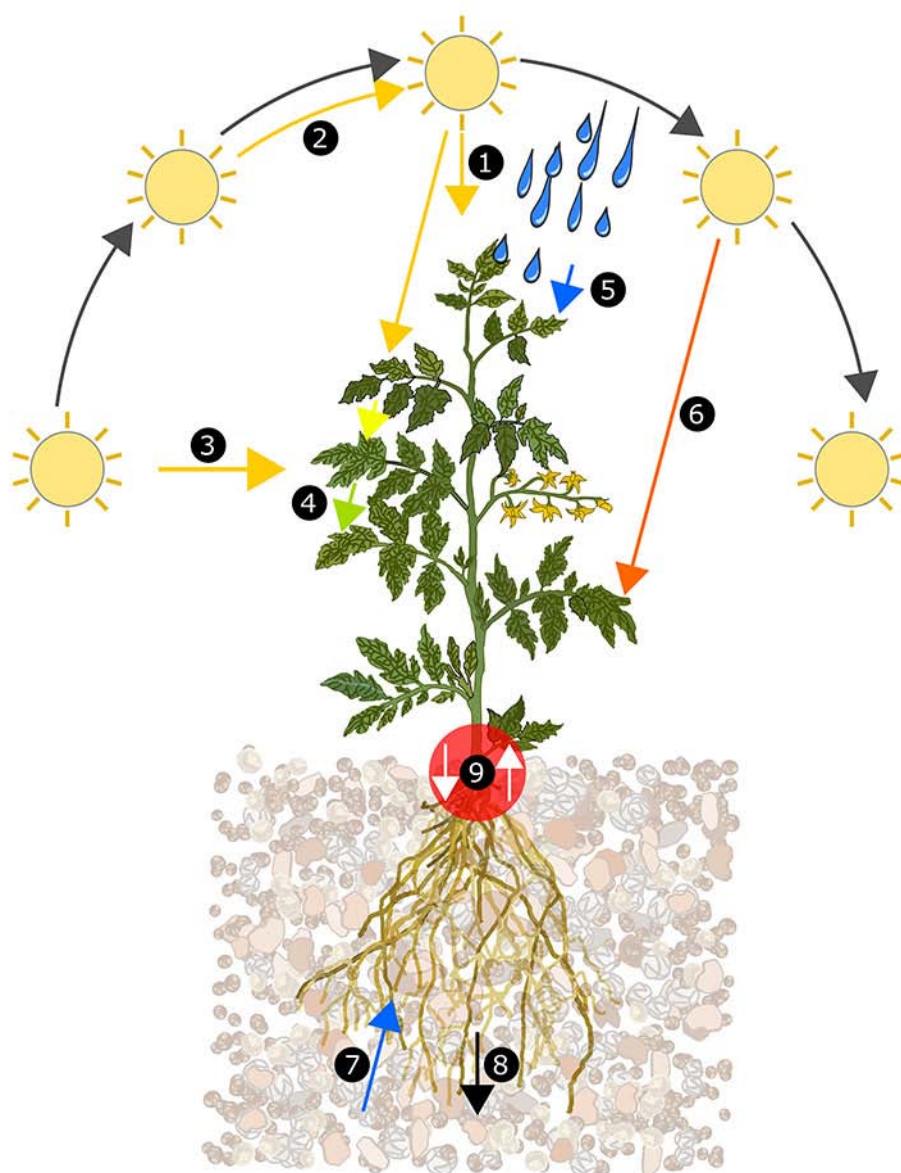


ΚΕΦΑΛΑΙΟ 8

Εξωτερικός συντονισμός: Η αντίληψη των ερεθισμάτων και ο συντονισμός των λειτουργιών με τις συνθήκες που επικρατούν στο εξωτερικό αβιοτικό περιβάλλον

8.1. Η αντίληψη των ερεθισμάτων από το εξωτερικό αβιοτικό περιβάλλον και οι αντιδράσεις των φυτών

Οι φυτικοί οργανισμοί αναπτύσσονται σε ένα περιβάλλον στο οποίο οι συνθήκες μεταβάλλονται συνεχώς (εικόνα 8.1). Με εξαίρεση το υδατικό περιβάλλον των ωκεανών όπου οι συνθήκες παραμένουν σχετικά σταθερές, στο περιβάλλον της χέρσου επικρατεί ένα μωσαϊκό συνθηκών οι οποίες μεταβάλλονται συνεχώς στο χώρο και στο χρόνο, βραχυπρόθεσμα (μέσα σε λίγα λεπτά, ώρες ή μέρες) ή μακροπρόθεσμα (μέσα σε μήνες ή χρόνια). Η ικανότητα ταχείας αντίληψης των αλλαγών αυτών αποτελεί προσαρμοστικό πλεονέκτημα, διότι τα φυτά έχουν τη δυνατότητα πλέον όχι μόνο να εγκλιματιστούν στις νέες συνθήκες, αλλά και σε ορισμένες περιπτώσεις να προβλέψουν τις επικείμενες αλλαγές στο περιβάλλον.



Εικόνα 8.1. Σύνοψη των κυριότερων ερεθισμάτων που δέχονται τα φυτά κατά τη διάρκεια του βιολογικού τους κύκλου. Σε παρένθεση αναφέρεται η λειτουργία των φυτών που σχετίζεται με το συγκεκριμένο ερέθισμα **1.** Φωτεινή ακτινοβολία: ένταση (φωτομορφγένεση). **2.** Φωτεινή ακτινοβολία: διάρκεια (φωτοπεριοδισμός). **3.** Φωτεινή ακτινοβολία: κατεύθυνση ακτίνων (φωτοτροπισμός). **4.** Φωτεινή ακτινοβολία: ποιότητα (φωτομορφγένεση). **5.** Μηχανικά ερεθίσματα: Ανεμος, βροχή,

τραυματισμοί κ.ά. 6. Θερμοκρασία 7. Σχετική υγρασία εδάφους (υδροτροπισμός). 8. Βαρύτητα (βαρυτροπισμός). 9. Το σύστημα ενδοεπικοινωνίας: Μεταφορά φυτορμονών ή άλλων σηματοδοτικών μορίων.

Η φυσιολογική διαδικασία που έχει ως τελικό αποτέλεσμα την αντιμετώπιση των μεταβολών στις συνθήκες του εξωτερικού περιβάλλοντος ακολουθεί συνήθως μια ορισμένη σειρά γεγονότων που περιλαμβάνει τρία στάδια (εικόνα 8.2). Στο στάδιο της **αντίληψης** τα φυτά αντιλαμβάνονται συγκεκριμένα εξωτερικά ερεθίσματα (π.χ. ακραίες τιμές θερμοκρασίας, παρουσία παθογόνων, αλλαγές στην ένταση ή/και στην ποιότητα της ακτινοβολίας, κ.ά.) μέσω **δεκτών** (συνήθως πρωτεΐνες που εντοπίζονται σε μεμβράνες). Η αντίληψη του κατάλληλου ερεθίσματος προκαλεί μεταβολές στις ιδιότητες του δέκτη. Στο δεύτερο στάδιο, το στάδιο της **διαβίβασης σήματος**, οι μεταβολές στις ιδιότητες του δέκτη σηματοδοτούν μια ακολουθία διαδικασιών που έχουν ως αποτέλεσμα να μεταβιβάζεται ένα εσωτερικό σήμα (μήνυμα) προς τα σημεία εκείνα στα οποία τελικώς θα εκδηλωθεί η κατάλληλη αντίδραση. Η διαβίβαση του σήματος μπορεί να συμβεί μεταξύ διαφορετικών κυττάρων ή μεταξύ διαφορετικών περιοχών του ίδιου κυττάρου και περιλαμβάνει και φαινόμενα ενίσχυσης σήματος (βλ. 7.2). Στη διαβίβαση σήματος παίζουν σημαντικό ρόλο οι φυτορμόνες, αλλά και άλλα μόρια ή κυτταρικά συστήματα, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνονται μεταβολές στο pH και στη συγκέντρωση ιόντων Ca^{2+} , ρυθμιστικές πρωτεΐνες όπως οι μιτωτικές κινάσες κ.ά. Το τελικό αποτέλεσμα του σταδίου αυτού αφορά είτε σε μεταβολικές τροποποιήσεις (τροποποίηση της δραστηριότητας υπάρχοντων ενζυμικών μορίων, αλλαγές στις ιδιότητες των μεμβρανών κ.ά.) είτε σε μεταβολές στην έκφραση γονιδίων που έχουν ως αποτέλεσμα τη σύνθεση νέων και/ή την καταστροφή ορισμένων πρωτεϊνών (εικόνα 8.2). Στο τρίτο στάδιο, το στάδιο της **απάντησης**, γίνεται τελικώς ορατή η αντίδραση των κυττάρων στο αρχικό ερέθισμα. Το είδος της απάντησης εξαρτάται από το είδος του αρχικού ερεθίσματος, ενώ το μέγεθός της από το μέγεθος της δόσης (του συνδυασμού της έντασης του ερεθίσματος και του χρόνου επίδρασής του).

Στάδιο αντίληψης ερεθίσματος: Το στάδιο κατά το οποίο τα φυτά αντιλαμβάνονται συγκεκριμένα εξωτερικά ερεθίσματα μέσω εξειδικευμένων δεκτών. Η αντίληψη του κατάλληλου ερεθίσματος προκαλεί μεταβολές στις ιδιότητες του δέκτη.

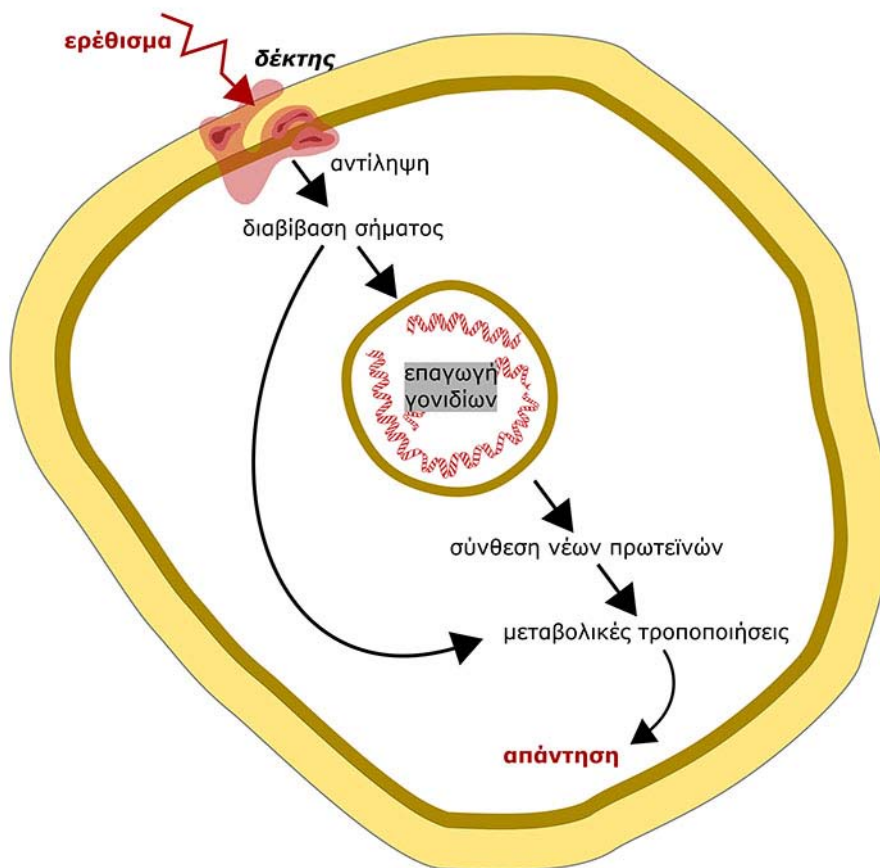
Στάδιο διαβίβασης σήματος (συν μεταγωγή σήματος): Το στάδιο κατά το οποίο οι μεταβολές στις ιδιότητες του δέκτη σηματοδοτούν μια ακολουθία διαδικασιών που έχουν ως αποτέλεσμα να μεταβιβάζεται ένα εσωτερικό σήμα από τον δέκτη προς τα σημεία εκείνα στα οποία τελικώς θα εκδηλωθεί η κατάλληλη αντίδραση.

Στάδιο απάντησης: Το στάδιο κατά το οποίο η αντίδραση των κυττάρων στο αρχικό ερέθισμα γίνεται τελικώς ορατή.

Ερέθισμα: Η μεταβολή στην ποσότητα ή τη ποιότητα μιας παραμέτρου του περιβάλλοντος

Δέκτες (συν αισθητήρες): Μόρια, συνήθως πρωτεΐνες, που εντοπίζονται σε μεμβράνες, στο κυτταρόπλασμα ή στον πυρήνα του κυττάρου, τα οποία αντιλαμβάνονται ερεθίσματα μέσω τροποποίησης της δομής τους.

Ενίσχυση σήματος: Η μετατροπή μιας περιορισμένης μεταβολής σε έναν δέκτη σε γενικευμένη αντίδραση σε επίπεδο όχι μόνο κυττάρου, αλλά και οργανισμού. Π.χ. η αντίληψη ενός ασθενούς φωτεινού ερεθίσματος από έναν φωτοδέκτη αλλάζει δραματικά το αναπτυξιακό πρόγραμμα ενός οργανισμού



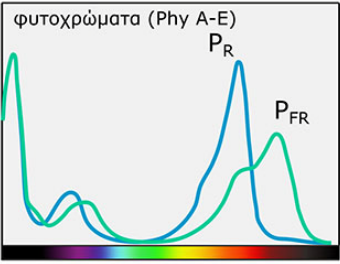
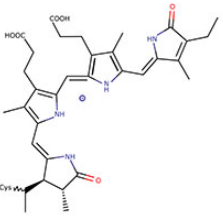
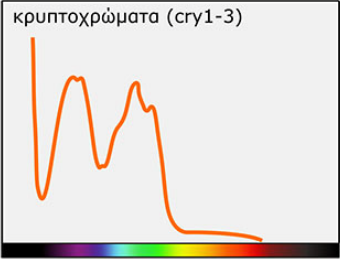
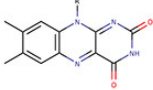

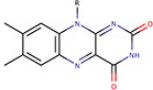
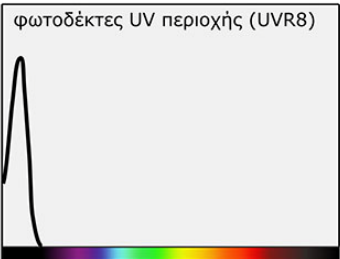
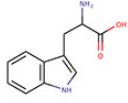
Εικόνα 8.2. Διαγραμματική απεικόνιση του προτύπου επικοινωνίας ενός φυτικού κυττάρου με το εξωτερικό περιβάλλον και του τρόπου με τον οποίον δίδεται η τελική απάντηση. Το στάδιο της διαβίβασης σήματος μπορεί να περιλαμβάνει και τη μεταβίβαση μηνυμάτων (π.χ. φυτορρυθμιστών), όχι μόνο μέσα στο ίδιο κύτταρο που δέχθηκε το ερέθισμα όπως στο παράδειγμα της εικόνας, αλλά και σε γειτονικά κύτταρα, καθώς και με μεταφορά του σε μεγαλύτερες αποστάσεις.

Το είδος της απάντησης εξαρτάται από τους μηχανισμούς που έθεσε σε κίνηση το αρχικό ερέθισμα. Π.χ. σε πολλά φυτικά είδη η απάντηση στην αύξηση του μήκους της ημέρας (φωτοπεριοδικό ερέθισμα, βλ.) δίδεται με την είσοδο στο αναπαραγωγικό στάδιο (άνθηση). Σε άλλες περιπτώσεις η απάντηση εμφανίζεται ως κίνηση ορισμένων οργάνων (βλ.).

8.2. Τι είναι οι φωτοδέκτες;

Είναι δέκτες, πρωτεΐνες των οποίων η πολυπεπτιδική αλυσίδα ενώνεται με μια προσθετική ομάδα (χρωμοφόρο ομάδα) η οποία απορροφά φωτεινή ακτινοβολία σε μια ορισμένη περιοχή του φάσματος. Η απορρόφηση ακτινοβολίας από τα μόρια των φωτοδεκτών προκαλεί δραματικές αλλαγές σε μεταβολικό και μοριακό επίπεδο. Μέσω των φωτοδεκτών τα φυτά αντιλαμβάνονται την ποσότητα, την ποιότητα και τη διάρκεια της ακτινοβολίας, καθώς και την κατεύθυνση των ακτίνων. Η αξιοποίηση των ερεθισμάτων αυτών δίνει τη δυνατότητα στα φυτά να έχουν στοιχειώδη αντίληψη του χώρου και του χρόνου.

Οι σημαντικότεροι φωτοδέκτες είναι η ομάδα των φυτοχρωμάτων, η ομάδα των κρυπτοχρωμάτων, οι φωτοτροπίνες και οι φωτοδέκτες της υπεριώδους περιοχής του φάσματος. Οι κατηγορίες φωτοδεκτών και οι χρωμοφόρες ομάδες τους παρουσιάζονται στην εικόνα 8.3. Γίνεται φανερό ότι ενώ οι φωτοδέκτες αυτοί στο σύνολό τους καλύπτουν την αντίληψη όλων των περιοχών του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος που έχουν σημασία για τα φυτά, ενώ κάθε επί μέρους ομάδα είναι ευαίσθητη και αντιλαμβάνεται μια συγκεκριμένη περιοχή που σχετίζεται με συγκεκριμένες λειτουργίες. Οι ενεργές μορφές των φυτοχρωμάτων, των κρυπτοχρωμάτων και του UV φωτοδέκτη συναθροίζονται σε διακριτές περιοχές του πυρήνα που ονομάζονται φωτοσώματα, μέσω των οποίων ελέγχουν την έκφραση γονιδίων.

| φωτοδέκτης-φάσμα απορρόφησης | περιοχή αντίληψης | χρωμοφόρο | Λειτουργίες που ελέγχει |
|---|----------------------------|---|---|
| <p>φυτοχρώματα (Phy A-E)</p>  | κόκκινη και εγγύς υπέρυθρη |  | φωτομορφογένεση |
| <p>κρυπτοχρώματα (cry1-3)</p>  | μπλε |  | άρση ωχρωτικών συμπτωμάτων, άνθηση φωτοπεριοδικών φυτών, βλάστηση και λήθαργος σπερμάτων |
| <p>φωτοτροπίνες (phot1 και 2) και zeitlupes (ztl, fkf1 και lkp2)</p>  | μπλε |  | φωτοτροπίνες: φωτοτροπισμοί, άνοιγμα στομάτων, κινήσεις zeitlupes: άνθηση φωτοπεριοδικών φυτών |
| <p>φωτοδέκτες UV περιοχής (UVR8)</p>  | υπεριώδης |  | προστασία από τη ζημιογόνο επίδραση της υπεριώδους ακτινοβολίας, φωτοτροπισμοί, άνοιγμα στομάτων συγχρονισμός βιολογικού ρολογιού |

Εικόνα 8.3. Οι κατηγορίες φωτοδεκτών, η φασματική περιοχή που αντιλαμβάνονται, οι χρωμοφόρες ομάδες τους και οι λειτουργίες τις οποίες ελέγχουν. Τροποποιημένο από Galvaο and Fankhauser (2015).

Αντίθετα με τους φωτοδέκτες που διαθέτουν τα ζώα, οι οποίοι εντοπίζονται σε εξειδικευμένα όργανα, οι φωτοδέκτες των φυτών εντοπίζονται σε όλα τα όργανα, ακόμη και στη ρίζα. Σε ορισμένες περιπτώσεις η θέση αντίληψης του φωτεινού ερεθίσματος συμπίπτει με τη θέση που εμφανίζεται η απάντηση (π.χ. στις κινήσεις των χλωροπλαστών). Στις περισσότερες όμως περιπτώσεις η θέση στην οποία εμφανίζεται η απάντηση βρίσκεται σε απόσταση από τη θέση αντίληψης, οπότε μεσολαβεί διαβίβαση σήματος σε μεγάλες αποστάσεις. Οι φωτοτροπίνες και οι πρωτεΐνες Zeitlupes διαθέτουν την ίδια χρωμοφόρο ομάδα, ωστόσο οι πρώτες φέρουν δύο FMN ανά μόριο πρωτεΐνης, ενώ οι δεύτερες μόνο ένα.

8.3. Η αντίληψη της ποιότητας και της ποσότητας του φωτισμού: Το φυτόχρωμα και η φωτομορφογένεση

8.3.1. Η ενεργοποίηση του κατάλληλου αναπτυξιακού προγράμματος εξαρτάται από την ύπαρξη φωτισμού.

Ο βιολογικός κύκλος των σπερματοφύτων ξεκινά με τη βλάστηση του σπέρματος. Η ενεργοποίηση του εμβρύου έχει σαν αποτέλεσμα την υλοποίηση ενός συγκεκριμένου αναπτυξιακού προγράμματος που συνοδεύεται από δραματικές αλλαγές: Έκφραση πολυάριθμων γονιδίων, μεταβολές στη συγκέντρωση ορμονών, έναρξη κυτταρικών διαιρέσεων, μεταβολική δραστηριοποίηση, κ.ά. Στα αρχικά στάδια της ανάπτυξής του, το αρτίβλαστο χρησιμοποιεί τα αποταμιευτικά υλικά του σπέρματος και αυξάνεται μέσω ταυτόχρονης επιμήκυνσης βλαστού και ρίζας. Ωστόσο, το αναπτυξιακό πρόγραμμα που θα υλοποιηθεί εξαρτάται από την ύπαρξη φωτισμού.

Εάν η βλάστηση πραγματοποιηθεί σε απόλυτο σκοτάδι, το αναπτυξιακό πρόγραμμα ακολουθεί την πορεία της **σκοτομορφογένεσης** και τα αρτίβλαστα αποκτούν χαρακτηριστικά **ωχρωτικά** συμπτώματα: οι βλαστοί είναι ψηλοί και λεπτοί, τα φύλλα (ή οι κοτυληδόνες) δεν εκπτύσσονται κανονικά, το άγκιστρο παραμένει κλειστό, ενώ οι ιστοί είναι λευκοί ή κιτρινωποί αφού δεν συντίθεται χλωροφύλλη (**εικόνα 8.4**). Τα ωχρωτικά αρτίβλαστα ζουν ετερότροφα, καταναλώνοντας τα θρεπτικά αποθέματα του σπέρματος: Όταν τα αποθέματα εξαντληθούν, τα αρτίβλαστα νεκρώνονται.

Εάν η βλάστηση του σπέρματος πραγματοποιηθεί παρουσία φωτισμού τότε το αναπτυξιακό πρόγραμμα ακολουθεί την πορεία της **φωτομορφογένεσης**: Η φωτεινή ακτινοβολία ασκεί συνεχή έλεγχο στην πορεία ανάπτυξης και διαφοροποίησης του αρτίβλαστου, μέχρι και τη συμπλήρωση του βιολογικού του κύκλου. Ο έλεγχος αυτός ασκείται κυρίως μέσω του φωτεινού καθεστώτος (ποιότητα και ένταση φωτεινής ακτινοβολίας) που επικρατεί κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης.

Σκοτομορφογένεση: Η υλοποίηση του αναπτυξιακού προγράμματος νεαρών αρτίβλαστων απουσία φωτισμού που έχει ως αποτέλεσμα την εμφάνιση χαρακτηριστικών ωχρωτικών συμπτωμάτων.

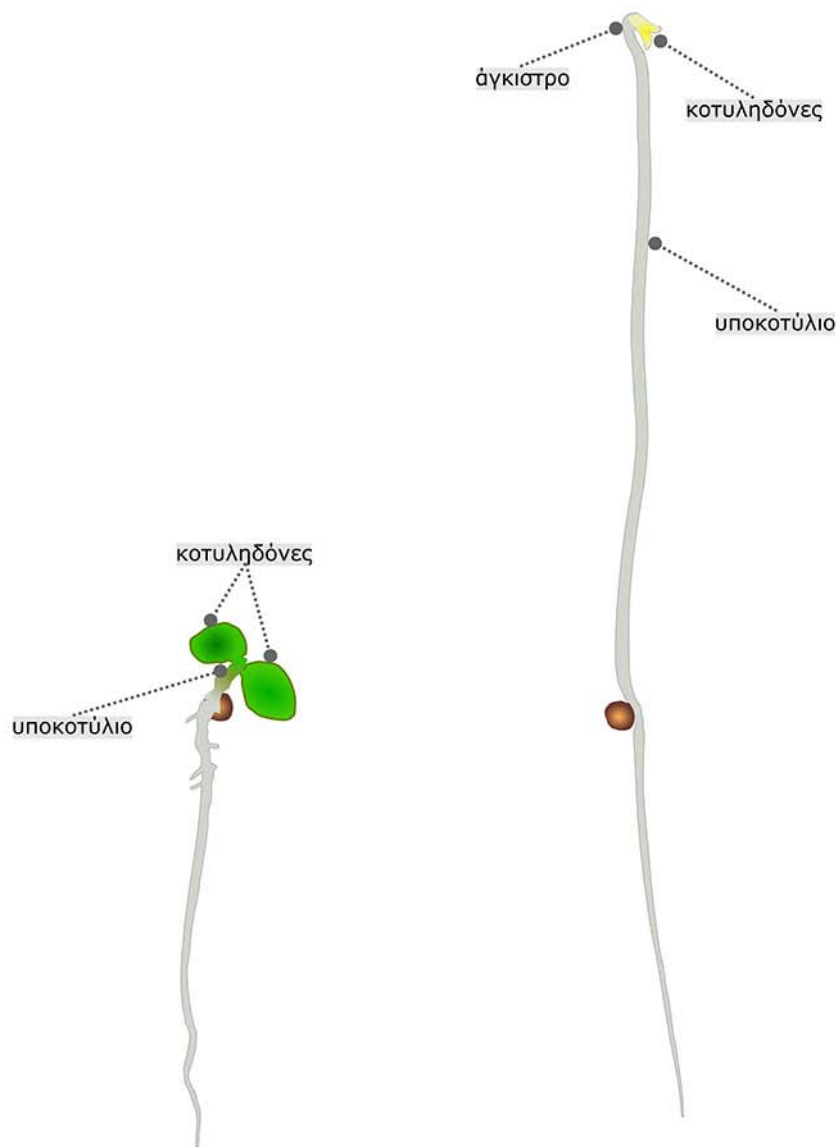
Φωτομορφογένεση: Η υλοποίηση του αναπτυξιακού προγράμματος νεαρών αρτίβλαστων παρουσία φωτισμού. Πρόκειται για μια πολύπλοκη διαδικασία, μέσω της οποίας η φωτεινή ακτινοβολία ασκεί συνεχή έλεγχο στην πορεία ανάπτυξης και διαφοροποίησης του αρτίβλαστου, μέχρι και τη συμπλήρωση του βιολογικού του κύκλου.

Ωχρωτικά αρτίβλαστα (συν εκγλωιωτικά): Αρτίβλαστα που έχουν προκύψει από σπέρματα που έχουν βλαστήσει σε πλήρες σκοτάδι και έχουν παραμείνει στις ίδιες συνθήκες κατά τη διάρκεια της ανάπτυξής τους.

Φωτεινό καθεστώς ανάπτυξης: Η ποσότητα (ένταση) και η ποιότητα (φασματική κατανομή) της φωτεινής ακτινοβολίας κάτω από την οποίαν αναπτύσσεται ένα φυτό.

