

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7

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

DRAFT

7.1. Για να προχωρήσει ομαλά και να ολοκληρωθεί ο βιολογικός κύκλος θα πρέπει οι λειτουργίες αφενός να εναρμονίζονται με τις συνθήκες που επικρατούν στο εξωτερικό περιβάλλον και αφετέρου να συντονίζονται μεταξύ τους.

Μέσω της διαδικασίας της εξέλιξης προέκυψαν σταδιακά ανώτερες μορφές ζωής με πολύπλοκη οργάνωση. Η ανάπτυξη των σπερματοφύτων αποτελεί μια πολύπλοκη διαδικασία που προϋποθέτει τον συντονισμό των επί μέρους λειτουργιών, αλλά και τον εναρμονισμό με τις συνθήκες που επικρατούν στο εξωτερικό περιβάλλον. Π.χ. εάν η ρίζα αντιληφθεί έλλειψη νερού θα πρέπει εγκαίρως να πληροφορήσει τα φύλλα προκειμένου να κλείσουν τα στόματα για να περιοριστεί η διαπνοή. Επίσης η αντίληψη μιας προσβολής παθογόνων ή εντόμων από ένα φύλλο θα πρέπει να γίνει γνωστή και στα υπόλοιπα, προκειμένου να προετοιμαστούν κατάλληλα. Σε κάθε περίπτωση η αλλαγή συνθηκών σε ένα όργανο ή ιστό μπορεί να επηρεάσει θετικά ή αρνητικά όλα τα υπόλοιπα μέρη του φυτού. Επομένως είναι απαραίτητος ο συντονισμός των λειτουργιών, τόσο μεταξύ τους (εσωτερικός συντονισμός) όσο και με τις συνθήκες που επικρατούν στο εξωτερικό περιβάλλον (εξωτερικός συντονισμός). Ο εξωτερικός συντονισμός επιτυγχάνεται μέσω κατάλληλων αισθητήρων, κυρίως πρωτεϊνών, που αντιλαμβάνονται τα εξωτερικά ερεθίσματα και δίδουν τις κατάλληλες εντολές ώστε οι λειτουργίες να εναρμονιστούν με τις εξωτερικές συνθήκες. Ο εσωτερικός συντονισμός επιτελείται κυρίως μέσω των φυτορμονών, εξειδικευμένων χημικών σημάτων τα οποία ανταλλάσσονται μεταξύ διαφορετικών κυττάρων, ιστών ή οργάνων.

7.2. Τι είναι οι ακολουθίες διαβίβασης σήματος:

Πρόκειται για διαδοχικές τροποποιήσεις μορίων που έχουν ως αποτέλεσμα τη διαβίβαση ενός σήματος εντός του κυττάρου. Το σήμα διαβιβάζεται αρχικά με την τροποποίηση του πρώτου μορίου (π.χ. με τη προσθήκη μιας φωσφορικής ομάδας), το οποίο στη συνέχεια τροποποιεί ένα δεύτερο μόριο κ.ο.κ. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η ακολουθία των μιτωτικών κινάσων (εικόνα 7.1). Η ακολουθία αυτή περιλαμβάνει τρία ένζυμα, τη μιτωτική κινάση (MAP kinase, MAPK), τη μιτωτική κινάση της κινάσης (MAP kinase kinase, MAPKK) και τη μιτωτική κινάση της κινάσης της κινάσης (MAP kinase kinase kinase, MAPKKK) που λειτουργούν εν σειρά. Η MAPKKK ενεργοποιείται από ένα εσωτερικό ή εξωτερικό ερέθισμα και φωσφορυλιώνει (προσθέτει μια φωσφορική ομάδα) τη MAPK που με τη σειρά της φωσφορυλιώνει τη MAPK. Κάθε κινάση που φωσφορυλιώνεται ενεργοποιείται, ενώ η παρεμπόδιση της ακολουθίας μπορεί να συμβεί μέσω υδρόλυσης του φωσφορικού δεσμού από φωσφατάσες. Κάθε μια από τις κινάσες που ενεργοποιείται μπορεί με τη σειρά της να ενεργοποιήσει πολυάριθμα άλλα μόρια-στόχους με συνέπεια την **ενίσχυση του σήματος**, δηλ. η ενεργοποίηση ενός μορίου να

προκαλεί την ενεργοποίηση πολυάριθμων άλλων με δραματικές επιπτώσεις στη λειτουργία ενός κυττάρου.



Εικόνα 7.1. Οι μιτωτικές κινάσες εμπλέκονται σε πολυάριθμους μηχανισμούς διαβίβασης σήματος. Οι τρεις πρωτεΐνες λειτουργούν εν σειρά. Η μιτωτική κινάση της κινάσης της κινάσης (MAPKKK) ενεργοποιείται από ένα εσωτερικό ή εξωτερικό ερέθισμα και φωσφορυλιώνει τη μιτωτική κινάση της κινάσης (MKK) που με τη σειρά της φωσφορυλιώνει τη μιτωτική κινάση (MAPK). Κάθε κινάση που φωσφορυλιώνεται ενεργοποιείται, ενώ η παρεμπόδιση της ακολουθίας μπορεί να συμβεί μέσω υδρόλυσης του φωσφορικού δεσμού από φωσφατάσες.

Ακολουθία διαβίβασης σήματος (σν. καταρράκτης μεταγωγής σήματος): Διαδοχικές τροποποιήσεις μορίων που έχουν ως αποτέλεσμα τη διαβίβαση ενός σήματος εντός του κυττάρου.

Ενίσχυση σήματος: Ένα ασθενές ερέθισμα προκαλεί δραματικές αλλαγές στο κυτταρικό μεταβολισμό.

7.3. Ο εσωτερικός συντονισμός: Οι φυτικές ορμόνες (φυτορμόνες)

Όπως αναφέρθηκε προηγουμένως, προκειμένου να ολοκληρωθεί η ομαλή ανάπτυξη ενός σπερματοφύτου, επιβάλλεται η ύπαρξη ενός συστήματος επικοινωνίας μεταξύ των επί μέρους οργάνων, ιστών, αλλά και κυττάρων ώστε να υπάρχει συντονισμός μεταξύ των λειτουργιών τους. Το σύστημα αυτό «ενδοεπικοινωνίας» θα πρέπει παράλληλα να έχει την ικανότητα αντίληψης των μεταβολών στις συνθήκες του εξωτερικού περιβάλλοντος έτσι ώστε ο οργανισμός ως σύνολο να έχει τη στοιχειώδη αίσθηση του χώρου και του χρόνου στον οποίο βρίσκεται. Ο συντονισμός των λειτουργιών επιτυγχάνεται μέσω των **φυτορμονών**, μορίων χαμηλού μοριακού βάρους τα οποία παίζουν το ρόλο του χημικού ενδιάμεσου σήματος, μεταφέρονται από κύτταρο σε κύτταρο ή από ιστό σε ιστό και δρουν σε χαμηλές συγκεντρώσεις (βλ. πίνακα 7.1). Ο όρος **φυτορυθμιστές** περιλαμβάνει μόρια τα οποία δεν απαντώνται στα φυτικά κύτταρα, παράγονται μέσω χημικής σύνθεσης και παρουσιάζουν δράση φυτικής ορμόνης. **Ο πίνακας (παράρτημα).....** παρουσιάζει ορισμένα παραδείγματα φυτορυθμιστών που χρησιμοποιούνται ευρέως στη γεωργική πρακτική, το εμπορικό τους όνομα, τη φυτορμόνη που υποκαθιστούν και τη

δράση τους.

Οι φυτορμόνες διακινούνται μεταξύ διαφορετικών οργάνων μέσω των αγγείων του ξύλου (ABA, κυτοκίνινες) ή του ηθμού (γιββερελίνες) και η ταχύτητα μετακίνησής τους εξαρτάται από το ρυθμό της διαπνοής ή από τη μεταβολική ζήτηση φωτοσυνθετικών προϊόντων αντίστοιχα. Στη περίπτωση των αερίων ή πτητικών φυτοορμονών (αιθυλένιο, μεθυλοσαλικυλικό οξύ, μεθυλοιασμονικό οξύ) η διακίνηση είναι ταχύτερη. Σε ορισμένες περιπτώσεις η σύνθεση και η δράση μιας φυτορμόνης μπορεί να λαμβάνει χώρα ακόμη και μέσα στο ίδιο κύτταρο.

Πίνακας 7.1. Ορισμένα ερεθίσματα από το αβιοτικό ή βιοτικό περιβάλλον, οι φυτορμόνες που διαβιβάζουν το σήμα της μεταβολής των συνθηκών, οι αλληλεπιδράσεις με άλλες φυτορμόνες και η απάντηση που δίδεται από το φυτό.

