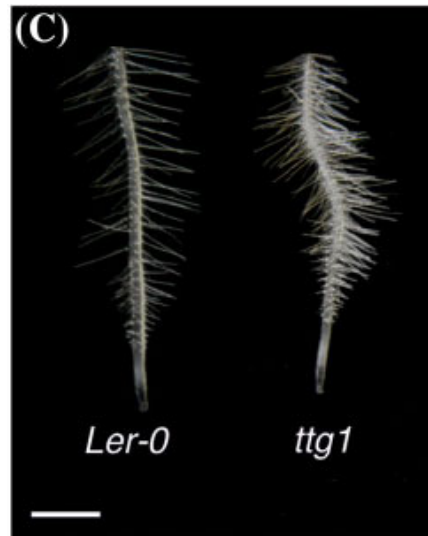
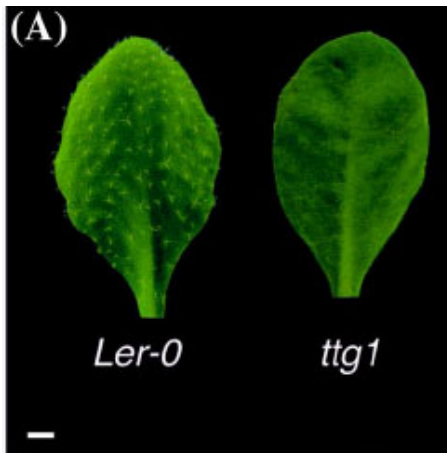
Στην μετάλλαξη **transparent testa glabra1 (*ttg1*)** κάθε κύτταρο της επιδερμίδας ανεξάρτητα από την θέση που βρίσκεται ως προς τα κύτταρα του φλοιού, διαφοροποιείτε **σε τριχοβλάστη** σχηματίζοντας **εκτοπικά ριζικά τριχίδια**. Επιπλέον, τα φυτά της μετάλλαξης *ttg* **δεν συνθέτουν ανθοκυάνες**, δεν σχηματίζουν **τρίχες στην επιδερμίδα των φύλλων** καθώς και **το κολλώδες περίβλημα του σπέρματος**. Στην μετάλλαξη *ttg1* η έκφραση του γονιδίου *GL2* μειώνεται σημαντικά, αποδεικνύοντας πως το γονίδιο *TTG1* **είναι θετικός ρυθμιστής** και **προηγείται του γονιδίου *GL2***.

Η πρωτεΐνη TTG1 φέρει επαναλαμβανόμενα μοτίβα **WD-40**. Δεν είναι ακόμα γνωστός ο ρόλος πρωτεϊνών που εμφανίζουν τέτοιες δομές, υπάρχουν όμως ενδείξεις ότι πρόκειται για αμινοξικές ακολουθίες που συμμετέχουν σε **πρωτεϊνικές αλληλεπιδράσεις**.

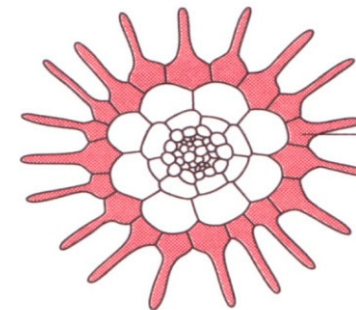
ttg1 ριζικά τριχίδια (++++)

TTG1 \longrightarrow *GL2* \longrightarrow Τριχίδιο
(στους ατριχοβλάστες)

ttg1 τριχίδια φύλλων (-)



Μετάλλαξη *ttg1*

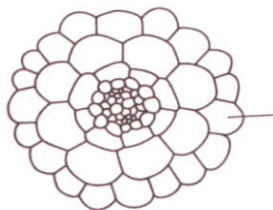


τριχοβλάστη
στη θέση
ατριχοβλάστη

Γονίδια που καθορίζουν την μοίρα των επιδερμικών κυττάρων **R**

Το γονίδιο **R** του καλαμποκιού κωδικοποιεί μια **πρωτεΐνη MYC** που λειτουργεί σαν μεταγραφικός ενεργοποιητής αφού παρουσιάζει τα δυο κύρια χαρακτηριστικά της οικογένειας τέτοιων πρωτεϊνών, δηλαδή μια όξινη περιοχή και μια βασική που έχει την μορφή έλικας-στροφής-έλικας [basic Helix-Loop-Helix, bHLH]. Στο καλαμπόκι η πρωτεΐνη R ενεργοποιεί τα ρυθμιστικά στοιχεία γονιδίων που συμμετέχουν στην **βιοσύνθεση των ανθοκυανινών**. Επειδή **αρχικά** το γονίδιο **TTG1** δεν είχε απομονωθεί από το φυτό *Arabidopsis*, διερευνήθηκε αν η έκφραση του γονιδίου R του καλαμποκιού θα μπορούσε **να επαναφέρει την βιοσύνθεση ανθοκυανινών** στα φυσιολογικά επίπεδα σε φυτά της μετάλλαξης *ttg1*. Τελικά, η έκφραση του cDNA του γονιδίου R του καλαμποκιού, κάτω από τον έλεγχο του καθολικού προαγωγέα CaMV35S, είχε σαν αποτέλεσμα **τον σχηματισμό κανονικών τριχών στην επιφάνεια των φύλλων** αλλά και **την βιοσύνθεση ανθοκυανινών στην μετάλλαξη *ttg1*** του *Arabidopsis*. Τα αποτελέσματα αυτά οδήγησαν στο συμπέρασμα ότι το γονίδιο **TTG1** **κωδικοποιεί** ή ενεργοποιεί την ομόλογη της πρωτεΐνης R (MYC) στο φυτό *Arabidopsis* που πιθανόν να είναι το γονίδιο **GL3** μιας και η ομοιότητα σε αμινοξικό επίπεδο μεταξύ των πρωτεϊνών **GL3** και R είναι σχετικά υψηλή. Όσον αφορά το σχηματισμό των **ριζικών τριχιδίων** τα μετασχηματισμένα φυτά της μετάλλαξης *ttg1* που εκφράζουν το γονίδιο R του καλαμποκιού, παρουσιάζουν **δραματική μείωση στη πυκνότητα των ριζικών τριχιδίων**.

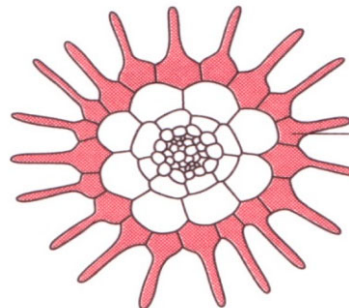
Σταθερή έκφραση του γονιδίου R σε φυτά αγρίου τύπου ή στην μετάλλαξη *ttg1*



ατριχοβλάστης
στη θέση
τριχοβλάστη

Το γονίδιο **WEREWOLF (WER)** ελέγχει επίσης τη διαφοροποίηση των επιδερμικών κυττάρων σε τριχοβλάστες ή ατριχοβλάστες. Στην μετάλλαξη **wer** σχηματίζονται **εκτοπικά ριζικά τριχίδια**. Το γονίδιο κωδικοποιεί μια **MYB-πρωτεΐνη μεγαλύτερου όμως μοριακού βάρους σε σχέση** με τη MYB-πρωτεΐνη που κωδικοποιεί **το γονίδιο CPC**. Η έκφρασή του εντοπίζεται σχεδόν αποκλειστικά στους **ατριχοβλάστες**. Η μετάλλαξη χαρτογραφήθηκε στο χρωμόσωμα V. Επιπρόσθετα πειραματικά δεδομένα δείχνουν: **α.** ότι το γονίδιο **WER** είναι απαραίτητο τόσο για την σωστή ποσοτικά έκφραση, όσο και για την κατάλληλη θέση έκφρασης του γονιδίου **GL2**, **β.** η πρωτεΐνη **WER (MYB)** αλληλεπιδρά με την πρωτεΐνη **R (bHLH)** *in vivo* σε κύτταρα ζύμης (two-hybrid system) και **γ. η πρωτεΐνη WER ως MYB δρα ανταγωνιστικά με την άλλη γνωστή πρωτεΐνη MYB που κωδικοποιείται από το γονίδιο CPC**, επηρεάζοντας η κάθε μια με διαφορετικό τρόπο την μοίρα των επιδερμικών

Μετάλλαξη **wer**



τριχοβλάστης
στη θέση
ατριχοβλάστη

Μοντέλο διαφοροποίησης των επιδερμικών κυττάρων σε τριχο-ατριχοβλάστες

Οι πρωτεΐνες MYB (**CPC**, **WER**) αλληλεπιδρούν με την ομόλογη πρωτεΐνη R του φυτού *Arabidopsis*. Η αλληλεπίδραση **WER-R** σχηματίζει ένα ενεργό μεταγραφικό σύμπλεγμα πρωτεϊνών, αφού η πρωτεΐνη WER φέρει θέσεις που μπορούν να ενεργοποιήσουν την μεταγραφή. Το σύμπλεγμα αυτό δημιουργείται **μόνο στους ατριχοβλάστες**, όπου αποκλειστικά εκφράζεται το γονίδιο *WER* και είναι υπεύθυνο για την μεταγραφική ενεργοποίηση του γονιδίου *GL2*. Λαμβάνοντας υπ' όψη ότι **το γονίδιο *GL2* είναι αρνητικός παράγοντας** στον σχηματισμό ριζικών τριχιδίων, η ενεργοποίηση της έκφρασης του από το πρωτεϊνικό σύμπλεγμα θα πρέπει να έχει ως **αποτέλεσμα την μη έκπτυξη ριζικών** τριχιδίων στους ατριχοβλάστες.

Από την άλλη η αλληλεπίδραση **CPC-R**, που **συμβαίνει στους τριχοβλάστες**, δημιουργεί ένα ανενεργό μεταγραφικά σύμπλεγμα πρωτεϊνών. Αυτό συμβαίνει γιατί η πρωτεΐνη CPC, είναι μεν μια MYB πρωτεΐνη, αλλά δεν έχει τις απαραίτητες δομές ώστε να λειτουργήσει ως ενεργοποιητής της μεταγραφής. Η έλλειψη αυτών των δομών εξηγεί μάλλον το **διαφορετικό μέγεθος μεταξύ των δυο πρωτεϊνών** (WER>CPC). Αφού λοιπόν το πρωτεϊνικό σύμπλεγμα καθίστανται ανενεργό, **δεν ενεργοποιείται** στην συνέχεια η έκφραση **του γονιδίου *GL2***, με αποτέλεσμα το **σχηματισμό ριζικών τριχιδίων στους τριχοβλάστες**. Συνεπώς, η μοίρα των επιδερμικών κυττάρων καθορίζεται από την ανταγωνιστική δράση των πρωτεϊνών WER και CPC. Η πρωτεΐνη WER καθορίζει την μοίρα στις κυτταρικές σειρές των ατριχοβλαστών, ενώ η πρωτεΐνη CPC στις αντίστοιχες σειρές των τριχοβλαστών.

Η επιβεβαίωση

(2^{ος} μηχανισμός διακυτταρικής επικοινωνίας)

Μια όμως **βασική ασυμβατότητα** ως προς το προτεινόμενο μοντέλο

κυτταρικής διαφοροποίησης των επιδερμικών κυττάρων της ρίζας είναι ότι **ΤΟ**

γονίδιο *CPC* φαίνεται να **εκφράζεται** κυρίως **στους ατριχοβλάστες**.

Επομένως, **το πρότυπο έκφρασης** του γονιδίου **δεν συμβαδίζει με την λειτουργική του δράση** στον σχηματισμό ριζικών τριχιδίων στους τριχοβλάστες.

Εντούτοις παρόλο που η **έκφραση του γονιδίου εντοπίζεται στους ατριχοβλάστες, η**

λειτουργική πρωτεΐνη που κωδικοποιεί εντοπίζεται

στον πυρήνα των τριχοβλαστών. Φαίνεται λοιπόν ότι για την

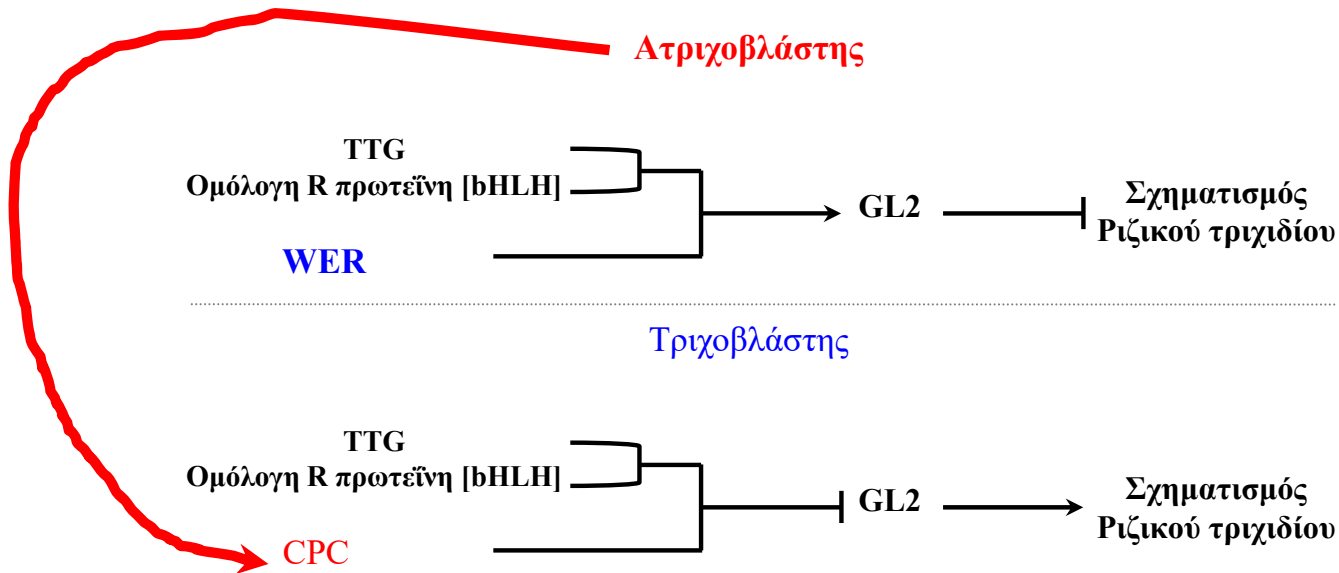
πρωτεΐνη CPC λειτουργεί **εκλεκτικός διακυτταρικός μηχανισμός διακίνησης** της μέσω

των **πλασμοδεσμάτων**. Έτσι, η πρωτεΐνη CPC που κωδικοποιείτε στους ατριχοβλάστες

μεταφέρεται στους τριχοβλάστες, όπου ενεργεί παρεμποδίζοντας τα κύτταρα αυτά να

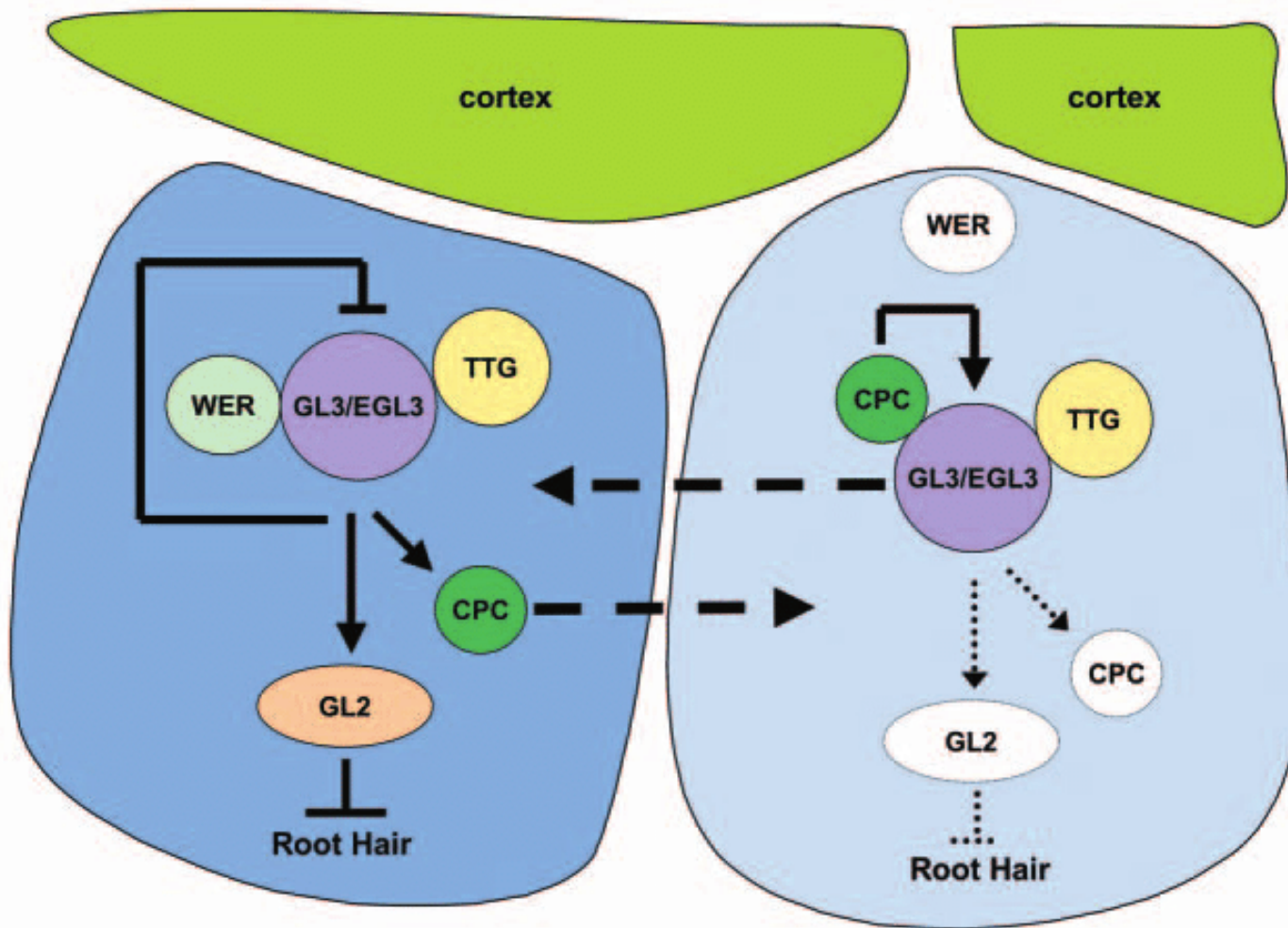
ακολουθήσουν την μοίρα των ατριχοβλαστών από τα οποία προέρχεται.