Φωτοευαίσθητα σπέρματα: Σπέρματα τα οποία βλαστάνουν εάν εκτεθούν για μικρό χρονικό διάστημα σε ακτινοβολία εμπλουτισμένη σε κόκκινο φως.

Το αναπτυξιακό πρόγραμμα της σκοτομορφογένεσης διακόπτεται εάν τα ωχρωτικά φυτά μεταφερθούν έγκαιρα σε φωτεινό περιβάλλον. Στη περίπτωση αυτή αντικαθίσταται από το αναπτυξιακό πρόγραμμα της φωτομορφογένεσης, οπότε παρατηρείται άρση των ωχρωτικών συμπτωμάτων.



Εικόνα 8.4. Σύγκριση των χαρακτηριστικών των αρτιβλάστων του *Arabidopsis* που έχουν αναπτυχθεί στο φως (αριστερά) και στο σκοτάδι (δεξιά).

Στην περίπτωση της φωτομορφογένεσης η φωτεινή ακτινοβολία δεν αξιοποιείται από το φυτό ως μορφή ενέργειας, όπως στην φωτοσύνθεση, αλλά ως μια σημαντική πληροφορία που αφορά το **φωτεινό καθεστώς ανάπτυξης**. Μια σύντομη λάμψη φωτός αρκεί για να προκαλέσει την άρση των ωχρωτικών συμπτωμάτων. Ωστόσο το αποτέλεσμα εξαρτάται από το χρώμα της λάμψης: Η αποτελεσματικότερη περιοχή του φάσματος είναι κυρίως η κόκκινη.

Ανάλογες θεαματικές επιδράσεις της έκθεσης στο φως παρατηρούνται και με τα λεγόμενα **φωτοευαίσθητα σπέρματα** φυτικών ειδών ή ποικιλιών. Ο τύπος αυτών των σπερμάτων (π.χ. τα σπέρματα (αχάινια) μιας φωτοευαίσθητης ποικιλίας μαρουλιού) παρουσιάζει χαμηλή βλαστικότητα στο σκοτάδι στους 25°C, βλαστώνει όμως ικανοποιητικά εάν εκτεθεί για μικρό χρονικό διάστημα στο φως. Η αποτελεσματικότερη περιοχή του φάσματος για την προώθηση της βλάστησης είναι η κόκκινη, (Red, μέγιστη αποτελεσματικότητα στα 660 nm), με ένα ακόμη μικρότερο μέγιστο στην μπλε περιοχή. Η εγγύς υπέρυθη περιοχή ακτινοβολίας (Far-red, μέγιστο στα 730 nm), όχι μόνο δεν προωθεί, αλλά παρεμποδίζει τη βλάστηση. Οι επιδράσεις του R (κόκκινο) και του FR (υπέρυθρο) είναι αμοιβαία αντιστρεπτές, αφού η ικανότητα βλάστησης εξαρτάται από το είδος του τελευταίου

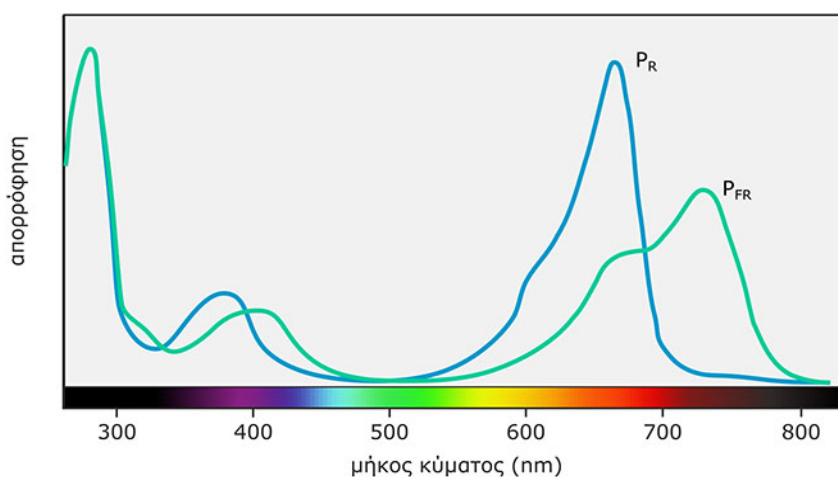
ερεθίσματος (R ή FR) που δέχονται τα σπέρματα (Πίνακας 8.1). Κατ' αυτό τον τρόπο, κάθε διαδοχική ακτινοβολία αναιρεί το αποτέλεσμα του προηγούμενου χειρισμού: Έκθεση σε R ακυρώνει την επίδραση του FR και αντίστροφα.

Πίνακας 8.1. Η επίδραση του κόκκινου και υπέρυθρου φωτός στη βλάστηση σπερμάτων φωτοευαίσθητης ποικιλίας μαρουλιού. Οι αντιστρεπτές αλληλεπιδράσεις επιτυγχάνονται μόνον όταν κάθε φωτισμός δοθεί αμέσως μετά τον προηγούμενο (π.χ.η αντιστροφή από το FR επιτυγχάνεται μόνον όταν αυτό δοθεί αμέσως μετά το R).

| ακολουθία ακτινοβολήσης | βλαστηση (%) |
|-------------------------|--------------|
| κόκκινο (R) | 70 |
| R-εγγύς υπέρυθρο (FR) | 6 |
| R-FR-R | 74 |
| R-FR-R-FR | 6 |
| R-FR-R-FR-R | 76 |
| R-FR-R-FR-R-FR | 7 |
| R-FR-R-FR-R-FR-R | 81 |
| R-FR-R-FR-R-FR-R-FR | 7 |

8.3.2. Τα φυτοχρώματα είναι μια οικογένεια φωτοδεκτών, μέσω των οποίων τα φυτά αντιλαμβάνονται το φωτεινό καθεστώς ανάπτυξης

Η αντίληψη των φωτεινών ερεθισμάτων στις παραπάνω δύο περιπτώσεις που προαναφέρθηκαν (αλλά και σε μία πληθώρα φωτομορφογενετικών διαδικασιών) πραγματοποιείται μέσω ενός εξειδικευμένου φωτοδέκτη που ονομάζεται **φυτόχρωμα**. Πρόκειται για μια μπλε χρωμοπρωτεΐνη, η οποία μπορεί να υπάρξει σε δυο μορφές, τις P_r και P_{fr} , με αντίστοιχα μέγιστα απορρόφησης στα 660 nm και 730 nm (εικόνα 8.5).



Εικόνα 8.5. Τυπικά φάσματα απορρόφησης των δύο μορφών του φυτοχρώματος. Στην υπέρυθη περιοχή η μορφή P_r απορροφά ελάχιστα, ενώ στην κόκκινη τα δύο φάσματα επικαλύπτονται.

Από το φυτό-μοντέλο *Arabidopsis thaliana* απομονώνονται πέντε διαφορετικοί τύποι φυτοχρώματος (PhyA-PhyE) που κωδικοποιούνται από διαφορετικά γονίδια, ενώ από το ρύζι μόνο οι τρεις εξ αυτών. Επομένως ο όρος φυτόχρωμα αναφέρεται σε μια οικογένεια πρωτεϊνών με κοινά χαρακτηριστικά: κάθε μόριο φυτοχρώματος απαρτίζεται από το πρωτεϊνικό μέρος (αποπρωτεΐνη του φυτοχρώματος) και από τη **χρωμοφόρο ομάδα** (το μη πρωτεϊνικό τμήμα του μορίου το οποίο απορροφά τη φωτεινή ακτινοβολία). Η αποπρωτεΐνη είναι διαφορετική για κάθε τύπο φυτοχρώματος, ενώ η χρωμοφόρος ομάδα είναι ίδια σε όλους τους τύπους. Η χρωμοφόρος ομάδα είναι ίδιας μορφής με εκείνης των φυκοκυανινών (βοηθητικών φωτοσυνθετικών χρωστικών) των κυανοβακτηρίων, δηλ. είναι ένα

ανοικτό τετραπυρόλιο που ονομάζεται φυτοχρωμομπιλίνη (εικόνα 8.6). Όλοι οι τύποι φυτοχρωμάτων απαντώνται σε διμερή μορφή.

Χρωμοφόρος ομάδα: Το μη πρωτεϊνικό τμήμα του μορίου μιας πρωτεΐνης το οποίο απορροφά φωτεινή ακτινοβολία

Υψηλές συγκεντρώσεις φυτοχρωμάτων (περίπου 0,2% της ολικής πρωτεΐνης) διαθέτουν συνήθως νεαροί ωχρωτικοί ιστοί, και μάλιστα οι μεριστωματικές τους περιοχές (κορυφαία μεριστώματα βλαστών, ριζών, κάμβιο). Αντίθετα, οι πράσινοι ώριμοι ιστοί διαθέτουν πολύ χαμηλές συγκεντρώσεις φυτοχρωμάτων. Στους ωχρωτικούς ιστούς ο τύπος φυτοχρώματος που επικρατεί είναι ο P_{hyA}, ο οποίος είναι ευαίσθητος στη παρουσία φωτισμού και αποδομείται ταχέως. Στους πράσινους ώριμους ιστούς επικρατεί ο τύπος P_{hyB} που είναι σταθερός παρουσία φωτισμού. Επομένως οι P_{hyA} και P_{hyB} αποτελούν τους κύριους τύπους φυτοχρώματος που ελέγχουν τις σημαντικότερες φωτομορφογενετικές αντιδράσεις.

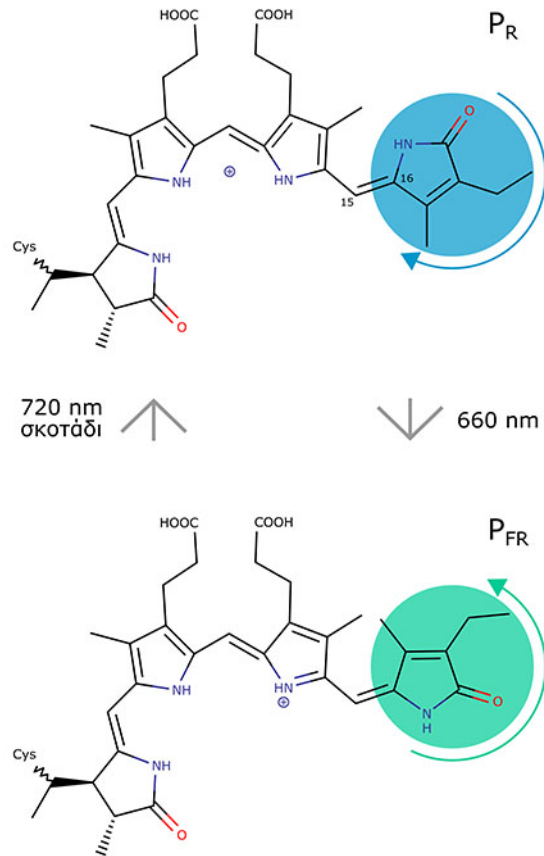
8.3.3. Οι μηχανισμοί τους οποίους ελέγχουν τα φυτοχρώματα μπορούν να διακριθούν με βάση την ένταση του φωτεινού ερεθίσματος (ένταση ακτινοβολίας × χρόνος αντίληψης)

Λόγω των διαφορετικών φωτοχημικών χαρακτηριστικών, της διαφορετικής σταθερότητας του μορίου και της διαφορετικής ταχύτητας μεταφοράς στο πυρήνα (βλ παρακάτω), οι τύποι P_{hyA} και P_{hyB} είναι υπεύθυνοι για διαφορετικές φωτομορφογενετικές αντιδράσεις.

Ορισμένες φωτομορφογενετικές αντιδράσεις επάγονται από πολύ χαμηλές δόσεις ερεθίσματος (περίπου 0.1 nmol m⁻²) και χαρακτηρίζονται ως **αντιδράσεις πολύ χαμηλής δόσης ερεθίσματος**. Δόση ερεθίσματος 0.1 nmol m⁻² σημαίνει χορήγηση φωτισμού έντασης 0.1 nmol m⁻² s⁻¹ για 1 s (επεξήγηση των μονάδων στον **πίνακα 11.1** του παραρτήματος). Παράδειγμα τέτοιας αντίδρασης αποτελεί η επίδραση κόκκινου φωτός στην αύξηση του κολεόπτλου ωχρωτικών αρτίβλαστων. Η αντίδραση αυτή δεν ακυρώνεται από την επίδραση υπέρυθρου φωτός. Το P_{hyA} αποτελεί τον κύριο τύπο φυτοχρώματος που ρυθμίζει τις αντιδράσεις αυτές και παίζει ζωτικό ρόλο στη μετάβαση από τη σκοτομορφογένεση στη φωτομορφογένεση και την άρση των ωχρωτικών συμπτωμάτων.

Άλλες φωτομορφογενετικές αντιδράσεις γίνονται αντιληπτές εφόσον η δόση του ερεθίσματος ξεπεράσει τα 1.0 μmol m⁻² και αναφέρονται ως **αντιδράσεις χαμηλής δόσης ερεθίσματος**. Περιλαμβάνουν τις τυπικότερες και πλέον μελετημένες φωτομορφογενετικές αντιδράσεις, όπως αυτή των φωτοευαίσθητων σπερμάτων μαρουλιού, και ακυρώνονται υπό την επίδραση υπέρυθρου φωτισμού. Στις αντιδράσεις αυτές παίρνουν μέρος όλοι οι υπόλοιποι τύποι φυτοχρωμάτων, οι οποίοι δεν αποδομούνται παρουσία φωτισμού.

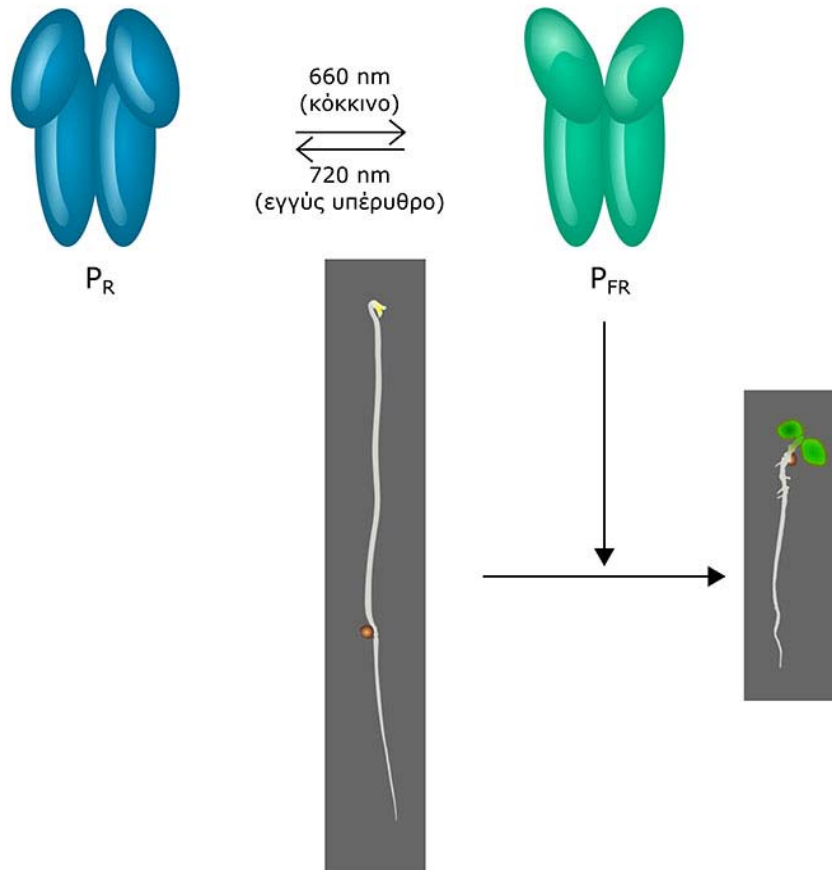
Η τελευταία κατηγορία αναφέρεται στις **αντιδράσεις υψηλής δόσης ερεθίσματος**. Οι αντιδράσεις αυτές εμφανίζονται με παρατεταμένη ή συνεχή επίδραση φωτισμού έντασης υψηλότερης των 10 μmol m⁻². Τα φάσματα δράσης των αντιδράσεων αυτών δείχνουν μέγιστα στην υπέρυθη και μπλε περιοχή του φάσματος και οι υπεύθυνοι φωτοδέκτες, εκτός από τα φυτοχρώματα (κυρίως το P_{hyB}) είναι τα κρυπτοχρώματα και ο φωτοδέκτης UVR8 (βλ...).



Εικόνα 8.6. Η δομή της μορφής P_r των φυτοχρωμάτων (επάνω). Η χρωμοφόρος ομάδα (όμοια με αυτήν της χλωροφύλλης, αλλά ανοικτού τύπου και χωρίς Mg) συνδέεται ομοιοπολικά με το πρωτεϊνικό μέρος (αποπρωτεΐνη του φυτοχρώματος) μέσω της σουλφυδρυλικής ομάδας μιας κυστεΐνης (cys). Η χρωμοφόρος ομάδα είναι ίδια σε όλους τους τύπους φυτοχρωμάτων. Κατά τη μετατροπή από τη μορφή P_r στη μορφή P_{fr} προκαλείται περιστροφή του ενός δακτυλίου λόγω ισομερίωσης, που έχει ως αποτέλεσμα την ενεργοποίηση του μορίου. Τροποποιημένο από Nagatani (2010).

8.3.4. Η βιολογικά ενεργή μορφή των φυτοχρωμάτων είναι η P_{fr}

Όλοι οι τύποι φυτοχρωμάτων συντίθενται στο κυτταρόπλασμα, όπου και εντοπίζονται ως διμερή. Κάθε μονομορές απαρτίζεται από την πολυπεπτιδική αλυσίδα και τη χρωμοφόρο ομάδα με την οποία συνδέεται μέσω ομοιοπολικού δεσμού. Ανεξαρτήτως τύπου, το φυτόχρωμα απαντάται σε δύο φωτομετατρέπόμενες μορφές, την P_r και την P_{fr} , κάθε μια από τις οποίες μπορεί να μετατρέπεται αντιστρέφτα στην άλλη, απορροφώντας ακτινοβολία κατάλληλου μήκους κύματος (εικόνα 8.7).



Εικόνα 8.7. Η αλληλομετατροπή των δύο μορφών του φυτοχρώματος με την απορρόφηση φωτισμού κατάλληλου μήκους κύματος. Η απορρόφηση κόκκινου φωτός από την ανενεργό μορφή Pr έχει ως αποτέλεσμα την αλλαγή της διαμόρφωσης του μορίου και τη μετατροπή του στην ενεργό μορφή η οποία δρομολογεί τις φωτομορφογενετικές αντιδράσεις, όπως τη μετάβαση από τη σκοτομορφογένεση στη φωτομορφογένεση ενός νεαρού αρτίβλαστου. Τροποποιημένο από Xu et al (2015).

Σε φυτά που δεν έχουν δεχτεί φωτισμό, το φυτόχρωμα (κυρίως το P_hγA, όπως αναφέρθηκε) παρουσιάζεται με τη μορφή που απορροφά κόκκινο φως, την P_r. Εάν απορροφήσει φωτόνια της κόκκινης περιοχής μετατρέπεται στη μορφή P_{fr}, η οποία αποτελεί τη βιολογικά ενεργή μορφή του φυτοχρώματος. Η απορρόφηση κόκκινης ακτινοβολίας έχει ως αποτέλεσμα την ισομερίωση της χρωμοφόρου ομάδας που προκαλεί αλλαγή στη διαμόρφωση όλου του μορίου λόγω περιστροφής του δακτυλίου D (εικόνα 8.6). Η αλλαγή αυτή προκαλεί με τη σειρά της διαβίβαση σήματος είτε σε διπλανά μόρια πρωτεϊνών είτε στο ίδιο το μόριο του φυτοχρώματος, ένα τμήμα του οποίου συμπεριφέρεται ως κινάση που προκαλεί αυτοφωσφορυλίωση. Η φωσφορυλιωμένη πλέον μορφή P_{fr} αντιπροσωπεύει τον πυροκροτητή ο οποίος θέτει σε κίνηση τους πολύπλοκους μηχανισμούς της φωτομορφογένεσης ώστε να εμφανιστεί τελικά η φωτομορφογενετική αντίδραση (εικόνα 8.7). Η βιολογικά ενεργή μορφή του P_hγA συνήθως είναι εξαιρετικά ασταθής και αποδομείται ταχέως, ενώ μετατρέπεται σταδιακά στην ανενεργό μορφή εάν οι ιστοί παραμείνουν στο σκοτάδι.

8.3.5. Οι μηχανισμοί δράσης του φυτοχρώματος περιλαμβάνουν ρυθμίσεις τόσο σε μεταβολικό όσο και σε μοριακό επίπεδο

Όπως έχει ήδη αναφερθεί, όλοι οι τύποι φυτοχρωμάτων συντίθενται στο κυτταρόπλασμα, όπου και εντοπίζεται η ανενεργή μορφή τους Pr. Η απορρόφηση ακτινοβολίας από το Pr έχει ως αποτέλεσμα την τροποποίηση των ιδιοτήτων του μορίου του που σηματοδοτούν μια σειρά από διαδοχικά γεγονότα σε μεταβολικό αλλά και μοριακό επίπεδο, έως ότου εμφανιστεί η μορφογενετική απάντηση.

Σε μεταβολικό επίπεδο η ενεργή μορφή των φυτοχρωμάτων προκαλεί μεταβολές στις ιδιότητες των μεμβρανών και στη ροή ορισμένων ιόντων (κυρίως ασβεστίου). Σε ορισμένες περιπτώσεις ο

μηχανισμός περιλαμβάνει ως ενδιάμεσους φορείς μηνυμάτων φυτικές ορμόνες (γιββερελίνες και κυτοκινίνες). Οι ορμόνες προσφέρονται σαν σύνδεσμοι μεταξύ του φυτοχρώματος και των ιστών στους οποίους θα εμφανιστεί η απάντηση.

Φυτόχρωμα. Μια μπλε χρωμοπρωτεΐνη-φωτοδέκτης η οποία μπορεί να υπάρξει σε δυο μορφές, τις P_r και P_{fr} , με αντίστοιχα μέγιστα απορρόφησης στα 660 nm και 730 nm. Ελέγχει τις φωτομορφογενετικές αντιδράσεις.

Φωτοσώματα: Συσσωματώματα φυτοχρωμάτων και άλλων πρωτεϊνών τα οποία σχηματίζονται εντός του πυρήνα μετά από κατάλληλο φωτισμό και ελέγχουν τις φωτομορφογενετικές αντιδράσεις

P_{fr} : Η βιολογικά ενεργή μορφή των φυτοχρωμάτων

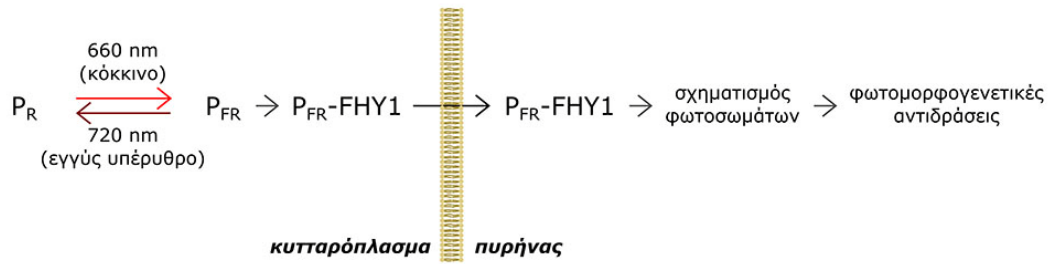
Αντιδράσεις πολύ χαμηλής έντασης ερεθίσματος: Φωτομορφογενετικές αντιδράσεις που επάγονται από πολύ χαμηλές δόσεις ερεθίσματος (περίπου 0.1 nmol m^{-2}) και ελέγχονται κυρίως από το PhyA. Παίζουν ζωτικό ρόλο στη μετάβαση από τη σκοτομορφογένεση στη φωτομορφογένεση και την άρση των ωχρωτικών συμπτωμάτων.

Αντιδράσεις χαμηλής έντασης ερεθίσματος: Φωτομορφογενετικές αντιδράσεις που επάγονται από χαμηλές δόσεις ερεθίσματος (άνω των 1.0 μmol m^{-2}) και ακυρώνονται υπό την επίδραση υπέρυθρου φωτισμού. Στις αντιδράσεις αυτές παίρνουν μέρος όλοι οι υπόλοιποι τύποι φυτοχρωμάτων, οι οποίοι δεν αποδομούνται παρουσία φωτισμού.

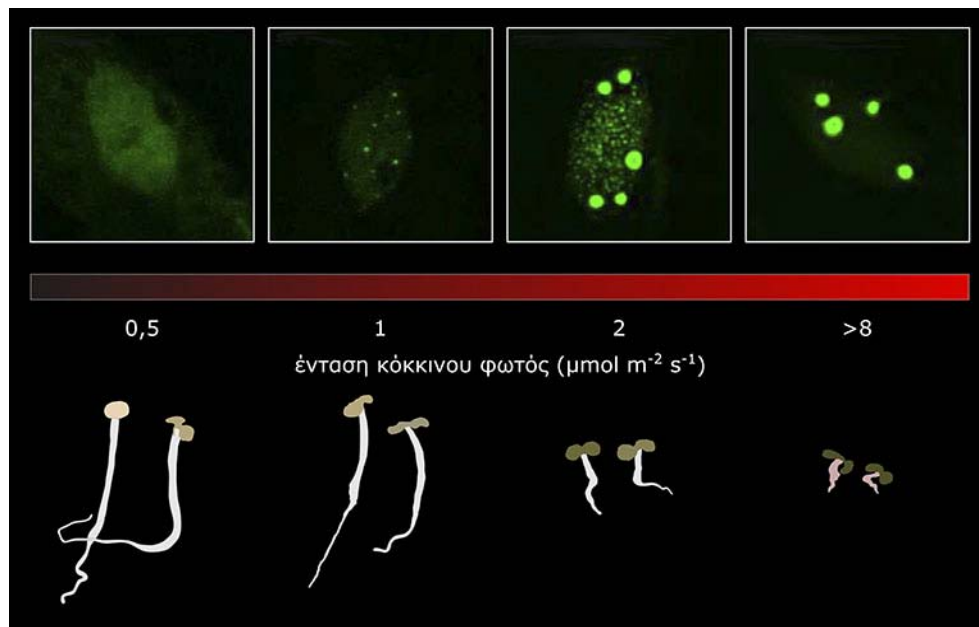
Αντιδράσεις υψηλής έντασης ερεθίσματος: Φωτομορφογενετικές αντιδράσεις που εμφανίζονται με παρατεταμένη ή συνεχή επίδραση φωτισμού δόσης υψηλότερης των 10 μmol m^{-2} .