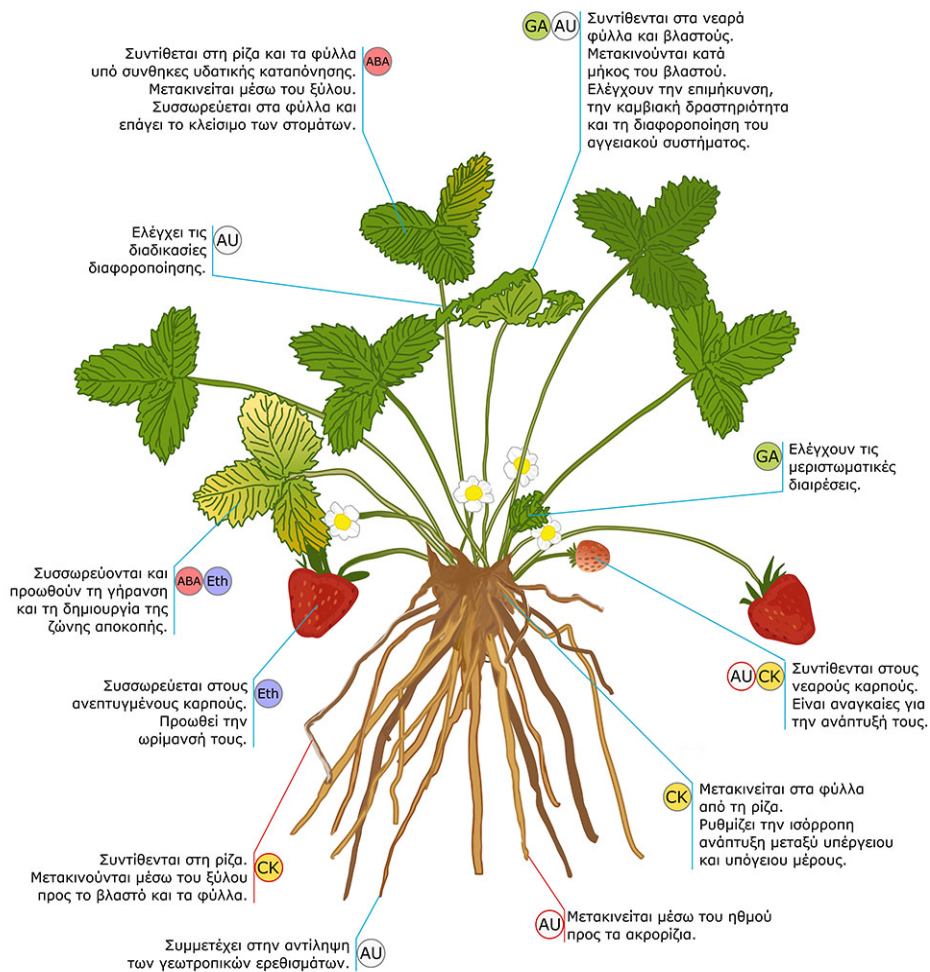
	ερεθίσματα από το αβιοτικό περιβάλλον						ερεθίσματα από το βιοτικό περιβάλλον		
	μεταβολή στην ένταση-ποιότητα φωτισμού	μονόπλευρος φωτισμός, βαρύτητα	μεταβολή θερμοκρασίας	κατάκλιση εδάφους	αλατότητα α-ξηρασία	μήκος ημέρας		προσβολή από παθογόνα-έντομα	συμβιωτικές σχέσεις
φυτορμόνη που διαβιβάζει το σήμα	γιββερελίνες	αυξίνες	γιββερελίνες	γιββερελίνες	ABA	γιββερελίνες		ιασμονικό οξύ σαλικυλικό οξύ	στριγκολακτόνες
αλληλεπίδραση με	αυξίνη, αιθυλένιο ABA ιασμονικό οξύ			αιθυλένιο	αιθυλένιο ιασμονικό οξύ	ABA Αυξίνη αιθυλένιο		γιββερελίνες ABA αιθυλένιο	
απάντηση	παρεμπόδιση ή προώθηση της επιμήκυνσης του βλαστού	στρέψη του οργάνου	παρεμπόδιση ή προώθηση της επιμήκυνσης του βλαστού	προώθηση της επιμήκυνσης του βλαστού	κλείσιμο στομάτων	άνθηση, πτώση φύλλων		ενεργοποίηση άμυνας	εγκαθίδρυση μυκορριζών

Φυτορμόνες (σν φυτικές ορμόνες): Μόρια χαμηλού Μ.Β. τα οποία παίζουν το ρόλο του χημικού ενδιάμεσου σήματος, μεταφέρονται από κύτταρο σε κύτταρο ή από ιστό σε ιστό και δρουν σε χαμηλές συγκεντρώσεις.

Φυτορυθμιστές (σν ρυθμιστές ανάπτυξης): Μόρια τα οποία δεν απαντώνται στα φυτικά κύτταρα, παράγονται μέσω χημικής σύνθεσης και παρουσιάζουν δράση φυτικής ορμόνης.

Οι φυτορμόνες σε γενικές γραμμές επηρεάζουν την αύξηση και διαφοροποίηση των φυτικών ιστών και οργάνων και μέσω αυτών επιτυγχάνεται η συντονισμένη ολοκλήρωση του βιολογικού κύκλου κάθε φυτού (**εικόνα 7.2**). Η δράση των φυτοορμονών εξαρτάται από τις συνθήκες που επικρατούν στο περιβάλλον, από το είδος του ιστού και από τις αλληλεπιδράσεις με άλλες φυτορμόνες (**πίνακας 7.1**). Η ευαισθησία κάθε οργάνου ως προς μια συγκεκριμένη φυτορμόνη παρουσιάζει ιδιαιτερότητες, π.χ. η ρίζα παρουσιάζεται περισσότερο ευαίσθητη στη δράση της αυξίνης έναντι του βλαστού, με αποτέλεσμα συγκεντρώσεις της αυξίνης που προωθούν την επιμήκυνση των κυττάρων του βλαστού να προκαλούν παρεμπόδιση της αύξησης των κυττάρων της ρίζας (**εικόνα 7.3**). Επομένως κάθε ιστός «αποκωδικοποιεί» με διαφορετικό τρόπο το σήμα που

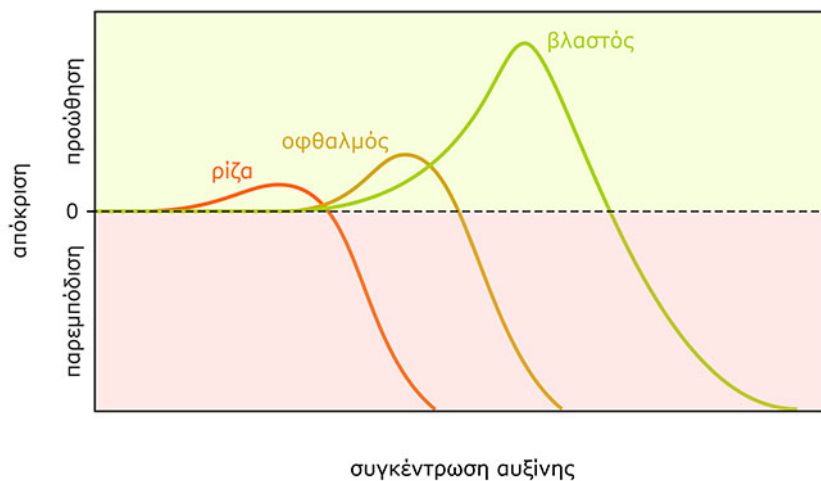
διαβιβάζει μια φυτορμόνη. Το τελικό αποτέλεσμα, δηλ. η απάντηση που θα δοθεί εξαρτάται και από τη διασταυρούμενη επικοινωνία μεταξύ της διαβίβασης σημάτων που προέρχονται από διαφορετικές φυτορμόνες.



Εικόνα 7.2. Οι κυριότερες δράσεις και πρότυπα μεταφοράς των φυτορμονών. Συντμήσεις: AU αυξίνες, GA γιββερελίνες, CK κυτοκίνες, ABA αμπισικό οξύ και Eth αιθυλένιο.