Μοριακή γενετική της εξειδίκευσης (κυτταρικής μοίρας) των τριχοβλαστών



Η προτεινόμενη λειτουργία ρυθμιστών που καθορίζουν την κυτταρική μοίρα των επιδερμικών κυττάρων της ρίζας. Τα **βέλη** αντιπροσωπεύουν **θετική ρύθμιση**, ενώ οι **“τυφλές” γραμμές αρνητική**. Η πρωτεΐνη TTG έχει WD40 επαναλήψεις, η CPC είναι μια μικρού μοριακού βάρους MYB πρωτεΐνη, η GL2 είναι ένας μεταγραφικός παράγοντας, η WER είναι μια μεγάλου μοριακού βάρους MYB πρωτεΐνη και η bHLH αντιπροσωπεύει ένα μεταγραφικό παράγοντα με δομή έλικας-στροφής-έλικας που δεν έχει ακόμα προσδιοριστεί

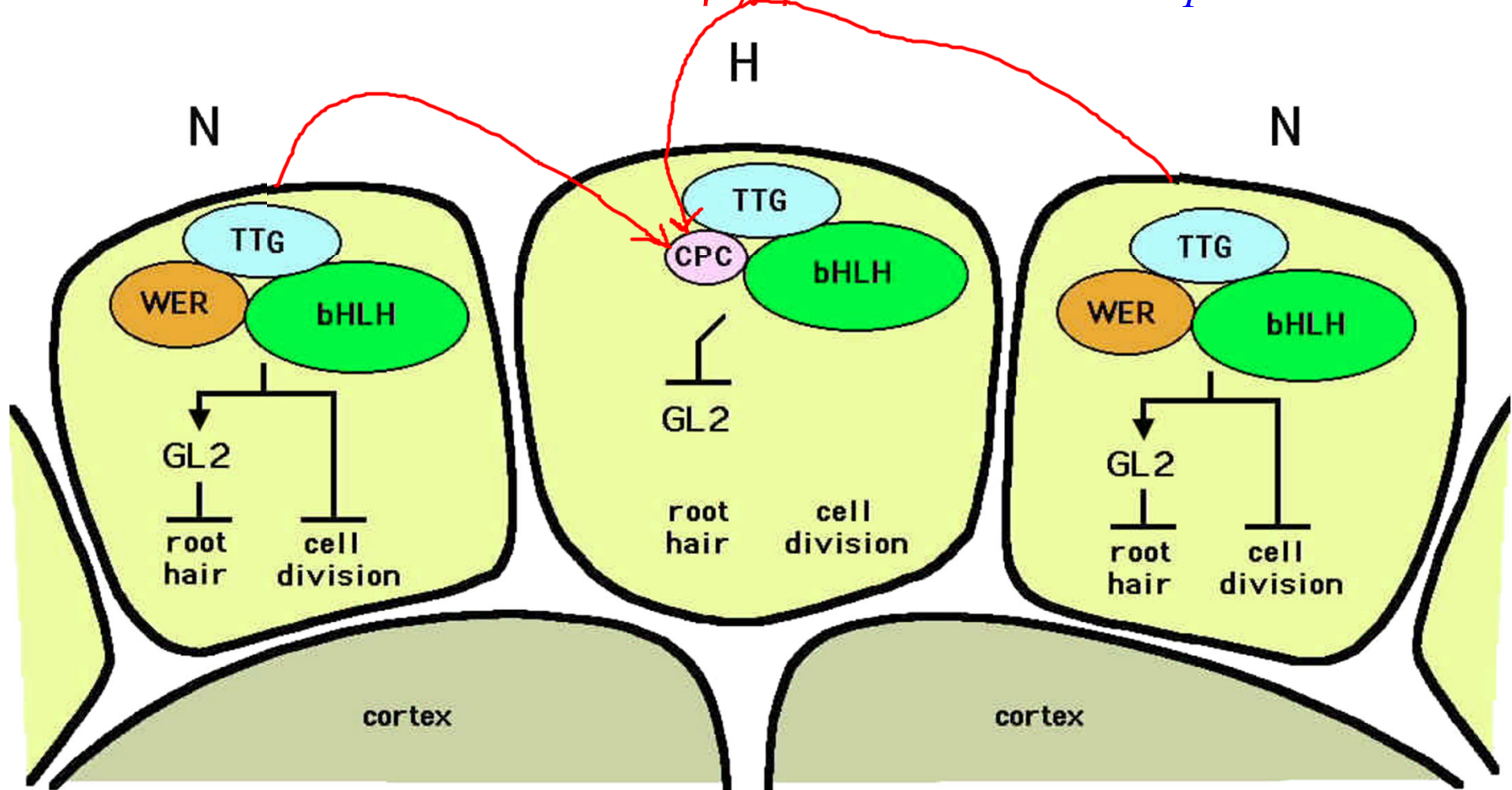
GL3/EGL3 the R homolog



Proposed model for the involvement of GL3/EGL3 in a novel intercellular regulatory circuit. A WER/GL3/EGL3/TTG complex forms in cells in the N position and promotes expression of GL2 and CPC. Accumulation of GL2 in the N-position leads to the specification of the non-hair cell fate, while CPC/(TRY) moves laterally to the neighboring cell in the H position to form the inactive complex CPC/GL3/EGL3/TTG, which prevents expression of GL2 in the future hair cell. The presence of CPC/(TRY) in the H position also leads to activation of GL3 and EGL3 expression. In a lateral feedback loop, GL3/(EGL3) protein moves to the N cell to participate in the WER/GL3/EGL3/TTG complex, which activates GL2 and CPC and inhibits expression of GL3 and EGL3. See text for further discussion. Unbroken lines indicate gene transcription regulation; broken lines indicate protein movement; dotted lines indicate little/no transcription regulation. Proteins shown in white are at a low concentration.

Μοντέλο εξειδίκευσης και διαφοροποίησης των τριχοβλαστών...

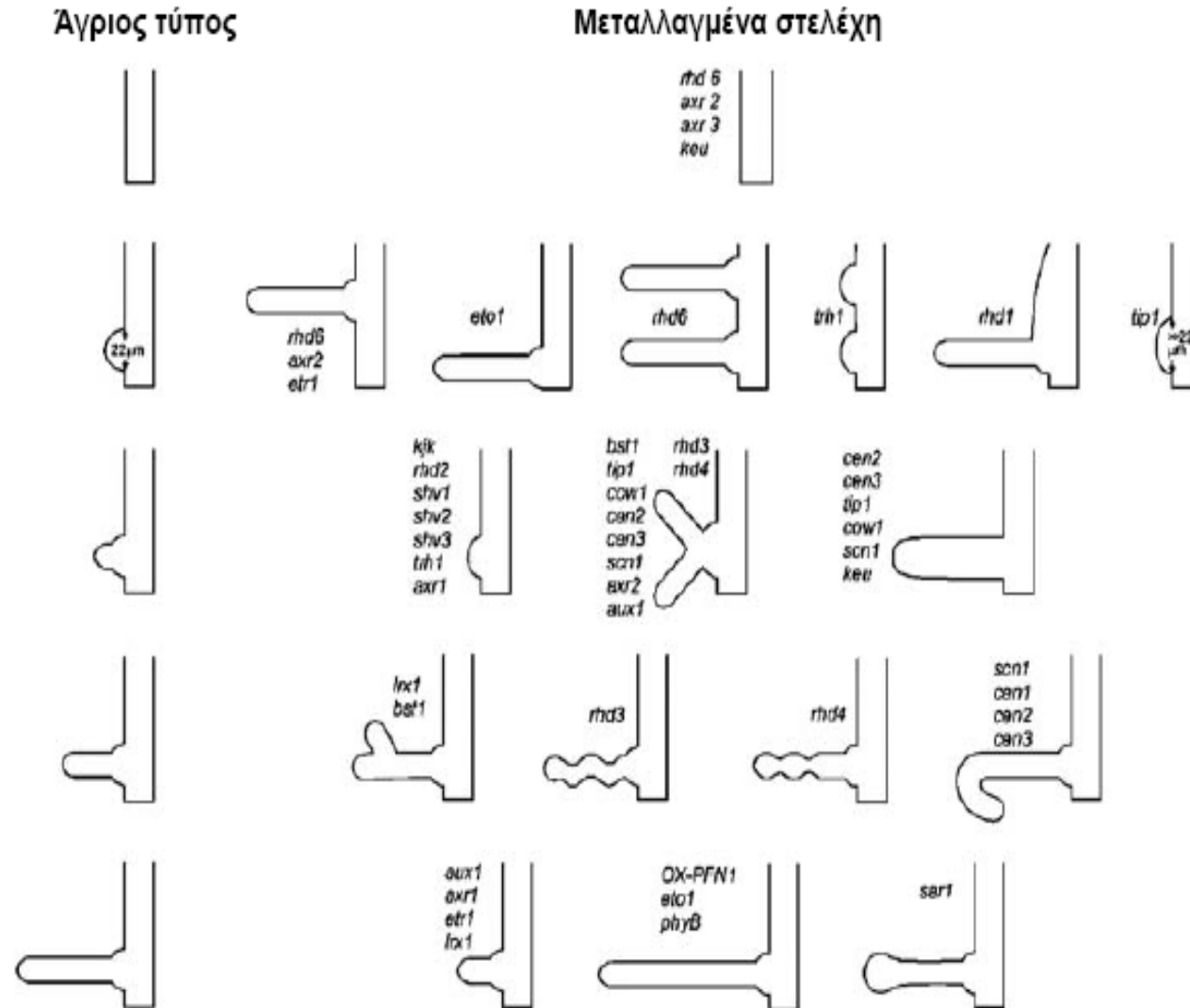
...και ατριχοβλαστών στο *Arabidopsis thaliana*



TRANSPARENT TESTA GLABRA (TTG)
WEREWOLF (WER)

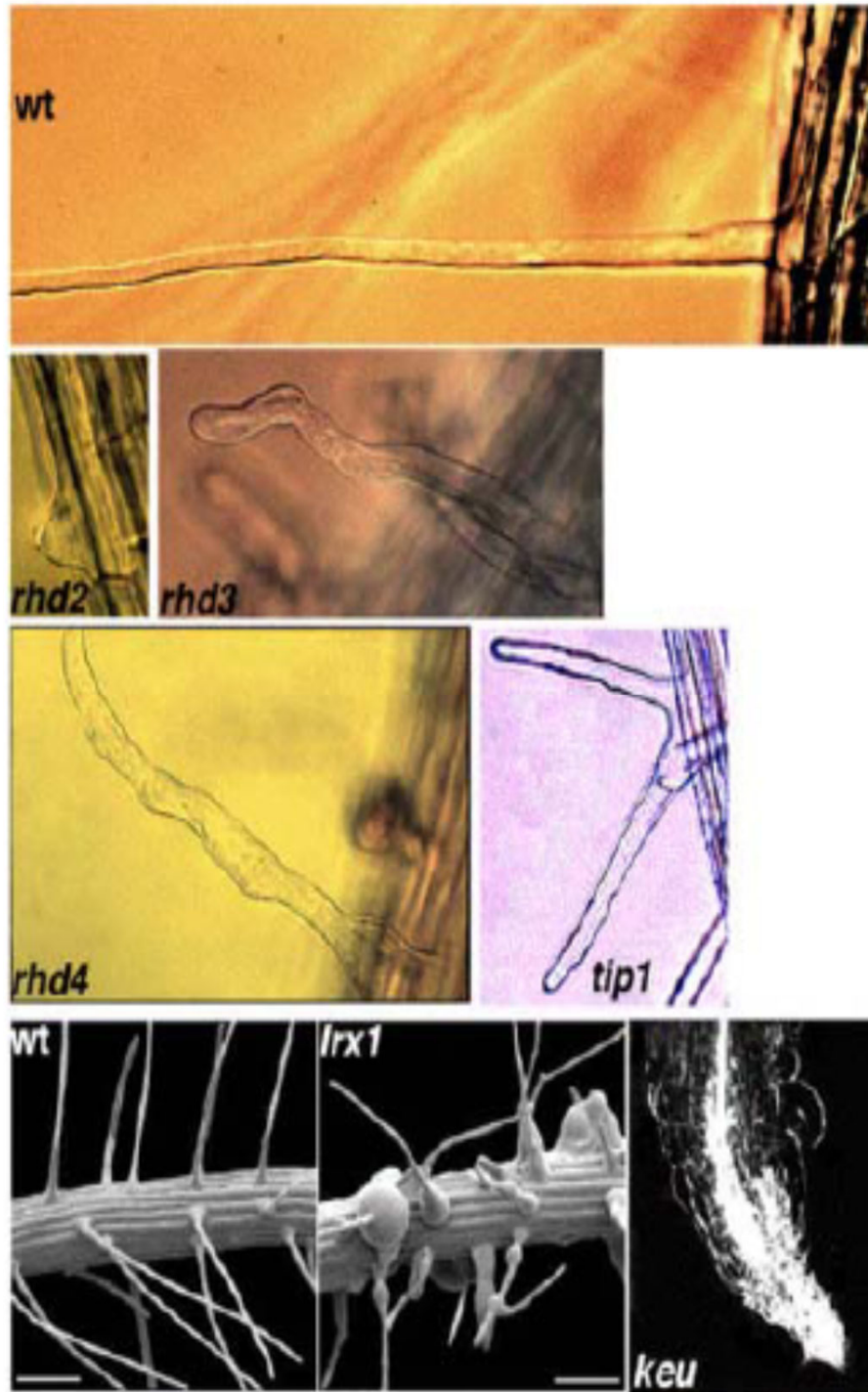
GLABRA2 (GL2)
CAPRICE (CPC)

Μοριακή γενετική της μορφογένεσης των ριζικών τριχιδίων



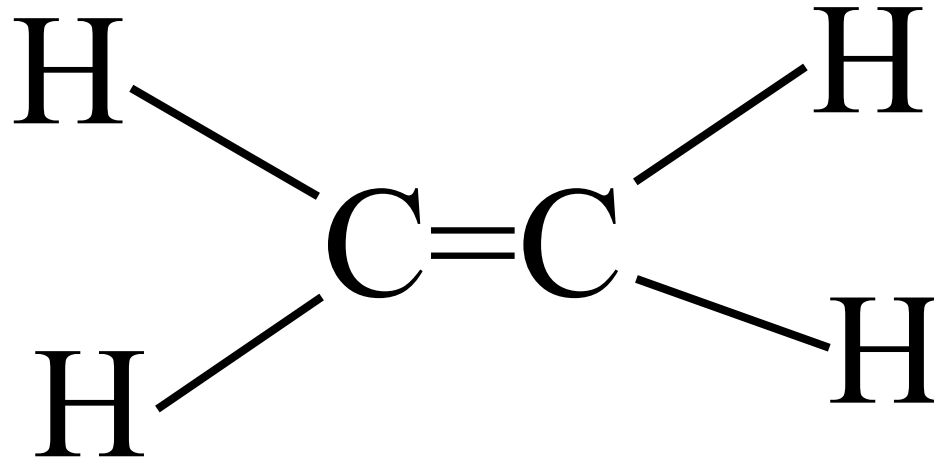
Σχηματική απεικόνιση **των σταδίων ανάπτυξης** των ριζικών τριχιδίων, **των φαινοτύπων** των μεταλλαγμένων στελεχών και τα εμπλεκόμενα σε κάθε στάδιο **γονίδια**. Ορισμένα γονίδια εμπλέκονται στην εμφάνιση περισσότερων του ενός φαινοτύπων.