Στο μοριακό επίπεδο, η μετατροπή της μορφής P_r στην ενεργή μορφή P_{fr} συνοδεύεται από μεταφορά της μορφής αυτής στον πυρήνα (εικόνα 8.8). Για τη μεταφορά αυτή το PhyA προσδένεται σε πρωτεΐνες που διαθέτουν κατάλληλα χαρακτηριστικά εισόδου στον πυρήνα, όπως η πρωτεΐνη FHY1 (FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL 1), ενώ το μόριο του PhyB διαθέτει κατάλληλα χαρακτηριστικά αυτόνομης εισόδου. Τα μόρια των φυτοχρωμάτων μέσα στον πυρήνα συναθροίζονται μαζί με άλλες πρωτεΐνες και συγκροτούν τα **φωτοσώματα** (εικόνα 8.8.). Στα φωτοσώματα, εκτός των PhyA-E, εντοπίζονται τα κρυπτοχρώματα, ο UVR8, και πολυάριθμες πρωτεΐνες που συμμετέχουν στους μηχανισμούς ρύθμισης (βλ...). Τα κρυπτοχρώματα και ο UVR8, όπως και τα φυτοχρώματα, εντοπίζονται στο κυτταρόπλασμα αλλά η ενεργή τους μορφή μεταφέρεται ταχέως στον πυρήνα και συμμετέχει στο σχηματισμό των φωτοσωμάτων, η μορφολογία των οποίων εξαρτάται από την ένταση φωτισμού (εικόνα 8.9). Τα φωτοσώματα στη συνέχεια ελέγχουν τις φωτομορφογενετικές αντιδράσεις, κυρίως μέσω της αποδόμησης των πρωτεϊνών που είναι σημασμένες μέσω της ουμπικουιτίνης.

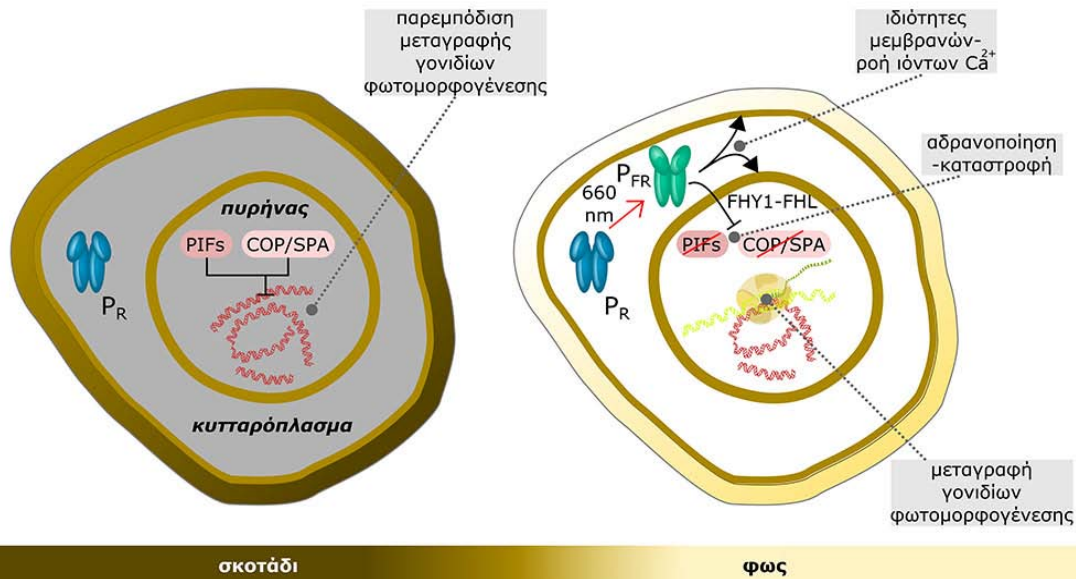
Η μεταφορά του P_{fr} στον πυρήνα προκαλεί αδρανοποίηση ή καταστροφή των πρωτεϊνών CONSTITUTELY PHOTOMORPHOGENETIC 1(COP1)/SUPPRESSOR OF PHYA-105 (SPA1) και PHYTOCHROME INTERACTING FACTORS (PIFs), οι οποίες αποτελούν αρνητικούς ρυθμιστές της φωτομορφογένεσης (εικόνα 8.10). Η ύπαρξη των πρωτεϊνών αυτών στον πυρήνα δρομολογεί το αναπτυξιακό πρόγραμμα της σκοτομορφογένεσης, ενώ η αδρανοποίηση ή η καταστροφή τους δρομολογεί πλέον το αναπτυξιακό πρόγραμμα της φωτομορφογένεσης. Στο *Arabidopsis* η μετάβαση από τη σκοτομορφογένεση στη φωτομορφογένεση αφορά τον επαναπρογραμματισμό της έκφρασης γονιδίων που απαρτίζουν το 7-20% του γονιδιώματος. Αυτό σημαίνει ότι ξεκινά η μεταγραφή πολυάριθμων γονιδίων που κωδικοποιούν σημαντικές πρωτεΐνες, όπως τη RubisCO και την πρωτεΐνη που σχηματίζει σύμπλοκα με τις χλωροφύλλες a/b στον φωτοσυλλεκτικό μηχανισμό του φωτοσυστήματος II (LHCP). Οι πρωτεΐνες αυτές παίζουν ρόλους-κλειδιά στην άρση των συμπτωμάτων των ωχρωτικών φυταρίων. Η RubisCO είναι σημαντικό ένζυμο στον κύκλο του Calvin, ενώ η δεύτερη πρωτεΐνη είναι απαραίτητη στη "συναρμολόγηση" του φωτοσυλλεκτικού μηχανισμού του PSII. Εκτός αυτών συμβαίνουν αλλαγές και σε επίπεδο οργανιδίων. Τα ωχρωτικά φυτά χαρακτηρίζονται από την ύπαρξη ωχρωπλαστών και όχι οργανωμένων χλωροπλαστών. Όταν οι ωχρωπλάστες φωτιστούν μετασχηματίζονται σε φωτοσυνθετικά ενεργούς χλωροπλάστες, των οποίων τα θυλακοειδή έχουν διαφοροποιηθεί σε grana και θυλακοειδή στρώματος, μέσα σε 48-72 ώρες.



Εικόνα 8.8. Όταν το φυτόχρωμα A μετατραπεί στην ενεργή του μορφή Pfr, προσδένεται στη πρωτεΐνη FHY1 που διευκολύνει την είσοδό του στο πυρήνα. Στη συνέχεια τα μόρια του φυτοχρώματος μαζί με άλλες πρωτεΐνες συγκροτούν τα φωτοσώματα τα οποία και ελέγχουν τις φωτομορφογενετικές αντιδράσεις.



Εικόνα 8.9. Η μορφολογία των φωτοσωμάτων ρυθμίζεται από την ένταση φωτισμού (πάνω). Ο έντονος πράσινος φθορισμός οφείλεται σε κατάλληλη σήμανση του P_RB. Σε χαμηλές εντάσεις σχηματίζονται μικρά φωτοσώματα στα οποία εντοπίζονται τα P_RA και P_RB. Ο σχηματισμός τους είναι ταχύτερος και συμβαίνει μέσα σε 1-2 min από την έναρξη του φωτισμού. Καθώς η ένταση και η διάρκεια φωτισμού αυξάνεται, τα μικρά φωτοσώματα σταδιακά εξαφανίζονται, ενώ παράλληλα κάνουν την εμφάνισή τους τα μεγάλα, στα οποία εντοπίζεται μόνο P_RB, αφού το P_RA αποδομείται ταχέως παρουσία φωτός. Οι αλλαγές στον εντοπισμό και τη παρουσία των δύο φυτοχρωμάτων συνδέονται με το βαθμό παρεμπόδισης της επιμήκυνσης του υποκοτυλίου (κάτω), δηλ. με την άρση των ωχρωτικών συμπτωμάτων. Δανεισμένο από Buskirk et al (2012).

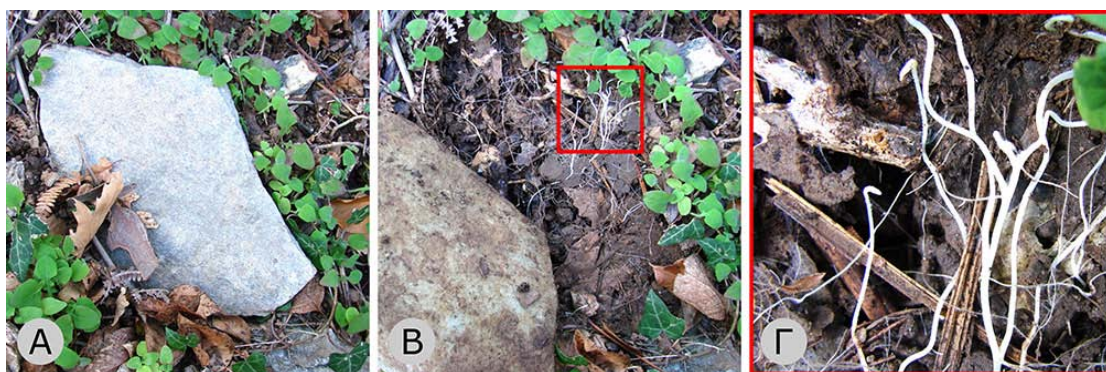


Εικόνα 8.10. Ο μηχανισμός μέσω του οποίου η ενεργός μορφή του φυτοχρώματος ενεργοποιεί γονίδια του πυρήνα. Η μεταφορά του Pfr στον πυρήνα προκαλεί αδρανοποίηση ή καταστροφή των πρωτεϊνών COP/SPA και PIFs, οι οποίες αποτελούν αρνητικούς ρυθμιστές της φωτομορφογένεσης. Η αδρανοποίηση ή η καταστροφή τους δρομολογεί πλέον το αναπτυξιακό πρόγραμμα της φωτομορφογένεσης.

8.3.6. Η ικανότητα αντίληψης φωτεινών ερεθισμάτων μέσω των φυτοχρωμάτων (και άλλων φωτοδεκτών) έχει σημαντική σημασία σε επίπεδο φυσικών συνθηκών

Με τα στοιχεία που έχουν ήδη αναφερθεί οδηγούμαστε στο συμπέρασμα ότι ο μηχανισμός αντίληψης φωτεινών ερεθισμάτων μέσω των φυτοχρωμάτων, αλλά και άλλων φωτοδεκτών, αποτελεί τον κεντρικό ρυθμιστή μέσω του οποίου τα φυτά αποκτούν την κατάλληλη οργάνωση σε επίπεδο ιστών, κυττάρων, υπομικροσκοπικής δομής και λειτουργίας, ώστε να εγκλιματιστούν στην ύπαρξη του φωτισμού, που αποτελεί και τη μοναδική πηγή ενέργειας. Ως κεντρικός ρυθμιστής, ο μηχανισμός αυτός παίζει σημαντικό ρόλο στη διάρκεια ανάδυσης του αρτιβλάστου από το έδαφος και τη μετατροπή του από ετερότροφο σε αυτότροφο.

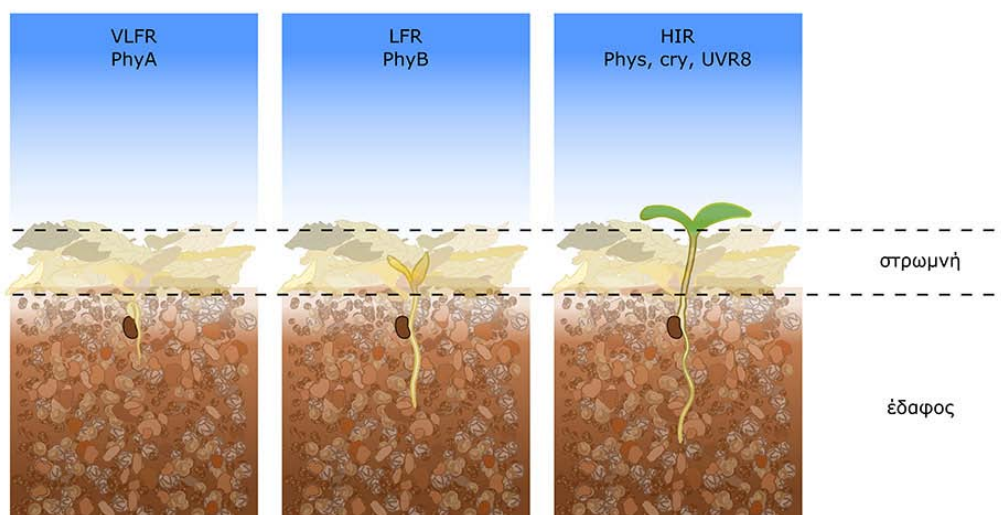
Μετά τη διασπορά τους τα σπέρματα μπορεί να παραμείνουν για μακρό χρονικό διάστημα θαμμένα στο έδαφος ή καλυμμένα από παχύ στρώμα στρωμνής. Τα θαμμένα, μη φωτοευαίσθητα σπέρματα μπορεί να βλαστήσουν εντός του εδάφους, οπότε ο νεαρός βλαστός παραμένει στο σκοτάδι και ακολουθεί το αναπτυξιακό πρόγραμμα της σκοτομορφογένεσης (Εικόνα 8.11).



Εικόνα 8.11. Η σκοτομορφογένεση σε επίπεδο φυσικών συνθηκών. Α. Εάν οι συνθήκες θερμοκρασίας και υγρασίας είναι ευνοϊκές, πολυάριθμα σπέρματα (μη φωτοευαίσθητα) που βρίσκονται θαμμένα κάτω από πέτρες βλαστάνουν σε πλήρες σκοτάδι. Β. Η ανασήκωση της πέτρας κάνει ορατά τα χρωματικά αρτιβλάστα. Γ. Λεπτομέρεια της Β. Τα χρωματικά αρτιβλάστα ακολουθούν το αναπτυξιακό πρόγραμμα της σκοτομορφογένεσης, αναζητώντας φως.

Από την άλλη πλευρά εάν τα φωτοευαίσθητα σπέρματα αντιληφθούν ένα φωτεινό ερέθισμα έστω και πολύ χαμηλής δόσης, εισέρχονται και αυτά στη διαδικασία άρσης του ληθάργου και βλάστησης.

Η λειτουργία αυτή αφορά επίσης τις αντιδράσεις πολύ χαμηλής δόσης ερεθίσματος (βλ...) στις οποίες κεντρικός ρυθμιστής είναι το PhyA. Το πρόγραμμα αυτό δίδει προτεραιότητα στην εξεύρεση ενέργειας, δηλ. φωτισμού. Εάν τα σπέρματα (φωτοευαίσθητα και μη) επιτύχουν να αναδυθούν από το έδαφος, τότε μπαίνει σε λειτουργία το αναπτυξιακό πρόγραμμα της φωτομορφόγνεσης, το οποίο δίδει πλέον προτεραιότητα στην αξιοποίηση της ενέργειας και στην αυτότροφη ανάπτυξη. Ωστόσο η εξέλιξη του προγράμματος εξαρτάται από το φωτεινό καθεστώς που θα συναντήσει το νεαρό αρτίβλαστο: Εάν καλύπτεται ακόμη από πυκνά στρώματα στρωμνής, τότε ενεργοποιούνται οι αντιδράσεις πολύ χαμηλής δόσης ερεθίσματος που ελέγχονται κυρίως από το PhyA και αφορούν στην άρση των χρωστικών συμπτωμάτων (εικόνα 8.12). Εάν το νεαρό αρτίβλαστο κατορθώσει να ξεπεράσει και τα αρχικά στρώματα στρωμνής, τότε ενεργοποιούνται σταδιακά οι αντιδράσεις χαμηλής δόσης ερεθίσματος που ελέγχονται από όλους τους τύπους φυτοχρωμάτων και κυρίως από το PhyB. Με τις αντιδράσεις αυτές πραγματοποιείται η πλήρης άρση των χρωστικών συμπτωμάτων. Εάν τελικά κατορθώσει να ξεπεράσει και τα τελευταία στρώματα στρωμνής, τότε έχει την πρώτη του εμπειρία με τις υψηλές εντάσεις φωτισμού που περιλαμβάνουν όλα τα μήκη κύματος, συμπεριλαμβανομένων και εκείνων της υπεριώδους ακτινοβολίας. Στη περίπτωση αυτή ενεργοποιούνται οι αντιδράσεις υψηλής δόσης ερεθίσματος που ελέγχονται κυρίως από το PhyB. Η επιβίωση στις συνθήκες αυτές απαιτεί την ταυτόχρονη αντίληψη και αξιολόγηση όλων των μηκών κύματος, γι' αυτό και εμπλέκονται στον έλεγχο της ανάπτυξης τα κρυπτοχρώματα και ο φωτοδέκτης της υπεριώδους ακτινοβολίας UVR8 (εικόνα 8.12). Ο τελευταίος, εκτός από την εμπλοκή του σε μορφογενετικούς μηχανισμούς, ευθύνεται και για την ενεργοποίηση γονιδίων που αφορούν στη σύνθεση φλαβονοειδών, των φαινολικών ουσιών που προστατεύουν τα κύτταρα από τη ζημιογόνο επίδραση της UV ακτινοβολίας (βλ...).



Εικόνα 8.12. Μετά τη βλάστηση του σπέρματος κοντά στην επιφάνεια ή εντός του εδάφους, η εξέλιξη του αναπτυξιακού προγράμματος εξαρτάται από το φωτεινό καθεστώς που θα συναντήσει το νεαρό αρτίβλαστο: Εάν καλύπτεται ακόμη από πυκνά στρώματα στρωμνής, τότε ενεργοποιούνται οι αντιδράσεις πολύ χαμηλής έντασης ερεθίσματος (VLFR) που ελέγχονται κυρίως από το PhyA και αφορούν στην άρση των χρωστικών συμπτωμάτων. Εάν κατορθώσει να ξεπεράσει και τα αρχικά στρώματα στρωμνής, τότε ενεργοποιούνται σταδιακά οι αντιδράσεις χαμηλής έντασης ερεθίσματος (LFR) που ελέγχονται κυρίως από το PhyB. Εάν τελικά κατορθώσει να ξεπεράσει και τα τελευταία στρώματα στρωμνής, τότε ενεργοποιούνται οι αντιδράσεις υψηλής έντασης ερεθίσματος (HIR) που ελέγχονται κυρίως από το PhyB, αλλά και άλλους φωτοδέκτες, όπως τα κρυπτοχρώματα και τον UVR8. Τροποποιημένο από Casal et al (2014).

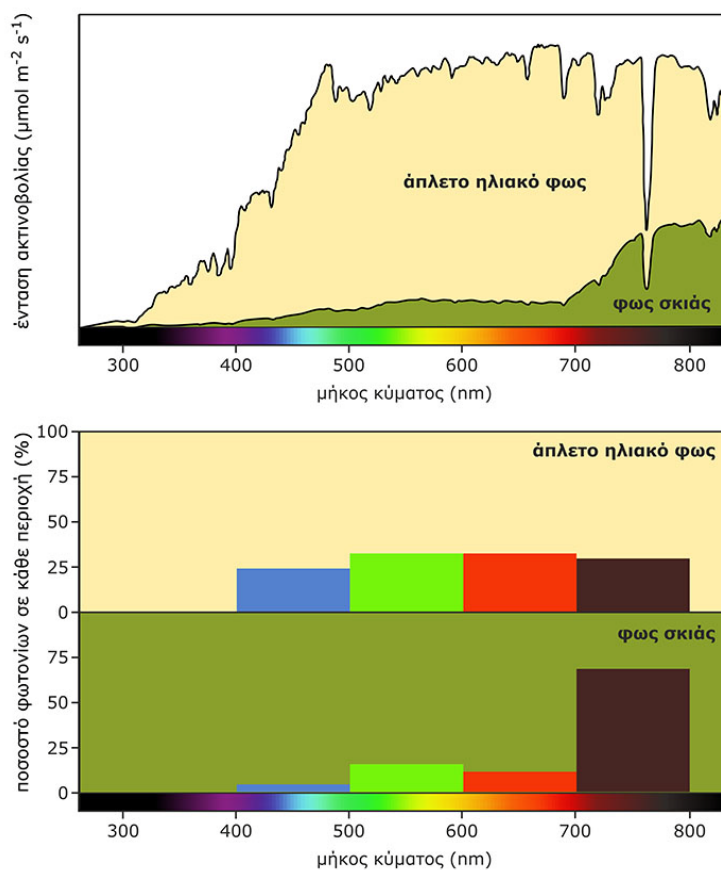
Εφαρμογή 8.1

Η διασπορά των σπερμάτων των ζιζανίων στις καλλιέργειες και τα φυτοχρώματα

Το όργωμα των χωραφιών έχει ως συνέπεια την κάλυψη των σπερμάτων των ζιζανίων από στρώμα εδάφους και παραμονή τους για μια τουλάχιστον καλλιεργητική περίοδο σε πλήρες σκοτάδι. Τα σπέρματα των περισσότερων ζιζανίων συνήθως διαθέτουν περιορισμένα αποθέματα αποταμιευτικών ουσιών και επομένως η βλάστησή τους σε σημαντικό βάθος κάτω από την επιφάνεια του εδάφους θα επέφερε εξάντληση των αποθεμάτων πριν αναδυθεί το αρτίβλαστο. Στην

επόμενη καλλιεργητική περίοδο το νέο όργανο προκαλεί ακόμη και στιγμιαία αποκάλυψη των θαμμένων σπερμάτων και ενεργοποίηση του P_hγA. Το φυτόχρωμα αυτό συσσωρεύεται κατά τη παραμονή στο πλήρες σκοτάδι, προσδίδοντας αυξημένη ευαισθησία στην αντίληψη ακόμη και στιγμιαίων, πολύ χαμηλής έντασης ερεθισμάτων. Το P_hγA επομένως δρομολογεί τη βλάστηση των σπερμάτων επάγοντας πολυάριθμα γονίδια, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνονται και γονίδια που ελέγχουν τη σύνθεση γιββερελινών και αυξινών.

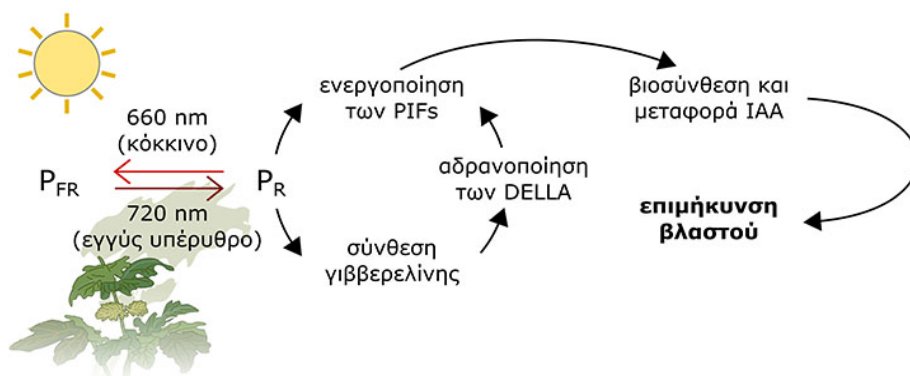
Εάν το νεαρό αρτίβλαστο αναδυθεί επιτυχώς από το έδαφος και εδραιωθεί, ο μηχανισμός αντίληψης των φωτεινών ερεθισμάτων μέσω των φυτοχρωμάτων (κυρίως του P_hγB) και των άλλων φωτοδεκτών συνεχίζει να λειτουργεί ως αισθητήριο της ποιότητας της ακτινοβολίας (επομένως και του βαθμού αλληλοκάλυψης φύλλων), μέσω του οποίου τα φυτά εγκλιματίζονται στο ισχύον φωτεινό καθεστώς. Η φυσική ηλιακή ακτινοβολία περιέχει περίπου ισοδύναμες εντάσεις ακτινοβολίας των περιοχών του κόκκινου και του εγγύς υπέρυθρου. Η φασματική όμως αυτή κατανομή μπορεί να μεταβληθεί σημαντικά στο φυσικό περιβάλλον κάτω από ορισμένες συνθήκες. Για παράδειγμα, οι χλωροφύλλες απορροφούν ισχυρά στην κόκκινη περιοχή του φάσματος, κατά συνέπεια η φασματική αναλογία μεταβάλλεται σημαντικά υπέρ της υπέρυθρης περιοχής κάτω από ένα φύλλο ή κάτω από το πυκνό φύλλωμα μιας συστάδας δένδρων (εικόνα 8.13).



Εικόνα 8.13. Φασματική κατανομή των φωτονίων διαφορετικού μήκους κύματος σε συνθήκες άπλετου φωτισμού και σκίασης (πάνω). Κάτω: Το άπλετο ηλιακό φως περιέχει περίπου ισοδύναμα ποσοστά φωτονίων των τεσσάρων περιοχών του φάσματος (μπλε, πράσινο, κόκκινο, εγγύς υπέρυθρο) Ωστόσο σε συνθήκες σκίασης η φασματική αυτή κατανομή μεταβάλλεται δραματικά, αφού υπερισχύουν τα φωτόνια της εγγύς υπέρυθρου και πράσινης περιοχής.

Σε κάθε διαφορετικό φωτεινό καθεστώς διαμορφώνονται και διαφορετικές συγκεντρώσεις της ενεργού μορφής και επομένως δρομολογούνται διαφορετικές μορφογενετικές απαντήσεις. Στις περισσότερες περιπτώσεις η φωτομορφογενετική αντίδραση σχετίζεται με το πηλίκο των συγκεντρώσεων P_{fr}/P_r. Η τιμή του πηλίκου αυτού διαμορφώνεται κυρίως από το λόγο των εντάσεων κόκκινου/εγγύς υπέρυθρου (R/FR). Στη περίπτωση που το νεαρό αρτίβλαστο αντιληφθεί ότι επικρατεί φωτεινό καθεστώς σκίασης, τότε ενεργοποιείται το **σύνδρομο αποφυγής σκίασης**. Δίδεται

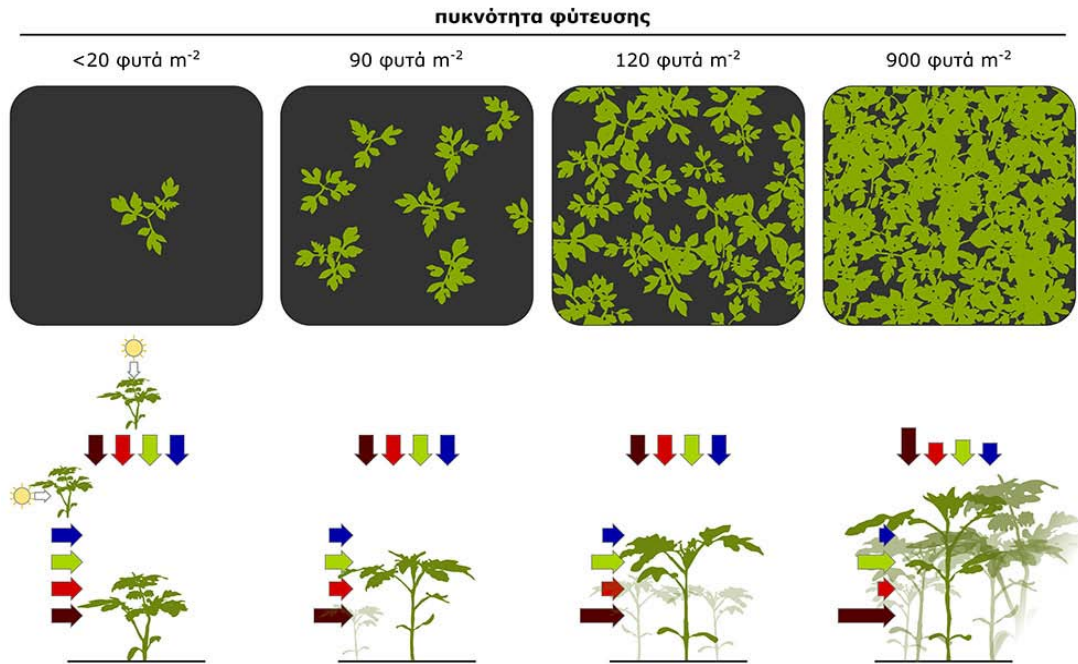
προτεραιότητα στην επιμήκυνση του βλαστού και τα φύλλα εγκλιματίζονται κατάλληλα (βλ...). Επομένως σε συνθήκες σκίασης διαμορφώνεται χαμηλός λόγος R/FR και αντίστοιχα χαμηλό πηλίκο των συγκεντρώσεων P_{FR}/P_R , δηλ. εις βάρος της ενεργού μορφής. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα η συγκέντρωση των PIFs να παραμένει αρκούτσως υψηλή ώστε να δρομολογεί ορισμένα τουλάχιστον χαρακτηριστικά σκοτομορφογένεσης, όπως η επιμήκυνση των μεσογονατίων διαστημάτων. Παράλληλα έχει διαπιστωθεί αλληλεπίδραση των PIFs με την αυξίνη και τις γιββερελίνες: Οι πρωτεΐνες PIFs ρυθμίζουν θετικά τη βιοσύνθεση και μεταφορά της αυξίνης. Επίσης σε συνθήκες χαμηλού λόγου R/FR έχει διαπιστωθεί αύξηση των επιπέδων και των γιββερελινών οι οποίες όπως έχει ήδη αναφερθεί προκαλούν την αποδόμηση των πρωτεϊνών DELLA που δρουν ως παρεμποδιστές της ανάπτυξης. Οι πρωτεΐνες αυτές παρεμποδίζουν και τη δράση των PIFs και ως εκ τούτου την εμφάνιση του συνδρόμου αποφυγής της σκίασης. Η αδρανοποίηση των DELLA από τη γιββερελίνη επιτρέπει τη δράση των PIFs (εικόνα 8.14).