Οι κυριότερες κατηγορίες φυτορμονών είναι οι **αυξίνες**, οι **γιββερελίνες**, οι **κυτοκίνες**, τα **μπρασσινοστεροειδή**, το **αμπισικό οξύ (ABA)** και το **αιθυλένιο**. Οι τέσσερις πρώτες κατηγορίες περιλαμβάνουν περισσότερα του ενός μόρια, τα οποία παρουσιάζουν ανάλογη δομή και δράση. Οι αυξίνες, οι γιββερελίνες, οι κυτοκίνες και τα μπρασσινοστεροειδή ρυθμίζουν κατά κανόνα διαδικασίες ανάπτυξης που περιλαμβάνουν

την αύξηση και τη διαφοροποίηση, ενώ το ABA και το αιθυλένιο διαδικασίες ωρίμανσης, γήρανσης, ληθάργου ή άμυνας. Ο κατάλογος των φυτορμονών παραμένει ανοικτός και εμπλουτίζεται συνεχώς με νέα μόρια που παρουσιάζουν δράση φυτορμονών. Μεταξύ αυτών συμπεριλαμβάνονται οι στριγγολακτόνες και παράγωγα του σαλυκυλικού και ιασμονικού οξέος που δεν αναφέρονται ξεχωριστά, αλλά σε επί μέρους κεφάλαια. Οι στριγγολακτόνες αναφέρονται στο κεφάλαιο των αυξινών (1), ενώ οι άλλες δύο φυτορμόνες στο κεφάλαιο της άμυνας (2).

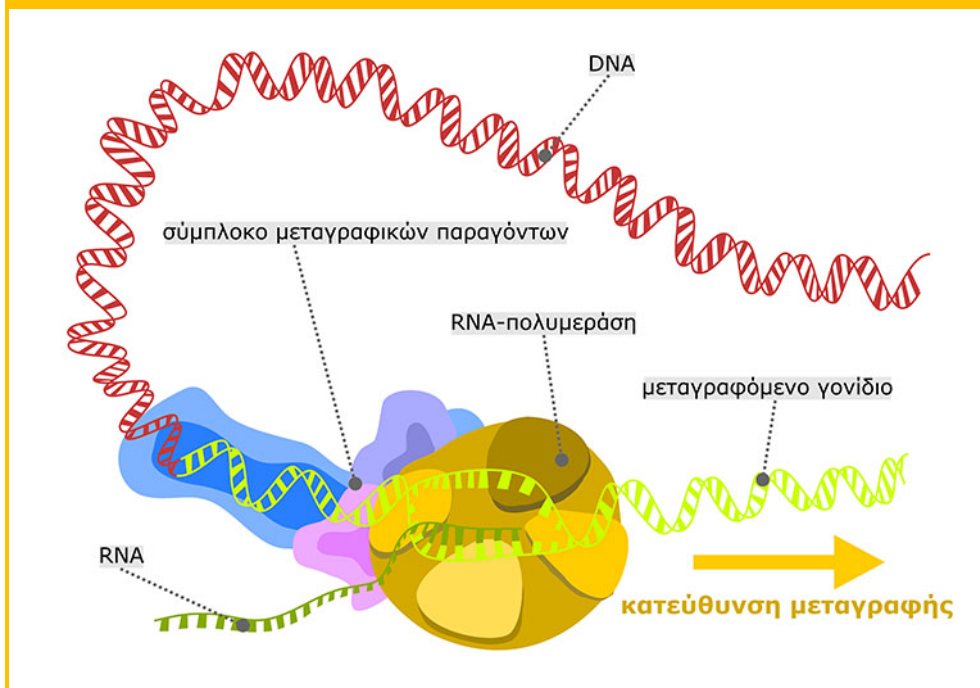


Εικόνα 7.3. Κάθε ιστός παρουσιάζει διαφορετική ευαισθησία έναντι μιας φυτορμόνης (στο συγκεκριμένο παράδειγμα της αυξίνης). Η αυξίνη μπορεί να παρουσιάσει προωθητική ή παρεμποδιστική δράση έναντι της αύξησης των κυττάρων ενός ιστού, ανάλογα με την εφαρμοζόμενη συγκέντρωση. Η ρίζα εμφανίζεται εξαιρετικά ευαίσθητη έναντι της αυξίνης, αντίθετα με το βλαστό, ενώ οι οφθαλμοί παρουσιάζουν ενδιάμεση ευαισθησία.

Τι είναι η έκφραση γονιδίων;

Η έκφραση γονιδίων (γονιδιακή έκφραση) είναι η διαδικασία με την οποία η πληροφορία που περιλαμβάνει ένα γονίδιο χρησιμοποιείται για τη σύνθεση ενός λειτουργικού γονιδιακού προϊόντος (συνήθως μια πρωτεΐνη). Η διαδικασία αυτή χρησιμοποιείται από όλους τους οργανισμούς για τη δημιουργία των συστατικών τους.

Η έκφραση γονιδίων είναι δυνατόν να περιλαμβάνει τα παρακάτω στάδια: Μεταγραφή, ωρίμανση (μάτισμα) του RNA, μετάφραση και μετα-μεταφραστική τροποποίηση της πρωτεΐνης. Η ρύθμιση της έκφρασης των γονιδίων καθορίζει τη δομή και τη λειτουργία των κυττάρων και αποτελεί τη βάση για τη διαφοροποίηση, τη μορφογένεση και την ποικιλομορφία και την ικανότητα προσαρμογής των οργανισμών.



Εικόνα 7. 4. Η έναρξη της μεταγραφής από την RNA πολυμεράση προϋποθέτει τη δημιουργία συμπλόκου του μεταγραφικού παράγοντα με τον προαγωγέα.

Τι είναι μεταγραφή των γονιδίων;

Η παραγωγή αντιγράφων RNA από το DNA ονομάζεται μεταγραφή, και πραγματοποιείται στον πυρήνα από την πολυμεράση του RNA. Η ρύθμιση της έκφρασης

αναφέρεται στον έλεγχο της ποσότητας και του χρόνου εμφάνισης του λειτουργικού προϊόντος ενός γονιδίου. Μέσω του ελέγχου αυτού τα κύτταρα παράγουν τα γονιδιακά προϊόντα μόνο όταν υπάρξει ανάγκη. Στα ευκαρυωτικά κύτταρα η μεταγραφή ελέγχεται από τρεις τύπους πολυμερασών του RNA, κάθε μία από τις οποίες αναγνωρίζει μια ειδική αλληλουχία DNA που ονομάζεται προαγωγέας. Η έναρξη επίσης της μεταγραφής ρυθμίζεται από λειτουργικές πρωτεΐνες που συνδέονται σε ειδικές περιοχές του DNA και ονομάζονται μεταγραφικοί παράγοντες (εικόνα 7.4, βλ. επίσης παρακάτω).

Τι είναι η ωρίμανση του RNA;

Ενώ η μεταγραφή προκαρυωτικών γονιδίων που κωδικοποιούν μια πρωτεΐνη παράγει αγγελιοφόρο RNA (mRNA) που είναι έτοιμο για μετάφραση σε πρωτεΐνη, η μεταγραφή ευκαρυωτικών γονιδίων παράγει ένα πρώιμο μεταγράφημα του RNA (pre-mRNA), το οποίο υποβάλλεται σε μια σειρά από τροποποιήσεις για να γίνει λειτουργικό (ώριμο) mRNA.

Τι είναι η μετάφραση του mRNA;

Είναι η διαδικασία με την οποία ένα ματισμένο mRNA αποκωδικοποιείται από ένα ριβόσωμα και παράγει μια ειδική αλληλουχία αμινοξέων. Το πολυπεπτίδιο στη συνέχεια συμμετέχει στη συγκρότηση μιας πρωτεΐνης η οποία εκτελεί συγκεκριμένη λειτουργία.

Τι είναι μετα-μεταφραστική τροποποίηση των πρωτεϊνών;

Μετά την παραγωγή τους από τα ριβοσώματα, οι πρωτεΐνες αναδιπλώνονται και κατά κανόνα αποκτούν την τελική τους μορφή. Ορισμένες όμως για να γίνουν λειτουργικές, απαιτούν μετα-μεταφραστικές τροποποιήσεις. Τέτοιες τροποποιήσεις είναι η φωσφορυλίωση (η προσθήκη φωσφορικών ομάδων), η προσθήκη σακχάρων ή ολιγοσαχαριτών κλπ

Τι είναι μεταγραφικοί παράγοντες;

Οι μεταγραφικοί παράγοντες είναι πρωτεΐνες που ελέγχουν το ρυθμό μεταγραφής της γενετικής πληροφορίας από DNA σε mRNA μέσω της δέσμευσής τους σε ειδικές αλληλουχίες DNA. Οι μεταγραφικοί παράγοντες επιτελούν τη λειτουργία αυτή αυτόνομα ή σε συνεργασία με άλλες πρωτεΐνες με τελικό αποτέλεσμα την προώθηση (ως ενεργοποιητές) ή την παρεμπόδιση (ως καταστολείς) της πρόσδεσης της RNA πολυμεράσης σε συγκεκριμένα γονίδια.

Ένα καθοριστικό χαρακτηριστικό των μεταγραφικών παραγόντων είναι ότι περιέχουν μία ή περισσότερες περιοχές σύνδεσης με DNA, οι οποίες συνδέουν τους μεταγραφικούς παράγοντες με ειδικές αλληλουχίες του DNA που γειτνιάζουν με τα γονίδια που ρυθμίζουν (εικόνα 7.4).