Φαινότυποι μεταλλάξεων στα ριζικά τριχίδια



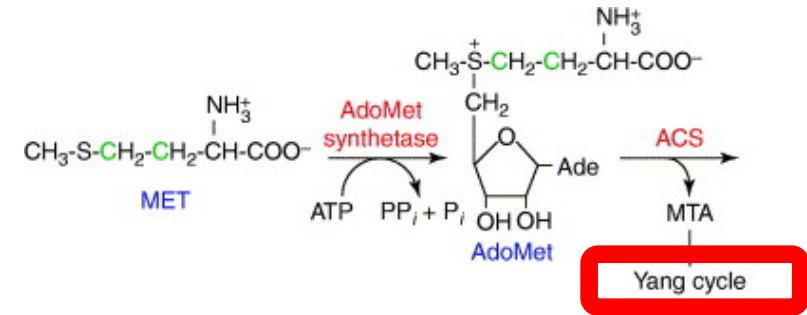
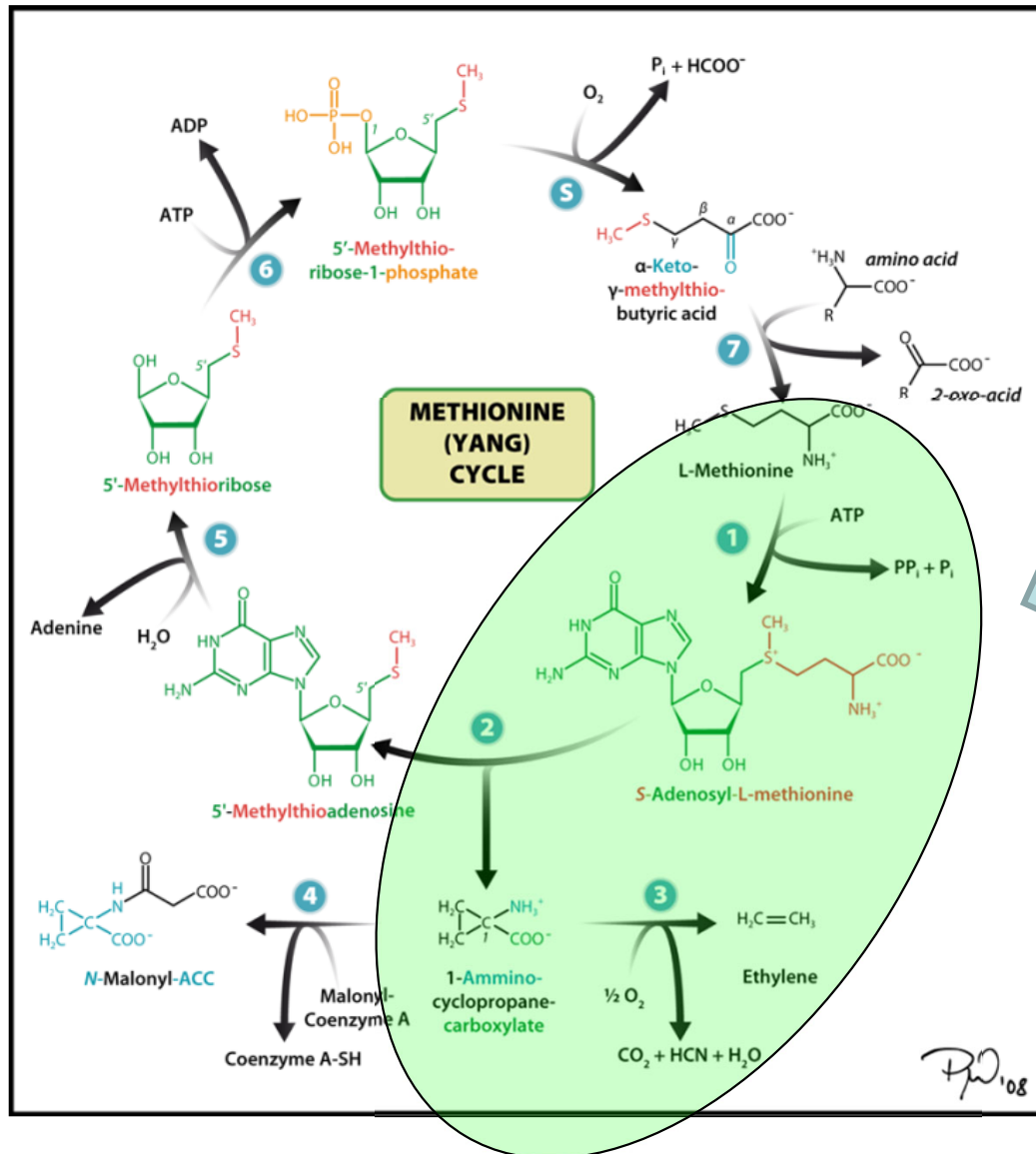
Φωτογραφίες οπτικού μικροσκοπίου ριζικών τριχιδίων άγριου τύπου (**WT**) και *rhd2*, *rhd3*, *rhd4* και *tip1* μεταλλάξεων. Φωτογραφίες ηλεκτρονικού μικροσκοπίου σάρωσης (SEM) ριζικών τριχιδίων άγριου τύπου (**WT**) και *lrx1* μεταλλάγματος. Φωτογραφία οπτικού μικροσκοπίου μεταλλαγμένου στελέχους *keu* χωρίς ριζικά τριχίδια.





Το **μονοπάτι βιοσύνθεσης** του αιθυλενίου ξεκινά έχοντας ως πρόδρομο μόριο την **μεθειονίνη**. Η μεθειονίνη αρχικά μετατρέπεται σε **S-Αδενοσυλομεθειονίνη** (SAM), η οποία με την σειρά της μετατρέπεται σε **1-αμινοκυκλοπρόπανο-1-καρβοξυλικό οξύ** (ACC) από το ένζυμο συνθετάση του ACC. Τέλος το ACC μετατρέπεται σε **αιθυλένιο** (C₂H₄) από την οξειδάση του ACC.

Βιοσύνθεση Αιθυλενίου από το αμινοξύ Μεθειονίνη (κύκλος του Yang)



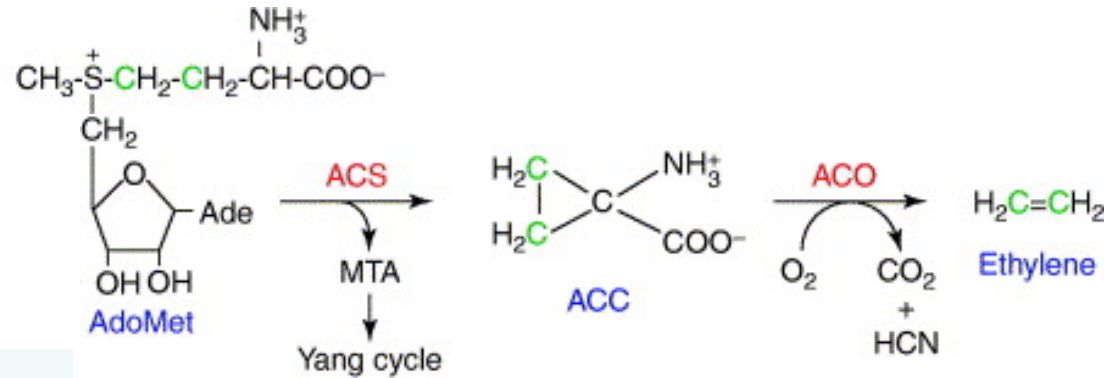
Αναγέννηση της
Μεθειονίνης από τον
κύκλο του Yang



Shang Fa Yang
1932 – 2007

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

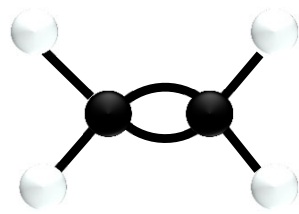
Η συνεισφορά των Tony Bleecker και Hans Kende ήταν καθοριστική σε αυτή την προσπάθεια



Tony Bleecker
(1950 – 2005)



Hans Kende
(1937 - 2006)



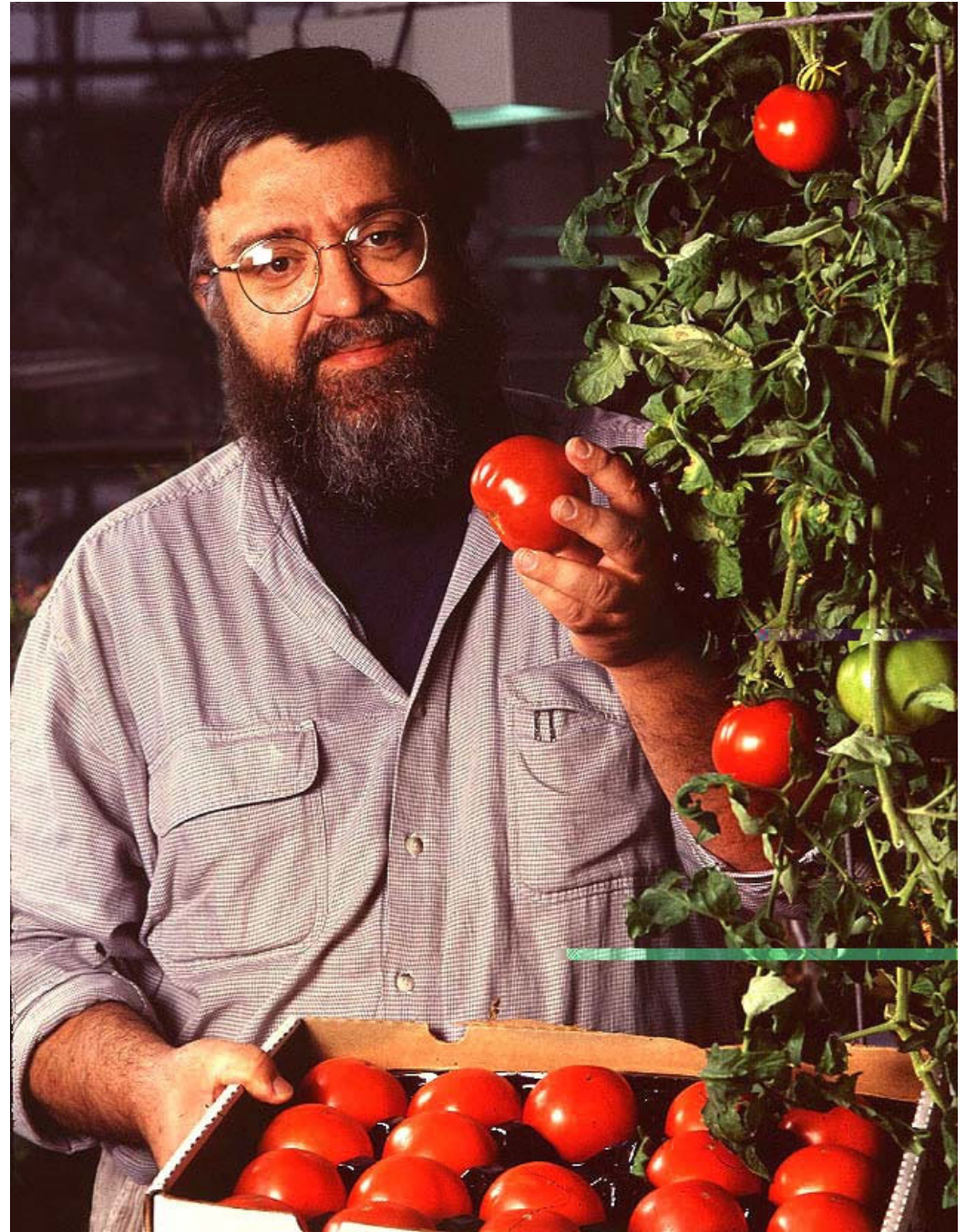
Athanasios (Sakis) Theologis

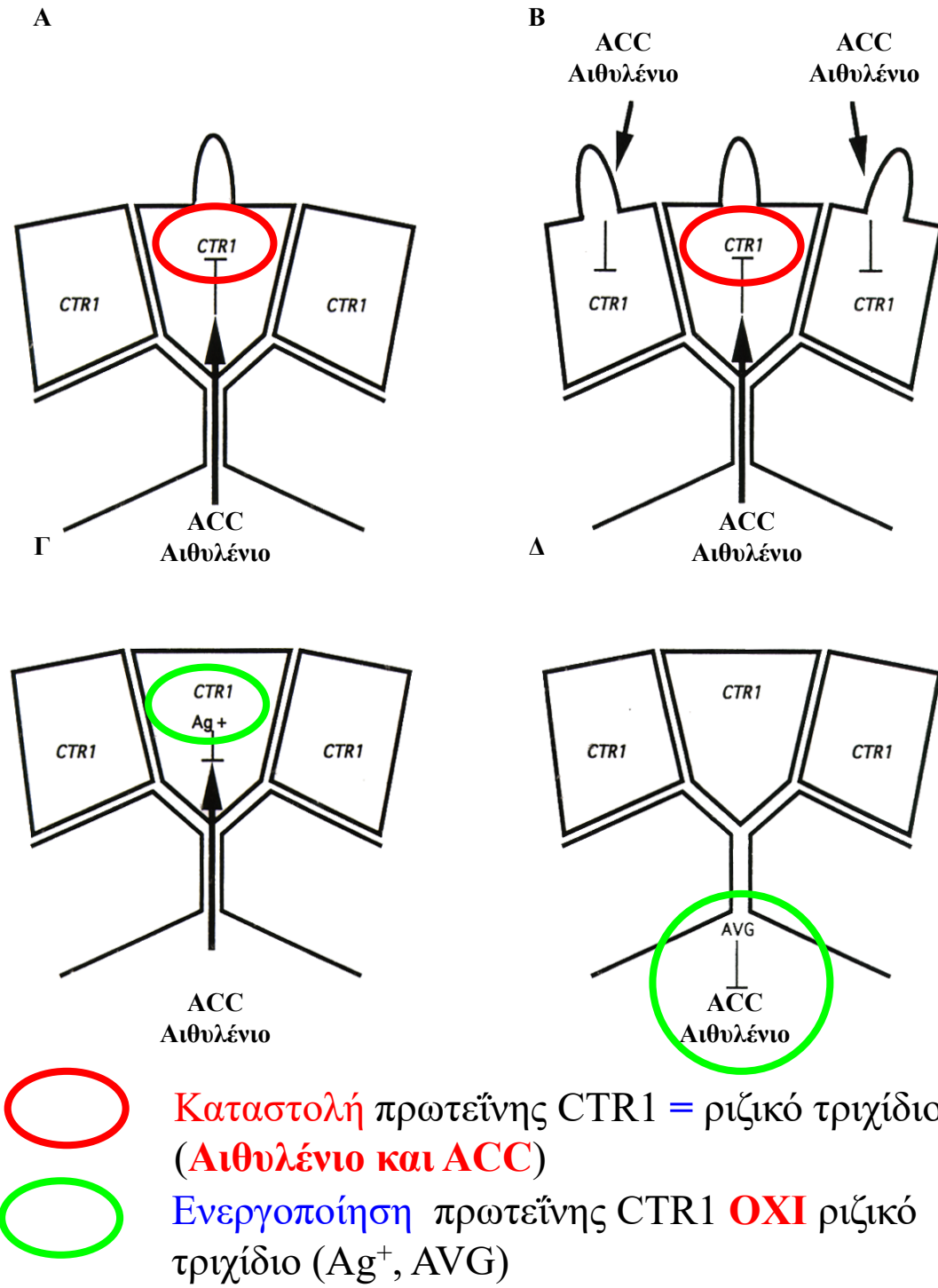
University of California, Berkeley, USA

Plant Gene Expression Center

Απόφοιτος Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών

**Σημαντική συνεισφορά:
κλωνοποίησε το γονίδιο
που κωδικοποιεί το
ένζυμο συνθετάση του
ACC (ACS)**





Μηχανισμός δράσης του αιθυλενίου που οδηγεί στον σχηματισμό των ριζικών τριχιδίων στην επιδερμίδα της ρίζας. **A.** Σε φυσιολογικές συνθήκες το ACC ή το αιθυλένιο κινούνται **αποπλασματικά** μεταξύ των κυττάρων του φλοιού και έρχονται σε επαφή με τα επιδερμικά κύτταρα – τριχοβλάστες. Το αιθυλένιο καταστέλλει την ενεργοποίηση της πρωτεΐνης CTR1 με αποτέλεσμα τον σχηματισμό ριζικού τριχιδίου. Τα γειτονικά κύτταρα της επιδερμίδας –ατριχοβλάστες δεν εκτείθενται στην ορμόνη. **B.** Η εφαρμογή εξωγενούς ACC καταστέλλει την ενεργοποίηση της πρωτεΐνης CTR1 με αποτέλεσμα τον σχηματισμό ριζικών τριχιδίων. **Γ.** Εφαρμογή **ιόντων Ag^+** **παρεμποδίζει την αντίληψη της ορμόνης** με άμεση συνέπεια την ενεργοποίηση της CTR1 οπότε δεν σχηματίζονται ριζικά τριχίδια στους τριχοβλάστες. **Δ.** Εφαρμογή εξωγενούς **AVG** **αναστέλλει την βιοσύνθεση του αιθυλενίου** με αποτέλεσμα οι τριχοβλάστες να μην σχηματίσουν ριζικά τριχίδια.