Εικόνα 8.14. Ο ρόλος του φυτοχρώματος στην ενεργοποίηση του συνδρόμου της σκίασης. Η επικράτηση της ανενεργού μορφής σε περιβάλλον σκιάς δρομολογεί την επιμήκυνση των μεσογονατίων διαστημάτων μέσω της αλληλεπίδρασης των πρωτεϊνών PIFs με την αυξίνη και τις γιββερελίνες.

Σύνδρομο αποφυγής σκίασης: Ένα σύνολο χαρακτηριστικών εγκλιματισμού τα οποία μεγιστοποιούν την αξιοποίηση των ανεπαρκών επιπέδων φωτεινής ενέργειας σε συνθήκες σκίασης

Η ικανότητα ταχείας επιμήκυνσης του βλαστού ενός φυτού έτσι ώστε να επισκιάζει τα γειτονικά του, προσδίδει σε αυτό ανταγωνιστικά πλεονεκτήματα, ειδικά σε περιοχές που η βλάστηση είναι πυκνή και η αναζήτηση της ενεργειακής πηγής αποτελεί καθοριστικό παράγοντα επιβίωσης. Ο μηχανισμός αυτός λειτουργεί σε φυτά που έχουν μεγάλες απαιτήσεις σε φωτεινή ακτινοβολία (ηλιόφυτα), ενώ δεν συμβαίνει το ίδιο σε φυτά με περιορισμένες απαιτήσεις σε φωτεινή ακτινοβολία (σκιόφυτα). Διαφορετικό φωτεινό καθεστώς διαμορφώνεται όχι μόνο σε συνθήκες σκίασης ενός φυτού από τα υπερκείμενα, αλλά και από τους γείτονές του που δεν το σκιάζουν (εικόνα 8.15). Στη περίπτωση αυτή η ακτινοβολία που ανακλάται από τα γειτονικά φυτά είναι εμπλουτισμένη στην υπέρυθρη περιοχή του φάσματος και μέσω των ανακλαστικών αυτών σημάτων (που γίνονται αντιληπτά από το φυτόχρωμα B) τα φυτά αντιδρούν κατάλληλα (απομακρύνονται από τους γείτονες και πιθανούς ανταγωνιστές). Η γεινίαση με ανταγωνιστές επιβεβαιώνεται και από άλλου είδους ερεθίσματα, όπως η επαφή (μηχανικά ερεθίσματα) και ανίχνευση πτητικών ουσιών που εκπέμπουν άλλα φυτά.



Εικόνα 8.15. Η πυκνότητα φύτευσης (επάνω) και το σύνδρομο αποφυγής της σκίασης (κάτω). Ο άπλετος φωτισμός περιέχει περίπου ισοδύναμες εντάσεις ακτινοβολίας των περιοχών του μπλε, του κόκκινου του πράσινου και του εγγύς υπέρυθρου (μπλε, πράσινα, κόκκινα και καφέ βέλη αντίστοιχα). Ωστόσο η ακτινοβολία που ανακλάται από τα γειτονικά φυτά είναι εμπλουτισμένη στην υπέρυθρη περιοχή του φάσματος και μέσω των ανακλαστικών αυτών σημάτων (που γίνονται αντιληπτά από το φυτόχρωμα Β) τα φυτά ενεργοποιούν το σύνδρομο αποφυγής της σκίασης. Τα σήματα αυτά ενισχύονται αυξανόμενης της πυκνότητας φύτευσης (από αριστερά προς τα δεξιά), αλλά και της άμεσης σκίασης (δεξιά). Τροποποιημένο από Casal (2013).

Εφαρμογή 8.2

Η πυκνότητα των φυτών στις καλλιέργειες, η ανθεκτικότητα στις ασθένειες και οι φωτοδέκτες

Προκειμένου να επιτευχθούν υψηλές αποδόσεις ανά μονάδα επιφάνειας (π.χ. ανά στρέμμα) τα φυτά καλλιεργούνται σε υψηλές πυκνότητες, ωστόσο η αύξηση της πυκνότητας μπορεί να έχει αρνητικές επιπτώσεις στην ανθεκτικότητα των φυτών έναντι εντόμων και παθογόνων. Έχει διαπιστωθεί ότι η αύξηση της πυκνότητας φύτευσης προκαλεί αυξημένη σκίαση (εικόνα 8.15) που συνήθως προκαλεί αύξηση των προσβολών από πλευράς εντόμων ή παθογόνων ή/και μείωση του επιπέδου της άμυνας από πλευράς φυτών. Η σκίαση, εκτός από την αυξημένη σχετική υγρασία της ατμόσφαιρας και της επιφάνειας των φύλλων (που ευνοούν τις προσβολές), αποτελεί ένα σημαντικό ερέθισμα που κατευθύνει το αναπτυξιακό πρόγραμμα των φυτών (όπως έχει ήδη αναφερθεί). Στις συνθήκες αυτές δίδεται προτεραιότητα στην καθ ύψος ανάπτυξη, ενώ αναγκαστικά οι δαπάνες για άμυνα υστερούν σημαντικά. Αντίθετα, η παρουσία άπλετου φωτισμού ενεργοποιεί τις αντιδράσεις υψηλής δόσης ερεθίσματος οι οποίες όπως έχει ήδη αναφερθεί ελέγχονται από τα φυτοχρώματα (κυρίως το PhyB) και τον UVR8 (εικόνα 8.12).

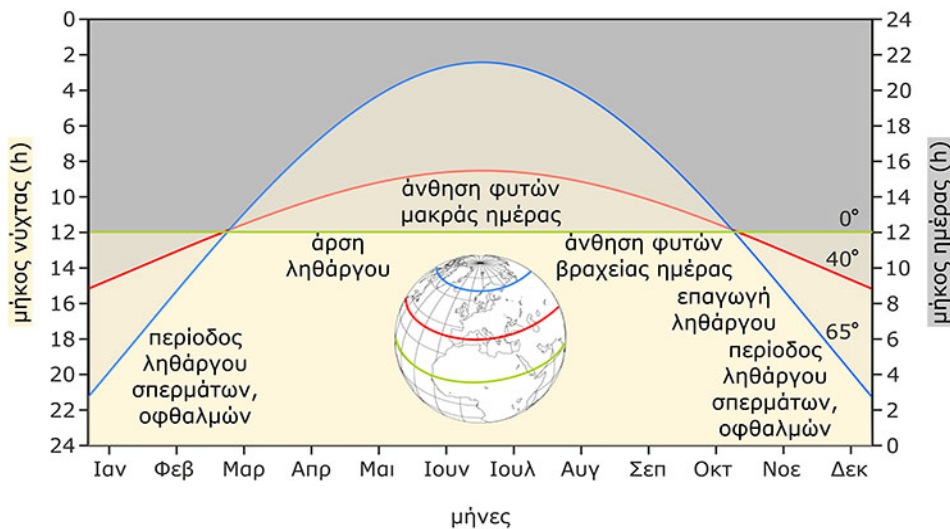
Η αντίληψη της UV ακτινοβολίας από τον UVR8 ενεργοποιεί τη σύνθεση φαινολικών συστατικών που προστατεύουν όχι μόνο από τη ζημιολόγο δράση της UV (δεδομένου ότι την απορροφούν), αλλά και από τα παθογόνα και τα έντομα, λόγω των τοξικών ιδιοτήτων τους (βλ....). Επίσης, η αντίληψη του άπλετου φωτισμού από τα φυτοχρώματα αυξάνει την ανθεκτικότητα των φυτών έναντι παθογόνων και εντόμων πιθανόν λόγω ενεργοποίησης της άμυνας μέσω των φυτορμονών ιασημονικό οξύ και σαλικυλικό οξύ (βλ...).

Συνοψίζοντας, οι χαμηλότερες πυκνότητες φύτευσης ποωδών φυτών ή το κατάλληλο κλάδεμα οπωροφόρων δένδρων μπορεί να επιφέρει σημαντική μείωση της χρήσης φυτοφαρμάκων προσκομίζοντας σημαντικά περιβαλλοντικά και οικονομικά οφέλη. Θα πρέπει ωστόσο να τονιστεί ότι σε ορισμένες περιπτώσεις η πυκνή φύτευση (π.χ. η καλλιέργεια δένδρων για ξυλεία) ενεργοποιεί το σύνδρομο αποφυγής της σκίασης παράγοντας υψηλόκορμα δένδρα με λίγες διακλαδώσεις των κορμών και επομένως καλύτερη ποιότητα ξύλου.



8.4. Η αντίληψη του μήκους της ημέρας. Ο φωτοπεριοδισμός ως μηχανισμός μέτρησης χρόνου

Φωτοπεριοδισμός είναι το φαινόμενο ρύθμισης ορισμένων λειτουργιών των φυτών από τις εποχιακές αλλαγές του μήκους της ημέρας (ή της νύκτας). Μέσω των μηχανισμών του φωτοπεριοδισμού τα φυτά έχουν τη δυνατότητα να προσδιορίζουν τον (εποχιακό) χρόνο μετρώντας το μήκος της ημέρας ή της νύκτας και να ρυθμίζουν κατάλληλα τις λειτουργίες τους. Τα φαινόμενα φωτοπεριοδισμού είναι πολύ διαδεδομένα όχι μόνο στα φυτά, αλλά και στα ζώα, και ο έλεγχος που ασκούν επεκτείνεται σε έναν μεγάλο αριθμό φυσιολογικών λειτουργιών, επομένως παρατηρούνται πολυάριθμες φωτοπεριοδικές αντιδράσεις. Ορισμένα παραδείγματα φωτοπεριοδικών αντιδράσεων φυτών τα οποία ενδημούν σε εύκρατα κλίματα αναφέρονται στην **εικόνα 8.16**.



Εικόνα 8.16. Ιδεατή παρουσίαση (κόκκινη καμπύλη) των εποχιακών μεταβολών της φωτοπεριόδου (δηλ. του μήκους της ημέρας και της νύκτας) σε γεωγραφικό πλάτος 40° (Λάρισα). Στην εικόνα παρουσιάζονται επίσης οι εποχιακές μεταβολές της φωτοπεριόδου σε δύο ακραία γεωγραφικά πλάτη. Στον Ισημερινό (0° πράσινη καμπύλη) το μήκος της ημέρας είναι σταθερό στις 12 ώρες ανεξάρτητα από την εποχή. Στο Bergen της Νορβηγίας (65° μπλε καμπύλη) κυμαίνεται από περίπου 3 ώρες τον Δεκέμβριο σε 21 ώρες τον Ιούνιο. Η κίτρινη περιοχή της εικόνας είναι διαφορετική ανάλογα με το γεωγραφικό πλάτος και αντιπροσωπεύει το μήκος της ημέρας ενώ η γκριζα το μήκος της νύκτας. Αναφέρονται αντιπροσωπευτικές λειτουργίες των φυτών οι οποίες ελέγχονται από τις εκάστοτε μεταβολές στο μήκος της φωτοπεριόδου.

Η προσαρμοστική σημασία της εμφάνισης φωτοπεριοδικών αντιδράσεων (κυρίως στο αναπαραγωγικό στάδιο) σε συγκεκριμένες εποχές του έτους είναι αυτονόητη. Η φωτοπερίοδος είναι ο παράγοντας του περιβάλλοντος που από έτος σε έτος δίνει επακριβή, αλάνθαστη πληροφορία για την εξέλιξη των εποχών. Επομένως, οι οργανισμοί που είναι ικανοί να αντιλαμβάνονται και να αξιοποιούν τα φωτοπεριοδικά ερεθίσματα αποκτούν ορισμένα σημαντικά πλεονεκτήματα προσαρμογής:

1) **Συγχρονίζονται με το φυσικό περιβάλλον.** Ζωτικής σημασίας στάδια της ανάπτυξης εξελίσσονται κάτω από ευνοϊκές κλιματικές συνθήκες. Π.χ. οι αυξημένες ενεργειακές ανάγκες της αναπαραγωγής και η εκπλήρωση του ρόλου της εξασφαλίζονται μόνον όταν υπάρξει συγχρονισμός με την εποχή της ικανοποιητικής ηλιοφάνειας, επάρκειας νερού και ευνοϊκών θερμοκρασιών. Το χαρακτηριστικό αυτό αποκτά βαρύνουσα σημασία για φυτά που διαβιώνουν σε εύκρατα κλίματα (μεγάλα γεωγραφικά πλάτη), στα οποία παρατηρούνται σημαντικές αλλαγές στο κλίμα στη διάρκεια ενός έτους.

2) **Συγχρονίζονται με τα υπόλοιπα μέλη του ίδιου είδους, αλλά και με την δραστηριότητα άλλων οργανισμών.** Π.χ. το στάδιο της αναπαραγωγής ενός φυτού ολοκληρώνεται εφόσον και τα υπόλοιπα μέλη του είδους είναι συγχρονισμένα, έτσι ώστε να ευνοείται η διασταυρούμενη γονιμοποίηση, και μάλιστα την εποχή δραστηριότητας των επικονιαστών. Εξάλλου, ο εποχιακός έλεγχος των δραστηριοτήτων μπορεί να έχει ως αποτέλεσμα την κατάληψη του ίδιου ενδιατήματος από διαφορετικούς οργανισμούς σε διαφορετικές εποχές του έτους.

3) **Προβλέπουν τις επικείμενες μεταβολές στο φυσικό περιβάλλον.** Μέσω φωτοπεριοδικών ερεθισμάτων η επαγωγή του ληθάργου σπερμάτων και οφθαλμών ολοκληρώνεται έγκαιρα, πριν από την έλευση των δυσμενών συνθηκών.

Η συζήτηση μας για τον φωτοπεριοδισμό των φυτών θα περιστραφεί γύρω από την άνθηση, την σημαντική φωτοπεριοδική αντίδραση που ανακαλύφθηκε πρώτη, και ως εκ τούτου είναι και περισσότερο μελετημένη. Άλλωστε, υπάρχουν ενδείξεις ότι όλες οι φωτοπεριοδικές αντιδράσεις μοιράζονται τον ίδιο μηχανισμό, ο οποίος ελέγχει τις επιμέρους εξειδικευμένες βιοχημικές αντιδράσεις που ευθύνονται για την εμφάνιση τους.

8.4.1. Τα φυτά χαρακτηρίζονται από διαφορετικές φωτοπεριοδικές αντιδράσεις άνθησης

Το έναυσμα για τον σωστό προσανατολισμό των ερευνητικών προσπαθειών στη μελέτη της άνθησης φωτοπεριοδικών φυτών δόθηκε από τις εύστοχες παρατηρήσεις των Αμερικάνων ερευνητών Garner και Allard στη δεκαετία του 1920. Οι ερευνητές αυτοί, αρχικά παρατήρησαν ότι φυτά σόγιας άνθιζαν πάντα το δεύτερο δεκαπενθήμερο του Σεπτεμβρίου, ακόμα και αν είχαν φυτευτεί με διαφορά τριών μηνών (δηλ. τον Μάιο, τον Ιούνιο ή τον Ιούλιο). Με άλλα λόγια, απόκλιση 59 ημερών στην ημερομηνία φύτευσης, στη διάρκεια Μαΐου-Ιουνίου, προκαλούσε μια διαφορά μόνο 11 ημερών στην εμφάνιση των πρώτων ανθών. Στη συνέχεια παρατήρησαν ότι φυτά μιας ορισμένης ποικιλίας καπνού (Maryland mammoth) δεν άνθιζαν εάν το μήκος της ημέρας ξεπερνούσε τις 14 ώρες. Τα αποτελέσματα αυτά έρχονται σε αντίθεση με την επικρατούσα άποψη της εποχής εκείνης, ότι δηλ. η συσχέτιση μεταξύ μακρού μήκους ημέρας και άνθησης ήταν το αποτέλεσμα της αυξημένης παραγωγής φωτοσυνθετικών προϊόντων στη διάρκεια της ευνοϊκής περιόδου των μακρών ημερών. Οι πειραματικές προσπάθειες των Garner και Allard τους οδήγησαν στο συμπέρασμα ότι σε πολλά φυτά το μήκος της ημέρας αποτελεί τον καθοριστικό παράγοντα ελέγχου της άνθησης. Τα φυτά αυτά τα ονόμασαν **φωτοπεριοδικά** (ως προς την άνθηση), και τα κατέταξαν σε δυο μεγάλες κατηγορίες (βλ. Πίνακα 8.3):

α) Φυτά βραχείας ημέρας (Short day plants, SDP), τα οποία ανθίζουν όταν το μήκος της ημέρας γίνει βραχύτερο από το κρίσιμο. Η κατηγορία αυτή περιλαμβάνει συνήθως φυτά από μικρά γεωγραφικά πλάτη (καφεόδενδρο, βαμβάκι, ρύζι) ή είδη που ανθίζουν προς το τέλος του καλοκαιριού (χρυσάνθεμο).

β) Φυτά μακράς ημέρας (Long day plants, LDP), που ανθίζουν όταν το μήκος της ημέρας γίνει μακρύτερο από το κρίσιμο. Κατά κανόνα, περιλαμβάνονται φυτικά είδη από μεγάλα γεωγραφικά πλάτη (π.χ. αρωστώδη εύκρατων περιοχών).

Ωστόσο δεν μπορούν όλα τα φυτά να χαρακτηριστούν ως φωτοπεριοδικά. Μια τρίτη κατηγορία περιλαμβάνει

γ) Φυτά ουδέτερα ή αδιάφορα. Η άνθηση των φυτών αυτών δεν εξαρτάται από το μήκος της ημέρας. Η εμφάνιση ανθών εξαρτάται από άλλους παράγοντες του περιβάλλοντος ή ενδογενείς, και όχι μόνο από το μήκος της ημέρας (βλ.).

Η αρχική κατάταξη των φωτοπεριοδικών φυτών στις δύο μεγάλες κατηγορίες βαθμιαία έγινε περισσότερο πολύπλοκη, με την εισαγωγή υποομάδων με ορισμένα επί μέρους χαρακτηριστικά. Π.χ. το είδος της εξάρτησης της άνθησης από το μήκος της ημέρας:

Υποχρεωτικά (ποιοτικά) φωτοπεριοδικά φυτά: Τα φυτά αυτά έχουν απόλυτη ανάγκη ενός μήκους ημέρας (SD ή LD) για να ανθίσουν.

Προαιρετικά (ποσοτικά) φωτοπεριοδικά φυτά: Πρόκειται ουσιαστικά για ουδέτερα φυτά, των οποίων όμως η άνθηση επιταχύνεται ή επιβραδύνεται από ένα ορισμένο μήκος ημέρας (SD ή LD).

Η γεωγραφική εξάπλωση των φωτοπεριοδικών ειδών περιορίζεται από τις ανάγκες τους για ένα κρίσιμο μήκος ημέρας. Κοντά στον Ισημερινό επικρατούν τα φυτά βραχείας ημέρας, ενώ σε μεγαλύτερα γεωγραφικά πλάτη ευνοείται η εξάπλωση των φυτών μακράς ημέρας (βλ. εικόνα 8.16).

Φωτοπεριοδισμός: Η ρύθμιση ορισμένων λειτουργιών των φυτών από τις εποχιακές αλλαγές του μήκους της ημέρας

Φυτά βραχείας ημέρας (Short day plants, SDP): Φυτά τα οποία ανθίζουν όταν το μήκος της ημέρας γίνει βραχύτερο από ένα κρίσιμο όριο.

Φυτά μακράς ημέρας (Long day plants, LDP): Φυτά τα οποία ανθίζουν όταν το μήκος της ημέρας ξεπεράσει ένα κρίσιμο όριο.

Φυτά ουδέτερα ή αδιάφορα: Φυτά των οποίων η άνθηση δεν εξαρτάται από το μήκος της ημέρας, αλλά από άλλους παράγοντες του περιβάλλοντος ή ενδογενείς.

Υποχρεωτικά (ποιοτικά) φωτοπεριοδικά φυτά: Φυτά τα οποία για να ανθίσουν έχουν απόλυτη ανάγκη ενός μήκους ημέρας (SD ή LD).

Προαιρετικά (ποσοτικά) φωτοπεριοδικά φυτά: Φυτά ουδέτερα των οποίων η άνθηση επιταχύνεται ή επιβραδύνεται από ένα ορισμένο μήκος ημέρας (SD ή LD).

Κρίσιμη φωτοπερίοδος: Το κρίσιμο όριο μήκους ημέρας κάτω από το οποίο (για τα φυτά μακράς ημέρας) και πάνω από το οποίο (για τα φυτά βραχείας ημέρας) δεν εμφανίζονται άνθη στα φωτοπεριοδικά φυτά.

Πίνακας 8.3. Ορισμένα παραδείγματα φωτοπεριοδικών και ουδέτερων ως προς την άνθηση φυτικών ειδών.

| Βραχείας ημέρας (SDP) | | Μακράς ημέρας (LDP) | | Ουδέτερα |
|--|------------------------------|--------------------------|-----------------------------|---------------------------|
| υποχρεωτικά | προαιρετικά | υποχρεωτικά | προαιρετικά | |
| <i>Coffea Arabica</i> | <i>Cannabis sativa</i> | <i>Avena sativa</i> | <i>Brassica rapa</i> | <i>Cucumis sp.</i> |
| <i>Euhporbia pulcherrima</i> | <i>Gossypium hirsutum</i> | <i>Dianthus superbis</i> | <i>Beta vulgaris</i> | <i>Lycopersicum sp.</i> |
| <i>Fragaria chiloensis</i> | <i>Cosmos bipinnatus</i> | <i>Hyoscyamus niger</i> | <i>Hordeum vulgare</i> | <i>Solanum tuberosum</i> |
| <i>Glycine max</i> | <i>Oryza sativa</i> | <i>Lolium temulentum</i> | <i>Lactuca sativa</i> | <i>Phaseolus vulgaris</i> |
| <i>Chrysanthemum morifolium</i> | <i>Saccharum officinarum</i> | <i>Melilotus alba</i> | <i>Petunia hybrida</i> | <i>Rosa sp.</i> |
| <i>Chenopodium album</i> | <i>Salvia splendens</i> | <i>Mentha piperita</i> | <i>Pisum sativum</i> | <i>Zea mays</i> |
| <i>Amaranthus caudatus</i> | | <i>Phleum pratensis</i> | <i>Poa pratensis</i> | <i>Vicia faba</i> |
| <i>Nicotiana tabacum</i> (var. Maryland mamooth) | | <i>Raphanus sativus</i> | <i>Triticum aestivum</i> | |
| <i>Xanthium strumarium</i> | | <i>Trifolium sp.</i> | <i>Arabidopsis thaliana</i> | |
| <i>Kalanchoe blossfeldiana</i> | | <i>Spinacia oleracea</i> | | |

Η διακύμανση του μήκους της ημέρας σε εύκρατες περιοχές ευνοεί την εξάπλωση και των δύο τύπων φυτών, εφόσον βέβαια οι υπόλοιπες συνθήκες είναι ευνοϊκές. Για παράδειγμα, στη περιοχή της Λάρισας (40°B) μπορούν να ανθίσουν οποιαδήποτε φυτά βραχείας ή μακράς ημέρας με κρίσιμο μήκος ημέρας μεταξύ 9 και 15 ωρών, όχι όμως και φυτά μακράς ημέρας της βόρειας Ευρώπης με κρίσιμο μήκος ημέρας άνω των 15 ωρών. Ορισμένα φωτοπεριοδικά φυτά, κυρίως σε περιοχές στις οποίες το μήκος της ημέρας δεν διαφέρει σημαντικά μεταξύ των εποχών (κοντά στον Ισημερινό), διαθέτουν αυξημένη φωτοπεριοδική ευαισθησία είναι δηλ. ικανά να διακρίνουν με μεγάλη ακρίβεια τις μεταβολές του μήκους της ημέρας.

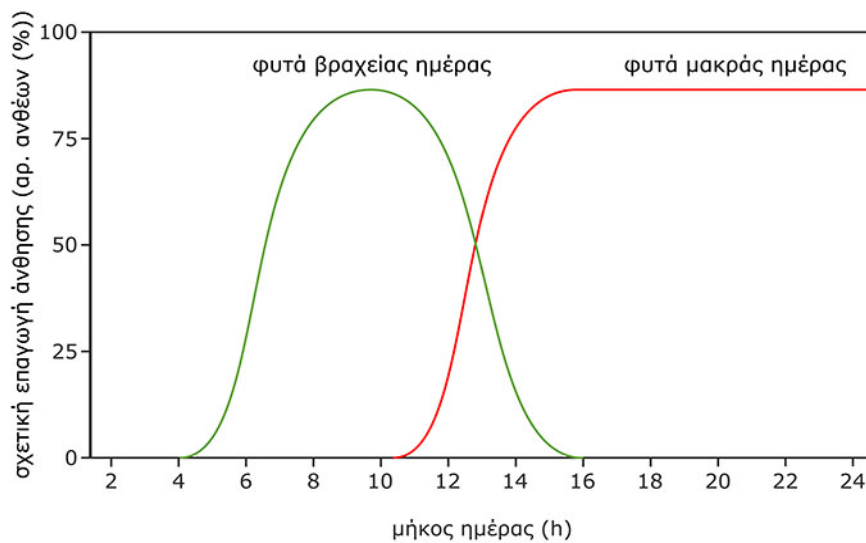
Η διάκριση μεταξύ φυτών βραχείας και μακράς ημέρας βασίζεται όχι στην ανάγκη για ένα συγκεκριμένο μήκος ημέρας (π.χ. ένα φυτό βραχείας ημέρας δεν ανθίζει κατ' ανάγκη σε βραχείες ημέρες), αλλά στη διαφορετική φωτοπεριοδική αντίδραση που παρουσιάζουν οι δύο αυτές κατηγορίες, όταν μεταβληθεί το μήκος της ημέρας (εικόνα 8.17). Μια προσεκτική παρατήρηση της εικόνας αυτής οδηγεί στα εξής συμπεράσματα:

α) Κάθε τύπος φυτών (SDP ή LDP) χαρακτηρίζεται από ένα κρίσιμο όριο μήκους ημέρας, κάτω από το οποίο (για τα μακράς ημέρας) και πάνω από το οποίο (για τα βραχείας ημέρας), δεν ανθίζουν. Το κρίσιμο αυτό όριο ονομάζεται **κρίσιμη φωτοπερίοδος** και περιλαμβάνει το κρίσιμο μήκος ημέρας και το κρίσιμο μήκος νύχτας.