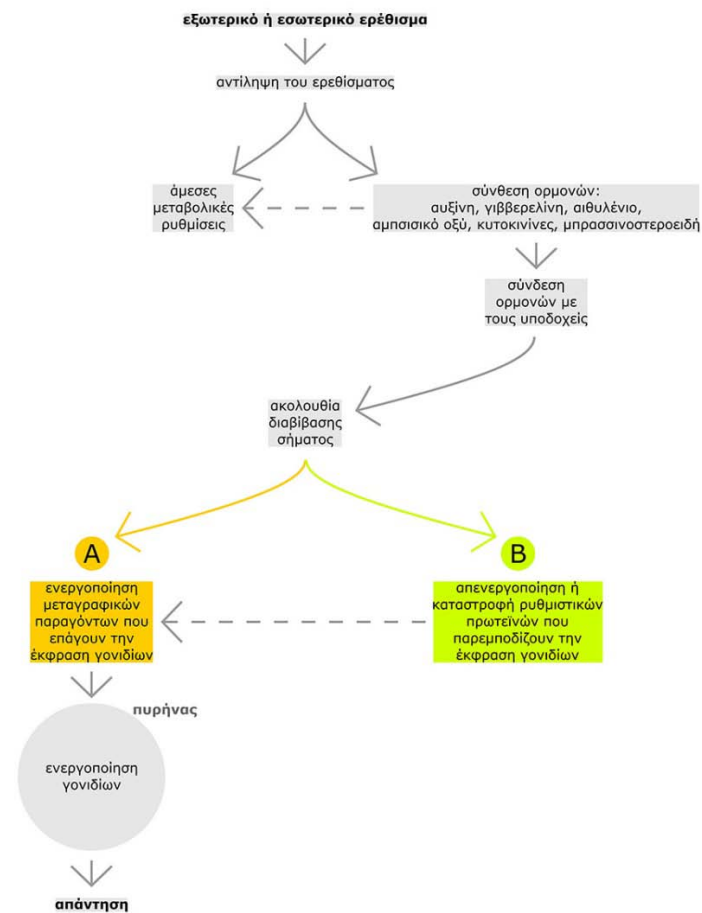
Οι μηχανισμοί με τους οποίους δρουν οι φυτορμόνες φαίνεται ότι διέπονται από μια αλληλουχία μεταβολικών και μοριακών τροποποιήσεων με κοινά χαρακτηριστικά (εικόνα 7.5). Οι μηχανισμοί αυτοί περιλαμβάνουν τα εξής στάδια:

A. Η αντίληψη ενός ερεθίσματος που προέρχεται από το εξωτερικό ή εσωτερικό περιβάλλον προκαλεί σύνθεση μιας φυτορμόνης.

B. Η φυτορμόνη μεταφέρεται στα κύτταρα στόχους όπου προσδέεται σε ένα ειδικό

μόριο–υποδοχέα.

Γ. Η πρόσδεση της φυτορμόνης στον υποδοχέα της προκαλεί ακολουθίες διαβίβασης σήματος που κατά κανόνα ακολουθούν δύο εναλλακτικές πορείες: Η πρώτη πορεία περιλαμβάνει μιτωτικές κινάσες ή άλλους αντίστοιχους μηχανισμούς που ενεργοποιούν **μεταγραφικούς παράγοντες** οι οποίοι με τη σειρά τους ενεργοποιούν γονίδια του πυρήνα με τελικό αποτέλεσμα τη σύνθεση νέων πρωτεϊνών. Η δεύτερη πορεία περιλαμβάνει την απενεργοποίηση ή καταστροφή ρυθμιστικών πρωτεϊνών που παρεμποδίζουν την έκφραση συγκεκριμένων γονιδίων. Επομένως η εξουδετέρωση των πρωτεϊνών αυτών έχει ως αποτέλεσμα (όπως και στη πρώτη περίπτωση) την ενεργοποίηση γονιδίων και σύνθεση νέων πρωτεϊνών.



Εικόνα 7.5. Γενικευμένο πρότυπο του τρόπου δράσης των φυτορμονών σε μεταβολικό και μοριακό επίπεδο. Η ακολουθία διαβίβασης σήματος μπορεί να ακολουθήσει δύο εναλλακτικές πορείες, την Α και την Β.

7.3.1. Η αυξίνες επάγουν τη διάταση των κυτταρικών τοιχωμάτων και ρυθμίζουν την ανάπτυξη

Το όνομα αυξίνη δόθηκε στην ουσία η οποία απομονώθηκε πρώτη από φυτικούς ιστούς, και παρουσίαζε φυτορμονική δράση (προωθούσε την αύξηση του μεγέθους των κυττάρων). Η μετέπειτα ταυτοποίηση της ουσίας έδειξε ότι επρόκειτο για το ινδολοξικό οξύ (IAA), η σύνθεση του οποίου επιτελείται μέσω του αμινοξέος τρυπτοφάνης (εικόνα 7.6).

Εφαρμογή 7.1

Τα δύο πρόσωπα ενός φυτορυθμιστή

Η συνθετική ουσία 2,4 διχλωροφαινοξυξικό οξύ (2,4-D) με φυτορυθμιστική δράση ανάλογη της αυξίνης, χρησιμοποιείται ως ζιζανιοκτόνο. Η εφαρμογή αυξινών σε συγκεντρώσεις υψηλότερες των επιπέδων στα οποία δρουν *in vivo* προκαλεί παρεμπόδιση της ανάπτυξης και νέκρωση των μεριστωματικών ιστών. Το 2,4-D παρουσιάζει ισχυρή δράση σε συγκεντρώσεις πολύ χαμηλότερες εκείνων στις οποίες δρα το IAA, προκαλεί έντονη λειτουργία της αναπνοής, ανεξέλεγκτη διάταση των κυττάρων, και ως εκ τούτου ανωμαλίες στη μορφογένεση. Παρουσιάζει δράση μόνο έναντι των ευδικότυλων φυτών, αφού τα μονοκότυλα έχουν την ικανότητα αδρανοποίησης της ουσίας μέσω ενζυμικής οξειδωσης του μορίου. Γι αυτό το λόγο χρησιμοποιείται για την εξόντωση πλατύφυλλων δικότυλων ζιζανίων σε καλλιέργειες σιτηρών. Μίγματα της ουσίας αυτής με το συνθετικό φυτορυθμιστή 2,4,5 τριχλωρο φαινοξυξικό οξύ (2,4,5-T) χρησιμοποιήθηκαν σε ψεκασμούς για εκτεταμένες αποφυλλώσεις δασών στον πόλεμο του Βιετνάμ. Η αποφυλλωτική και ζιζανιοκτόνος δράση των αυξινών αποδίδεται στη επαγωγή της βιοσύνθεσης αιθυλενίου.

Μεταγραφικοί παράγοντες: Πρωτεΐνες που ενεργοποιούν ή παρεμποδίζουν τη μεταγραφή γονιδίων.

Το IAA παράγεται κατά κύριο λόγο στις νεαρές καταβολές των φύλλων και το ακραίο μερίστωμα του βλαστού και με **μονόδρομη μεταφορά** μετακινείται προς τη ρίζα μέσω του βλαστού. Η κίνηση αυτή της αυξίνης χαρακτηρίζεται ως **βασιπέταλη**—από την κορυφή προς τη βάση ενός φυτού. Η κίνηση επιτελείται μέσω των κυττάρων του ξυλώδους παρεγχύματος ή των ηθμοσωλήνων από πρωτεΐνες μεταφορείς και απαιτεί δαπάνη ενέργειας.

Μονόδρομη μεταφορά (σν. πολική μεταφορά): Η μετακίνηση ενός μορίου προς μία κατεύθυνση δια μέσου ζωντανών κυττάρων.

Ακροπέταλη κίνηση: Κίνηση ενός συστατικού από τη βάση προς την κορυφή ενός φυτού.

Βασιπέταλη κίνηση : Κίνηση ενός συστατικού από την κορυφή προς τη βάση ενός φυτού.

Η διαβίβαση σήματος μέσω της αυξίνης γίνεται με τη δεύτερη ακολουθία (εικόνα 7.5) και περιλαμβάνει τη πρόσδεση της αυξίνης στον αντίστοιχο υποδοχέα ο οποίος στη συνέχεια επάγει την καταστροφή πρωτεϊνών που παρεμποδίζουν την έκφραση των γονιδίων που ελέγχει η αυξίνη. Προκειμένου να καταστραφούν οι πρωτεΐνες αυτές, ο υποδοχέας ενεργοποιεί την **συμπικουΐτινη**. Πρόκειται για μια πρωτεΐνη χαμηλού Μ.Β. η οποία συνδέεται και επισημαίνει τις πρωτεΐνες-στόχους που πρόκειται να καταστραφούν. Οι σημασμένες πλέον πρωτεΐνες οδηγούνται στα πρωτεασώματα, σύμπλοκα ενζύμων που είναι επιφορτισμένα με την αποδόμηση πρωτεϊνών.