Αυξίνη

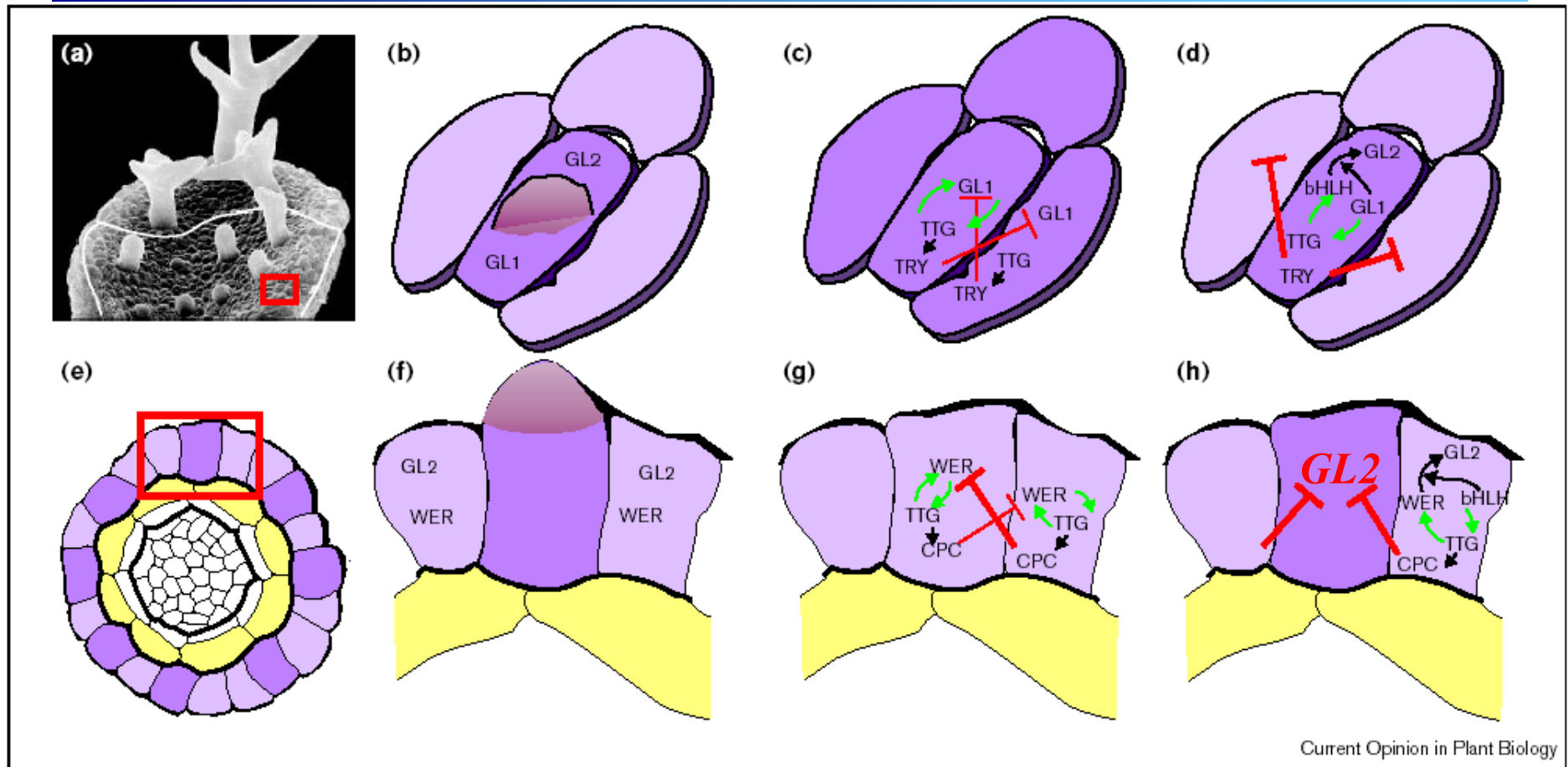


Αιθυλένιο

Locus	Gene Product	Chromosomal Location	Mutant phenotype	References / Accession Numbers
AUX1	Auxin influx carrier	II	Short hairs, sometimes branched at base	Cernac et al., 1997; Pitts et al., 1998; X98772
AUXIN RESISTANT 1 (AXR1)	Subunit of RUB1-activating enzyme	I	Short hairs, sometimes branched at base	Cernac et al., 1997; Pitts et al., 1998; L13922
AUXIN-RESISTANT2 (AXR2/ IAA7)	AUX/IAA protein	III	Some hairs stop growing after swellings form Reduced number of root hairs Site of hair formation closer to basal end of cell	Masucci and Schiefelbein, 1994; Bales and Lynch, 1996; AF332395
AUXIN-RESISTANT3 (AXR3/ IAA17)	AUX/IAA protein	I	Reduced number of root hairs	Leyser et al., 1996; AF040631
ETHYLENE INSENSITIVE2 (EIN2)	unknown	V	Short hairs	Masucci and Schiefelbein, 1994; Pitts et al., 1998
ETHYLENE OVERPRODUCER 1 (ETO1)	unknown	V	Long hairs Site of hair formation closer to apical end of cell	Pitts et al., 1998
ETHYLENE RESPONSE 1 (ETR1/EIN1)	Histidine kinase	I	Short hairs Site of hair formation closer to basal end of cell	Masucci and Schiefelbein, 1994; Pitts et al., 1998; L24119
SUPPRESSOR OF AUXIN RESISTANCE1 (SAR1)	Synaptobrevin-related protein	I	Hairs have swollen ends	Cernac et al., 1997; Pitts et al., 1998; AY065357

Γονίδια που εμπλέκονται στα μονοπάτια μεταγωγής σιγιάλου **αυξίνης** και **αιθυλενίου** και επηρεάζουν την ανάπτυξη των ριζικών τριχιδίων στο *Arabidopsis thaliana*

Μηχανισμοί Διαφοροποίησης Επιδερμικών κυττάρων στα φύλλα & στη ρίζα (Αντιπαράθεση)



Μοντέλο που εξηγεί το πρότυπο ανάπτυξης των τριχιδίων στο *Arabidopsis*:

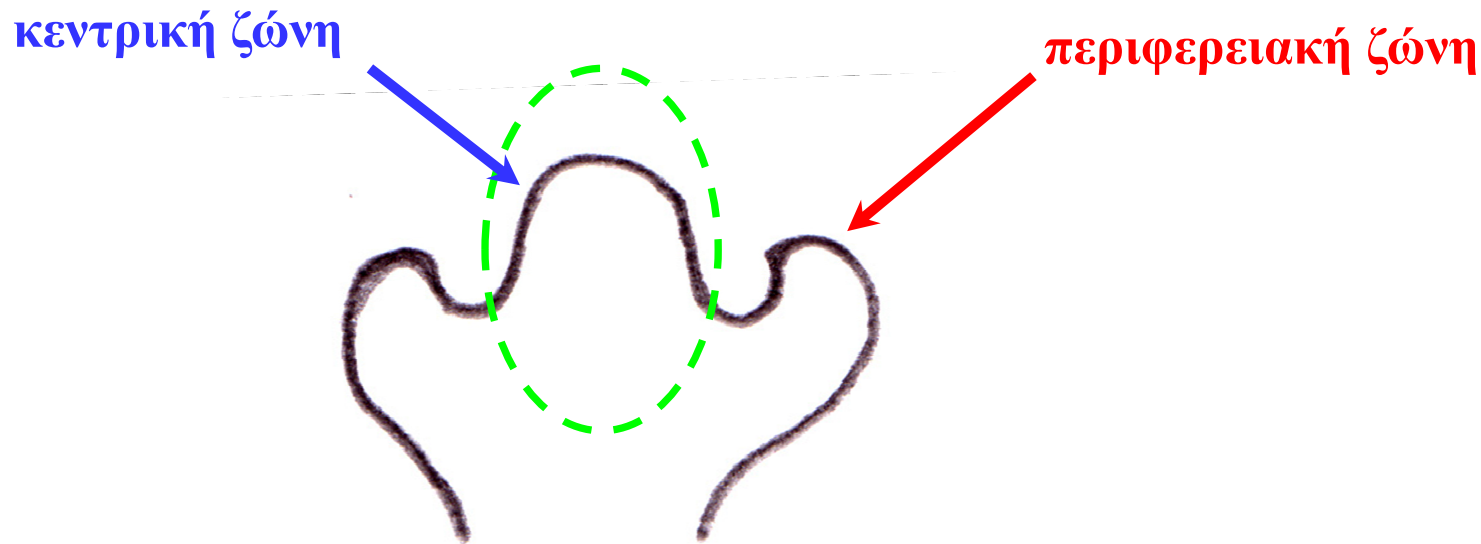
[Επάνω Σειρά – Τριχίδια Φύλλων] Όταν η έκφραση των γονιδίων *GL1*, *TTG1* και *R* ξεπεράσει το αρχικά χαμηλό επίπεδο, τότε σταδιακά τα επιδερμικά κύτταρα διαφοροποιούνται σε τριχίδια φύλλου. Η διαφοροποίηση οφείλεται στην δράση της πρωτεΐνης *TRY* η οποία προέρχεται από τα περιβάλλοντα κύτταρα (**παράπλευρη αναστολή-ΙΣΟΔΥΝΑΜΑ ΚΥΤΤΑΡΑ**)

[Κάτω Σειρά – Ριζικά Τριχίδια] Η ανταγωνιστική δράση μεταξύ των μεταγραφικών παραγόντων τύπου MYB **WER** (στους ατριχοβλάστες) και **CPC** (στους τριχοβλάστες ως πρωτεΐνη) είναι υπεύθυνη για τον καθορισμό της κυτταρικής μοίρας στα κύτταρα της ριζικής επιδερμίδας (**επαγωγή-ΜΗ ΙΣΟΔΥΝΑΜΑ ΚΥΤΤΑΡΑ**)

Παράδειγμα ΙΙΙ

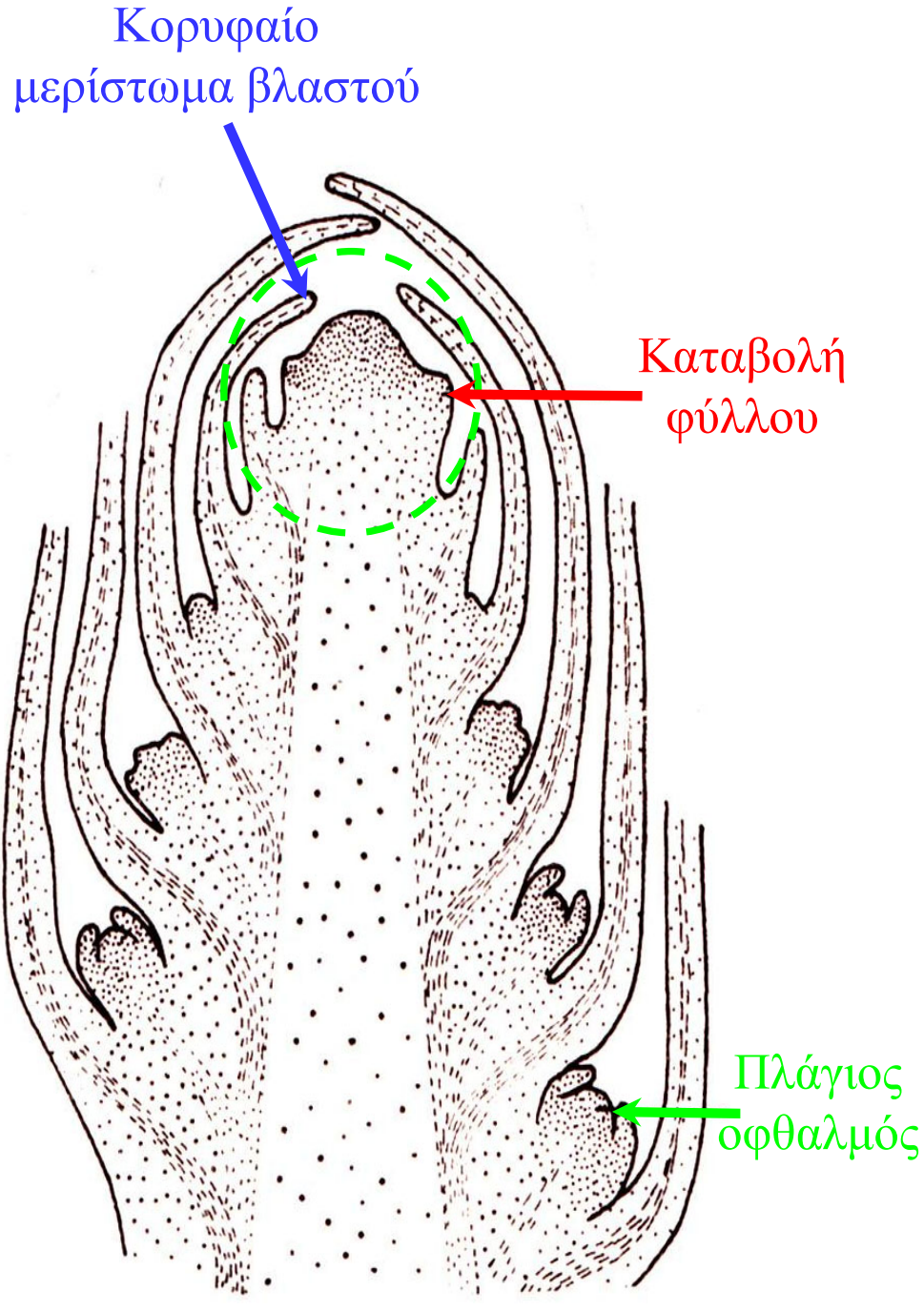
Το πρότυπο ανάπτυξης των φύλλων

- **Φυλλοταξία** ονομάζεται το μορφογενετικό πρότυπο διάταξης των φύλλων στον αναπτυσσόμενο βλαστό



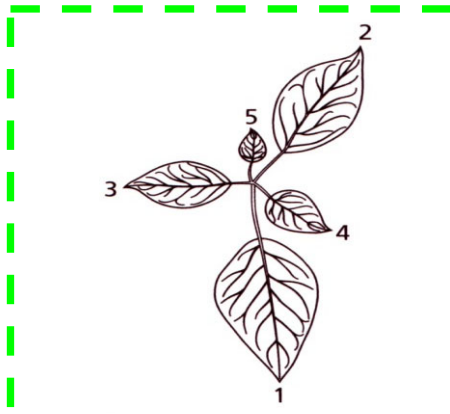
- Το **κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού** διαχωρίζεται σε **δύο ανατομικές ζώνες**:
- στην κεντρική ζώνη**, την οποία συγκροτούν κύτταρα που διαιρούνται αργά και
 - στην περιφερειακή ζώνη**, η οποία αποτελείται από κύτταρα που παρουσιάζουν έντονες κυτταρικές διαιρέσεις

Ο οφθαλμός & το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού



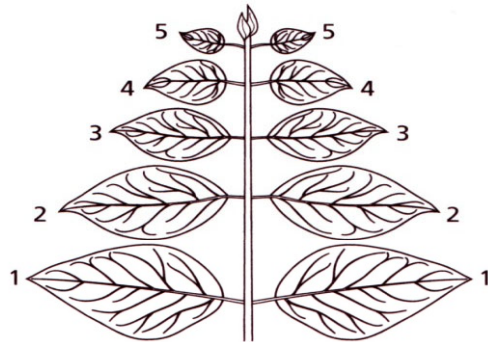
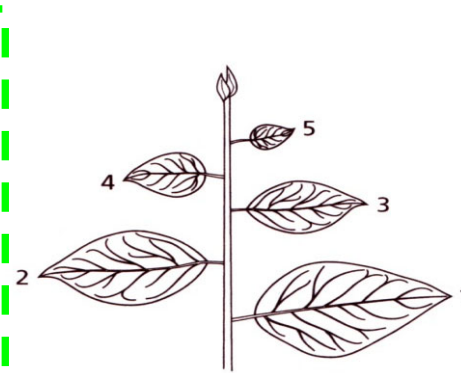
Το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού μαζί με τα νεαρά αναπτυσσόμενα φύλλα που το περιβάλλουν αποτελεί έναν **οφθαλμό**. Καθώς τα φύλλα αναπτύσσονται από τις παλαιότερες καταβολές, καλύπτουν σταδιακά τις καινούργιες καταβολές φύλλων που σχηματίζονται στην κορυφή του οφθαλμού. Σε αυτή την περιοχή βρίσκεται το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού, το οποίο με την οργάνωση αυτή προστατεύεται από εξωγενείς κινδύνους. Οι **καταβολές των φύλλων** αναπτύσσονται στην περιφερειακή ζώνη σε θέσεις που ονομάζονται **γόνατα**. Καθώς η βλάστηση αναπτύσσεται τα διαδοχικά γόνατα απομακρύνονται μεταξύ τους οπότε σχηματίζονται τα **μεσογονάτια διαστήματα**. Στις μασχάλες των φύλλων δημιουργούνται νέα μεριστώματα που εξελίσσονται σε **πλάγιους οφθαλμούς**, οι οποίοι θα σχηματίσουν στην συνέχεια πλευρικούς κλάδους. Ανάλογα με το φυτό οι οφθαλμοί βλαστάνουν είτε την χρονιά σχηματισμού τους ή παραμένουν σε **κατάσταση ληθάργου** για να βλαστήσουν τον επόμενο χρόνο. Όταν οι οφθαλμοί βλαστάνουν τα κύτταρα αυξάνουν, τα μεσογονάτια διαστήματα επιμηκύνονται και τα φύλλα αναπτύσσονται. Σε ορισμένα φυτά τα μεσογονάτια διαστήματα πρακτικά δεν αναπτύσσονται με αποτέλεσμα το ένα να είναι πολύ κοντά στο άλλο οπότε τα φύλλα σχηματίζουν ένα μπουκέτο **τη ροζέττα**.