Με άλλα λόγια, τα φυτά μακράς ημέρας χρειάζονται ένα μήκος ημέρας μεγαλύτερο εκείνου της κρίσιμης φωτοπεριόδου (περίπου 11 ώρες στην **εικόνα 8.17**), ενώ τα φυτά βραχείας ημέρας χρειάζονται ένα μήκος ημέρας μικρότερο εκείνου της κρίσιμης φωτοπεριόδου (περίπου 16 ώρες) για να ανθίσουν.

β) Παρατηρείται αλληλοκάλυψη μεταξύ των κρίσιμων φωτοπεριόδων των δύο κατηγοριών φυτών. Επομένως, υπάρχει περίπτωση, το κρίσιμο μήκος ημέρας για ένα φυτό μακράς ημέρας να είναι μικρότερο εκείνου ενός φυτού βραχείας ημέρας. Σημασία έχει, όπως ήδη τονίστηκε, όχι η απόλυτη τιμή της κρίσιμης φωτοπεριόδου, αλλά οι τάσεις που εμφανίζονται όταν μεταβάλλεται η φωτοπερίοδος, δηλαδή η πρόοδος των εποχών

γ) Τα περισσότερα φυτά βραχείας ημέρας δεν ανθίζουν σε πολύ μικρά μήκη ημέρας. Η ανάγκη επομένως για ένα ελάχιστο μήκος ημέρας σχετίζεται και με την λειτουργία της φωτοσύνθεσης, δηλ. με τον επαρκή εφοδιασμό σε ενέργεια και υποστρώματα απαραίτητα για την διεξαγωγή ορισμένων μεταβολικών διαδικασιών που υποστηρίζουν την άνθηση.



Εικόνα 8.17. Ιδανική διαγραμματική παρουσίαση της φωτοπεριοδικής αντίδρασης της άνθησης φυτών βραχείας και μακράς ημέρας, όταν μεταβάλλεται το μήκος της ημέρας.

Τα φωτοπεριοδικά χαρακτηριστικά εντός του είδους (π.χ. η κρίσιμη φωτοπερίοδος) δεν θεωρούνται αμετάβλητα, αλλά είναι δυνατό να διαφέρουν από άτομο σε άτομο ανάλογα με την ηλικία, τη διατροφή ή τη διαμόρφωση οικότυπων.

8.4.2. Τι είναι τα βιολογικά ρολόγια:

Οι φυτικοί οργανισμοί έχουν αναπτύξει, κατά την εξελικτική τους πορεία, την ικανότητα να αντιλαμβάνονται τη διαχρονική εξέλιξη των γεωφυσικών ρυθμών (όπως τις ταλαντώσεις στο μήκος της ημέρας, βλ. εικόνα 8.16). Η ικανότητα αυτή οφείλεται στη ρυθμικότητα που παρουσιάζουν ορισμένες λειτουργίες τους, η οποία συνήθως συντονίζεται με τις ταλαντώσεις των γεωφυσικών ρυθμών του περιβάλλοντος. Με τον τρόπο αυτό δίδεται η δυνατότητα στους οργανισμούς αυτούς να μετρούν τον χρόνο, ούτως ώστε να προσαρμόζουν εγκαίρως τις λειτουργίες τους στις επικείμενες αλλαγές των συνθηκών του περιβάλλοντος.

Βιολογικός ρυθμός είναι η ρυθμικότητα σε μια βιολογική λειτουργία υπό μορφή ταλαντώσεων. Η περίοδος των ταλαντώσεων (περιημερήσια - 24 ώρες, περιετήσια - 1 έτος, περισεληνιακή - 28 μέρες, κ.α.) αποτελεί χαρακτηριστικό γνώρισμα κάθε βιολογικού ρυθμού. Οι μηχανισμοί οι οποίοι ευθύνονται για τη μέτρηση του χρόνου μέσω των βιολογικών ρυθμών, αναφέρονται ως **βιολογικά ρολόγια**.

Οι **ημερήσιοι ρυθμοί** (βιολογικοί ρυθμοί με περιημερήσια περίοδο) αφορούν την χαρακτηριστικότερη έκφραση ρυθμικότητας λειτουργιών σε ένα μεγάλο αριθμό οργανισμών, από τους απλούστερους ευκαρυωτικούς έως τα σπερματοφύτα. Στις λειτουργίες που εκδηλώνουν ρυθμικότητα περιλαμβάνονται οι ρυθμοί αύξησης, η φωτοσύνθεση, η έκφραση γονιδίων, οι κυτταρικές διαιρέσεις, κ.α.

Σε συνθήκες φυσικού περιβάλλοντος οι ημερήσιοι ρυθμοί οι οποίοι εκδηλώνονται στους φυτικούς οργανισμούς συγχρονίζονται στην αντικειμενική περίοδο των 24 ωρών του ημερήσιου κύκλου. Εάν τα φυτά μεταφερθούν από τη φυσική εναλλαγή φωτός/σκότους σε συνεχές σκότος ή συνεχή χαμηλό φωτισμό, ο ρυθμός συνήθως συνεχίζει να εκφράζεται τουλάχιστον για μια χρονική περίοδο ως **ελεύθερος ρυθμός**. Ο πειραματικός αυτός χειρισμός παρέχει ισχυρές ενδείξεις για την ύπαρξη ενός μηχανισμού **ενδογενούς ταλαντωτή** (δηλ. μια κυκλική σειρά γεγονότων τα οποία συμβαίνουν ανεξάρτητα από το εξωτερικό περιβάλλον), ενώ ο ρυθμός χαρακτηρίζεται ως **ενδογενής**.

Βιολογικός ρυθμός: Η ρυθμικότητα σε μια βιολογική λειτουργία υπό μορφή ταλαντώσεων.

Βιολογικό ρολόι: Ο μηχανισμός μέτρησης χρόνου.

Ημερήσιος βιολογικός ρυθμός: Βιολογικός ρυθμός με περιημερήσια περίοδο.

Ελεύθερος βιολογικός ρυθμός: Η έκφραση ενός βιολογικού ρυθμού σε σταθερές συνθήκες.

Ενδογενής βιολογικός ρυθμός: Η ρυθμικότητα σε μια βιολογική λειτουργία που συμβαίνει ανεξάρτητα από το εξωτερικό περιβάλλον.

Ενδογενής ταλαντωτής: Ο μηχανισμός που ευθύνεται για τη παραγωγή των ταλαντώσεων ενός ενδογενούς

βιολογικού ρυθμού.

Ωρολογιακές πρωτεΐνες: Πρωτεΐνες οι οποίες συμμετέχουν στο μηχανισμό ενός ενδογενούς ταλαντωτή.

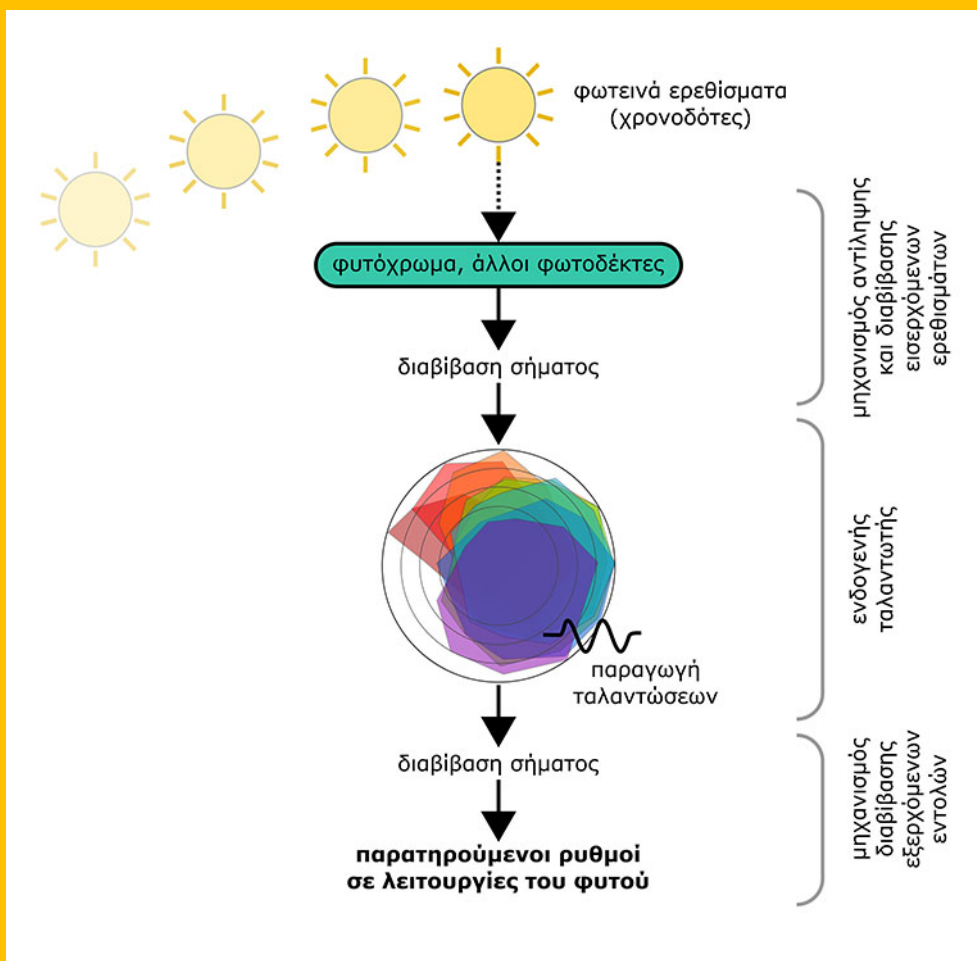
Χρονοδότες: Ερεθίσματα του περιβάλλοντος μέσω των οποίων ο φυτικός οργανισμός συγχρονίζει τον ενδογενή ταλαντωτή έτσι ώστε η υποκειμενική μέρα ή νύχτα (του ταλαντωτή) να συμπίπτει με την αντίστοιχη αντικειμενική (του τρέχοντος γεωφυσικού ρυθμού του περιβάλλοντος).

Παρ' όλο που οι ενδογενείς ρυθμοί θεωρούνται έμφυτοι, συνήθως απαιτείται η ύπαρξη ενός ερεθίσματος του περιβάλλοντος για να τεθούν σε λειτουργία. Η μεταβολή των συνθηκών φωτισμού (παρεμβολή φωτισμού σε συνθήκες συνεχούς σκότους ή το αντίστροφο) ή μια αιφνίδια μεταβολή της θερμοκρασίας, αποτελούν συνήθως τα εναύσματα για την έναρξη ενός ρυθμού ο οποίος δεν εκφράζεται σε σταθερές συνθήκες. Από τη στιγμή όμως που θα ξεκινήσει ένας βιολογικός ρυθμός, οι μεταβολές της θερμοκρασίας δεν επηρεάζουν σημαντικά τις ταλαντώσεις του. Το γεγονός αυτό αποτελεί απαραίτητη προϋπόθεση για την σωστή λειτουργία ενός μηχανισμού μέτρησης χρόνου.

Ο μηχανισμός των βιολογικών ρολογιών περιλαμβάνει τρία βασικά εξαρτήματα (εικόνα 8.18):

α. Έναν ενδογενή ταλαντωτή ο οποίος παράγει το ρυθμό. Ο μηχανισμός του ταλαντωτή φαίνεται ότι περιλαμβάνει την συνεχή κυκλική διαδικασία σύνθεσης-αποδόμησης μιας σειράς πρωτεϊνών που ονομάζονται **ωρολογιακές πρωτεΐνες**. Στο πειραματόφυτο *Arabidopsis thaliana* έχουν εντοπιστεί περισσότερες των 20 (εικόνα 8.19).

β. Έναν μηχανισμό αντίληψης των εισερχόμενων ερεθισμάτων και διαβίβασης σήματος. Αφορά κυρίως σε συστήματα αντίληψης φωτεινών ερεθισμάτων από φωτοδέκτες. Τα ερεθίσματα ονομάζονται **χρονοδότες**, διότι μέσω αυτών ο φυτικός οργανισμός συγχρονίζει τον ενδογενή ταλαντωτή έτσι ώστε η υποκειμενική μέρα ή νύχτα (του ταλαντωτή) να συμπίπτει με την αντίστοιχη αντικειμενική (του τρέχοντος γεωφυσικού ρυθμού του περιβάλλοντος). Στο φυσικό περιβάλλον ο συγχρονισμός των ενδογενών ταλαντωτών είναι πιθανό να επιτυγχάνεται μέσω

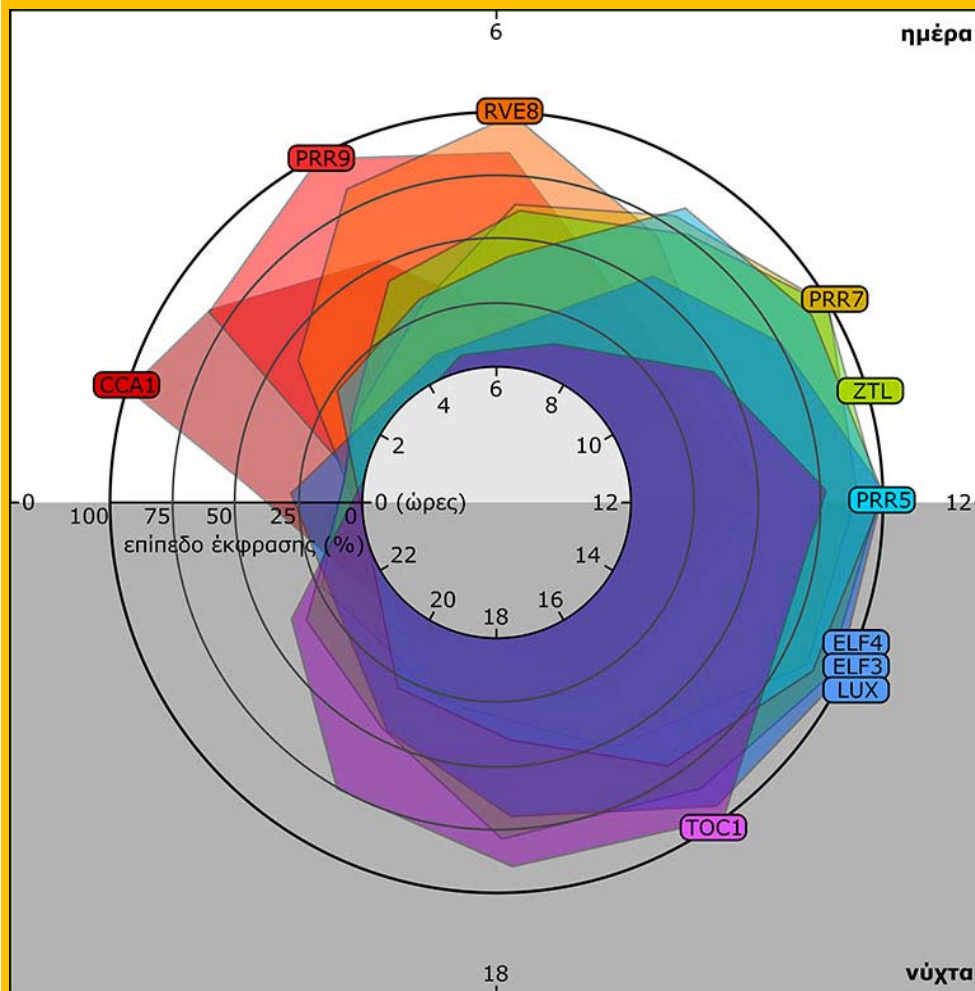


Εικόνα 8.18. Τα βασικά εξαρτήματα ενός βιολογικού ρολογιού.

ανεπαίσθητων καθημερινών «διορθώσεων» οι οποίες συμβαίνουν κατά την ανατολή και δύση του ήλιου.
γ. Έναν μηχανισμό διαβίβασης των εξερχομένων εντολών οι οποίες σε συγκεκριμένες χρονικές στιγμές ελέγχουν καθορισμένες λειτουργίες του φυτικού οργανισμού.

8.4.3. Πως λειτουργεί ο εσωτερικός ταλαντωτής;

Στο πειραματόφυτο *Arabidopsis thaliana* ο ταλαντωτής (η καρδιά του βιολογικού ρολογιού) αποτελεί ένα πολύπλοκο μηχανισμό που απαρτίζεται από πλήθος ωρολογιακών πρωτεϊνών. Η μέτρηση του χρόνου βασίζεται στις ταλαντώσεις στη συγκέντρωση των πρωτεϊνών αυτών, αλλά και σε αλληλεπιδράσεις μεταξύ τους, οι οποίες συνήθως ακολουθούν το πρότυπο της ανάδρομης παρεμπόδισης (βλ....). Οι ταλαντώσεις αυτές δημιουργούνται μέσω συνδυασμού *de novo* σύνθεσης, σταθεροποίησης και καταστροφής των ωρολογιακών πρωτεϊνών, και συνήθως δεν συμπίπτουν. Κάποιες πρωτεΐνες παρουσιάζουν τη μέγιστη συγκέντρωσή τους το πρωί και άλλες το απόγευμα ή κατά τη διάρκεια της νύκτας, ενώ κάθε μία από αυτές επηρεάζει διαφορετική λειτουργία (εικόνα 8.19). Συνήθως στο μέγιστο της ταλάντωσής τους (όταν η συγκέντρωσή τους φθάσει στο μέγιστο) προκαλούν ανάδρομη παρεμπόδιση στη σύνθεση ή στη δραστηριότητα άλλων πρωτεϊνών. Επομένως για να ξεκινήσει μια λειτουργία στο σωστό χρόνο θα πρέπει η αντίστοιχη ωρολογιακή πρωτεΐνη να βρίσκεται στο μέγιστο της ταλάντωσης και ταυτόχρονα να καταστέλλεται η δραστηριότητα των πρωτεϊνών που παρεμποδίζουν τη σχετική λειτουργία.

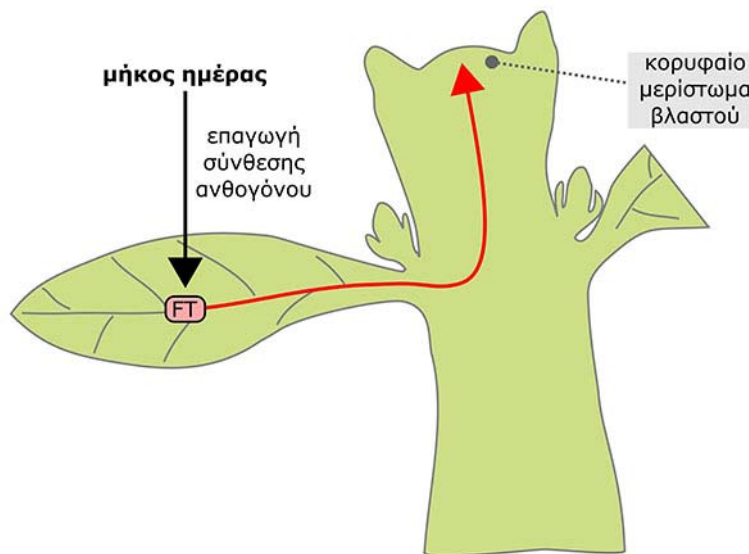


Εικόνα 8.19. Οι ταλαντώσεις ορισμένων ωρολογιακών πρωτεϊνών που συγκροτούν τον ενδογενή ταλαντωτή του βιολογικού ρολογιού του *Arabidopsis*. Οι ταλαντώσεις εκφράζονται ως επίπεδα έκφρασης των γονιδίων που τις κωδικοποιούν σε ομόκεντρους κύκλους, και κάθε πρωτεΐνη παρουσιάζεται με διαφορετικό χρώμα. Δανεισμένο από Shim and Imaizumi (2014).

8.4.4. Τι είναι το ανθογόνο;

Ήδη από τη δεκαετία του 1930 είχε διατυπωθεί η άποψη ότι ένα ορμονικό μόριο (στο οποίο δόθηκε η ονομασία «**ανθογόνο**, *florigen*» ευθυνόταν για την επαγωγή της άνθησης ορισμένων φυτών μακράς ημέρας. Η

άποψη αυτή είχε στηριχθεί σε πειραματικά δεδομένα που περιελάμβαναν εμβολιασμούς, σύμφωνα με τα οποία ένα άγνωστο μόριο μπορούσε να μετακινηθεί από τα φύλλα (περιοχή αντίληψης του μήκους της ημέρας) προς το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού και να προκαλέσει την επαγωγή σχηματισμού ανθέων. Ωστόσο η δομή του μορίου αυτού παρέμενε για δεκαετίες ένα αίνιγμα για τους Φυσιολόγους Φυτών, διότι ενώ η δράση του και τα λειτουργικά του χαρακτηριστικά υπεδείκνυαν μία φυτορμόνη, τα δομικά του χαρακτηριστικά ήταν διαφορετικά. Πρόσφατα διευκρινίστηκε ότι το ανθογόνο είναι μια πρωτεΐνη (**Flowering Locus T (FT)**) της οποίας η σύνθεση επάγεται σε συνθήκες μακράς ημέρας. Η σύνθεση της πρωτεΐνης πραγματοποιείται στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες των φύλλων και συγκεκριμένα στα συνοδά κύτταρα των ηθμοσωλήνων. Στη συνέχεια μεταφέρεται μέσω του ηθμού στο κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού όπου δεσμεύεται από κατάλληλη πρωτεΐνη-υποδοχέα. Το σύμπλοκο FT-υποδοχέα μεταφέρεται στο πυρήνα των μεριστωματικών κυττάρων και αφυπνίζει τα γονίδια που είναι υπεύθυνα για την επαγωγή της άνθησης (εικόνα 8.20).



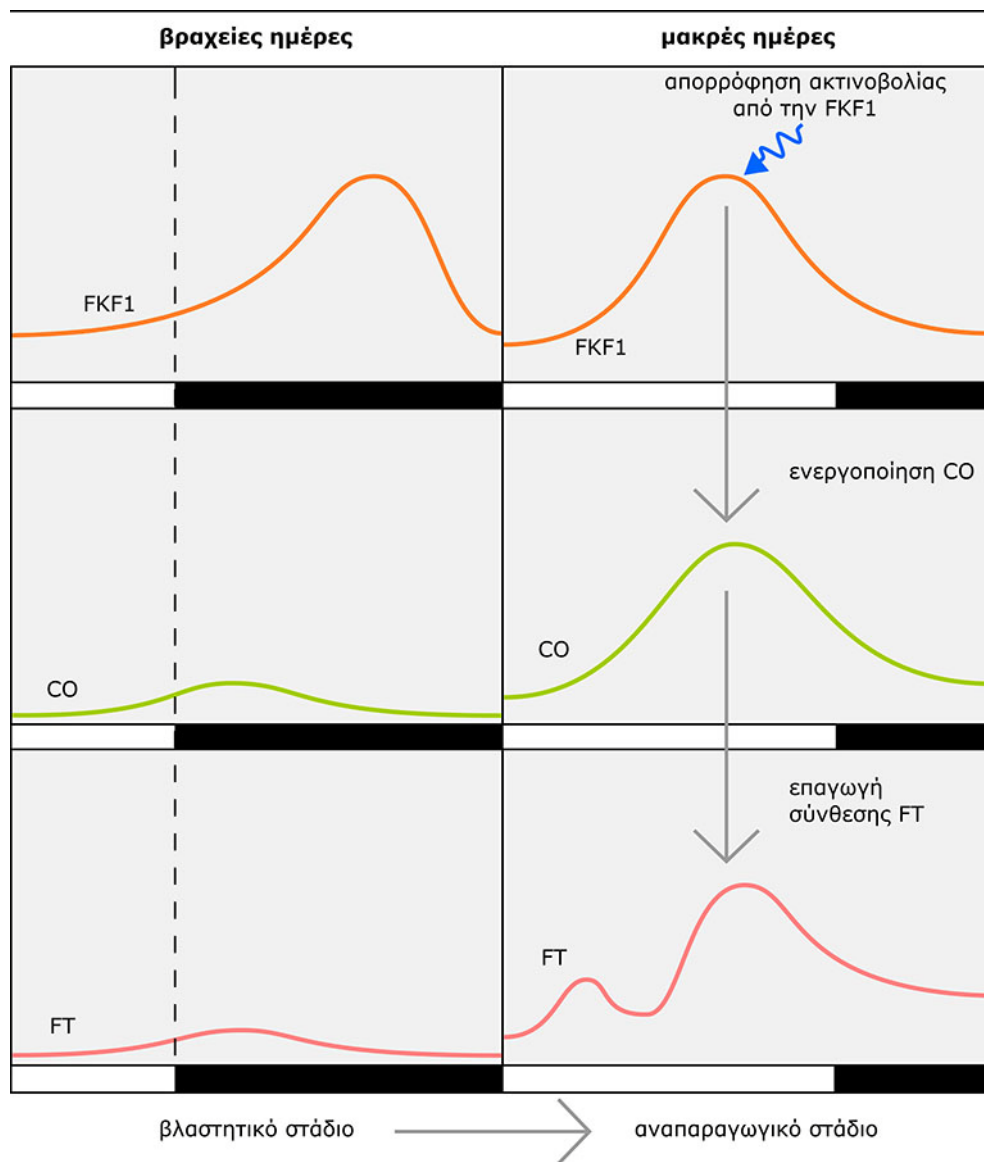
Εικόνα 8.20. Η αντίληψη ενός μήκους ημέρας που είναι ευνοϊκό για την άνθηση από τα φύλλα προκαλεί τη σύνθεση του ανθογόνου FT στα συνοδά κύτταρα των ηθμοσωλήνων. Το ανθογόνο μεταφέρεται στους ηθμοσωλήνες μέσω των οποίων κατευθύνεται στο κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού, όπου επάγει την άνθηση. Τροποποιημένο από Taoka et al (2013).

8.4.5. Η αντίληψη του φωτοπεριοδικού ερεθίσματος και η επαγωγή της άνθησης: Ένας πολύπλοκος μηχανισμός επιβεβαίωσης της ευνοϊκής περιόδου για την αναπαραγωγή

Όπως στη περίπτωση της μετάβασης του αρτίβλαστου από τη σκοτομορφογένεση στη φωτομορφογένεση, έτσι και στη περίπτωση της άνθησης το φυτό βρίσκεται σε ένα κομβικό σημείο που θα πρέπει να επιλέξει το κατάλληλο αναπτυξιακό πρόγραμμα για τη μετάβαση από τη βλαστητική στην αναπαραγωγική φάση. Στα φωτοπεριοδικά φυτά, εφόσον συντρέχουν όλες οι άλλες απαραίτητες προϋποθέσεις (βλ....) το έναυσμα δίδεται από την αντίληψη φωτοπεριοδικών ερεθισμάτων, μέσω των οποίων τα φυτά υπολογίζουν το χρόνο και τις εποχές. Πως όμως το επιτυγχάνουν; Σύμφωνα με την **υπόθεση της εξωτερικής σύμπτωσης**, η οποία μέχρι στιγμής επιβεβαιώνεται, ένας ενδογενής ταλαντωτής παράγει ταλαντώσεις στη συγκέντρωση ορισμένων μορίων-στόχων. Η σύμπτωση μιας δεδομένης φάσης των ταλαντώσεων αυτών με ένα εξωτερικό ερέθισμα, συνήθως φωτεινό, πυροδοτεί μια αναπτυξιακή αντίδραση (άνθηση στην προκειμένη περίπτωση). Τα δεδομένα συμφωνούν με την υπόθεση αυτή, τόσο στη περίπτωση των φυτών μακράς ημέρας, όσο και σε εκείνων βραχείας ημέρας.