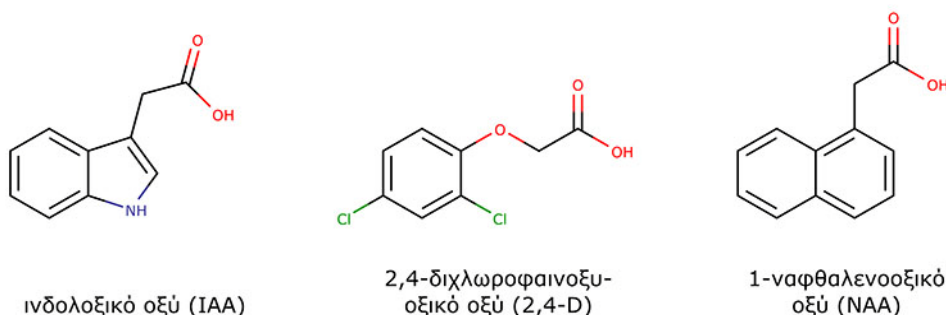
Συμπικουΐτινη: Ρυθμιστική πρωτεΐνη χαμηλού μοριακού βάρους η οποία προσδέεται σε πρωτεϊνικά μόρια τα οποία πρόκειται να αποδομηθούν στα πρωτεασώματα.

Οι κυριότερες δράσεις της αυξίνης περιλαμβάνουν:

1. Διάταση των κυτταρικών τοιχωμάτων. Η αυξίνη επάγει την επιμήκυνση των κυττάρων νεαρών εκπυτσόμενων οργάνων. Τα κύτταρα που θα συγκροτήσουν τα νεαρά όργανα προκύπτουν από διαίρέσεις κυττάρων των μεριστωματικών ιστών. Στη συνέχεια τα κυτταρικά τους τοιχώματα επιμηκύνονται μέχρις ότου αποκτήσουν το τελικό τους μέγεθος. Για να ολοκληρωθεί το στάδιο αυτό της διάτασης των τοιχωμάτων και επομένως της επιμήκυνσης των κυττάρων, θα πρέπει να πληρούνται δύο προϋποθέσεις:

α. Να επικρατεί θετική πίεση σπαργής, η οποία επιτρέπει τη διόγκωση του κυττάρου και αποτελεί την κινητήρια δύναμη για τη μη αντιστρεπτή διάταση του κυτταρικού τοιχώματος.

β. Τα κυτταρικά τοιχώματα να χαρακτηρίζονται από πλαστικότητα (να μην είναι άκαμπτα).



Εικόνα 7.6. Η χημική δομή του ινδολοξικού οξέος (IAA), μιας φυτορμόνης, του 2,4-D, ενός φυτορυθμιστή που χρησιμοποιείται ως ζιζανιοκτόνο και του 1-ναφθαλενοοξικού οξέος (NAA), ενός φυτορυθμιστή που χρησιμοποιείται ως συνθετικό ανάλογο της αυξίνης.

Η πίεση σπαργής στα κύτταρα αυτά εξαρτάται κατ' αρχήν από τη διαθεσιμότητα νερού αλλά και από τη συγκέντρωση διαλυμένων ουσιών στον πρωτοπλάστη. Η αυξίνη δεν εμπλέκεται στη δημιουργία της αναγκαίας πίεσης σπαργής, φαίνεται όμως ότι επηρεάζει την πλαστικότητα των κυτταρικών τοιχωμάτων, μέσω δύο μηχανισμών:

α. Η αυξίνη επάγει τη δραστηριότητα αντλιών πρωτονίων που εδράζονται στη κυτταροπλασματική μεμβράνη και μεταφέρουν με κατανάλωση ενέργειας πρωτόνια από το εσωτερικό του κυττάρου προς τον αποπλάστη. Η πτώση του pH του αποπλάστη προκαλεί ενεργοποίηση ορισμένων ενζύμων (εξπανσίνες) τα οποία προκαλούν διάσπαση των δεσμών μεταξύ των μικροϊνιδίων της κυτταρίνης. Η διάσπαση των δεσμών προκαλεί χαλάρωση του κυτταρικού τοιχώματος και εφόσον επικρατεί η αναγκαία πίεση σπαργής παρατηρείται διάταση.

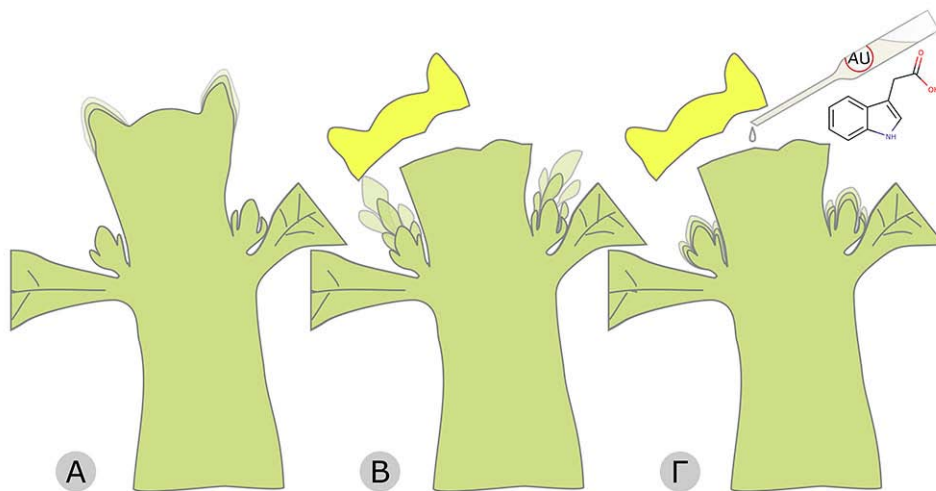
β. Η αυξίνη επάγει την έκφραση γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν πρωτεΐνες που εμπλέκονται στο μηχανισμό οξίνισης του αποπλάστη ή/και στο μηχανισμό διάσπασης δεσμών μεταξύ των μικροϊνιδίων κυτταρίνης.

2. Ρύθμιση του αναπτυξιακού προγράμματος

Κάθε φυτό διαθέτει ενσωματωμένο στη γενετική του πληροφορία ένα δεδομένο αναπτυξιακό πρόγραμμα. Ωστόσο το πρόγραμμα αυτό χαρακτηρίζεται από πλαστικότητα και μπορεί να τροποποιηθεί, ανάλογα με τις συνθήκες που επικρατούν. Οι μεταβολές στη συγκέντρωση της αυξίνης και η αλληλεπίδρασή της με άλλες φυτορμόνες αποτελούν ένα παράγοντα ρύθμισης της πορείας του όλου προγράμματος. Επίσης λόγω της διαφορετικής ευαισθησίας του κάθε οργάνου, οι επιπτώσεις στη διακύμανση των συγκεντρώσεων της αυξίνης είναι διαφορετικές.

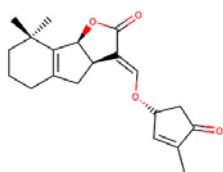
α. Κυριαρχία της κορυφής. Η ενδογενής αυξίνη η οποία παράγεται στο κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού (κορυφαίο οφθαλμό) παρεμποδίζει τη δραστηριότητα των μεριστωμάτων των πλάγιων οφθαλμών. Συνεπώς παρεμποδίζει και το σχηματισμό πλάγιων διακλαδώσεων του βλαστού (εικόνα 7.7). Η δράση αυτή της αυξίνης ουσιαστικά επιβεβαιώνει σε επίπεδο οργάνων την παρουσία και δραστηριότητα του κορυφαίου μεριστώματος του βλαστού. Το κλάδεμα των κορυφών έχει ως αποτέλεσμα την απομάκρυνση του κορυφαίου μεριστώματος, την διακοπή της παραγωγής αυξίνης και την αναίρεση της παρεμποδιστικής δράσης της, συνεπώς δίδει το έναυσμα για την έκπτυξη και ανάπτυξη των πλάγιων οφθαλμών και τη δημιουργία διακλαδώσεων. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να επισημανθεί ότι η αυξίνη δεν εισέρχεται στους πλάγιους οφθαλμούς, επομένως η δράση της δεν είναι άμεση. Η κυριαρχία της κορυφής είναι το αποτέλεσμα της αλληλεπίδρασης των αυξινών με τις κυτοκίνες (βλ. παρακάτω), τις **στριγγολακτόνες (εικόνα 7.8)**, αλλά και τη διαθεσιμότητα σακχαρόζης (εικόνα 7.9). Οι στριγγολακτόνες παίζουν σημαντικό ρόλο στον έλεγχο των διακλαδώσεων του βλαστού. Αρχικά έγιναν γνωστές ως μόρια τα οποία παράγονται από τις ρίζες των φυτών-ξενιστών και επάγουν τη βλάστηση των σπερμάτων παρασιτικών φυτών. Στη συνέχεια βρέθηκε ότι

αποτελούν σήματα προσέλκυσης συμβιωτικών οργανισμών, των μυκοριζών. Τα σπέρματα δηλ. των παρασιτικών φυτών εκμεταλλεύονται για δικό τους όφελος τα σήματα που απελευθερώνουν οι ρίζες για να τα αναγνωρίσουν οι μυκορίζες.