Ανάλογα με τον τρόπο διάταξης των φύλλων στον αναπτυσσόμενο βλαστό διακρίνονται διάφοροι τύποι φυλλοταξίας:

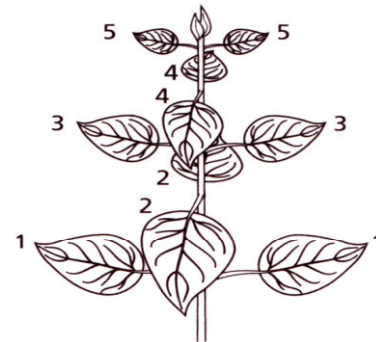


Σπειροειδή φυλλοταξία

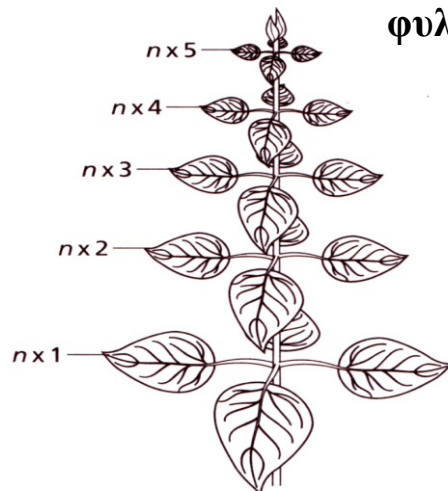
Κατ'εναλλαγή φυλλοταξία



Δίστοιχη φυλλοταξία

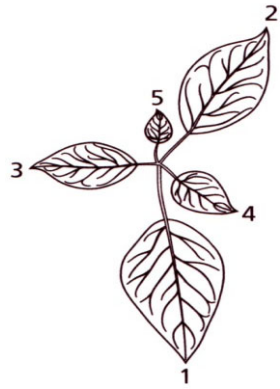


Σταυρωτή αντίθετη φυλλοταξία

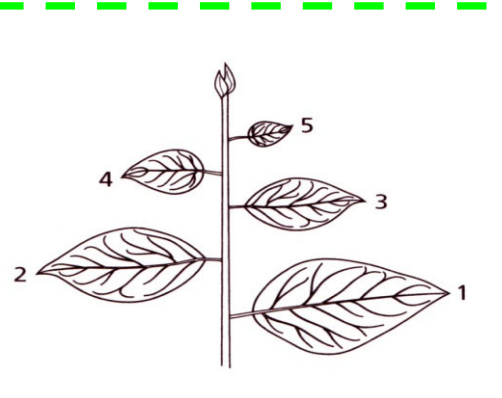


Σπονδυλωτή φυλλοταξία

α. Η σπειροειδή φυλλοταξία είναι ο πιο διαδεδομένος τύπος σύμφωνα με την οποία ένα φύλλο αναπτύσσεται σε κάθε γόνατο, με τέτοιο τρόπο ώστε τα διαδοχικά φύλλα να βρίσκονται σε σπειροειδή κάτοψη



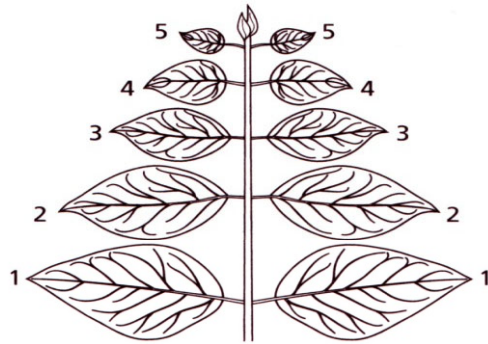
Σπειροειδή φυλλοταξία



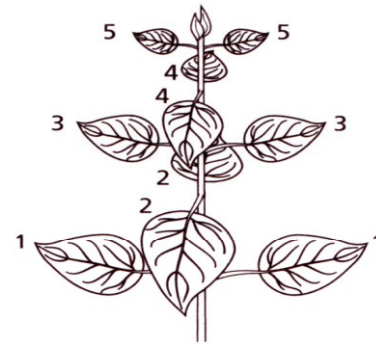
Κατ'εναλλαγή φυλλοταξία

Ανάλογα με τον τρόπο διάταξης των φύλλων στον αναπτυσσόμενο βλαστό διακρίνονται διάφοροι τύποι φυλλοταξίας:

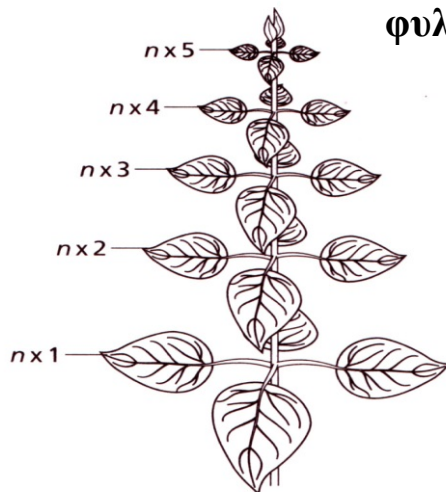
β. Η κατ'εναλλαγή φυλλοταξία, στην οποία ένα φύλλο αναπτύσσεται σε κάθε γόνατο, έτσι ώστε ανά δυο τα διαδοχικά φύλλα να βρίσκονται **σε εναλλαγή στις δυο αντίθετες πλευρές** του άξονα που ορίζει ο αναπτυσσόμενος βλαστός



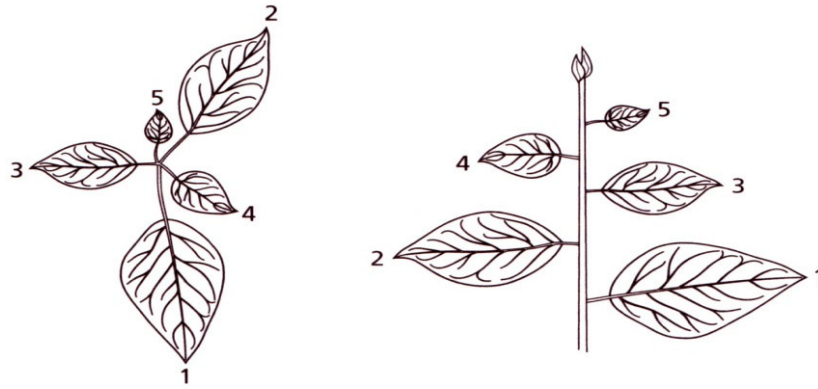
Δίστοιχη φυλλοταξία



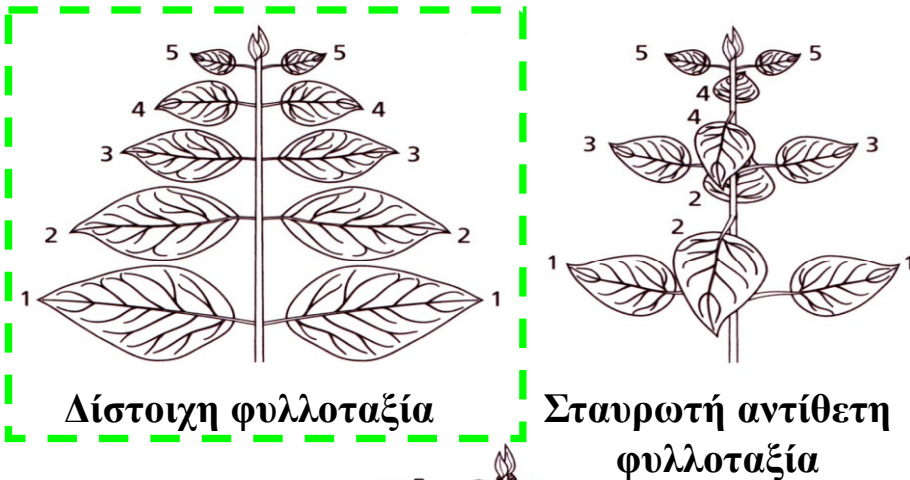
Σταυρωτή αντίθετη φυλλοταξία



Σπονδυλωτή φυλλοταξία

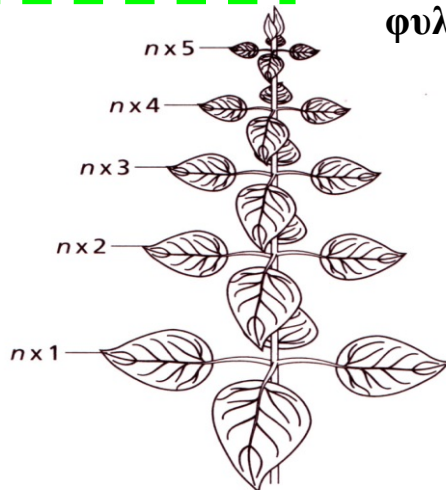


Σπειροειδή φυλλοταξία Κατ'εναλλαγή φυλλοταξία



Δίστοιχη φυλλοταξία

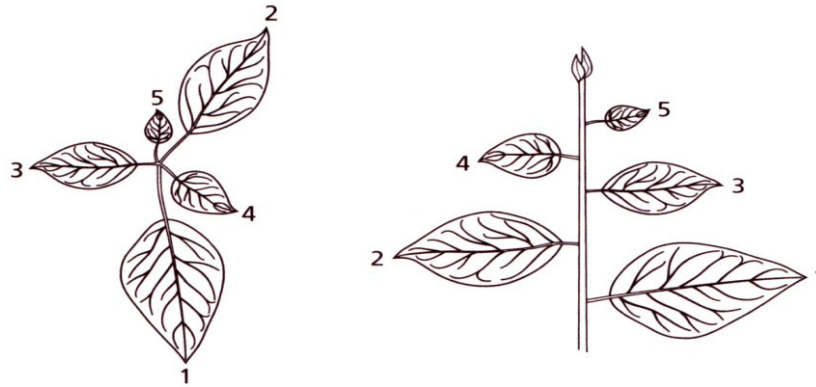
Σταυρωτή αντίθετη φυλλοταξία



Σπονδυλωτή φυλλοταξία

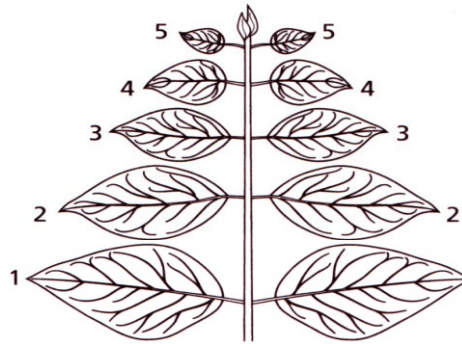
Ανάλογα με τον τρόπο διάταξης των φύλλων στον αναπτυσσόμενο βλαστό διακρίνονται διάφοροι τύποι φυλλοταξίας:

γ. Η **δίστοιχη φυλλοταξία**, στην οποία δυο φύλλα αναπτύσσονται από κάθε γόνατο το ένα στην αντίθετη από το άλλο πλευρά ως προς τον άξονα του αναπτυσσόμενου βλαστού. Στην διάταξη αυτή **κάθε ζευγάρι φύλλων βρίσκεται στο ίδιο επίπεδο με το επόμενο ζευγάρι**

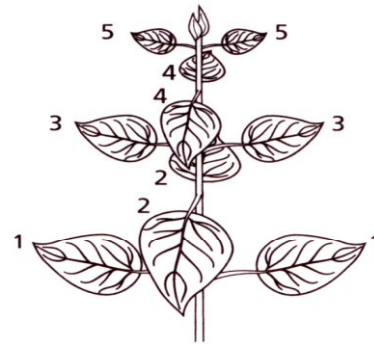


Σπειροειδή φυλλοταξία

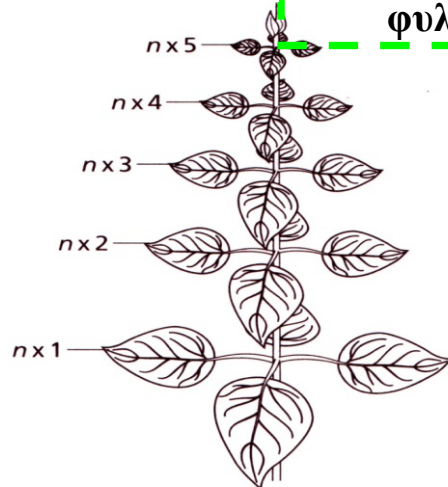
Κατ'εναλλαγή φυλλοταξία



Δίστοιχη φυλλοταξία



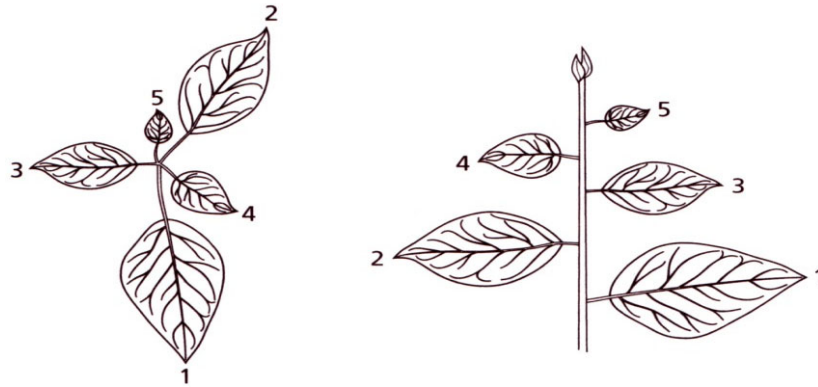
Σταυρωτή αντίθετη φυλλοταξία



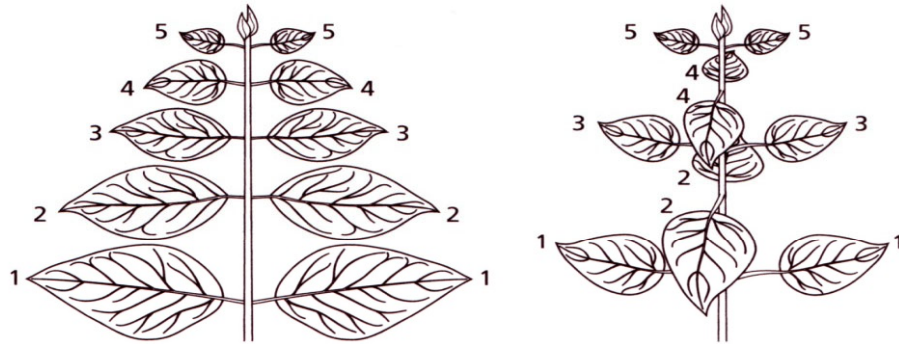
Σπονδυλωτή φυλλοταξία

Ανάλογα με τον τρόπο διάταξης των φύλλων στον αναπτυσσόμενο βλαστό διακρίνονται διάφοροι τύποι φυλλοταξίας:

δ. Η σταυρωτή αντίθετη φυλλοταξία, στην οποία επίσης δυο φύλλα αναπτύσσονται από κάθε γόνατο σε αντίθετη πλευρά μεταξύ τους ως προς τον άξονα του αναπτυσσόμενου βλαστού. Στην φυλλοταξία αυτή όμως **κάθε ζευγάρι φύλλων διατάσσεται σε κάθετο επίπεδο ως προς το επόμενο ζευγάρι**

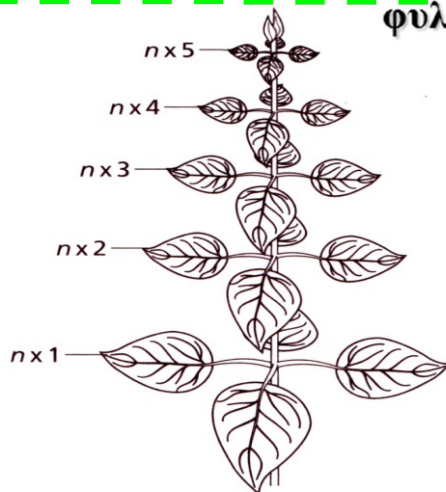


Σπειροειδή φυλλοταξία Κατ'εναλλαγή φυλλοταξία



Δίστοιχη φυλλοταξία

Σταυρωτή αντίθετη φυλλοταξία

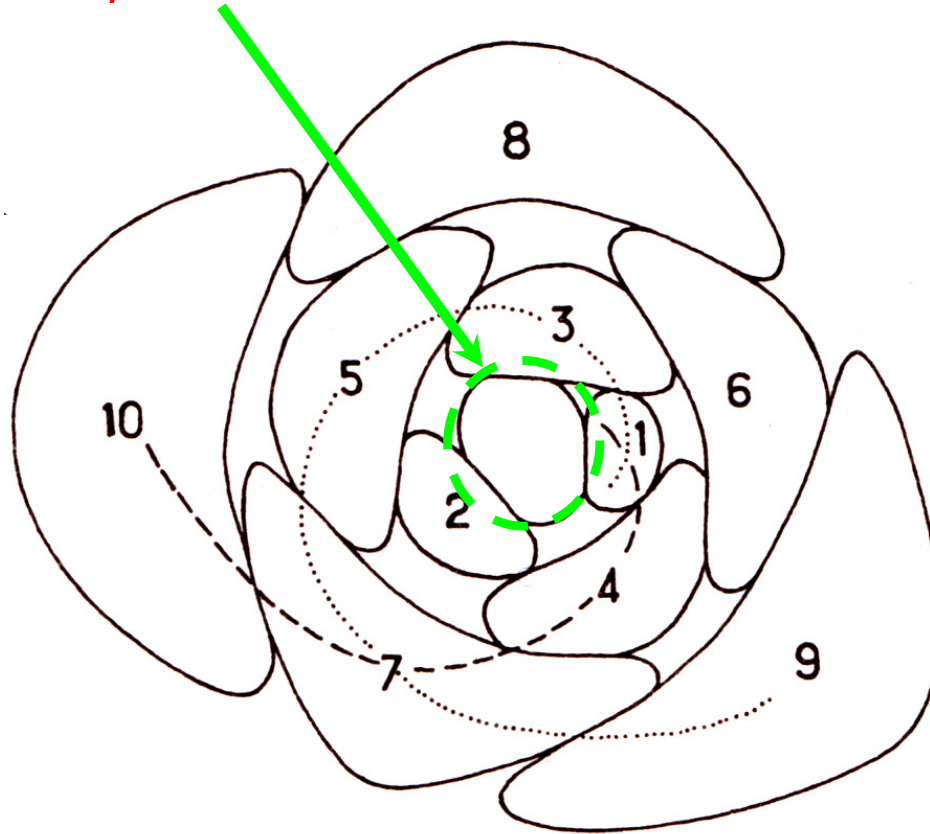


Σπονδυλωτή φυλλοταξία

Ανάλογα με τον τρόπο διάταξης των φύλλων στον αναπτυσσόμενο βλαστό διακρίνονται διάφοροι τύποι φυλλοταξίας:

ε. Η **σπονδυλωτή φυλλοταξία**, στην οποία από κάθε γόνατο του βλαστού αναπτύσσονται περισσότερα από δυο φύλλα που σχηματίζουν πλέον ένα **σπόνδυλο**. Οι σπόνδυλοι μεταξύ τους μπορούν είτε να διατηρούν σταθερή γωνία διάταξης ή να περιστρέφονται

Κορυφαίο μερίστωμα
βλαστού



Μια φυλλοταξία μπορεί σχηματικά να απεικονιστεί με διάγραμμα που παριστάνει έναν **οφθαλμό** με τα **διαδοχικά γόνατα**, δηλαδή τις καταβολές των φύλλων, σε **συγκεντρικούς κύκλους**. Διαγραμματική απεικόνιση εγκάρσιας τομής βλαστοφόρου οφθαλμού. Οι αριθμοί 1 έως 10 αντιστοιχούν στις καταβολές φύλλων **σπειροειδούς φυλλοταξίας** κατά σειρά ηλικίας ξεκινώντας **από τα νεότερα προς τα παλαιότερα φύλλα**.