Κεντρικό ρόλο στην επαγωγή της άνθησης των φωτοπεριοδικών φυτών μακράς ημέρας παίζει ο μεταγραφικός παράγοντας **CONSTANS (CO)**, μέσω του οποίου αξιολογούνται και ολοκληρώνονται εσωτερικές και εξωτερικές πληροφορίες ώστε η επαγωγή της άνθησης να πραγματοποιηθεί στη σωστή εποχή. Τα δεδομένα προέρχονται κυρίως από το πειραματόφυτο *Arabidopsis thaliana* (προαιρετικό LDP, βλ. πίνακα...). Η πρωτεΐνη CO συντίθεται στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και επάγει την έκφραση του γονιδίου το οποίο κωδικοποιεί το ανθογόνο FT. Η

σύνθεση της CO ακολουθεί ημερήσια ταλάντωση που ρυθμίζεται από το βιολογικό ρολόι, με μέγιστο κατά το τέλος της περιόδου μιας μακράς ημέρας. Η έκφραση επίσης του γονιδίου που κωδικοποιεί την CO ρυθμίζεται επίσης από ένα φωτοδέκτη της ομάδας των Zeitlupes (βλ...) που ενεργοποιείται από το μπλε φως, την πρωτεΐνη FKF1 (FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX 1). Η πρωτεΐνη FKF1 ταλαντώνεται και αυτή μέσω του βιολογικού ρολογιού και κατά τις βραχείες ημέρες το μέγιστό της βρίσκεται εκτός φάσης, τη νυκτερινή περίοδο (εικόνα 8.21). Όταν όμως η διάρκεια της ημέρας μεγαλώσει, το μέγιστο της ταλάντωσης της FKF1 είναι κατά το τέλος της ημέρας, επομένως ο φωτοδέκτης αυτός απορροφά πλέον μπλε φως και ενεργοποιείται. Ο ενεργοποιημένος φωτοδέκτης προκαλεί την επαγωγή του γονιδίου που κωδικοποιεί την CO, που με τη σειρά της ενεργοποιεί το γονίδιο που εκφράζει το ανθογόνο FT. Η ταλάντωση της CO ρυθμίζεται από πολυάριθμους παράγοντες στους οποίους περιλαμβάνονται εκτός από το φωτοδέκτη FKF1, και άλλοι φωτοδέκτες όπως τα φυτοχρώματα (ρυθμίζουν τη σταθερότητα του μορίου), τα κρυπτοχρώματα (συγχρονίζουν τον ταλαντωτή του βιολογικού ρολογιού), αλλά και πρωτεΐνες όπως η ουμπικουιλίνη (που σηματοδοτεί την αποδόμηση της CO). Οι παράγοντες αυτοί ρυθμίζουν τα επίπεδα της CO, ώστε να εξασφαλιστεί ότι α) η μέγιστη συσσώρευση της πραγματοποιείται όταν το μήκος της ημέρας ξεπεράσει το κρίσιμο όριο και β) στη διάρκεια της νύκτας αποδομείται, ώστε να μην υπάρχει πιθανότητα ενεργοποίησής της σε βραχείες ημέρες.



Εικόνα 8.21. Η αλληλεπίδραση των ταλαντώσεων του βιολογικού ρολογιού με το μήκος της ημέρας. Ο φωτοδέκτης FKF1 απορροφά μπλε φως μόνον όταν το μήκος της ημέρας ξεπεράσει ένα κρίσιμο όριο, οπότε μπορεί να ενεργοποιήσει το μεταγραφικό παράγοντα CO, οποίος με τη σειρά του επάγει την έκφραση του γονιδίου που κωδικοποιεί το ανθογόνο. Τελικώς το ανθογόνο επάγει την άνθηση.

CONSTANS (CO): Μεταγραφικός παράγοντας ο οποίος συντίθεται στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και επάγει την

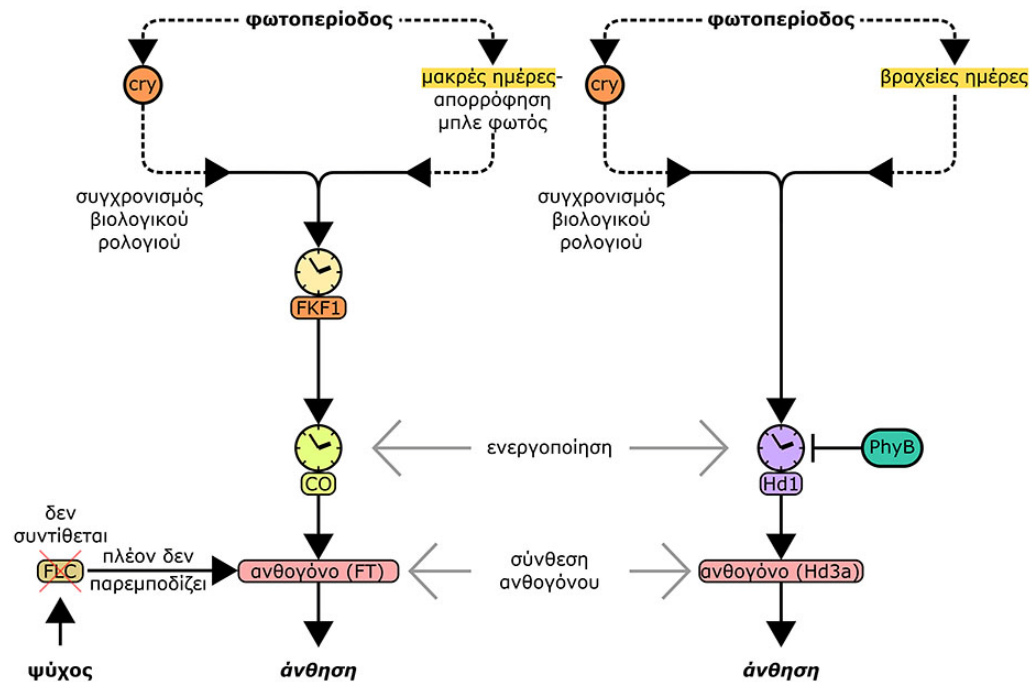
έκφραση του γονιδίου το οποίο κωδικοποιεί το ανθογόνο FT. Παίζει κεντρικό ρόλο στην επαγωγή της άνθησης των φωτοπεριοδικών φυτών μακράς ημέρας.

Flowering Locus T (FT): Μια πρωτεΐνη η οποία προκαλεί επαγωγή της άνθησης σε φυτά μακράς ημέρας. Η σύνθεση της πραγματοποιείται στις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες των φύλλων και συγκεκριμένα στα συνοδά κύτταρα των ηθμοσωλήνων. Στη συνέχεια μεταφέρεται μέσω του ηθμού στο κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού όπου επάγει την έκφραση γονιδίων που είναι υπεύθυνα για την επαγωγή της άνθησης.

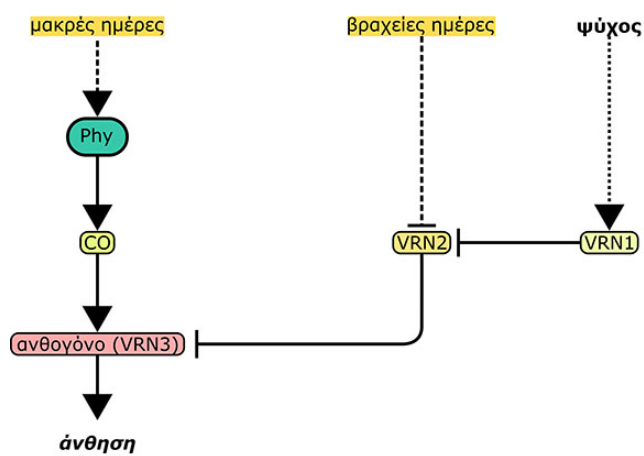
Ανθογόνο: Βλ. Flowering Locus T

Υπόθεση της εξωτερικής σύμπτωσης: Υπόθεση εργασίας, σύμφωνα με την οποίαν εάν οι ταλαντώσεις που παράγει ένας ενδογενής ταλαντωτής συμπίπτουν με ένα εξωτερικό ερέθισμα, τότε πυροδοτούνται αναπτυξιακές αντιδράσεις. Στη περίπτωση της άνθησης, οι ταλαντώσεις ορισμένων πρωτεϊνών συμπίπτουν με την ύπαρξη φωτισμού στο τέλος της ημέρας. Εάν υπάρχει φωτισμός (μακρές μέρες) δρομολογούνται αντιδράσεις, ανάλογα αν το φυτό είναι LDP ή SDP.

Νυχτερινή παρεμβολή: Ολιγόλεπτη εμβόλιμη φωτεινή αναλαμπή κατά τη διάρκεια της νύκτας.



A



B

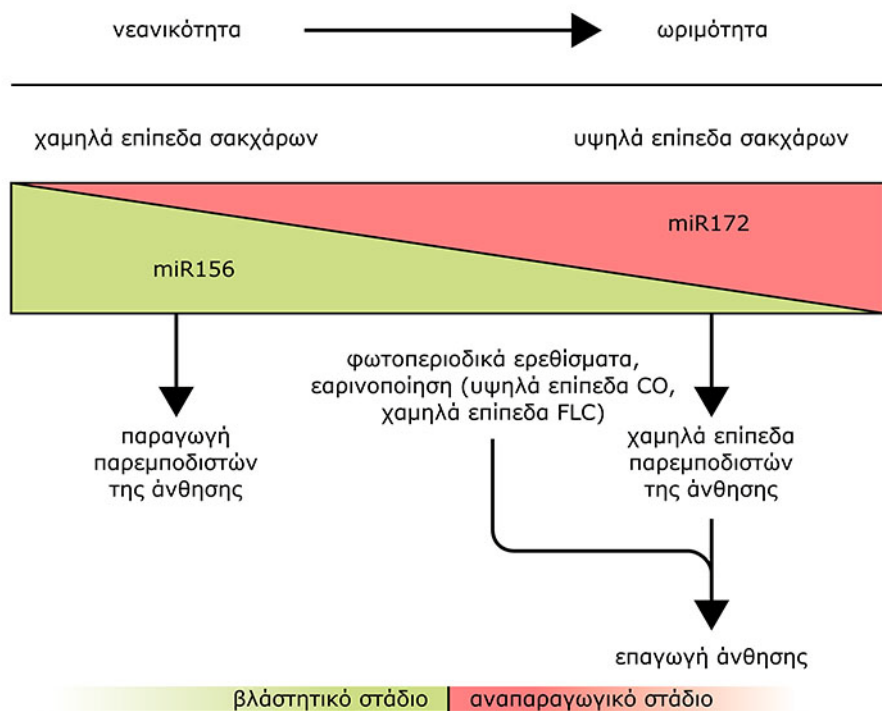
Εικόνα 8.22. Α. Σύνοψη των μηχανισμών που επάγουν την άνθηση στο *Arabidopsis* (LDP) και στο ρύζι (*Oryza sativa*, προαιρετικό SDP). Η αντίληψη μακρών ημερών από την ωρολογιακή πρωτεΐνη FKF1 (περίπτωση *Arabidopsis*, αριστερά) ενεργοποιεί το μεταγραφικό παράγοντα CO και οδηγεί στη σύνθεση του ανθογόνου FT. Η επίδραση περιόδου ψύχους (εαρινοποίηση) προκαλεί την αποδόμηση της πρωτεΐνης FLC και η άνθηση δεν παρεμποδίζεται πλέον. Στο ρύζι (δεξιά), παρότι ο μηχανισμός είναι περισσότερο πολύπλοκος η άνθηση επάγεται από βραχείες ημέρες μέσω ενός μηχανισμού στον οποίο συμμετέχουν πρωτεΐνες ομόλογες προς αυτές του *Arabidopsis*. Το σχεδιάγραμμα του ρολογιού υποδηλώνει ωρολογιακή πρωτεΐνη. **Β.** Ο μηχανισμός της εαρινοποίησης στα σιτηρά εύκρατων κλιμάτων. Ο μηχανισμός ελέγχεται από την πρωτεΐνη VRN2, η οποία παρεμποδίζει την άνθηση εάν δεν συμβεί εαρινοποίηση. Εάν προηγηθεί η έκθεση των φυτών σε χαμηλές θερμοκρασίες επάγεται η σύνθεση της πρωτεΐνης VRN1 η οποία παρεμποδίζει τη σύνθεση της VRN2. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα να ξεκινήσει η σύνθεση της πρωτεΐνης VRN3 που είναι ομόλογη του ανθογόνου FT του *Arabidopsis*. Παράλληλα η αντίληψη κατάλληλου μήκους ημέρας συμβαίνει μέσω του φυτοχρώματος. Συντμήσεις: Cry, Κρυπτοχρώματα, Phy: Φυτόχρωμα.

Οι φωτοπεριοδικοί μηχανισμοί που ελέγχουν την άνθηση των φυτών βραχείας ημέρας έχουν μελετηθεί χρησιμοποιώντας ως πειραματόφυτο το ρύζι, ένα προαιρετικό SDP (πίνακας 8.3). Τα δεδομένα δείχνουν ότι ο μηχανισμός και οι ρυθμιστικές πρωτεΐνες που τον απαρτίζουν παρουσιάζουν ομοιότητες με εκείνον των φυτών μακράς ημέρας. Π.χ. η πρωτεΐνη Heading Date 1 (Hd1) του ρυζιού είναι ομόλογη (παρουσιάζει παρόμοια δομή και λειτουργία) προς την πρωτεΐνη CO του *Arabidopsis* (εικόνα 8.22). Επίσης τουλάχιστον τρεις πρωτεΐνες, μεταξύ των οποίων η Heading Date 3a (Hd3a) παρουσιάζονται ομόλογες του ανθογόνου FT του *Arabidopsis*. Όπως και στη περίπτωση του *Arabidopsis*, κεντρικό ρόλο στην επαγωγή της άνθησης του ρυζιού παίζει ο μεταγραφικός παράγοντας Hd1 (ομόλογος του CO), μέσω του οποίου αξιολογούνται και ολοκληρώνονται εσωτερικές και εξωτερικές πληροφορίες ώστε η επαγωγή της άνθησης να πραγματοποιηθεί στη σωστή εποχή (εικόνα 8.22). Υπάρχει ωστόσο και μια σημαντική διαφορά: Ενώ ο CO επάγει την άνθηση σε μακρές ημέρες, ο Hd1 επάγει την άνθηση σε βραχείες, και την παρεμποδίζει σε μακρές. Επομένως ο Hd1 παίζει το ρόλο του μοριακού διακόπτη που μπορεί να επάγει ή να παρεμποδίζει τη σύνθεση των ανθογόνων του ρυζιού, ανάλογα με το μήκος της ημέρας. Η διαφορά αυτή εξηγείται από το γεγονός ότι ενώ η σύνθεση του μεταγραφικού παράγοντα CO στο *Arabidopsis* παρουσιάζει μέγιστο στο τέλος μιας μακράς ημέρας, η σύνθεση του ομόλογου μεταγραφικού παράγοντα Hd1 του ρυζιού ξεκινά και ολοκληρώνεται στη διάρκεια της νύκτας. Επομένως ο Hd1 λειτουργεί ως ένας αισθητήρας του μήκους της νύκτας, ο οποίος επάγει την άνθηση μόνον όταν επικρατεί σκοτάδι. Σε μακρές ημέρες ο Hd1 παρεμποδίζει την άνθηση μέσω ενός μηχανισμού στον οποίον ο φωτοδέκτης είναι το PhyB. Στη περίπτωση του ρυζιού η υπόθεση εξωτερικής σύμπτωσης επιβεβαιώνεται και πάλι, αφού η αναπτυξιακή αντίδραση εμφανίζεται μόνον όταν συμπίπτει η μέγιστη ταλάντωση του Hd1 με την ύπαρξη σκοταδιού. Επομένως τα φυτά βραχείας ημέρας προκειμένου να υπολογίσουν τον εποχιακό χρόνο, βασίζονται στη μέτρηση του μήκους της νύκτας και όχι της ημέρας όπως τα φυτά μακράς ημέρας. Πράγματι, στο ρύζι μια **νυκτερινή παρεμβολή** στο μέσον της νύκτας καθυστερεί σημαντικά την εμφάνιση ανθέων. Η καθυστέρηση της άνθησης από μια νυκτερινή παρεμβολή οφείλεται στα χαμηλά επίπεδα του ανθογόνου (Hd3a), ενώ η αντίληψη των φωτεινών αναλαμπών πραγματοποιείται από το PhyB.

8.4.6. Ορισμένοι παράγοντες του περιβάλλοντος αλληλεπιδρούν με τον φωτοπεριοδισμό

Η άνθηση αποτελεί το κορυφαίο γεγονός στο βιολογικό κύκλο ενός φυτού, διότι θα οδηγήσει στη παραγωγή απογόνων και στη διαίωξη του είδους. Προκειμένου λοιπόν η αναπαραγωγική προσπάθεια να στεφθεί από επιτυχία, θα πρέπει να έχουν εξασφαλιστεί οι ευνοϊκότερες συνθήκες του περιβάλλοντος, αλλά και η δυνατότητα του ατόμου να ανταπεξέλθει τη «δοκιμασία» αυτή.

Η συμπλήρωση του **σταδίου της νεανικότητας** φαίνεται ότι αποτελεί απαραίτητη προϋπόθεση για όλα τα φυτά, προκειμένου να εισέλθουν στο αναπαραγωγικό στάδιο ή να καταστούν ευαίσθητα σε άλλους παράγοντες που καθορίζουν την άνθηση. Φαίνεται ότι η νεανικότητα αποτελεί την ασφαλιστική δικλείδα που εξασφαλίζει (όταν παρέλθει) ότι τα φυτά είναι ικανά να ανταπεξέλθουν το ενεργογόρο στάδιο της αναπαραγωγής. Η αντίληψη της ηλικίας συμβαίνει μέσω πολλών μηχανισμών, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνεται και η σταδιακή αύξηση των επιπέδων των σακχάρων που παράγονται και κυκλοφορούν στον ηθμό. Τα επίπεδα των σακχάρων καθορίζουν και τα επίπεδα τουλάχιστον δύο μορίων miRNAs (miRNAs), μέσω των οποίων δίδεται το πράσινο ή το κόκκινο φως για τη δρομολόγηση της άνθησης (εικόνα 8.23). Τα miRNAs είναι RNAs μικρού μεγέθους (περιλαμβάνουν 22 περίπου νουκλεοτίδια) τα οποία δεν κωδικοποιούν πληροφορία, αλλά παίζουν σημαντικό ρόλο στη ρύθμιση της έκφρασης των γονιδίων. Η μετάβαση από το στάδιο της νεανικότητας στο στάδιο της ωριμότητας χαρακτηρίζεται από μια σταδιακή ελάττωση των επιπέδων του miR156 (που επάγει τη σύνθεση παρεμποδιστών της άνθησης) και μια σταδιακή αύξηση των επιπέδων του miR172 (που προκαλεί ελάττωση των επιπέδων των παρεμποδιστών). Οι αλλαγές αυτές σχετίζονται με τη σταδιακή συσσώρευση σακχάρων. Επομένως, καθώς η ηλικία του φυτού αυξάνεται, τα επίπεδα των παρεμποδιστών της άνθησης ελαττώνονται και αν συνδυαστούν και με άλλα ερεθίσματα (φωτοπερίοδο, εαρινοποίηση που θα αναφερθεί στη συνέχεια), δίδεται το πράσινο φως για την άνθηση.



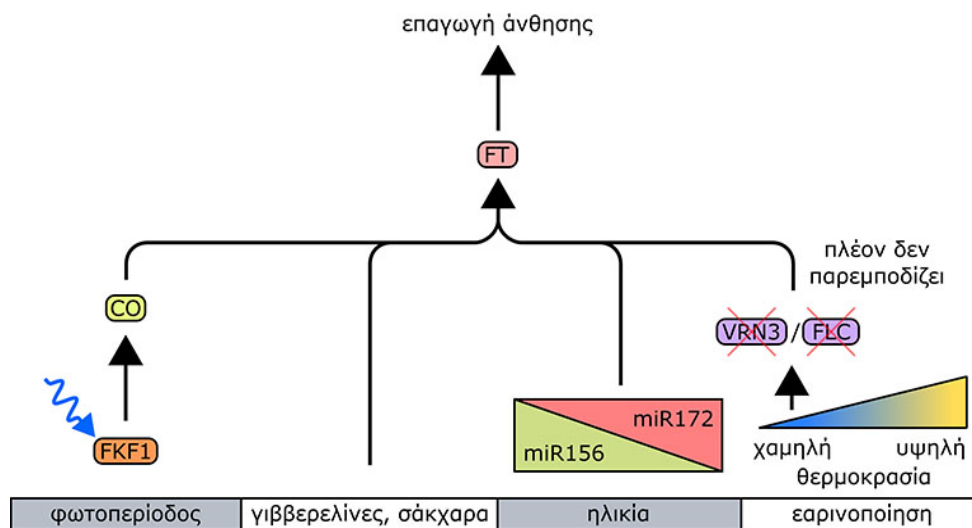
Εικόνα 8. 23. Οι ενδογενείς παράγοντες οι οποίοι καθορίζουν τη μετάβαση από το βλαστητικό στο αναπαραγωγικό στάδιο.

Η **θερμοπερίοδος** (οι ημερονύκτιες διακυμάνσεις της θερμοκρασίας του περιβάλλοντος), παρ' όλων ότων δεν χαρακτηρίζεται από την αυστηρή επαναληπτικότητα και σταθερότητα της φωτοπεριόδου, παίζει σημαντικό ρόλο στην ανάπτυξη των φυτών. Τα περισσότερα φυτά αναπτύσσονται καλύτερα όταν η θερμοκρασία της νύκτας είναι χαμηλότερη της θερμοκρασίας της ημέρας, φαινόμενο που αποδίδεται με τον όρο **θερμοπεριοδισμός**. Η θερμοκρασία μπορεί επίσης να επηρεάσει και την φυσιολογική συμπεριφορά ενός φυτού έναντι της άνθησης: Ορισμένα φυτά βραχείας ημέρας αντιδρούν στις μεταβολές της φωτοπεριόδου μόνο σε κατάλληλη θερμοκρασία. Η **εαρινοποίηση**, δηλ. η απαίτηση μιας περιόδου χαμηλών θερμοκρασιών προκειμένου να γίνει επαγωγή της άνθησης, αποτελεί σημαντικό παράγοντα ελέγχου. Π.χ. η εαρινοποίηση της καρυδιάς απαιτεί 700 έως 1500 ώρες ψύχους χαμηλότερες των 7°C προκειμένου να γίνει επαγωγή της άνθησης. Σε πολλές περιπτώσεις ο φωτοπεριοδισμός συνδυάζεται με την εαρινοποίηση, συνεπώς τα φυτά αποκτούν επακριβείς πληροφορίες για την εποχή στην οποία ανθίζουν. Το μήκος της ημέρας δεν παρέχει από μόνο του επαρκείς ενδείξεις για το είδος της εποχής (φθινόπωρο ή άνοιξη), εάν όμως συνδυαστεί με την εαρινοποίηση επιβεβαιώνει την πάροδο του χειμώνα. Πολλά φυτά μακράς ημέρας παραμένουν στο βλαστητικό στάδιο, ακόμη και κάτω από ευνοϊκές συνθήκες φωτοπεριόδου, έως ότου υποστούν εαρινοποίηση. Σε ορισμένα φυτά οι βραχείες ημέρες ή ο χειρισμός με φυτορμόνες (βλ. εικόνα 7.13) μπορεί να υποκαταστήσει την επίδραση της εαρινοποίησης. Από την άλλη πλευρά το φαινόμενο της εαρινοποίησης δεν αφορά τα περισσότερα φυτά βραχείας ημέρας, αφού αυτά που εξαπλώνονται κοντά στον Ισημερινό (όπως το ρύζι) δεν έχουν ποτέ την εμπειρία των χαμηλών θερμοκρασιών και της εναλλαγής των εποχών.

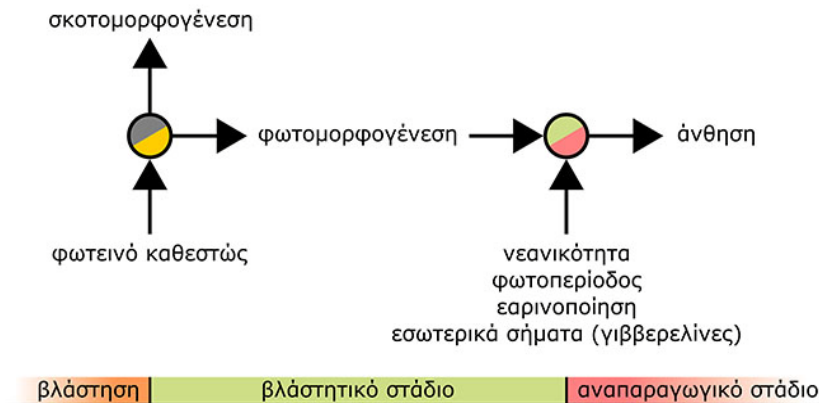
Η παραμονή των αρτιβλάστων *Arabidopsis thaliana* σε χαμηλές θερμοκρασίες έχει ως αποτέλεσμα την αδρανοποίηση ή αποδόμηση της πρωτεΐνης **FLOWERING LOCUS C (FLC)**, η οποία αποτελεί παρεμποδιστή της σύνθεσης του ανθογόνου FT (εικόνα 8.22.A). Ανάλογος μηχανισμός λειτουργεί και στα σιτηρά εύκρατων κλιμάτων που απαιτούν εαρινοποίηση, το σιτάρι και το κριθάρι. Στα φυτά αυτά ο μηχανισμός της εαρινοποίησης ελέγχεται από την πρωτεΐνη **VERNALIZATION 2 (VRN2)**, η οποία παρεμποδίζει την άνθηση εάν δεν συμβεί εαρινοποίηση. Εάν όμως προηγηθεί η έκθεση των φυτών σε χαμηλές θερμοκρασίες επάγεται η σύνθεση της πρωτεΐνης VRN1 η οποία παρεμποδίζει τη σύνθεση της VRN2. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα να πέσουν τα επίπεδα του παρεμποδιστή της άνθησης VRN2, ώστε να μπορεί να ξεκινήσει η σύνθεση της πρωτεΐνης VRN3 που είναι ομόλογη του ανθογόνου FT του *Arabidopsis* (εικόνα 8.22.B). Με τον μηχανισμό αυτό επιβεβαιώνεται η έλευση της άνοιξης και τα φυτά είναι πλέον ικανά να αντιδράσουν στα φωτοπεριοδικά ερεθίσματα.