Εικόνα 7.7. Η κυριαρχία της κορυφής ελέγχεται μέσω της αυξίνης η οποία παράγεται στο ακραίο μεριστώμα του βλαστού. Εάν η κορυφή του βλαστού παραμένει άθικτη, η ανάπτυξη επιτελείται μέσω της ανάπτυξης του κορυφαίου μεριστώματος, παρά την ύπαρξη και πλάγιων οφθαλμών οι οποίοι δεν εκπτύσσονται (A). Εάν η

κορυφή αφαιρεθεί οι πλάγιοι οφθαλμοί που βρίσκονται πλησιέστερα της κορυφής παράγουν πλάγιους βλαστούς (**Β**). Εάν η κορυφή αφαιρεθεί, αλλά στο σημείο της τομής εφαρμοστεί αυξίνη (δεξιά), η ανάπτυξη των πλάγιων οφθαλμών παρεμποδίζεται, όπως και στη περίπτωση του άθικτου βλαστού (**Γ**). Στο ένθετο η κυριαρχία της κορυφής σε κλαδεμένο βλαστό φίκου.

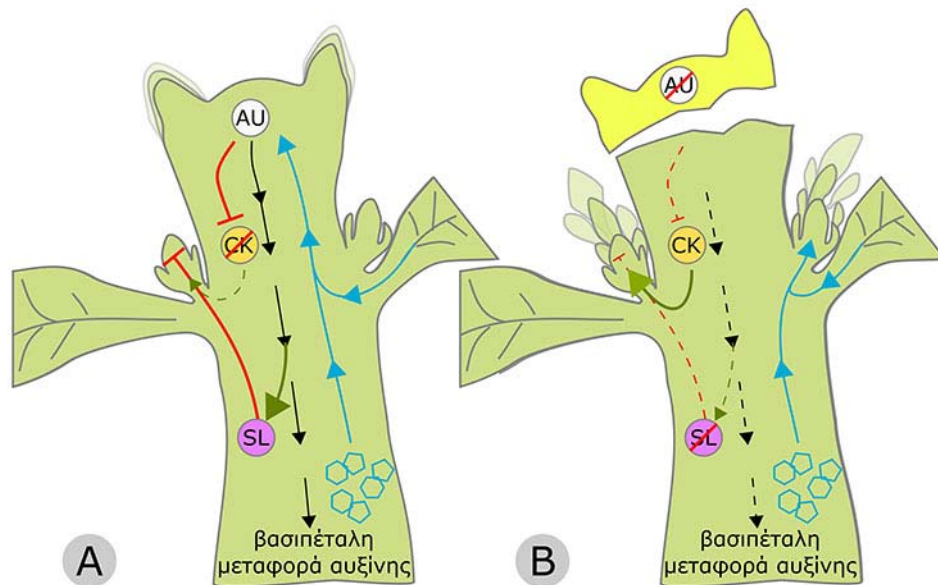


(+)-5-δεοξυ-στριγγόλη

Εικόνα 7.8. Η χημική δομή μιας στριγγολακτόνης.

Κυριαρχία της κορυφής: Η παρεμπόδιση της δραστηριότητας των μεριστωμάτων των πλάγιων οφθαλμών και του σχηματισμού πλάγιων διακλαδώσεων του βλαστού από την ενδογενή αυξίνη που παράγεται στο κορυφαίο μερίστωμα. Η δράση της αυξίνης συνδυάζεται με τη δράση των στριγγολακτονών.

β. Σχηματισμός μεριστωμάτων μέσω των οποίων δημιουργούνται ρίζες. Η αυξίνη προωθεί το σχηματισμό του ακραίου μεριστώματος της ρίζας, αλλά και την ενεργοποίηση του περικυκλίου από το οποίο παράγονται οι πλάγιες ρίζες. Σε πολλές περιπτώσεις η αυξίνη διεγείρει τον σχηματισμό επακτών ριζών κατ' ευθείαν από το στέλεχος του βλαστού. Η δράση αυτή παρουσιάζει έντονο γεωργικό ενδιαφέρον, αφού δίδεται η δυνατότητα παραγωγής νέων φυτών από μοσχεύματα. Σε ορισμένα φυτά τα επίπεδα της ενδογενούς αυξίνης που μεταφέρεται από το κορυφαίο μερίστωμα και συσσωρεύεται στο κομμένο άκρο του βλαστού είναι αρκούντως υψηλά ώστε να προκαλέσουν το σχηματισμό επακτών ριζών. Σε άλλα φυτά ο σχηματισμός επακτών ριζών προωθείται τεχνητά με εμβάπτιση του κομμένου άκρου του βλαστού σε διαλύματα αυξίνης (εφαρμογή ορμόνης ριζοβολίας, βλ. εικόνα 7.10).



Εικόνα 7.9. Προτεινόμενος μηχανισμός της έκπτυξης των πλάγων οφθαλμών λόγω της αποκοπής της κορυφής. **A.** Στον άθικτο βλαστό η αυξίνη (AU) που παράγεται από το ακραίο μερίστωμα μεταφέρεται βασιπέταλικά (μαύρα βέλη). Η αυξίνη επάγει τη βιοσύνθεση της στριγκολακτόνης (SL) και παρεμποδίζει τη βιοσύνθεση της κυττοκίνης (CK). Οι δύο τελευταίες φυτορμόνες προκαλούν αντίθετα αποτελέσματα, η κυτοκίνη προωθεί ενώ η στριγκολακτόνη παρεμποδίζει την έκπτυξη του πλάγιου οφθαλμού. **B.** Εάν η κορυφή αφαιρεθεί, η βιοσύνθεση της στριγκολακτόνης δεν προωθείται πλέον, ενώ αντίθετα προωθείται η βιοσύνθεση της κυττοκίνης. Παράλληλα εάν αφαιρεθεί η κορυφή η σακχαρόζη που κατευθυνόταν στο ακραίο μερίστωμα (μπλε βέλη) κατευθύνεται πλέον στον πλάγιο οφθαλμό και προωθεί μαζί με τη κυττοκίνη την έκπτυξή του. Τροποποιημένο από Teichmann and Muhr (2015) και Barbier et al (2015) .

γ. Διαφοροποίηση των ιστών των ηθμαγγειωδών δεσμίδων. Στα πολυετή δενδρώδη είδη η αυξίνη που παράγεται στους εκπτυσσόμενους οφθαλμούς την άνοιξη, σε συνδυασμό με τις γιββερελίνες, προωθεί τις κυτταροδιαιρέσεις στο κάμβιο και διεγείρει το σχηματισμό του δευτερογενούς ξυλώματος. Η δράση αυτή της αυξίνης έχει εφαρμογή και στις ιστοκαλλιέργειες *in vitro*.

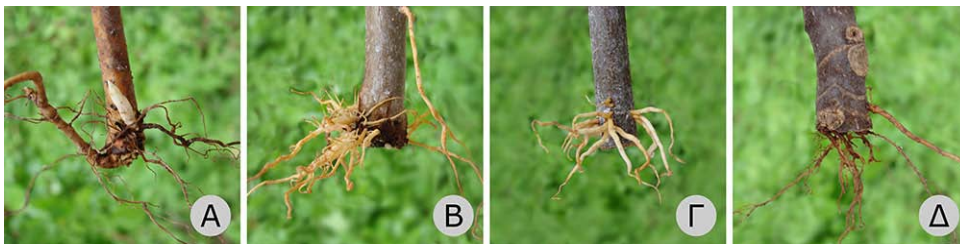
δ. Η αυξίνη προωθεί την ανάπτυξη των καρπών (εικόνα 7.11). Σε αυτή την περίπτωση το έμβρυο θεωρείται το όργανο που παράγει την ορμόνη.