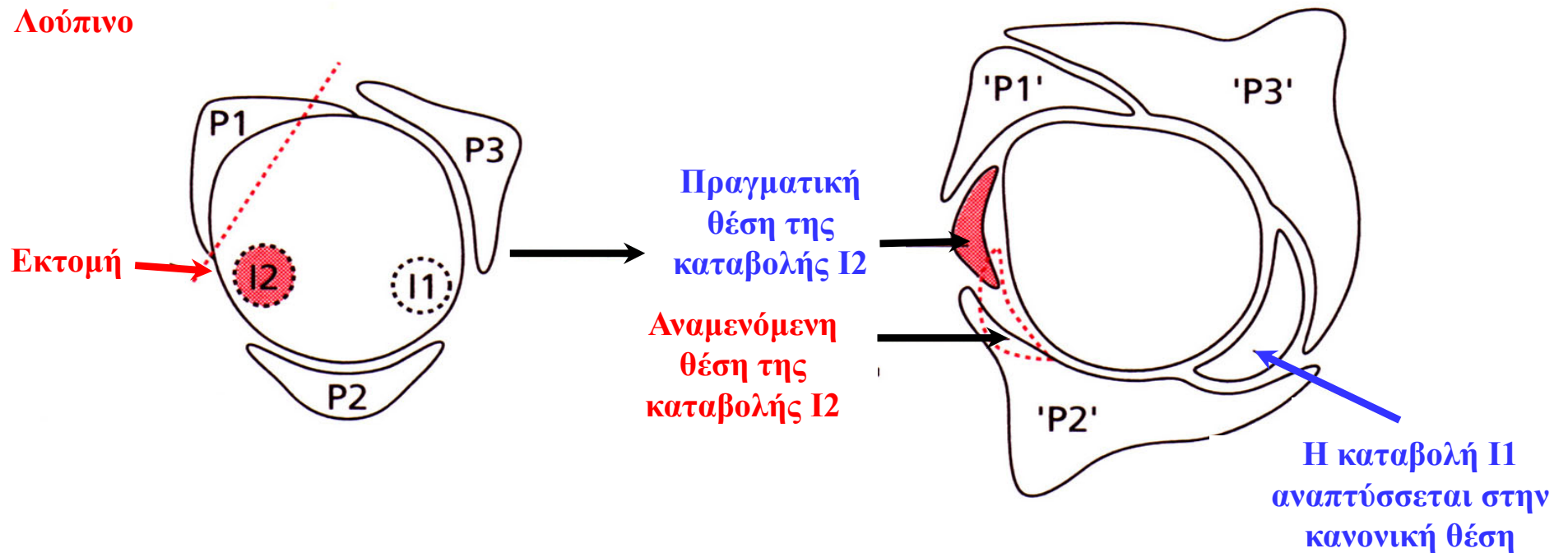
Η κορυφή του οφθαλμού που βρίσκεται στο κέντρο της κάτοψης αντιστοιχεί στο **κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού**.

Προσδιορισμός της φυλλοταξίας με χειρουργικές επεμβάσεις (λούπινο)

Οι καταβολές των φύλλων που **ήδη υπάρχουν** συμβολίζονται κατά σειρά ηλικίας ξεκινώντας από τα νεότερα και καταλήγοντας στα παλαιότερα φύλλα ως P1, P2 και P3

Οι νέες καταβολές φύλλων συμβολίζονται ως **I1 και I2** με το **I1 να αντιστοιχεί στην νέα καταβολή** φύλλου που πρόκειται να εμφανιστεί πρώτη

Λούπινο

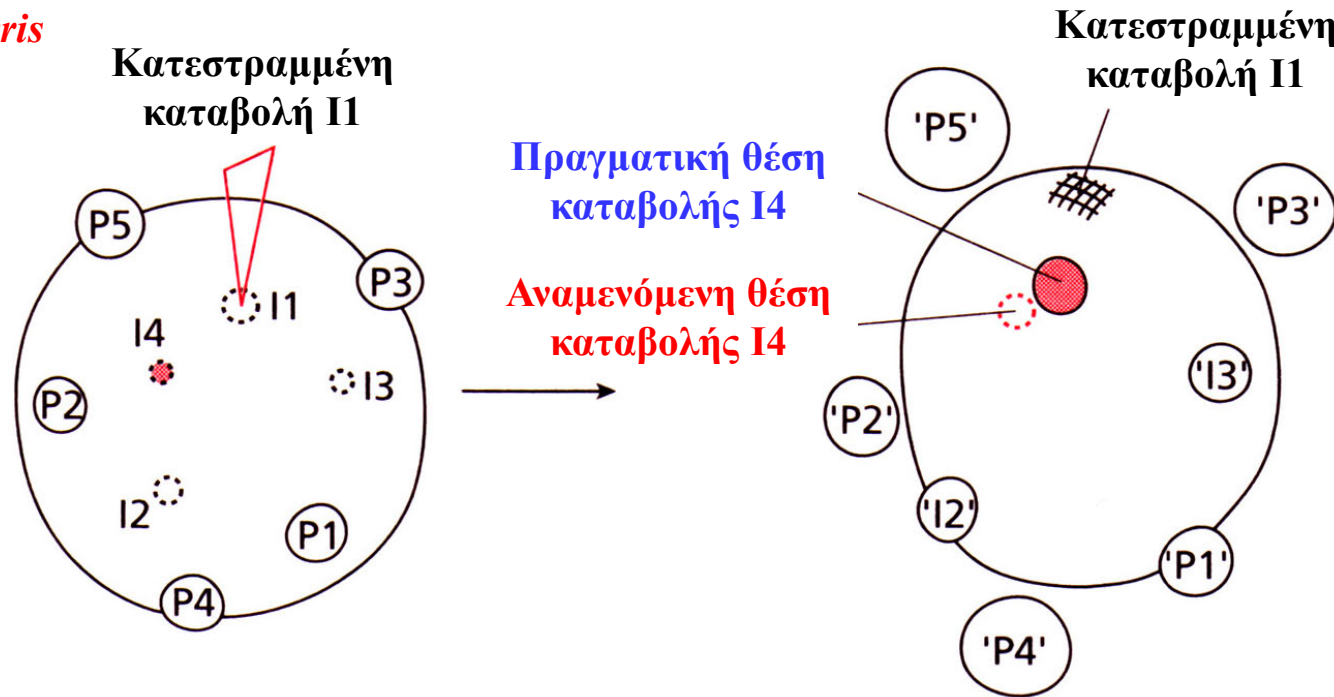


Οι επιδράσεις της εκτομής καταβολής φύλλου που έχει ήδη σχηματιστεί στην θέση έκπτυξης νέας καταβολής φύλλου. Με κόκκινο χρώμα παρουσιάζονται οι καταβολές που επηρεάζονται από τους πειραματικούς χειρισμούς. Η απομάκρυνση της **καταβολής P1** από το κέντρο του κορυφαίου μεριστώματος του βλαστού **στο λούπινο** έχει ως αποτέλεσμα την **αλλαγή της θέσης έκπτυξης της νέας καταβολής I2**. Στις κορυφές που έχουν υποστεί εκτομή η καταβολή I2 αναπτύσσεται πιο κοντά στην καταβολή P1 από ότι συνήθως.

- Στο λούπινο τα πειραματικά δεδομένα αρχικά εξηγήθηκαν με βάση τον χώρο που δημιουργεί η εκτομή μιας ήδη υπάρχουσας καταβολής φύλλου. Έτσι, για το λούπινο, στο οποίο οι καταβολές των φύλλων έχουν σχετικά **μεγάλο μέγεθος** ως προς το κορυφαίο μερίστωμα, διατυπώθηκε αρχικά η θεωρία ότι **οποιαδήποτε νέα καταβολή σχηματίζεται στο κενό χώρο μεταξύ των καταβολών φύλλων που ήδη υπάρχουν**. Με βάση τη θεωρία αυτή, με την χειρουργική επέμβαση περιορίζεται η ανάπτυξη της καταβολής **P1**, η οποία τελικά **καταλαμβάνει μικρότερο χώρο**. Ως συνέπεια **ο ελεύθερος χώρος που δημιουργείται συμπληρώνεται με την αλλαγή θέσης έκπτυξης της καταβολής I2**
- Παρόμοιες όμως χειρουργικές επεμβάσεις στο κορυφαίο μερίστωμα βλαστού **φτέρης** οδήγησαν στην ανάπτυξη μιας **νέας θεωρίας** που εξηγεί τελικά την **φυλλοταξία**. Σε αντίθεση με το λούπινο το μέγεθος των καταβολών φύλλου της φτέρης *Dryopteris dilatata* είναι **μικρό** σε σχέση με το κορυφαίο μερίστωμα

Προσδιορισμός της φυλλοταξίας με χειρουργικές επεμβάσεις (φτέρη)

Dryopteris



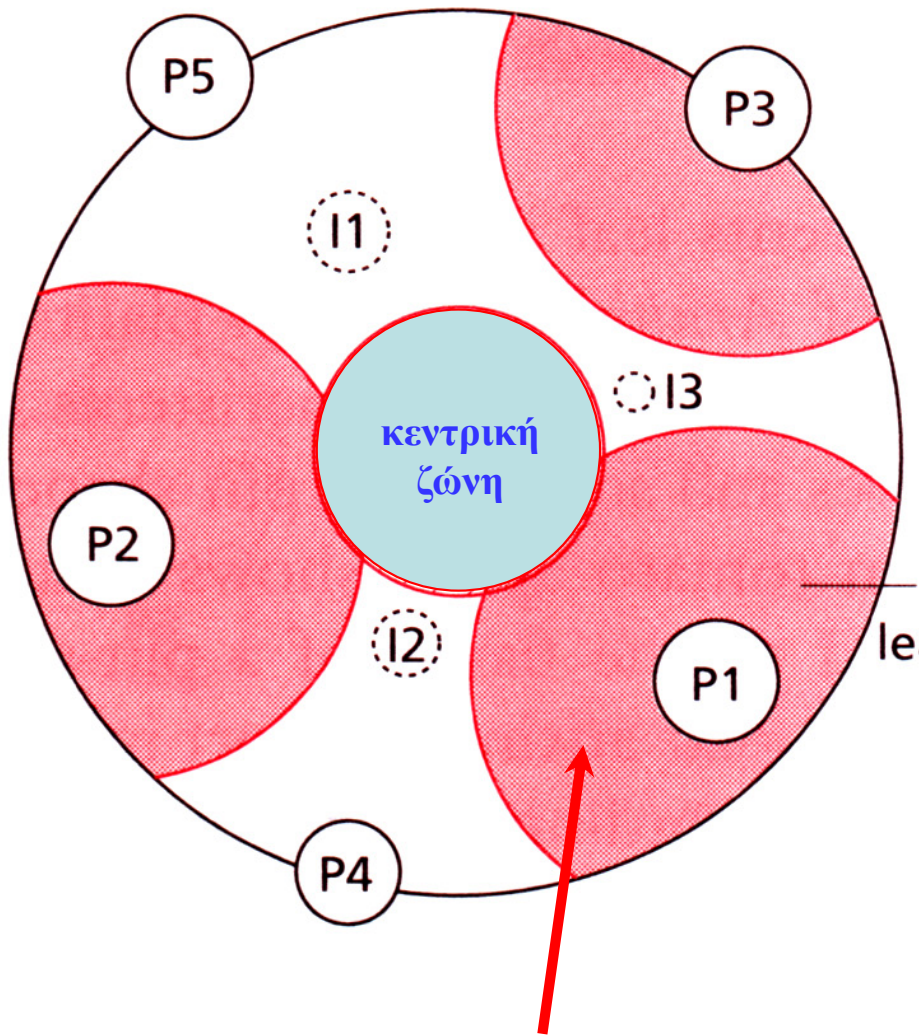
Οι επιδράσεις της καταστροφής καταβολής φύλλου που έχει ήδη σχηματιστεί στην θέση έκπτυξης νέας καταβολής φύλλου. Με κόκκινο χρώμα παρουσιάζονται οι καταβολές που επηρεάζονται από τους πειραματικούς χειρισμούς. Η **καταστροφή** της θέσης έκπτυξης της καταβολής **I1** στο κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού της φτέρης *Dryopteris* προκαλεί **μεταβολή της θέσης έκπτυξης της καταβολής I4**. Στις κορυφές που έχουν υποστεί επέμβαση η καταβολή I4 σχηματίζεται πιο κοντά ως προς την κατεστραμμένη θέση I1 από ότι συνήθως.

Ανάλυση των χειρουργικών επεμβάσεων στην φυλλοταξία

- Τα αποτελέσματα των χειρουργικών επεμβάσεων στο κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού στο **λούπινο** και τη **Dryopteris** μπορούν να ερμηνευτούν μόνο όταν οι καταβολές των φύλλων που έχουν ήδη σχηματιστεί παράγουν κάποιο **ανασταλτικό παράγοντα** που εμποδίζει την έκπτυξη νέου φύλλου στην αμέσως γειτονική περιοχή. Επομένως, η φυλλοταξία καθορίζεται από κάποιο **μηχανισμό παράπλευρης αναστολής** (lateral inhibition)
- Η καταστροφή ή η απομάκρυνση μια **ήδη σχηματισμένης** φυλλικής καταβολής **περιορίζει την ανασταλτική επίδραση** που η συγκεκριμένη καταβολή ασκεί στα γειτονικά τμήματα του μεριστώματος, με αποτέλεσμα η επόμενη σε ηλικία καταβολή φύλλου να σχηματιστεί σε θέση πολύ κοντινή ως προς το σημείο της χειρουργικής επέμβασης
- Παρόμοιο ανασταλτικό πεδίο είναι επίσης πιθανόν να εμποδίζει την έκπτυξη φύλλου **στην κεντρική ζώνη** του κορυφαίου μεριστώματος του βλαστού. Καθώς όμως το κορυφαίο μερίστωμα αναπτύσσεται, οι φυλλικές καταβολές που ήδη υπάρχουν απομακρύνονται μεταξύ τους. Εξαιτίας της ανάπτυξης μιας σχετικής απόστασης, **δεν ασκείτε πλέον ανασταλτική δράση** από τις φυλλικές καταβολές που έχουν ήδη σε ορισμένα τμήματα της περιφερειακής ζώνης σχηματιστεί, έτσι ακριβώς σε αυτές τις θέσεις σχηματίζονται οι νέες καταβολές φύλλων.

Η θεωρία πεδίου ερμηνεύει την φυλλοταξία

Η **θεωρία πεδίου** ερμηνεύει την φυλλοταξία στο λούπινο και στη φτέρη *Dryopteris*. Σύμφωνα με την θεωρία πεδίου **η κεντρική ζώνη του κορυφαίου μεριστώματος του βλαστού και οι καταβολές φύλλων που ήδη υπάρχουν** παράγουν αναστολές έκπτυξης νέων φύλλων, σχηματίζοντας **ανασταλτικά πεδία** στο κέντρο του μεριστώματος και γύρω από κάθε υπάρχουσα φυλλική καταβολή. **Οι νέες καταβολές φύλλων** αναπτύσσονται **στις κενές περιοχές που σχηματίζονται μεταξύ των ανασταλτικών πεδίων**. Με κόκκινο χρώμα παρουσιάζονται τα υποθετικά ανασταλτικά πεδία που προκύπτουν από τις φυλλικές καταβολές που ήδη υπάρχουν γύρω από την κεντρική ζώνη στο κορυφαίο μερίστωμα του *Dryopteris*. Όπου I1, I2 και I3 οι θέσεις έκπτυξης των νέων φυλλικών καταβολών.