Στη ρύθμιση της άνθησης, εκτός της ηλικίας, εμπλέκονται και άλλοι ενδογενείς παράγοντες, όπως οι γιββερελίνες. Στο κεφ...αναφέρθηκε ότι ο χειρισμός με γιββερελίνες μπορεί να υποκαταστατήσει την εαρινοποίηση. Η δράση αυτή των γιββερελινών σχετίζεται με την αποδόμηση των πρωτεϊνών DELLA (βλ...) οι οποίες παρεμποδίζουν τη σύνθεση του ανθογόνου FT ή άλλων πρωτεϊνών που εμπλέκονται στη διαβίβαση σήματος μέσω της CO (όπως των PIFs, βλ...). Τέλος η ανόργανη διατροφή παίζει και αυτή ρόλο στη ρύθμιση της άνθησης. Π.χ. στην αγροτική παραγωγή χρησιμοποιούνται χαμηλά επίπεδα αζώτου για την επαγωγή της άνθησης σε ορισμένα είδη (τομάτα, μηλιά, κ.ά.).

Συνοψίζοντας, η είσοδος στο αναπαραγωγικό στάδιο και η έναρξη της άνθησης αποτελεί μια πολύπλοκη διαδικασία που βρίσκεται κάτω από τον έλεγχο ενδογενών (ηλικία, επίπεδα γιββερελινών) και εξωτερικών παραγόντων (θερμοκρασία, φωτοπερίοδος) οι οποίοι αξιολογούνται και συνδυάζονται, ώστε η άνθηση να συμβεί στις ιδανικότερες συνθήκες και να στεφτεί από επιτυχία. Εάν όλοι οι παράγοντες είναι ευνοϊκοί, τότε δρομολογείται η σύνθεση του ανθογόνου στα συνοδά κύτταρα του ηθμού των φύλλων. Το μόριο αυτό μετακινείται μέσω του ηθμού προς το ακραίο μερίστωμα του βλαστού, όπου δίδει το σήμα επαγωγής των γονιδίων που εμπλέκονται στην άνθηση (εικόνα 8.24). Τέλος, η βλάστηση του σπέρματος και η μετέπειτα είσοδος του φυτού στο αναπαραγωγικό στάδιο, αποτελούν δύο κομβικά σημεία του βιολογικού κύκλου διότι επιβάλλουν τη λήψη αποφάσεων σχετικά με την επιλογή της αναπτυξιακής στρατηγικής (εικόνα 8.25). Στη πρώτη περίπτωση θα πρέπει να γίνει επιλογή μεταξύ των αναπτυξιακών προγραμμάτων της φωτομορφογένεσης ή της σκοτομορφογένεσης. Η λήψη απόφασης βασίζεται στην ανίχνευση του φωτεινού καθεστώτος από τα φυτοχρώματα. Στη δεύτερη περίπτωση θα πρέπει να γίνει επιλογή μεταξύ της συνέχισης του αναπτυξιακού προγράμματος της βλαστητικής ανάπτυξης ή της εισόδου στην αναπαραγωγική φάση. Εδώ η λήψη απόφασης βασίζεται σε εσωτερικά σήματα (συμπλήρωση σταδίου νεανικότητας, επίπεδα γιββερελίνης) και σε περιβαλλοντικά ερεθίσματα (εαρινοποίηση, μήκος ημέρας).



Εικόνα 8.24. Ενδογενείς και περιβαλλοντικοί παράγοντες οι οποίοι πρέπει να συνδυαστούν προκειμένου να ανθίσει ένα φυτό.



Εικόνα 8.25. Τα δύο κομβικά σημεία (κύκλοι) στο βιολογικό κύκλο ενός φυτού. Το πρώτο αφορά στην επιλογή του αναπτυξιακού προγράμματος της φωτομορφογένεσης ή της σκοτομορφογένεσης. Η λήψη απόφασης βασίζεται στην ανίχνευση του φωτεινού καθεστώτος από τα φυτοχρώματα. Το δεύτερο αφορά στην επιλογή συνέχισης του αναπτυξιακού προγράμματος της βλαστητικής ανάπτυξης ή της εισόδου στην αναπαραγωγική φάση. Η λήψη απόφασης βασίζεται σε εσωτερικά σήματα (συμπλήρωση σταδίου νεανικότητας, επίπεδα γιββερελίνης) και σε περιβαλλοντικά ερεθίσματα (εαρινοποίηση, μήκος ημέρας).

Στάδιο νεανικότητας: Το στάδιο του βιολογικού κύκλου κατά το οποίο το φυτό ακολουθεί τη βλαστητική ανάπτυξη. Η συμπλήρωσή του επιτρέπει την είσοδο στην αναπαραγωγική διαδικασία.

Θερμοπερίοδος: Οι ημερονύκτιες διακυμάνσεις της θερμοκρασίας του περιβάλλοντος.

Θερμοπεριοδισμός: Η επίδραση της θερμοπεριόδου στην ανάπτυξη ενός φυτού.

Εαρινοποίηση: Η απαίτηση μιας περιόδου ψύχους προκειμένου να γίνει επαγωγή της άνθησης.

FLOWERING LOCUS C (FLC): Πρωτεΐνη -παρεμποδιστής της σύνθεσης του ανθογόνου FT της οποίας τα επίπεδα πέφτουν κατά τη διαδικασία της εαρινοποίησης. Απαντάται στο *Arabidopsis*.

VERNALIZATION 2: Πρωτεΐνη που απαντάται σε σιτηρά εύκρατων κλιμάτων που απαιτούν εαρινοποίηση. Παρουσιάζει λειτουργία ανάλογη της FLC.

Εφαρμογή 8.3

Η επαγωγή της άνθησης στα καλλιεργούμενα φωτοπεριοδικά φυτά και η σημασία της

Η πρόοδος της βασικής έρευνας στους μηχανισμούς ελέγχου της άνθησης προσφέρει τη δυνατότητα πολλαπλών εφαρμογών στη Γεωπονία. Μέσω στοχευμένης βελτίωσης μπορεί η διάρκεια του βλαστητικού σταδίου να επιμηκυνθεί ή να περιοριστεί, με στόχο την καλύτερη προσαρμογή σε διαφορετικές γεωγραφικές ζώνες και την αύξηση της παραγωγής. Μέχρι στιγμής τέτοιου είδους εφαρμογές αφορούν το σιτάρι, το κριθάρι και το ρύζι, η καλλιέργεια των οποίων είναι κρίσιμη για την παραγωγή τροφίμων στο πλανήτη. Μέσω της βελτίωσης έχουν δημιουργηθεί ποικιλίες με διαφορετικές ανάγκες φωτοπεριοδισμού ή εαρινοποίησης. Π.χ. ποικιλίες σιτηρών που απαιτούν εαρινοποίηση σπέρνονται το φθινόπωρο και ανθίζουν αποκλειστικά την ερχόμενη άνοιξη, ενώ ποικιλίες που δεν απαιτούν εαρινοποίηση σπέρνονται μετά το χειμώνα. Συνεπώς μπορεί να γίνει επιλογή ποικιλιών με βάση είτε την υψηλή απόδοση (οπότε είναι αναγκαία μια μακρύτερη βλαστητική περίοδος), είτε με βάση τις αντίξοες κλιματικές συνθήκες (οπότε είναι αναγκαία μια σύντομη βλαστητική περίοδος).

8.5. Εμφανίζουν τα φυτά κίνηση;

Παρ' όλων ότων οι κινήσεις που παρουσιάζουν τα φυτά δεν είναι τόσο ταχείες και εντυπωσιακές όσο αυτές των ζώων, είναι ευρέως διαδεδομένες και δίδουν τη δυνατότητα εγκλιματισμού στις επικρατούσες συνθήκες του εξωτερικού περιβάλλοντος. Με βάση τον μηχανισμό που ευθύνεται για την εμφάνισή τους, οι κινήσεις των φυτών ταξινομούνται σε δύο κατηγορίες:

α. Αυξητικές κινήσεις, που οφείλονται σε διαφορετικούς ρυθμούς αύξησης των αντίθετων πλευρών ενός οργάνου με τελικό αποτέλεσμα τη στρέψη του προς μία κατεύθυνση. Χαρακτηρίζονται ως μη αντιστρεπτές.

β. Κινήσεις σπαργής, που προκαλούνται από αντιστρέψιμες μεταβολές στην πίεση σπαργής των κυττάρων εξειδικευμένων ιστών. Οι κινήσεις αυτές σε πολλές περιπτώσεις είναι ταχείες.

Αυξητικές κινήσεις: Μη αντιστρεπτές κινήσεις φυτικών οργάνων που οφείλονται σε διαφορετικούς ρυθμούς αύξησης των αντίθετων πλευρών τους, με τελικό αποτέλεσμα τη στρέψη τους προς μία κατεύθυνση.

Τροπισμοί: Κινήσεις φυτικών οργάνων που επάγονται από μονόπλευρα ερεθίσματα.

Κινήσεις σπαργής: Κινήσεις φυτικών οργάνων που προκαλούνται από αντιστρέψιμες μεταβολές στην πίεση σπαργής των κυττάρων εξειδικευμένων ιστών.

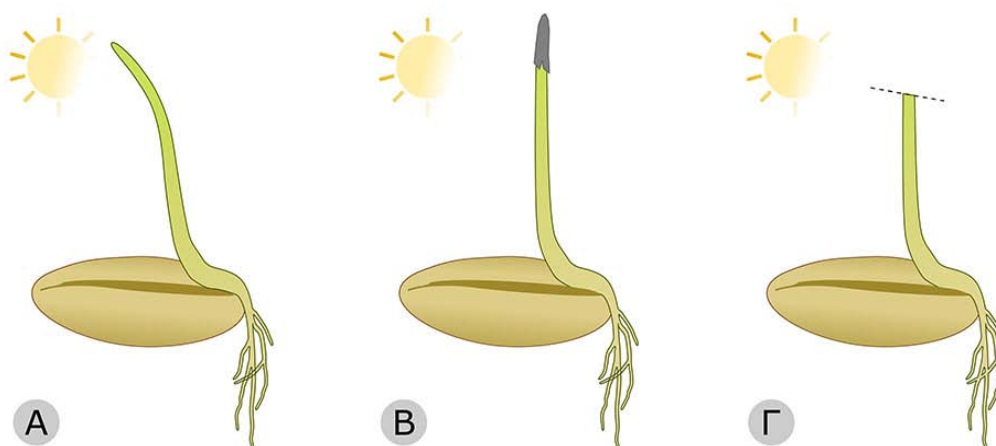
8.5.1. Τι είναι οι τροπισμοί;

Πρόκειται για αυξητικές κινήσεις φυτικών οργάνων που επάγονται από *μονόπλευρα ερεθίσματα*. Οι σημαντικότερες μορφές τροπισμών είναι ο βαρυτροπισμός, ο φωτοτροπισμός και ο υδροτροπισμός. Οι μηχανισμοί αυτοί εξασφαλίζουν την εδραίωση και διατήρηση του ακριβούς προσανατολισμού των φυτικών οργάνων, αλλά και μία στοιχειώδη αντίληψη του περιβάλλοντος χώρου. Η αντίληψη των κατάλληλων ερεθισμάτων (μέσω του βαρυτροπισμού και του υδροτροπισμού) και ο κατάλληλος προσανατολισμός της ρίζας δίδει την δυνατότητα της εξεύρεσης των απαραίτητων θρεπτικών στοιχείων και του νερού στο έδαφος, ενώ η αξιοποίηση φωτεινών ερεθισμάτων (μέσω του φωτοτροπισμού) από τα φύλλα και το βλαστό εξασφαλίζει την παροχή ενέργειας.

Ως αυξητικές κινήσεις οι τροπισμοί παρατηρούνται μόνον σε όργανα τα οποία διατηρούν την ικανότητα αύξησης. Η ενηλικίωση ενός φυτικού οργάνου συνήθως συνοδεύεται από περιορισμένη ικανότητα αντίληψης ερεθισμάτων και αντίδρασης μέσω τροπισμών.

8.6. Η αντίληψη της κατεύθυνσης των ακτίνων της προσπίπτουσας ακτινοβολίας: Ο φωτοτροπισμός ως μηχανισμός αναζήτησης της ενεργειακής πηγής

Ο φωτοτροπισμός αποτελεί την απάντηση φυτικών οργάνων, με τη μορφή αυξητικής κίνησης, σε ένα μονόπλευρο φωτεινό ερέθισμα. Ο φωτοτροπισμός έχει θεμελιώδη σημασία για την επιβίωση των φυτικών οργανισμών, κυρίως κατά το κρίσιμο στάδιο της ανάπτυξης από το έδαφος και της εγκαθίδρυσης των νεαρών αρτιβλάστων. Μέσω αυτού αποκτάται ο κατάλληλος προσανατολισμός των νεαρών υπέργειων οργάνων ώστε να εξασφαλίζεται η παροχή αλλά και η αποδοτικότερη εκμετάλλευση της ενεργειακής πηγής, δηλ. της ηλιακής ακτινοβολίας. Οι βλαστοί και τα υπέργεια όργανα παρουσιάζουν θετικό φωτοτροπισμό (στρέφονται προς το ερέθισμα), ενώ οι ρίζες εκδηλώνουν αρνητικό φωτοτροπισμό (απομακρύνονται από το ερέθισμα) ή δεν αντιδρούν σε αυτό (**εικόνα 8.26**).



Εικόνα 8.26. Α. Τα κολεόπτιλα κριθαριού στρέφονται προς ένα μονόπλευρο φωτεινό ερέθισμα. Β. Εάν η κορυφή του κολεόπτιλου καλυφθεί, τότε αυτό δεν αντιλαμβάνεται το ερέθισμα και δεν παρατηρείται στρέψη προς τη πηγή φωτισμού. Γ. Το ίδιο συμβαίνει εάν η κορυφή αφαιρεθεί με ένα ξυράφι. Το πείραμα αυτό δείχνει ότι η θέση αντίληψης είναι η κορυφή του κολεοπτύλου.

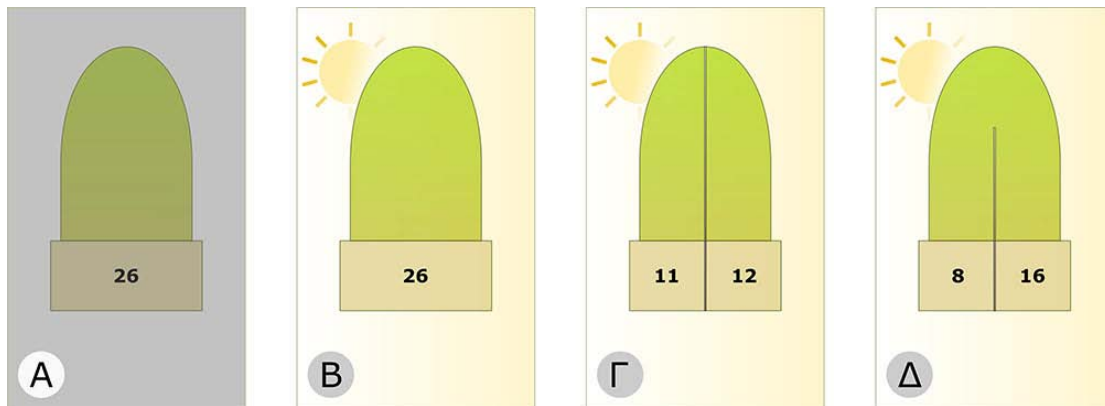
8.6.1. Η αντίληψη φωτοτροπικών ερεθισμάτων βασίζεται στην απορρόφηση μπλε φωτός από τις

φωτοτροπίνες

Όπως και στη περίπτωση της φωτομορφογένεσης, η αντίληψη των φωτεινών ερεθισμάτων περιλαμβάνει απορρόφηση φωτονίων κατάλληλου μήκους κύματος και διέγερση εξειδικευμένων μορίων φωτοδεκτών. Από τα φάσματα δράσης φωτοτροπικών αντιδράσεων διαφόρων φυτικών οργάνων προκύπτει ότι η αποτελεσματικότερη περιοχή μηκών κύματος είναι η μπλέ και ένα τμήμα της υπεριώδους ακτινοβολίας. Οι υπεύθυνοι φωτοδέκτες είναι οι φωτοτροπίνες 1 και 2 (phot1-2, βλ.... και....στόματα). Οι φωτοτροπίνες, εκτός του φωτοτροπισμού εμπλέκονται και στο άνοιγμα των στομάτων (βλ...), καθώς και στις κινήσεις των χλωροπλαστών. Η phot1 λειτουργεί ως ο κύριος φωτοδέκτης σε χαμηλές εντάσεις μπλε φωτισμού, ενώ σε υψηλές εντάσεις λειτουργούν και συνεργάζονται και οι δύο φωτοτροπίνες. Οι φωτοδέκτες αυτοί εντοπίζονται στη κυτταροπλασματική μεμβράνη, ωστόσο όταν ενεργοποιηθούν μεταφέρονται στο κυτταρόπλασμα και στο σύμπλεγμα Golgi. Οι φωτοτροπίνες, όπως και τα φυτοχρώματα, παρουσιάζουν φωτοεπαγόμενη δράση κινάσης. Με την απορρόφηση φωτονίων της μπλε περιοχής του φάσματος η διαμόρφωση του μορίου τους μεταβάλλεται και μπορούν πλέον είτε να αυτοφωσφορυλιωθούν, είτε να φωσφορυλιώσουν άλλες πρωτεΐνες, οπότε ξεκινά η διαβίβαση σήματος.

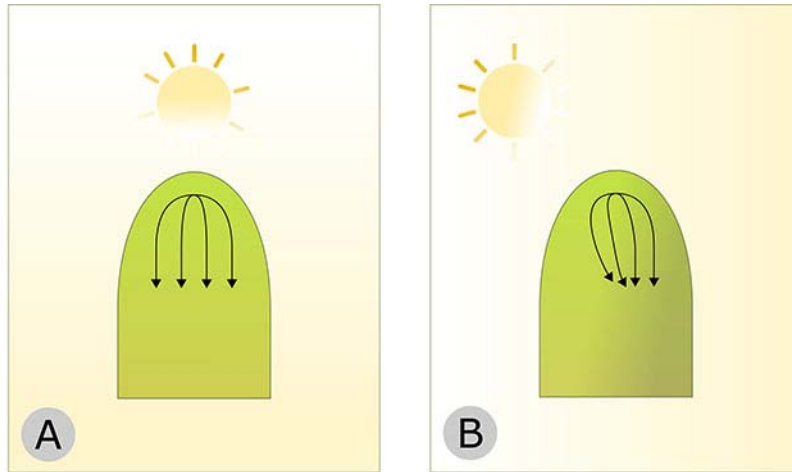
8.6.2. Η αυξίνη παίζει πρωτεύοντα ρόλο στο φωτοτροπισμό

Ήδη από την εποχή του Darwin ήταν γνωστό ότι η θέση αντίληψης των μονόπλευρων φωτεινών ερεθισμάτων είναι η κορυφή του **κολεόπτλου** (εικόνα 8.26). Στη συνέχεια διαπιστώθηκε ότι μονόπλευρος φωτισμός κολεόπτλων καλαμποκιού προκαλεί ανακατανομή της αυξίνης και αύξηση της συγκέντρωσής της στη σκοτιζόμενη πλευρά του οργάνου (εικόνα 8.27).



Εικόνα 8.27. Μονόπλευρος φωτισμός προκαλεί οριζόντια μετακίνηση και ανακατανομή της αυξίνης σε κολεόπτλα καλαμποκιού. **A.** Εάν ένας κύβος agar τοποθετηθεί στο κομμένο άκρο ενός κολεόπτλου το οποίο παραμένει στο σκοτάδι, η αυξίνη που παράγεται από την κορυφή και μετακινείται προς τη βάση του κολεόπτλου μπορεί να συλλεχθεί στον κύβο. **B.** Η ίδια περίπου ποσότητα αυξίνης συλλέγεται στον κύβο εάν το κολεόπτλο εκτεθεί σε μονόπλευρο φωτεινό ερέθισμα. Το πείραμα αυτό οδηγεί στη διαπίστωση ότι η αυξίνη στη φωτιζόμενη πλευρά δεν φωτοοξειδώνεται. **Γ.** Εάν το κολεόπτλο, αλλά και ο κύβος agar διαχωριστούν πλήρως σε δύο ίσα μέρη με μια λεπτή πλάκα γυαλιού, δεν παρατηρείται ανισοκατανομή της αυξίνης μεταξύ των δύο τμημάτων του κύβου. Ο χειρισμός αυτός υποδεικνύει ότι ο ρυθμός βιοσύνθεσης της αυξίνης στη σκοτιζόμενη πλευρά του κολεόπτλου δεν αυξάνεται. **Δ.** Εάν ο διαχωρισμός του κολεόπτλου δεν είναι πλήρης, τότε παρατηρείται ανακατανομή της αυξίνης και συλλέγεται μεγαλύτερη ποσότητα αυτής από τη σκοτιζόμενη πλευρά.

Σύμφωνα λοιπόν με τα υπάρχοντα δεδομένα, σε ένα κολεόπτλο το οποίο φωτίζεται με διάχυτο φως, η αυξίνη παράγεται από το κορυφαίο μερίστωμα του κολεόπτλου και μετακινείται ομοιόμορφα προς τη βάση. Ωστόσο ένα μονόπλευρο φωτεινό ερέθισμα ενεργοποιεί τις φωτοτροπίνες που εντοπίζονται κυρίως στην κορυφή του κολεόπτλου. Η διαβίβαση σήματος από τις φωτοτροπίνες προκαλεί τελικά οριζόντια μετακίνηση μορίων αυξίνης, κυρίως στην περιοχή της κορυφής, και αύξηση της συγκέντρωσής της στη σκιαζόμενη πλευρά (εικόνα 8.28). Τη μετακίνηση των μορίων αυξίνης, όπως και στη περίπτωση του βαρυτροπισμού, αναλαμβάνουν οι πρωτεΐνες PIN (βλ. παρακάτω). Η αύξηση στη συγκέντρωση της αυξίνης συνοδεύεται και από δραματικές αλλαγές σε μεταβολικό και μοριακό επίπεδο, με αποτέλεσμα την οξίνιση των κυτταρικών τοιχωμάτων και την επαγωγή των γονιδίων που κωδικοποιούν τις εκτασίνες. Οι εκτασίνες είναι ένζυμα που διασπούν τους δεσμούς μεταξύ των ινιδίων της κυτταρίνης σε όξινο pH (βλ...αυξίνη.). Η διάσπαση των δεσμών αυτών προκαλεί διάταση των κυτταρικών τοιχωμάτων, υψηλότερους ρυθμούς αύξησης των κυττάρων της σκιαζόμενης πλευράς και κάμψη του οργάνου προς το ερέθισμα.



Εικόνα 8.28. **A.** Σε ένα κολεόπτιλο του οποίου οι δύο πλευρές του δέχονται την ίδια ένταση φωτισμού η αυξίνη παράγεται από το κορυφαίο μερίστωμα και μετακινείται ομοιόμορφα προς τη βάση. **B.** Σε ένα κολεόπτιλο το οποίο δέχεται μονόπλευρο φωτεινό ερέθισμα παρατηρείται οριζόντια ανακατανομή αυξίνης και αύξηση της συγκέντρωσης στη σκιαζόμενη (σκοτεινότερη) πλευρά, οπότε παρατηρούνται υψηλότεροι ρυθμοί αύξησης στα κύτταρα της πλευράς αυτής και κάμψη του οργάνου.

Κολεόπτιλα: Μεταμορφωμένα φύλλα τα οποία περιβάλλουν και προστατεύουν το νεαρό βλαστό των σιτηρών μετά τη βλάστηση του σπέρματος.

8.7. Η αντίληψη του ερεθίσματος της βαρύτητας: Ο βαρυτροπισμός και η στοιχειώδης αντίληψη του χώρου

Ο βαρυτροπισμός αποτελεί την απάντηση φυτικών οργάνων, με τη μορφή αυξητικής κίνησης, στο (μονόπλευρο) ερέθισμα της βαρύτητας. Η βαρύτητα ασκείται συνεχώς σε κάθε αντικείμενο με σταθερή κατεύθυνση και ένταση. Οι φυτικοί οργανισμοί που εποίκισαν την ξηρά εκμεταλλεύτηκαν τα σταθερά αυτά χαρακτηριστικά και μέσω της αντίληψης της βαρύτητας απέκτησαν τη στοιχειώδη αίσθηση του χώρου στον οποίο αναπτύσσονται. Ο βαρυτροπισμός (όπως και ο φωτοτροπισμός που έχει ήδη αναφερθεί) έχει θεμελιώδη σημασία για την επιβίωση των φυτικών οργανισμών, κυρίως κατά το κρίσιμο στάδιο της ανάπτυξης από το έδαφος και της εγκαθίδρυσης των νεαρών αρτιβλάστων. Μέσω αυτού τα νεαρά υπέργεια όργανα απομακρύνονται από το έδαφος ώστε να εξασφαλιζέται η παροχή αλλά και η αποδοτικότερη εκμετάλλευση της ενεργειακής πηγής, της ηλιακής ακτινοβολίας, ενώ η ρίζα διεισδύει σε βαθύτερα στρώματα εδάφους προς αναζήτηση νερού και θρεπτικών συστατικών. Επομένως, ανεξάρτητα από την ύπαρξη φωτισμού, οι ρίζες κατευθύνονται προς το ερέθισμα (**θετικός βαρυτροπισμός**), ενώ οι βλαστοί απομακρύνονται από αυτό (**αρνητικός βαρυτροπισμός**, βλ. εικόνα 8.29). Η κάμψη των ριζών οφείλεται συνήθως σε ένα συνδυασμό προώθησης (στην ανώτερη) και παρεμπόδισης (στην κατώτερη) της αύξησης των αντίθετων πλευρών του οργάνου. Η βαρυτροπική αντίδραση χαρακτηρίζεται ως "**φαινόμενο κρίσιμου ορίου**", επειδή γίνεται αντιληπτή μόνον όταν η δόση του ερεθίσματος ξεπεράσει ένα ορισμένο ελάχιστο κρίσιμο όριο (κατώφλι), το οποίο είναι χαρακτηριστικό για το κάθε φυτικό όργανο. Συνήθως η δόση ερεθίσματος (βλ.) ώστε να ξεπεραστεί το κρίσιμο όριο είναι πολύ χαμηλή. Π.χ. το κατώφλι σε κολεόπτιλα βρώμης είναι περίπου 300 gxs.



Εικόνα 8.29. Αρνητικός βαρυτροπισμός βλαστού στο φυτό *Kalanchoe* sp. Η γλάστρα με το φυτό παρέμεινε σε οριζόντια θέση για 24 hrs. Ο φωτισμός ήταν διάχυτος, ώστε να μη παρεμβληθούν αντιδράσεις φωτοτροπισμού.

Βαρυτροπισμός: Η απάντηση φυτικών οργάνων, με τη μορφή αυξητικής κίνησης, στο (μονόπλευρο) ερέθισμα της βαρύτητας.

Θετικός βαρυτροπισμός: Η κατεύθυνση των ριζών προς το ερέθισμα της βαρύτητας.

Αρνητικός βαρυτροπισμός: Η κατεύθυνση των βλαστών αντίθετα προς το ερέθισμα της βαρύτητας.

Φαινόμενο κρίσιμου ορίου: Η αντίδραση των φυτικών οργάνων προς ένα ερέθισμα, μόνον όταν η δόση αυτού ξεπεράσει ένα ορισμένο ελάχιστο κρίσιμο όριο.

Θεωρία των στατολίθων: Θεωρία η οποία διατυπώθηκε από τους Haberland και Nemec το 1900, σύμφωνα με την οποία η αλλαγή προσανατολισμού ενός οργάνου ως προς το πεδίο βαρύτητας γίνεται αντιληπτή λόγω της ελεύθερης πτώσης υποκυτταρικών οργανιδίων σε εξειδικευμένα κύτταρα.