ε. Η αυξίνη, από κοινού με τις φυτορμόνες αιθυλένιο και αμπισικό οξύ ρυθμίζει την πτώση των φύλλων και των καρπών. Στα περισσότερα φυτά η πτώση των φύλλων το φθινόπωρο ή η πτώση των καρπών οφείλεται στη δημιουργία της ζώνης αποκοπής. Υπό κανονικές συνθήκες τα φύλλα τροφοδοτούνται με συγκεντρώσεις αυξίνης οι οποίες παρεμποδίζουν τη δράση του αιθυλενίου και του ABA για την έναρξη σχηματισμού της ζώνης αυτής. Εάν ωστόσο η συγκέντρωση αυξίνης στα φύλλα πέσει κάτω από ένα

ορισμένο επίπεδο λόγω μεταβολής των συνθηκών ανάπτυξης (μεταβολή του μήκους της ημέρας, επικράτηση συνθηκών καταπόνησης στο περιβάλλον, όπως έλλειψη νερού), ενεργοποιείται ο μηχανισμός αποκοπής ο οποίος τελικώς βρίσκεται υπό τον έλεγχο του αιθυλενίου και του ABA (βλ. επίσης ...).

Στριγκολακτόνες: Ενώσεις οι οποίες δρουν σε εξαιρετικά χαμηλές συγκεντρώσεις και διεγείρουν τη βλάστηση σπερμάτων παρασιτικών φυτών, αλλά και την εγκαθίδρυση των συμβιωτικών σχέσεων των μυκκοριζών. Ελέγχουν επίσης τις διακλαδώσεις του βλαστού.

ζ. Εμπλοκή σε μηχανισμούς τροπισμών. Η δράση αυτή της αυξίνης θα αναφερθεί λεπτομερώς σε επόμενο κεφάλαιο (βλ...).



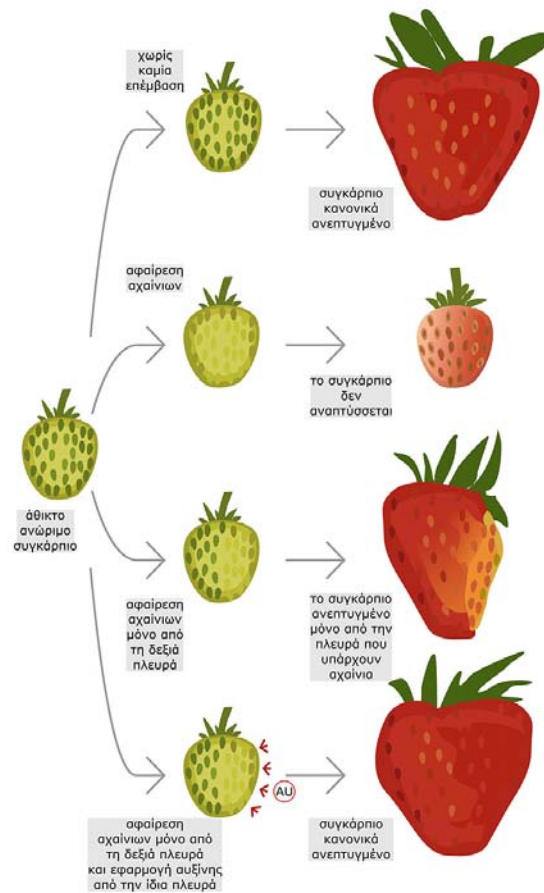
Εικόνα 7.10. Δημιουργία επακτών ριζών σε μοσχεύματα βατομουριάς (Α), κυδωνιάς (Β), αχλαδιάς (Γ) και συκιάς (Δ) μετά από εφαρμογή ορμόνης ριζοβολίας. Προσφορά μοσχευμάτων από τον Επίκουρο Καθηγητή κ. Ρούσσο, Εργαστήριο Δενδροκομίας, Γ.Π.Α.

Εφαρμογή 7.2

Εφαρμογές των αυξινών

Ένας αριθμός παρασκευασμάτων τα οποία περιέχουν ουσίες με φυτορρυθμιστική δράση κυκλοφορεί στο εμπόριο και χρησιμοποιείται ευρέως για την αύξηση της γεωργικής παραγωγής και βελτίωση των προϊόντων.

Οι αυξίνες προωθούν την καρπόδεση και την ανάπτυξη των καρπών (εικόνα 7.11). Επίσης καθυστερούν την πτώση των καρπών και των φύλλων. Για το σκοπό αυτό χρησιμοποιούνται συνήθως παρασκευάσματα που περιέχουν χλωροφαινοξυοξικό οξύ. Ανάλογα παρασκευάσματα χρησιμοποιούνται για τη δημιουργία επακτών ριζών σε μοσχεύματα (εικόνα 7.10).

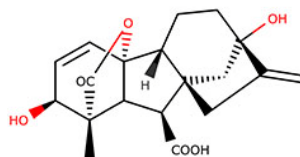


Εικόνα 7.11. Σε αδιατάρακτες συνθήκες ανάπτυξης, η αυξίνη που παράγεται στα αχαινία (σπέρματα) της φράουλας αποτελεί τον αναγκαίο παράγοντα της ολοκληρωμένης ανάπτυξης του σαρκώδους τμήματος του συγκάρπιου. Εάν στα πρώιμα στάδια ανάπτυξης αφαιρεθούν πλήρως τα αχαινία ή αφαιρεθούν στη μία πλευρά του συγκάρπιου, η ανάπτυξή του δεν είναι πλήρης. Εάν και πάλι τα αχαινία αφαιρεθούν από το ήμισυ του συγκάρπιου στα πρώιμα στάδια ανάπτυξης αλλά εφαρμοστεί αυξίνη στο τμήμα αυτό, η ανάπτυξη είναι πλήρης παρόλο που μόνο το ένα ήμισυ φέρει αχαινία.

7.3.2. Οι γιββερελίνες προωθούν την επιμήκυνση των μεσογονατίων διαστημάτων και τις κυτταρικές διαιρέσεις.

Οι γιββερελίνες αποτελούν μια ομάδα από χημικές ενώσεις που παρουσιάζουν παρόμοια φυτορμονική δράση. Ανακαλύφθηκαν από Ιάπωνες ερευνητές οι οποίοι μελετούσαν τα συμπτώματα της ασθένειας του ρυζιού που προκαλεί ο μύκητας *Gibberella fujikuroi*. Τα προσβεβλημένα φυτά του ρυζιού αναπτύσσονται ταχύτερα έναντι των υγιών, αλλά σωριάζονται στο έδαφος και νεκρώνονται πριν καρποφορήσουν. Τα συμπτώματα αυτά οφείλονται σε πρόωμη αύξηση του βλαστού η οποία επάγεται από μια ουσία την οποία εκκρίνει ο μύκητας και στην οποία δόθηκε το όνομα του παθογόνου (εικόνα 7.12). Στη συνέχεια βρέθηκε ότι η ουσία αυτή (γιββερελίνη) ανιχνεύεται σε χαμηλές συγκεντρώσεις και στους φυτικούς ιστούς και παρουσιάζει δράση φυτορμόνης. Στη περίπτωση του ρυζιού η ενδογενής γιββερελίνη προωθεί την επιμήκυνση του βλαστού σε περίπτωση κατάκλυσης και κάλυψης του εδάφους με νερό, και αποτελεί ένα μηχανισμό εξεύρεσης οξυγόνου και αποφυγής ολικής κάλυψης του φυτού από το νερό.

Από άποψη χημικής δομής οι γιββερελίνες ανήκουν στην ομάδα των τερπενίων (1). Μέχρι σήμερα είναι γνωστές πάνω από 100 γιββερελίνες, η ονομασία των οποίων δίδεται με βάση τη σειρά με την οποία ανακαλύπτονται (GA_1 , GA_2 , GA_3 ...). Τα περισσότερα από τα μόρια αυτά (πλην του γιββερελινικού οξέος GA_1) δεν παρουσιάζουν αξιόλογη φυτορμονική δράση, αφού πρόκειται είτε για πρόδρομα μόρια είτε για παραπροϊόντα της βιοσυνθετικής οδού των γιββερελινών.



γιββερελινικό οξύ (GA_3)

Εικόνα 7.12. Η χημική δομή του γιββερελινικού οξέος (GA_3).