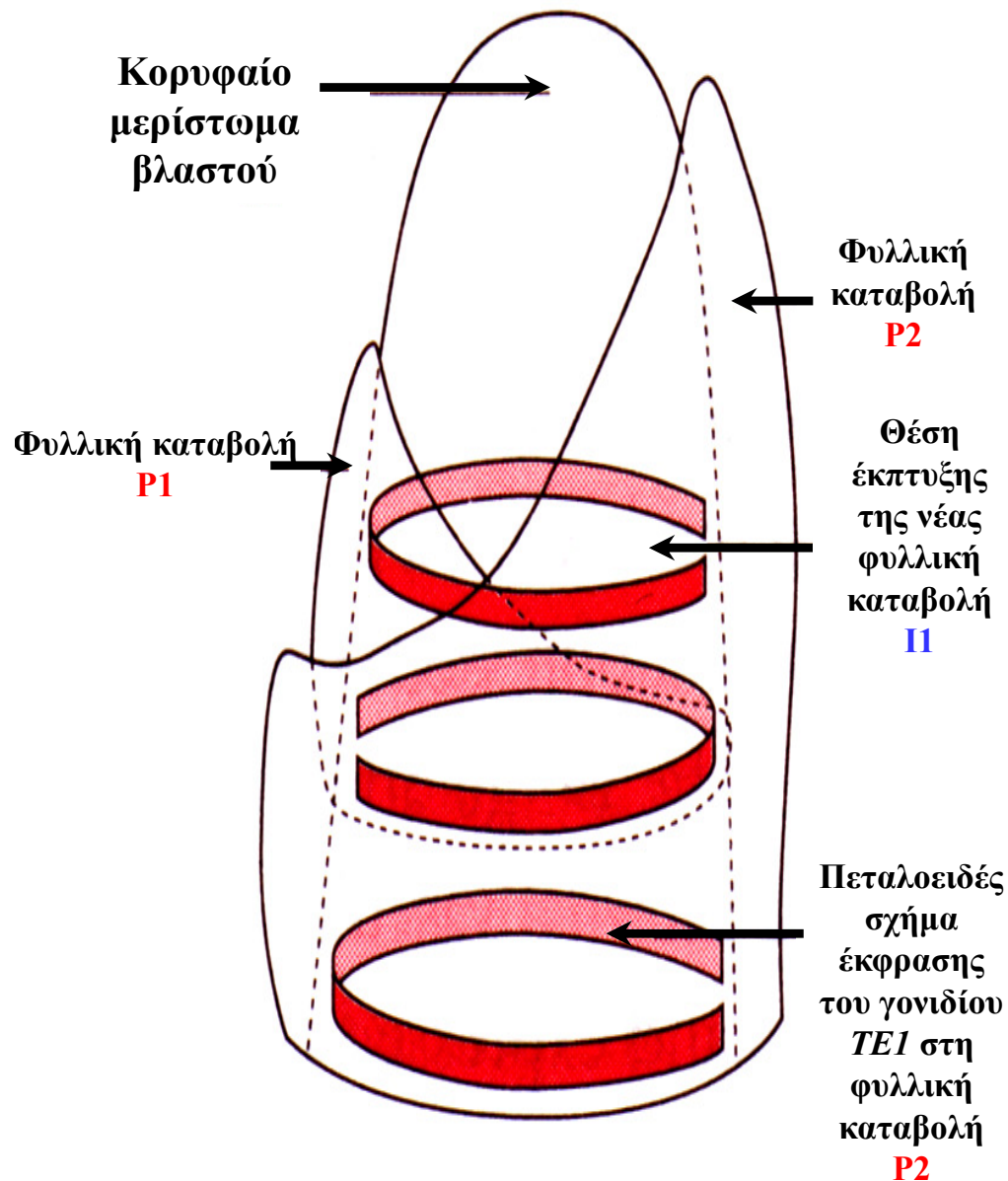


**Ανασταλτικό πεδίο
φυλλικής καταβολής P1**

Διάφοροι παράμετροι προσδίδουν στην θεωρία πεδίου την αναγκαία **ελαστικότητα** προκειμένου κάθε φυτικό είδος να σχηματίσει **την δική του φυλλοταξία** όπως:

- η ισχύς της ανασταλτικής επίδρασης
- ο ρυθμός διάχυσης του ανασταλτικού παράγοντα
- η οριακή συγκέντρωση του αναστολέα που παρεμποδίζει την έκπτυξη νέας φυλλικής καταβολής
- το μέγεθος και ο ρυθμός αύξησης του κορυφαίου μεριστώματος του βλαστού

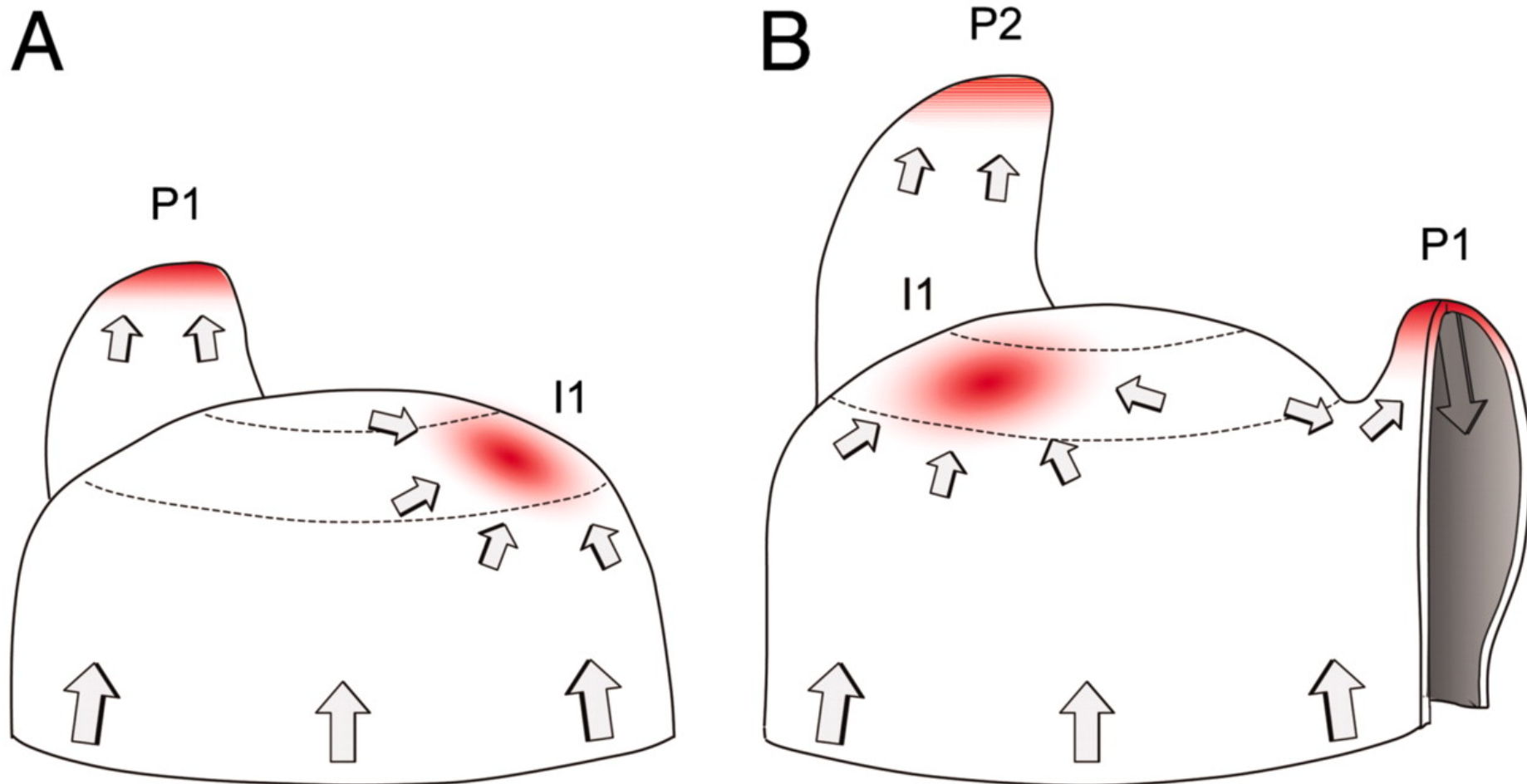
Το πρότυπο έκφρασης του γονιδίου *TE1* υποστηρίζει την θεωρία πεδίου



Σε γενικές γραμμές η θεωρία πεδίου **είναι αποδεκτή** χωρίς όμως να έχει **πειραματικά απόλυτα τεκμηριωθεί**, εντούτοις υπάρχουν γενετικές αναλύσεις που την υποστηρίζουν. Πιο συγκεκριμένα, φυτά καλαμποκιού της μετάλλαξης *terminal ear1 (te1)*, μεταξύ των άλλων φαινοτυπικών ανωμαλιών παρουσιάζουν **απόκλιση της κατ' εναλλαγής φυλλοταξίας** που χαρακτηρίζει τα φυτά αγρίου τύπου. Το πρότυπο έκφρασης του γονιδίου *TE1* εντοπίζεται **σε δακτυλίους πεταλοειδούς σχήματος** που βρίσκονται σε διαδοχικά επίπεδα στο κορυφαίο μερίστωμα βλαστού καλαμποκιού (**κόκκινο χρώμα**). Κάθε φυλλική καταβολή που έχει ήδη σχηματιστεί P1, P2 βρίσκεται **στην ανοικτή πλευρά του πεταλοειδούς δακτυλίου έκφρασης** του γονιδίου *TE1*. Η **νέα φυλλική καταβολή I1** θα σχηματιστεί στην ανοικτή πλευρά του δακτυλίου έκφρασης που βρίσκεται πιο κοντά στην κορυφή του μεριστώματος του βλαστού. Συνεπώς **η έκφραση του γονιδίου *TE1* ορίζει το πεδίο όπου ο αναστολέας έκπτυξης νέας φυλλικής καταβολής είναι ενεργός**. Το γονίδιο *TE1* κωδικοποιεί για πιθανή **πρωτεΐνη σύνδεσης με RNA**, της οποίας όμως η ακριβής βιοχημική λειτουργία είναι μέχρι στιγμής **άγνωστη**.

Conceptual model of the regulation of phyllotaxis by polar auxin fluxes in the shoot meristem.

<https://www.pnas.org/content/103/5/1301.long#sec-5>



A plausible model of phyllotaxis

Richard S. Smith^{*†}, Soazig Guyomarc'h^{†‡}, Therese Mandel[†], Didier Reinhardt^{†§}, Cris Kuhlemeier[†], and Przemysław Prusinkiewicz^{*¶}

^{*}Department of Computer Science, University of Calgary, 2500 University Drive NW, Calgary, AB, Canada T2N 1N4; and [†]Institute of Plant Sciences, University of Berne, CH-3013 Berne, Switzerland

Communicated by Enrico Sandro Coen, John Innes Centre, Norwich, United Kingdom, December 6, 2005 (received for review October 22, 2005)

Δίστοιχη φυλλοταξία
Movie 1_ Distichous phyllotaxis simulation



Σπειροειδή φυλλοταξία & Ακολουθία Fibonacci
Movie 4_Fibonacci spiral phyllotaxis simulation



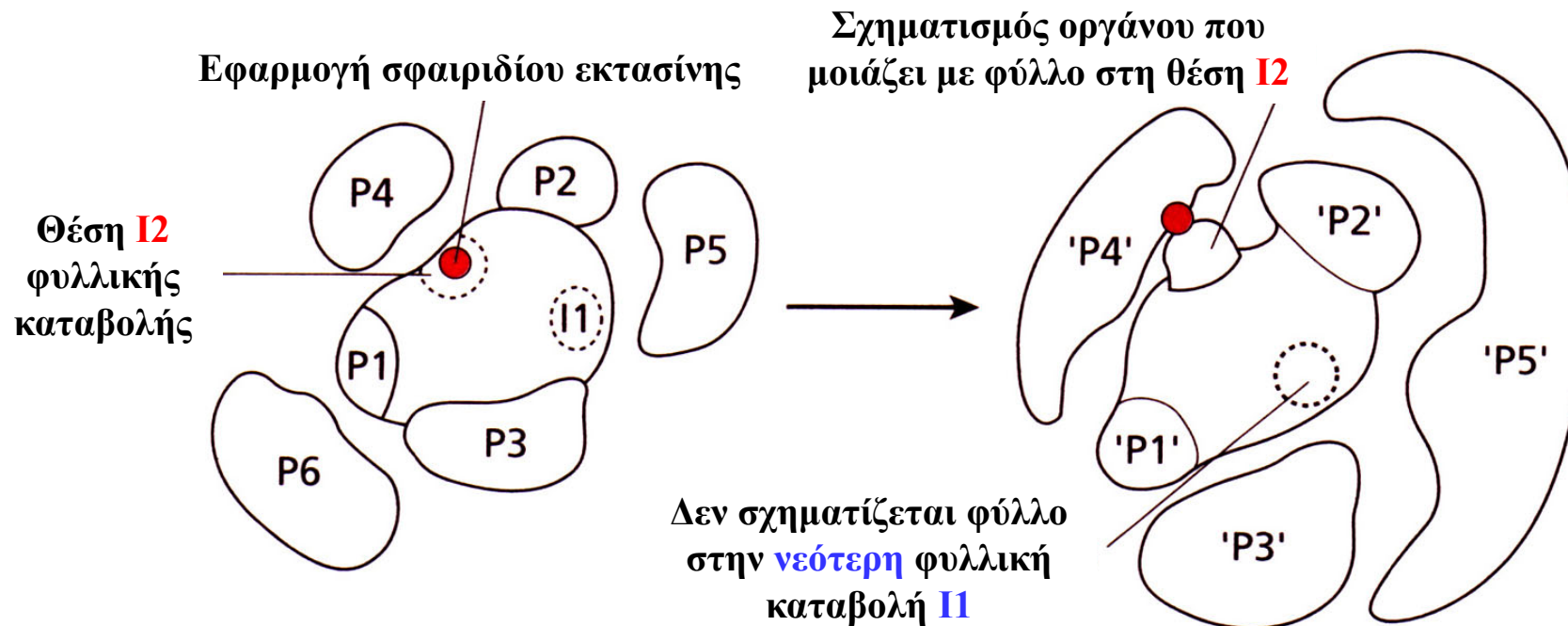
Το παράδοξο της αυξίνης στην φυλλοταξία

Ο φαινότυπος του μεταλλάγματος *pin1* στο φυτό *Arabidopsis* είναι χαρακτηριστικός. Το **γονίδιο PIN1 κωδικοποιεί** για πιθανό **μεταφορέα εκροής αυξίνης** που φαίνεται ότι αποτελεί βασικό συστατικό του ενδογενούς μηχανισμού διακίνησης αυξίνης. Στην **μετάλλαξη *pin1*** το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού διατηρεί την μεριστωματική του ικανότητα, οπότε τα κύτταρα διαιρούνται, αλλά **δεν σχηματίζονται φύλλα**. Κλίμακα: 2 cm. [*Ένθετο τμήμα*] Η **εξωγενής εφαρμογή αυξίνης (κόκκινο χρώμα)** στο κορυφαίο μερίστωμα βλαστού φυτών της μετάλλαξης *pin1* **προκαλεί την ανάπτυξη καταβολής φύλλου**. Κλίμακα: 200 μm.

Υπάρχει **συσχέτιση** μεταξύ του σχηματισμού **νέων φύλλων** και την επίδραση της **αυξίνης**, αλλά δεν είναι ακόμη κατανοητός ο μηχανισμός με τον οποίο η αυξίνη καθορίζει την φυλλοταξία. **Από την μια η θεωρία πεδίου** υποστηρίζει ότι οι καταβολές φύλλων συνθέτουν κάποιο **παράγοντα που αναστέλλει την έκπτυξη νέων φύλλων**. Ενώ, **από την άλλη** οι καταβολές φύλλων αποτελούν **κύριες θέσεις βιοσύνθεσης αυξίνης** στο φυτό, η οποία όπως αναφέρθηκε προηγούμενα **διεγείρει τον σχηματισμό νέων φύλλων**. Το παράδοξο της αυξίνης στη φυλλοταξία παραμένει αδιευκρίνιστο



Κορυφαίο μερίστωμα βλαστού ντομάτας



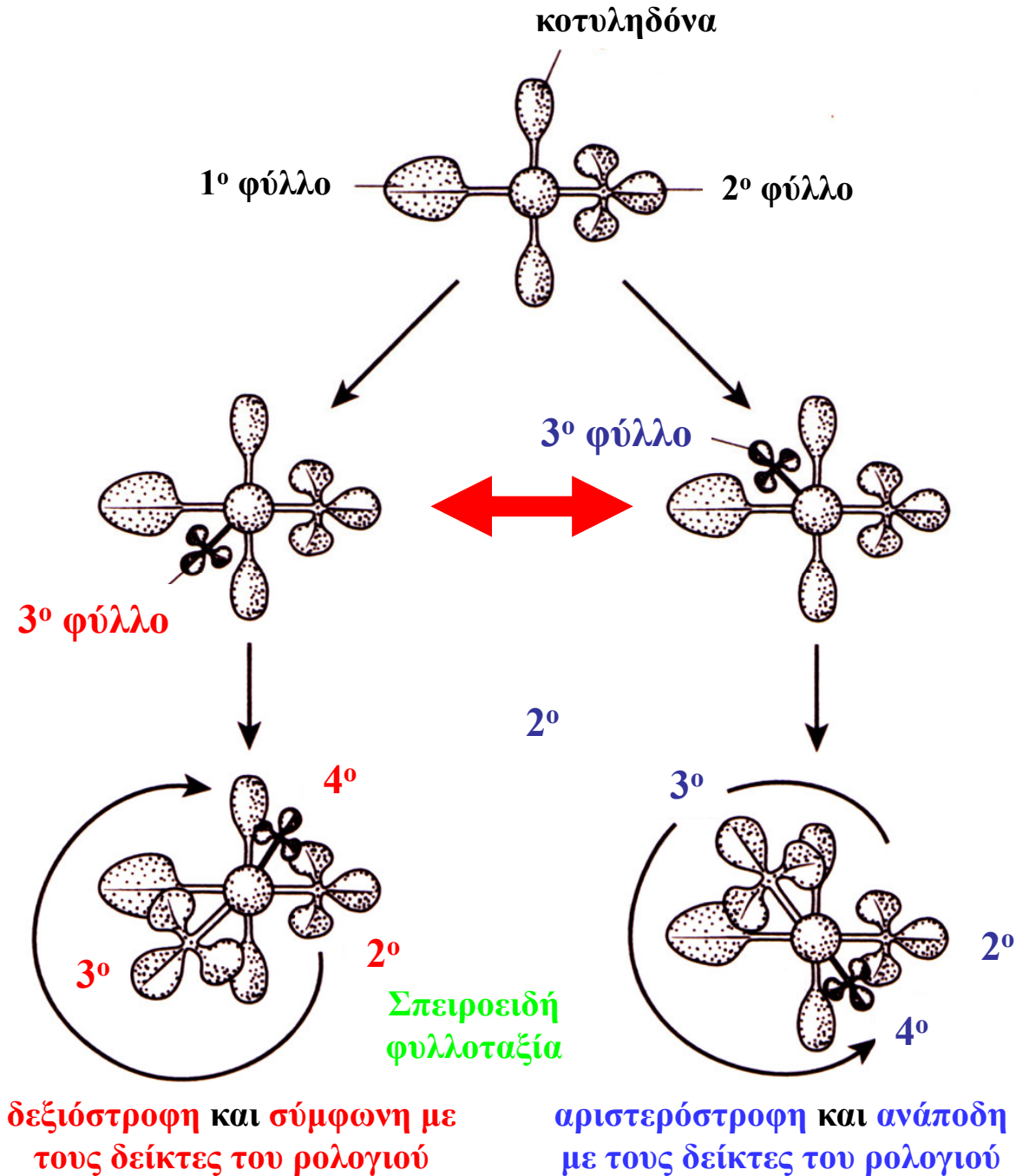
Οι **εκτασίνες** (expansins) είναι εξωκυτταρικές πρωτεΐνες, οι οποίες συμβάλλουν στην **αύξηση του κυτταρικού τοιχώματος**. Οι εκτασίνες κωδικοποιούνται από οικογένεια γονιδίων, της οποίας τα μέλη παρουσιάζουν διαφορετικό πρότυπο έκφρασης