Στατοκύτταρα: Κύτταρα τα οποία περιέχουν χαρακτηριστικούς αμυλοπλάστες (στατόλιθους) με ογκώδεις αμυλόκκοκους οι οποίοι μετακινούνται ανάλογα με την κλίση του οργάνου και υπό την επίδραση του πεδίου βαρύτητας.

Στατόλιθοι: Ογκώδεις αμυλοπλάστες οι οποίοι μετακινούνται όταν αλλάξει η κλίση του οργάνου, λόγω της υψηλότερης πυκνότητάς τους σε σχέση με την πυκνότητα του κυτταροπλάσματος που τους περιβάλλει.

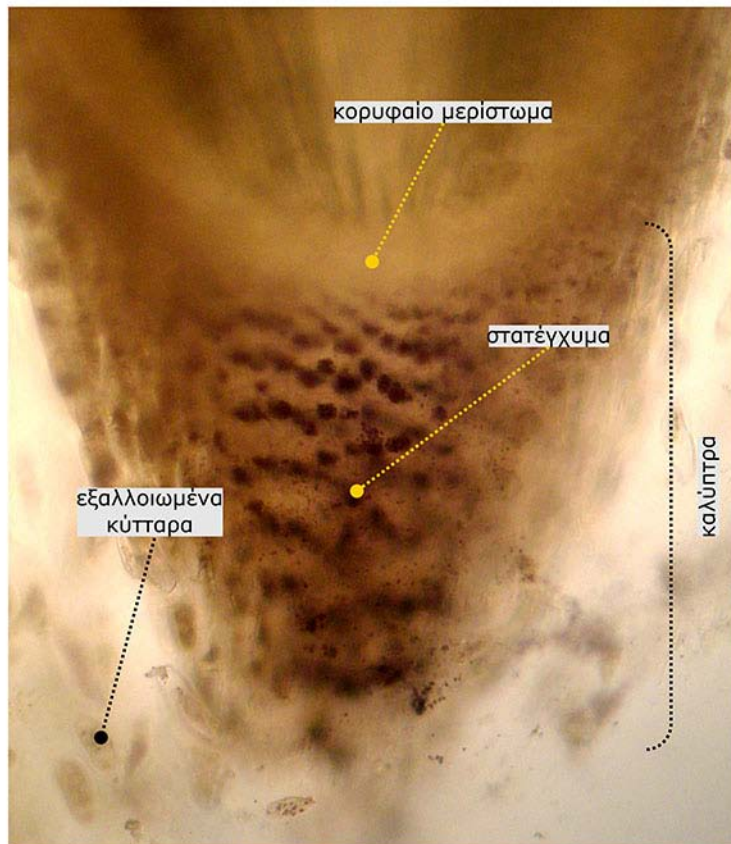
Στατέγγυμα: Εξειδικευμένος ιστός στον κεντρικό κύλινδρο της καλύπτρας των νεαρών ριζών που συγκροτείται από στατοκύτταρα.

Κανάλια μηχανικής ευαισθησίας: Πρωτεϊνικά κανάλια ιόντων που εδράζονται στις μεμβράνες. Εάν ασκηθεί πίεση στις μεμβράνες τα κανάλια αυτά ενεργοποιούνται και μεταφέρουν ιόντα (κυρίως ασβεστίου) προς μια κατεύθυνση.

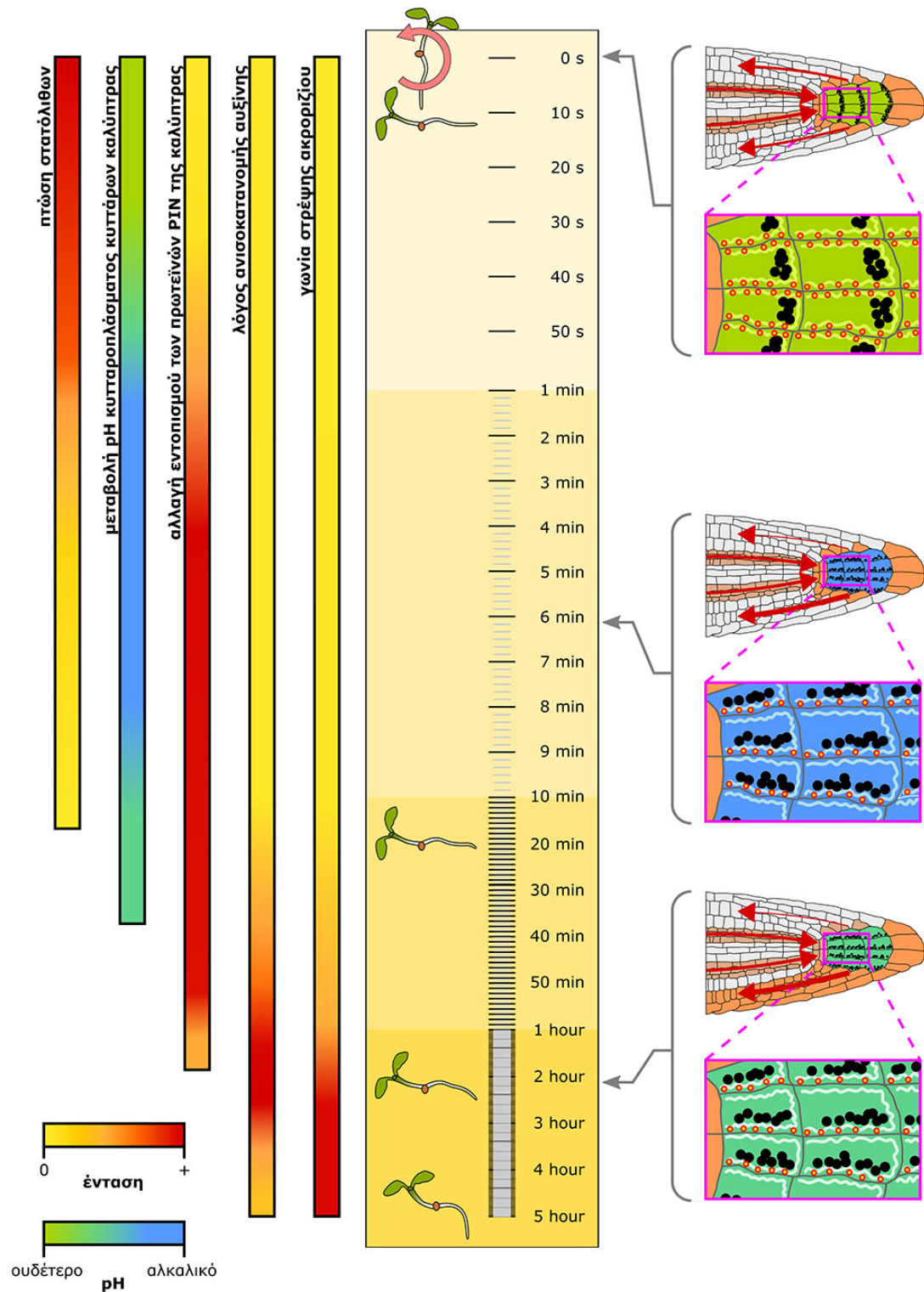
8.7.1. Ο μηχανισμός αντίληψης βαρυτροπικών ερεθισμάτων περιλαμβάνει την «ελεύθερη πτώση» υποκυτταρικών συστατικών

Τα πειραματικά δεδομένα έχουν επιβεβαιώσει τη **θεωρία των στατολίθων**, η οποία διατυπώθηκε από τους Haberland και Nemec στις αρχές του 20^{ου} αιώνα. Σύμφωνα με την υπόθεση αυτή η αλλαγή προσανατολισμού ενός οργάνου ως προς το πεδίο βαρύτητας γίνεται αντιληπτή λόγω της ελεύθερης πτώσης υποκυτταρικών οργανιδίων σε εξειδικευμένα κύτταρα (**στατοκύτταρα**). Τα κύτταρα αυτά περιέχουν χαρακτηριστικούς αμυλοπλάστες (**στατόλιθους**) με ογκώδεις αμυλόκκοκους οι οποίοι μετακινούνται ανάλογα με την κλίση του οργάνου λόγω του πεδίου βαρύτητας (**εικόνα 8.30**). Η μετακίνηση των στατολίθων οφείλεται στην υψηλότερη πυκνότητά τους (λόγω της έντονης εναπόθεσης αμύλου) σε σχέση με αυτήν του κυτταροπλάσματος που τους περιβάλλει. Η μετακίνηση μπορεί να

επιβεβαιωθεί και από απλές μικροσκοπικές παρατηρήσεις, ενώ οι χρόνοι κατακρήμνισης των στατολίθων συμπίπτουν με τους χρόνους αντίληψης του ερεθίσματος. Οι αμυλόκοκκοι των στατοκυττάρων διατηρούνται ακόμη και σε περιόδους έντονης έλλειψης ενέργειας, ενώ εάν αποδομηθούν με κατάλληλους πειραματικούς χειρισμούς τα φυτά δεν αντιλαμβάνονται πλήρως τα βαρυτροπικά ερεθίσματα. Στις νεαρές ρίζες τα στατοκύτταρα συγκροτούν έναν εξειδικευμένο ιστό, το **στατέγχυμα**, ο οποίος περιορίζεται στον κεντρικό κύλινδρο της καλύπτρας (εικόνα 8.30). Γι' αυτό τον λόγο εάν αφαιρεθεί η καλύπτρα, η ρίζα δεν αντιλαμβάνεται πλέον γεωτροπικά ερεθίσματα. Στους νεαρούς βλαστούς δεν έχει παρατηρηθεί οριοθετημένη περιοχή αντίληψης, αλλά τα στατοκύτταρα κατανέμονται σε όλο το μήκος τους εξωτερικά από τον κολεό της δέσμης.



Εικόνα 8.30. Επιμήκης τομή πρωτογενούς ρίζας καλαμποκιού. Χρώση ιωδίου. Διακρίνεται η περιοχή του στατεγχύματος της οποίας οι ογκώδεις αμυλοπλάστες έχουν χρωστεί σε μελανή απόχρωση.



Εικόνα 8.31. Απλουστευμένο διάγραμμα των σταδίων αντίληψης της βαρύτητας, διαβίβασης σήματος και στρέψης ενός ακρορριζίου. Η οριζόντια τοποθέτηση της ρίζας (σε χρόνο 0s, στο κέντρο του σχήματος) προκαλεί κατακρήμνιση των στατολίθων (απεικονίζονται στο δεξιό μέρος της εικόνας) η οποία ολοκληρώνεται μέσα σε 10 min. Η πτώση των στατολίθων έχει ως αποτέλεσμα τη μεταβολή του pH των κυττάρων της καλύπτρας, καθώς και ανακατανομή των πρωτεϊνών PIN (κόκκινες κουκκίδες στα ένθετα δεξιά). Ο εντοπισμός των πρωτεϊνών αυτών στην κατάλληλη πλευρά των κυττάρων προκαλεί μονόδρομη μεταφορά της αυξίνης προς την κατώτερη πλευρά του οργάνου που προκαλεί την στρέψη. Ενώ στην κάθετα προσανατολισμένη ρίζα (σε χρόνο 0s) η αυξίνη που μεταφέρεται μέσω του ηθμού από το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού κατανέμεται ομοιόμορφα στα κύτταρα της καλύπτρας και από εκεί ακολουθεί ανοδική πορεία προς την περιοχή επιμήκυνσης, στην οριζοντιωμένη ρίζα μέσα σε λίγα λεπτά κατευθύνεται κυρίως προς την κατώτερη πλευρά της (κόκκινα βέλη). Τροποποιημένο από Adamowski and Friml (2015) και Hashiguchi et al (2013).

Η αντίληψη του ερεθίσματος της βαρύτητας σχετίζεται άμεσα με την ελεύθερη πτώση των στατολίθων, ωστόσο ο δέκτης που ευθύνεται για την αντίληψη παραμένει άγνωστος. Είναι πολύ πιθανό ότι πρόκειται για ένα σύνολο ευαίσθητων μηχανισμών που συνεργάζονται μεταξύ τους προκειμένου να γίνει η αντίληψη του ερεθίσματος. Στους μηχανισμούς αυτούς περιλαμβάνονται τα **κανάλια μηχανικής ευαισθησίας** και τα νηματια ακτίνης. Τα κανάλια μηχανικής ευαισθησίας αντιλαμβάνονται την πίεση που ασκείται στις μεμβράνες του κυττάρου και προκαλούν μεταφορά ιόντων (κυρίως ασβεστίου) προς μια κατεύθυνση. Από την άλλη πλευρά η πτώση των στατολίθων προκαλεί διαταραχές στον προσανατολισμό των νηματίων ακτίνης του κυτταροσκελετού που θα μπορούσαν να δρομολογήσουν μια διαβίβαση σήματος. Ανεξάρτητα πάντως από το μηχανισμό αντίληψης, η μετακίνηση των στατολίθων πυροδοτεί μια αλυσίδα μεταβολικών αντιδράσεων με τελικό αποτέλεσμα την κύρωση του οργάνου.

8.7.2. Ο μηχανισμός διαβίβασης σήματος περιλαμβάνει μονόδρομη μεταφορά αυξίνης και ανακατανομή στη συγκέντρωση ιόντων ασβεστίου

Οι διαφορετικοί ρυθμοί αύξησης οι οποίοι παρατηρούνται αμέσως μετά την αντίληψη του γεωτροπικού ερεθίσματος οφείλονται στις διαφορετικές συγκεντρώσεις αυξίνης (μέσω των οποίων ελέγχεται η αύξηση των κυττάρων) στις αντίθετες πλευρές ενός οργάνου. Σε φυτικά όργανα τα οποία διαθέτουν τον φυσιολογικό προσανατολισμό, όπως π.χ. σε μια ρίζα ή ένα βλαστό τα οποία αναπτύσσονται κάθετα ως προς το επίπεδο του εδάφους, τα μόρια αυξίνης κατανέμονται ομοιόμορφα στις αντίθετες πλευρές τους. Σε περίπτωση όμως κατά την οποία τα όργανα αυτά τοποθετηθούν οριζόντια ως προς το έδαφος, παρατηρούνται υψηλότερες συγκεντρώσεις αυξίνης στην κατώτερη πλευρά τους (**εικόνα 8.31**). Η αντίθετη γεωτροπική συμπεριφορά των ριζών έναντι των βλαστών οφείλεται στη διαφορετική ευαισθησία των κυττάρων τους έναντι του ορμονικού μηνύματος. Συγκεντρώσεις αυξινών οι οποίες προωθούν την αύξηση στους βλαστούς, προκαλούν το αντίθετο αποτέλεσμα στις ρίζες (**βλ. εικόνα 7.3**).

Η μετακίνηση της αυξίνης οφείλεται σε μεταβολές στην κατανομή των πρωτεϊνών PIN-FORMED (PIN). Οι πρωτεΐνες αυτές είναι μεταφορείς που διευκολύνουν την έξοδο της αυξίνης από τα κύτταρα και επομένως η κατάλληλη κατανομή τους επιφέρει μεταφορά της φυτομόνης προς μία κατεύθυνση. Πράγματι εάν η ρίζα έχει κάθετο προσανατολισμό ως προς το έδαφος η αυξίνη η οποία συντίθεται στο κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού (**βλ...**) κατευθύνεται μέσω του ηθμού προς την καλύπτρα, όπου και αναδιανέμεται ομοιόμορφα σε όλες τις πλευρές του οργάνου μέσω των πρωτεϊνών PIN, που κατανέμονται και αυτές ομοιόμορφα (**εικόνα 8.31**). Εάν όμως οριζοντιωθεί, οι πρωτεΐνες PIN εντοπίζονται πλέον κυρίως στην κατώτερη πλευρά των στατοκυττάρων και επομένως κατευθύνουν την αυξίνη προς την κατώτερη πλευρά της ρίζας. Θα πρέπει να τονιστεί ότι ο ιστός της ρίζας στον οποίο εμφανίζεται η αντίδραση (δηλ. οι διαφορετικοί ρυθμοί αύξησης) είναι η περιοχή επιμήκυνσης, ενώ ο ιστός ο οποίος αντιλαμβάνεται το ερέθισμα (το στατέγγυμα) εντοπίζεται στην περιοχή της καλύπτρας. Επομένως η αυξίνη που μετακινείται στην κατώτερη πλευρά της ρίζας στη συνέχεια μεταφέρεται προς τη περιοχή επιμήκυνσης, όπου ενεργοποιεί αντλίες μεταφοράς πρωτονίων οι οποίες εντοπίζονται στην κυτοπλασματική μεμβράνη και μεταφέρουν πρωτόνια προς το κυτταρικό τοίχωμα. Η μεταφορά αυτή έχει ως τελικό αποτέλεσμα την οξίνιση του κυτταρικού τοιχώματος η οποία ευνοεί την επιμήκυνσή του, μέσω χαλάρωσης των ινιδίων κυτταρίνης (**βλ. επίσης ...**).

Στο σημείο αυτό να σημειωθεί ότι όπως και στην περίπτωση του φωτοτροπισμού, η κάμψη του οργάνου δεν οφείλεται αποκλειστικά στην ανακατανομή της αυξίνης. Ο μηχανισμός είναι πολύπλοκος και περιλαμβάνει εκτεταμένες μεταβολικές αλλαγές, αλλά και έκφραση γονιδίων. Οι αντίθετες πλευρές μιας οριζοντιωμένης ρίζας αναπτύσσουν διαφορές στο pH, στη συγκέντρωση ορισμένων ιόντων (κυρίως Ca^{++}), στο ωσμωτικό και ηλεκτρικό δυναμικό, στη δραστηριότητα ορισμένων ενζύμων και στην αναπνευστική δραστηριότητα. Η συγκέντρωση του κυτταροπλασματικού Ca^{++} φαίνεται ότι αποτελεί ένα σημαντικό παράγοντα στο στάδιο της διαβίβασης σήματος και στον γεωτροπισμό.

8.8. Το PhyA ρυθμίζει τη βαρυτροπική και φωτοτροπική ευαισθησία

Η ενεργοποίηση του PhyA από κόκκινο φως έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της ευαισθησίας της φωτοτροπικής αντίδρασης και αντίστοιχα μείωση της ευαισθησίας της βαρυτροπικής αντίδρασης. Αυτό σημαίνει ότι το PhyA παίζει ρόλο κεντρικού ρυθμιστή των τροπισμών. Εάν προηγηθεί ενεργοποίηση του PhyA με ασθενές κόκκινο φως το οποίο προκαλεί μεταφορά του φωτοδέκτη στον πυρήνα και ενεργοποίηση γονιδίων, η φωτοτροπική αντίδραση είναι ταχύτερη και εντονότερη. Από την άλλη πλευρά η ενεργοποίηση του PhyA έχει ως αποτέλεσμα τη μετατροπή των αμυλοπλαστών του βλαστού που αντιλαμβάνονται το

βαρυτροπικό ερέθισμα σε χλωροπλάστες, οπότε μειώνεται η βαρυτροπική ευαισθησία. Τα αποτελέσματα αυτά δείχνουν ότι εφόσον τα νεαρά αρτίβλαστα αντιληφθούν φως μέσω του φυτοχρώματος, δίδεται προτεραιότητα στην τροπή προς τη φωτεινή πηγή.

8.9. Η αντίληψη του ερεθίσματος «σχετική υγρασία»: Ο υδροτροπισμός και η αναζήτηση του νερού του εδάφους

Ο υδροτροπισμός αποτελεί την αντίδραση φυτικών οργάνων (κυρίως αναπτυσσόμενων ριζών) στο ερέθισμα "εδαφική υγρασία". Η έρευνα στον τομέα αυτόν συναντά σημαντικές δυσκολίες επειδή αφ' ενός μεν το νερό απαντάται σε υψηλές συγκεντρώσεις στα φυτικά κύτταρα και αφ' ετέρου η ελάττωση της έντασης του ερεθίσματος κάτω από ορισμένα επίπεδα έχει σημαντικές επιπτώσεις σε ζωτικές λειτουργίες. Οι ρίζες πολλών καλλιεργουμένων φυτών αντιδρούν σε διαβαθμίσεις εδαφικής υγρασίας μεταξύ 95-85% της μέγιστης, στρέφονται δε προς περιοχές με υψηλή υγρασία. Ο υδροτροπισμός παρουσιάζει ορισμένα κοινά χαρακτηριστικά με τον γεωτροπισμό. Ο ιστός ο οποίος αντιλαμβάνεται το ερέθισμα είναι η περιοχή της καλύπτρας. Η παρατηρούμενη κίνηση οφείλεται σε επιβράδυνση του ρυθμού αύξησης της πλευράς της ρίζας η οποία εκτίθεται σε υψηλότερα επίπεδα υγρασίας. Υπάρχουν επίσης σημαντικές ενδείξεις ότι τόσο ο γεωτροπισμός, όσο και ο υδροτροπισμός μοιράζονται, τουλάχιστον εν μέρει, κοινούς μηχανισμούς διαβίβασης σήματος.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Adamowski M, Friml J. 2015. PIN-dependent auxin transport: action, regulation, and evolution. *The Plant Cell* 27: 20-32.
- Ahn JH. 2016. Have florigen, will travel. *Nature Plants* 2: 1-2.
- Ballare CL, Mazza CA, Austin AT, Pierik R. 2012. Canopy light and plant health. *Plant Physiology* 160: 145-155.
- Casal J.J. 2013. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. *Annual Review of Plant Biology* 64: 403-427.
- Chen M, Chory J. 2011. Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development. *Trends in Cell Biology* 21: 664-671.
- Nagy F, Davis SJ. 2014. Deconvoluting the interactions of phytochrome isoforms in regulating growth and development. *Plant Cell and Environment* 37: 2649–2651.
- Xu X, Paik I, Zhu L, Huq E. 2015. Illuminating progress in phytochrome-mediated light signaling pathways. *Trends in Plant Science* 20: 641-650.
- Klose C, Viczian A, Kircher S, Schaefer E, Nagy F. 2015. Molecular mechanisms for mediating light-dependent nucleo/cytoplasmic partitioning of phytochrome photoreceptors. *New Phytologist* 206: 965-971.
- Wang H, Wang H. 2015. Phytochrome signaling: time to tighten up the loose ends. *Molecular Plant* 8: 540-551.
- Gundel PE, Pierik R, Mommer L, Ballare CL. 2014. Competing neighbors: light perception and root function. *Oecologia* 176: 1-10.
- McWatters HG, Devlin PF. 2011. Timing in plants—a rhythmic arrangement. *FEBS Letters* 585: 1474-1484.
- Casal JJ, Candia AN, Sellaro R. 2014. Light perception and signaling by phytochrome A. *Journal of Experimental Botany* 65: 2835-2845.
- Galvao VC, Fankhauser C. 2015. Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps. *Current Opinion in Neurobiology* 34: 46-53.
- Heijde M, Ulm R. 2012. UV-B photoreceptor-mediated signaling in plants. *17: 230-237.*
- Van Buskirk EK, Decker PV, Chen M. 2012. Photobodies in light signaling. *Plant Physiology* 158: 52-60.
- Jeong J, Choi G. 2013. Phytochrome-interacting factors have both shared and distinct biological roles. *Molecules and Cells* 35: 371-380.
- Fankhauser C, Christie JM. Plant phototropic growth. *Current Biology* 25, R384-R389.
- Moreno JE, Ballare CL. 2014. Phytochrome regulation of plant immunity in vegetation canopies. *Journal of Chemical Ecology* 40: 848-857.
- Pierik R, Testerink C. 2014. The art of being flexible: How to escape from shade, salt, and drought. *Plant Physiology* 166: 5
- Pierik R, de Wit M. 2014. Shade avoidance: phytochrome signaling and other aboveground neighbor detection cues. *Journal of Experimental Botany* 65: 2815-2824.
- Christie JM, Murphy AS. 2013. Shoot phototropism in higher plants: new light through old concepts. *American Journal of Botany* 100: 35-46.
- Goyal A, Szarzynska B, Fankhauser C. 2013. Phototropism: at the crossroads of light-signaling pathways. *Trends in Plant Science* 18: 393-401.
- Hohm T, Peuten T, Fankhauser C. 2013. Phototropism: translating light into directional growth. *American Journal of Botany* 100: 47-59.
- Christie JM, Blackwood L, Petersen J, Sullivan S. 2015. Plant flavoprotein photoreceptors. *Plant and Cell Physiology* 56: 401-13.
- Liscum E, Askinosie SK, Leuchtman DL, Morrow J, Willenburg KT, Coats DR. 2014. Phototropism: growing towards an understanding of plant movement. *Plant Cell* 26: 38-55.
- Fankhauser C, Christie JM. 2015: Plant phototropic growth. *Current Biology* 25: R384-R389.
- Morita MT, Nakamura M. 2012. Dynamic behavior of plastids related to environmental response. *Current Opinion in Plant Biology* 15: 722-728.
- Sato EM, Hijazi H, Bennett MJ, Vissenberg K, Swarup R. 2014. New insights into root gravitropism signaling. *Journal of Experimental Botany* 65: 2815-2824.
- Kolesnikov YS, Kretynin SV, Volotovskiy ID, Kordyum EL, Ruelland E, Kravets VS. 2015. Molecular mechanisms of gravity perception and signal transduction in plants. *Protoplasma*: DOI 10.1007/s00709-015-0859-5

- Baldwin KL, Strohm AK, Masson PH. 2013. Gravity sensing and signal transduction in vascular plant primary roots. *American Journal of Botany* 100: 126-142.
- Hashiguchi Y, Tasaka M, Morita MT. 2013. Mechanism of higher plant gravity sensing. *American Journal of Botany* 100: 91-100.
- Itoh H, Izawa T. 2013. The Coincidence of Critical Day Length Recognition for Florigen Gene Expression and Floral Transition under Long-Day Conditions in Rice. *Molecular Plant* 6: 635–649.
- Hong Y, Jackson S. 2015. Floral induction and flower formation—the role and potential applications of miRNAs. *Plant Biotechnology Journal* 13: 282–292
- Lorenzo CD, Sanchez-Lamas M Antonietti MS, Cerdán PD. 2015. Emerging Hubs in Plant Light and Temperature Signaling. *Photochemistry and Photobiology*, in press .
- Hsu PY, Harmer SL. 2014. Wheels within wheels: the plant circadian system. *Trends in Plant Science* 19: 240-9.
- Tsuji H, Taoka K, Shimamoto K. 2011. Regulation of flowering in rice: two florigen genes, a complex gene network, and natural variation. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 45-52.
- Johansson M, Staiger D. 2014. Time to flower: interplay between photoperiod and the circadian clock *Journal of Experimental Botany*, doi: 10.1093/jxb/eru441
- Endo M, Araki T, Nagatani A. 2015. Tissue-specific regulation of flowering by photoreceptors. *Cellular and Molecular Life Sciences*, in press
- Shrestha R, Gómez-Ariza J, Brambilla V Fornara F. 2014. Molecular control of seasonal flowering in rice, Arabidopsis and temperate cereals. *Annals of Botany*, doi: 10.1093/aob/mcu032
- Song YH, Shim JS, Kinmonth-Schultz HA, Imaizumi T. 2015 Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves. *Annual Review of Plant Biology* 66: 441-64.
- Blümel M, Dally N, Jung C. 2015. Flowering time regulation in crops—what did we learn from Arabidopsis? *Current Opinion in Biotechnology* 32:121-9