Αποτέλεσμα της **εξωγενούς εφαρμογής εκτασίνης** στο κορυφαίο μερίστωμα ντομάτας: Η εκτασίνη **αυξάνει την τάση επέκτασης του κυτταρικού τοιχώματος**. Η τοποθέτηση σφαιριδίου με εκτασίνη (κόκκινο χρώμα) στην θέση I2 του κορυφαίου μεριστώματος βλαστού ντομάτας προκαλεί τον **σχηματισμό στην θέση αυτή οργάνου που μοιάζει με φύλλο** ενώ **παράλληλα αναστέλλει την έκπτυξη φύλλου στην θέση I1**. Συνεπώς ο **σχηματισμός των φύλλων επιταχύνεται αλλάζοντας φυσικά χαρακτηριστικά του κορυφαίου μεριστώματος του βλαστού**, όπως για παράδειγμα τα χαρακτηριστικά του κυτταρικού τοιχώματος

Κάθε πότε σχηματίζεται το φύλλο? - Χρονικός προσδιορισμός σχηματισμού φύλλου

- Οι χειρουργικές επεμβάσεις στο κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού αποκάλυψαν την **ύπαρξη ενός χρονικού παραθύρου** εντός του οποίου η θέση της επόμενης φυλλικής καταβολής παραμένει απροσδιόριστη. Φαίνεται ότι επικρατεί μια χρονική ελαστικότητα όσον αφορά τη θέση έκπτυξης του νέου φύλλου
- Η χρονική περίοδο μεταξύ της έκπτυξης δυο διαδοχικών φυλλικών καταβολών ονομάζεται **πλαστοχρόνος** (plastochron)
- Χειρουργικές επεμβάσεις στο κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού προκαλούν **αλλαγή της θέσης έκπτυξης της καταβολής I1, μόνο όταν** πραγματοποιηθούν **έπειτα από την συμπλήρωση του μισού της χρονικής διάρκειας που ορίζει ο πλαστοχρόνος**. Στην περίπτωση που οι χειρουργικές επεμβάσεις πραγματοποιηθούν πριν συμπληρωθεί το μισό της χρονικής διάρκειας που ορίζει ο πλαστοχρόνος, τότε δεν μεταβάλλεται η θέση έκπτυξης της νέας φυλλικής καταβολής I1. Επομένως, το χρονικό παράθυρο στο οποίο η θέση έκπτυξης της επόμενης φυλλικής καταβολής παραμένει απροσδιόριστη αντιστοιχεί στο μισό του πλαστοχρόνου

Διαμόρφωση φυλλοταξίας – Το παράδειγμα του τριφυλλιού (*Trifolium spp.*)



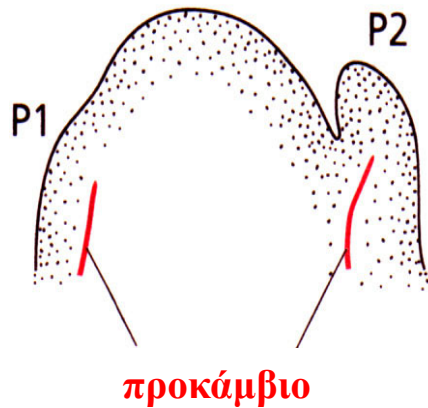
- Το πρώτο και το δεύτερο πραγματικό φύλλο **σχηματίζονται κάθετα με τις κοτυληδόνες** στο βλαστό του τριφυλλιού
- Η **σπειροειδής φυλλοταξία ξεκινά με τον σχηματισμό του τρίτου φύλλου**, η θέση του οποίου καθορίζει εάν η σπειροειδής διάταξη των φύλλων στον αναπτυσσόμενο βλαστό θα είναι **δεξιόστροφη και σύμφωνη με τους δείκτες του ρολογιού** ή **αριστερόστροφη δηλαδή ανάποδη με τους δείκτες του ρολογιού**
- Η επιλογή της μιας ή της άλλης **θέσης έκπτυξης του τρίτου φύλλου** απαιτεί μια διαδικασία **διακοπής της γεωμετρικής συμμετρίας που ήδη υπάρχει από την έκπτυξη των κοτυληδόνων**, του πρώτου και του δεύτερου φύλλου. Η ταυτότητα μιας τέτοιας διαδικασίας παραμένει άγνωστη εάν και υπάρχουν ενδείξεις για την πιθανή **δράση μηχανισμού Turing**

Παράδειγμα IV

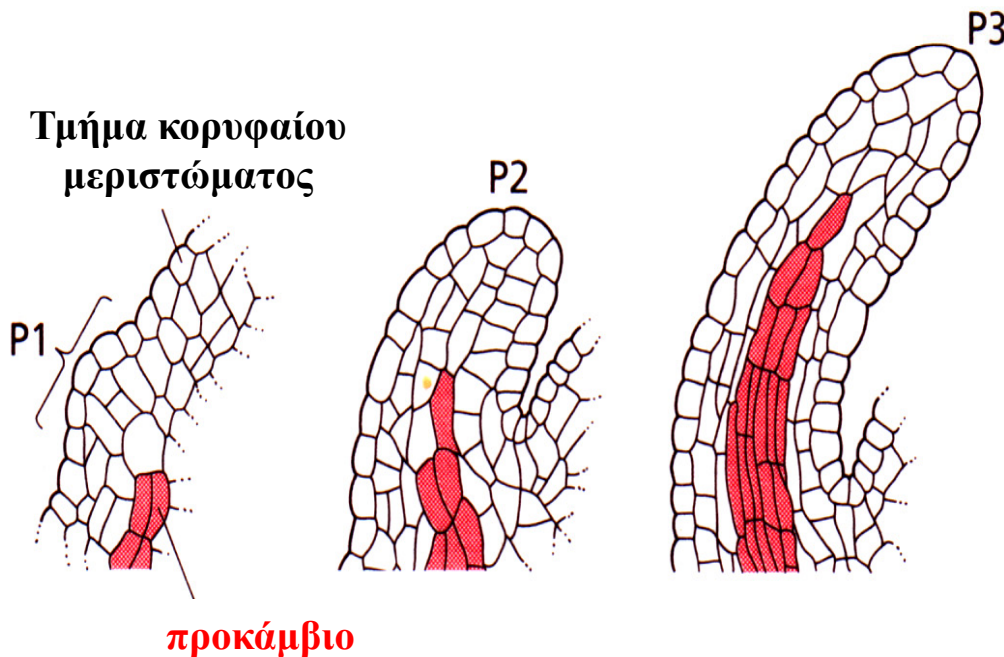
**Συντονισμένη ανάπτυξη φύλλου και
αγγειακού συστήματος**

- Το φύλλο θα πρέπει να αναπτύσσεται σε αρμονία με τον σχηματισμό αγγειακού συστήματος, ώστε να διασφαλίζεται η σύνδεση και επικοινωνία του οργάνου με το υπόλοιπο φυτικό σώμα
- Η διαφοροποίηση των αγγειακών συνδέσμων φαίνεται ότι προκαλείται από την δράση επαγωγικού σήματος προερχόμενου από τις καταβολές φύλλων
- Τα νεαρά φύλλα είναι σημαντικές πηγές βιοσύνθεσης αυξίνης, η οποία είναι γνωστό ότι διεγείρει την διαφοροποίηση και ανάπτυξη των αγγείων
- Συνεπώς, θεωρείτε εύλογη η υπόθεση ότι η αυξίνη, η οποία συντίθεται στις καταβολές των φύλλων, είναι υπεύθυνη για την έναρξη της διαφοροποίησης των αγγειακών συνδέσμων στο βλαστό

Σχηματισμός αγγειακού συνδέσμου μεταξύ αναπτυσσόμενου φύλλου & βλαστού



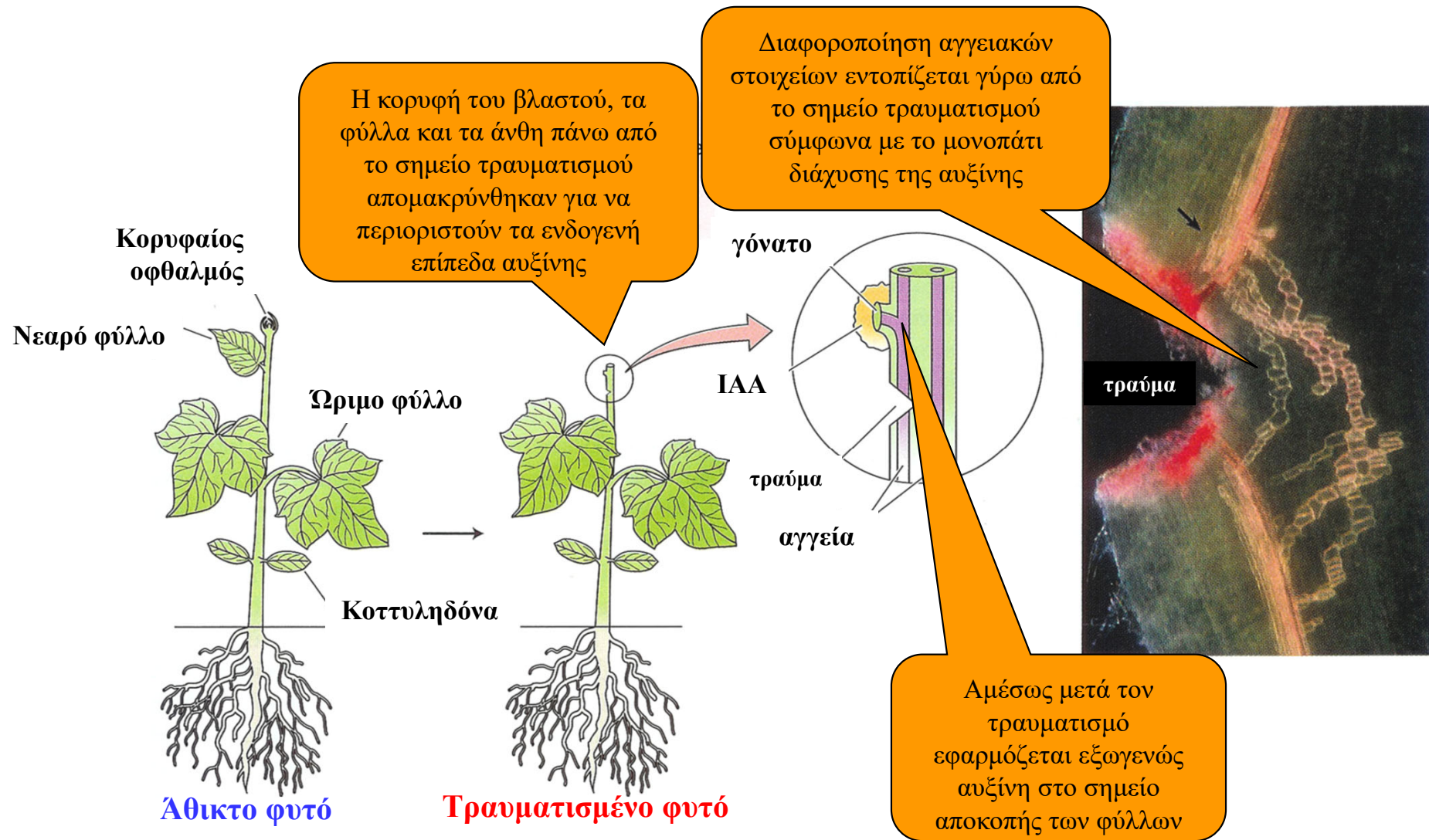
Κύτταρα του **προκαμβίου** σε γραμμές
στον βλαστό λιναριού



- Στο **λινάρι** *Linum perenne* **τα κύτταρα του προκαμβίου** –μεριστωματικός ιστός για την γένεση αγγειακού συστήματος- στη κορυφή του βλαστού **οργανώνονται γραμμικά** (κόκκινο χρώμα) **για να συνδεθούν με τις δυο νέες φυλλικές καταβολές P1 και P2**

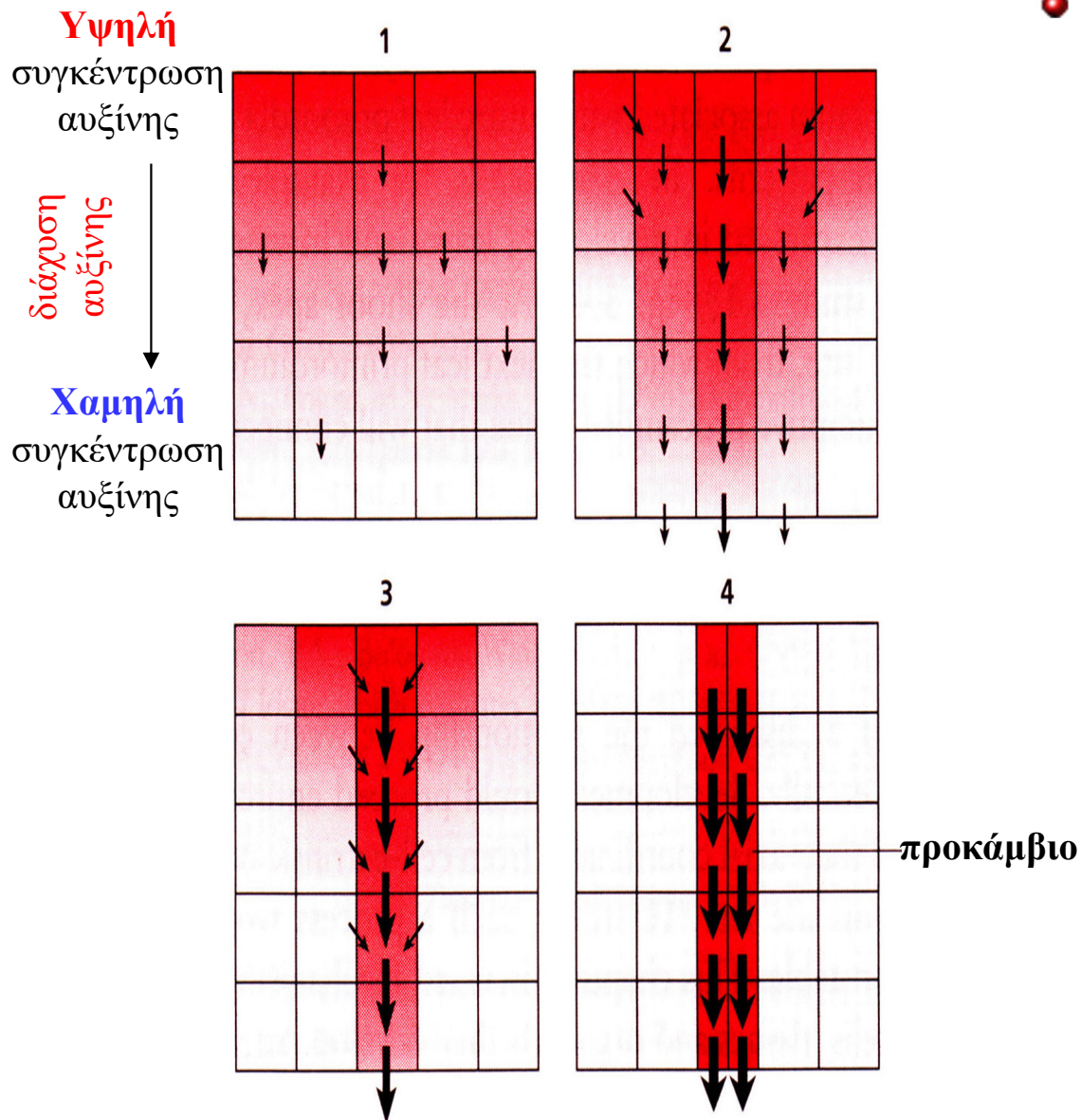
- Οι φυλλικές καταβολές κατά σειρά ηλικίας: **P1(νεότερη) < P2 < P3(παλαιότερη)**
- Το **προκάμβιο** σταδιακά επεκτείνεται στην καταβολή του αναπτυσσόμενου φύλλου για να δημιουργηθεί στην συνέχεια ο αγγειακός σύνδεσμος

Η αυξίνη επάγει τον σχηματισμό και την αναγέννηση του αγγειακού συστήματος



Συμπέρασμα: Όταν **απομακρυνθούν τα φύλλα πάνω από το σημείο τραυματισμού** τότε **αναστέλλεται η περαιτέρω διαφοροποίηση των κυττάρων του προκαμβίου** για την αναγέννηση του αγγειακού συστήματος. Η **αυξίνη** όμως **έστω και όταν τα φύλλα απομακρυνθούν προκαλεί αγγειακή αναγέννηση** στο σημείο τραυματισμού σε βλαστούς φυτών αγγουριάς *Cucumis sativus*

Σχηματισμός αγγειακού συνδέσμου μεταξύ αναπτυσσόμενου φύλλου & βλαστού



● Η **υπόθεση καναλοποίησης** εξηγεί την ανάπτυξη του αγγειακού συστήματος στα φύλλα με βάση την ροή της αυξίνης. Η διαβάθμιση της αυξίνης παριστάνεται με κόκκινο χρώμα, ενώ τα βέλη παρουσιάζουν την πολική μεταφορά αυξίνης

1 Τα κύτταρα που βρίσκονται **στο πεδίο διαβάθμισης** της συγκέντρωσης αυξίνης σχηματίζουν σταδιακά **δίκτυο διακίνησης** της ορμόνης σύμφωνα **με την φορά του προτύπου διάχυσης**

2 και 3 Εξαιτίας ενός **θετικά ρυθμιζόμενου ανάστροφου μηχανισμού** τα πολικά κύτταρα που διακινούν την αυξίνη σχηματίζουν βαθμιαία **ένα στενό κανάλι**

4 Το **επίπεδο της αυξίνης** στο κανάλι **υπερβαίνει** το όριο που σηματοδοτεί την **διαφοροποίηση των πολικών κυττάρων σε προκαμβιο**

**Ευχαριστώ
για το ενδιαφέρον σας**