Η διαβίβαση σήματος μέσω των γιββερελινών ακολουθεί παρόμοιο πρότυπο με αυτό των αυξινών και ακολουθεί τη δεύτερη ακολουθία διαβίβασης σήματος (εικόνα 7.5). Περιλαμβάνει τη πρόσδεση της φυτορμόνης στον αντίστοιχο υποδοχέα ο οποίος στη συνέχεια επάγει την καταστροφή πρωτεϊνών που παρεμποδίζουν την έκφραση των γονιδίων που ελέγχει η γιββερελίνη. Οι πρωτεΐνες αυτές (πρωτεΐνες DELLA) δρουν ως παρεμποδιστές της ανάπτυξης. Είναι ενεργές σε συνθήκες καταπόνησης, όπως έλλειψης

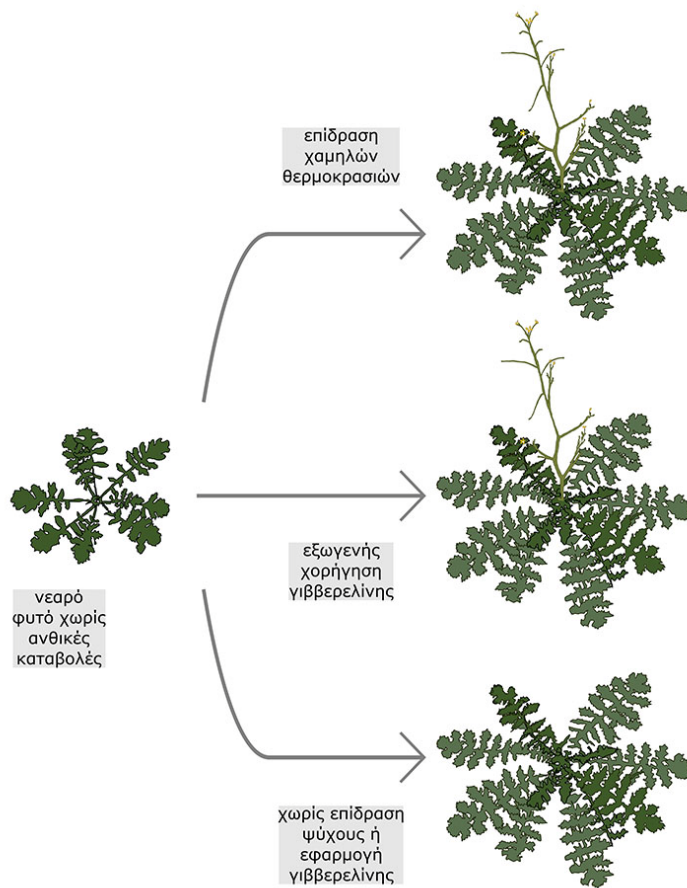
νερού ή προσβολής από παθογόνα. Για την αποδόμηση των πρωτεϊνών αυτών μεσολαβεί και πάλι η ουμπικουΐτινη.

Η ρύθμιση του αναπτυξιακού προγράμματος από τις γιββερελίνες

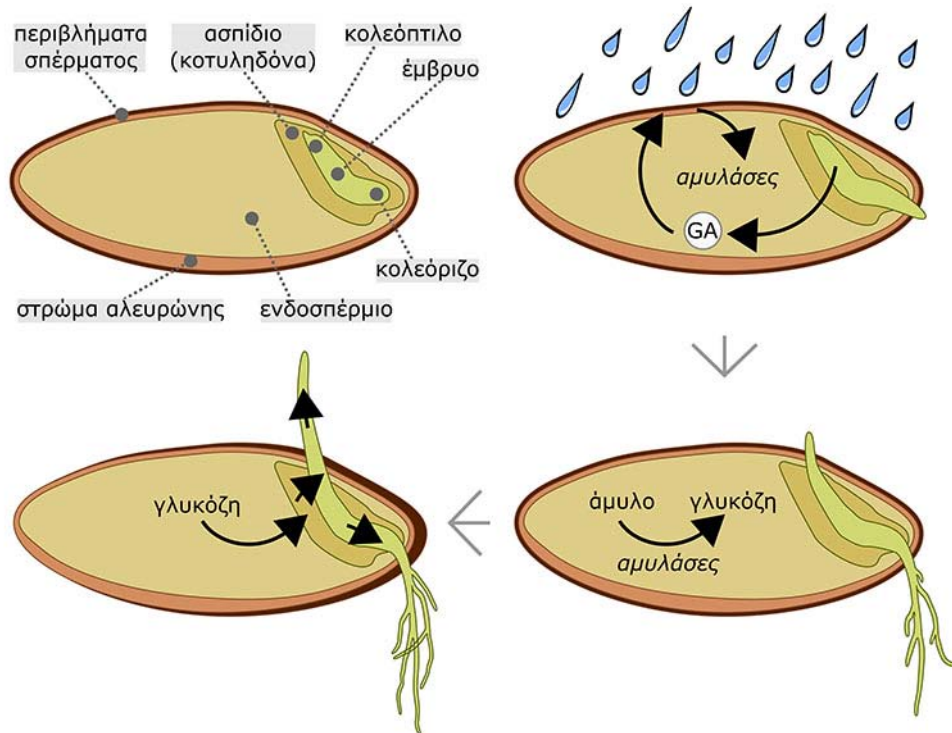
1. Οι γιββερελίνες προωθούν την επιμήκυνση του βλαστού. Εκτός από τη δράση στην επιμήκυνση του βλαστού του ρυζιού που προαναφέρθηκε, οι γιββερελίνες προωθούν την επιμήκυνση του βλαστού φυτών τα οποία παρουσιάζουν μορφολογία τύπου ροζέτας. Τα φυτά αυτά, μεταξύ των οποίων περιλαμβάνονται και ορισμένα καλλιεργούμενα όπως τα καρότα, το λάχανο, το παντζάρι και το μαρούλι, κατά τη διάρκεια του βλαστητικού τους σταδίου χαρακτηρίζονται από εξαιρετικά περιορισμένα μεσογονάτια διαστήματα, δίδοντας την εντύπωση ότι τα φύλλα τους εκφύονται όλα από ένα κοινό γόνατο. Όταν τα φυτά αυτά περάσουν στο αναπαραγωγικό στάδιο ο βλαστός τους επιμηκύνεται, τα φύλλα απομακρύνονται μεταξύ τους και γίνονται ορατά πλέον τα μεσογονάτια διαστήματα, ενώ τα άνθη τους σχηματίζονται στα επιμηκυσμένα νέα τμήματα του βλαστού (εικόνα 7.13). Στο φυσικό περιβάλλον η διαδικασία αυτή ενεργοποιείται από ερεθίσματα του περιβάλλοντος όπως η αύξηση του μήκους της ημέρας ή/και η αύξηση της θερμοκρασίας μετά από την πάροδο μιας ψυχρής περιόδου (εαρινοποίηση, βλ...), ωστόσο το ίδιο αποτέλεσμα μπορεί να επιτευχθεί με ψεκασμό των φυτών με διάλυμα γιββερελίνης (εικόνα 7.13).

2. Οι γιββερελίνες εμπλέκονται στη βλάστηση σπερμάτων ποωδών κυρίως φυτών.

Οι γιββερελίνες προωθούν την ενζυμική αποδόμηση των αποθεμάτων αμύλου κατά τη βλάστηση του σπέρματος. Ο μηχανισμός έχει μελετηθεί κυρίως στα σπέρματα του κριθαριού. Η αλληλουχία των συμβάντων τα οποία οδηγούν τελικά στη βλάστηση του σπέρματος του φυτού αυτού ξεκινά με την ενυδάτωσή του, που έχει ως αποτέλεσμα την απελευθέρωση γιββερελινών από το έμβρυο (εικόνα 7.14). Οι γιββερελίνες επάγουν την έκφραση γονιδίων που κωδικοποιούν υδρολυτικά ένζυμα του αμύλου (αμυλάσες) στα κύτταρα της ζώνης της αλευρώνης. Η αλευρώνη αποτελεί μία στοιβάδα 2-4 κυττάρων η οποία εντοπίζεται εσωτερικά του περιβλήματος του σπέρματος.



Εικόνα 7.13. Υποκατάσταση της αναγκαίας περιόδου ψύχους από τη γιββερελίνη σε φυτά του γένους Brassica. Το φυτό ανθίζει όταν υποστεί μία αναγκαία περίοδο με χαμηλές θερμοκρασίες ή εάν ψεκαστεί με γιββερελίνη χωρίς την επίδραση ψύχους. Εάν δεν υποβληθεί στην αναγκαία περίοδο ψύχους ή σε χειρισμό με γιββερελίνη το φυτό παραμένει σε μορφή ροζέτας χωρίς να ανθίζει.



Εικόνα 7.14. Ο μηχανισμός με τον οποίο οι γιββερελίνες προωθούν την βλάστηση των σπερμάτων του κριθαριού. Πάνω αριστερά: Οι ιστοί που απαρτίζουν ένα άθικτο σπέρμα κριθαριού. Πάνω δεξιά: Με την ενυδάτωση του σπέρματος το έμβρυο συνθέτει και απελευθερώνει γιββερελίνες (GA). Οι γιββερελίνες επάγουν τη σύνθεση αμυλάσης στα κύτταρα της ζώνης της αλευρώνης και στη συνέχεια η αμυλάση απεκκρίνεται στο ενδοσπέρμιο. Κάτω δεξιά και κάτω αριστερά: Η αμυλάση μετατρέπει το άμυλο σε γλυκόζη με την οποία τροφοδοτείται το νεαρό ετερότροφο αρτίβλαστο.

Τα υδρολυτικά ένζυμα εκκρίνονται μέσω δικτυοσωμάτων στο εσωτερικό του ενδοσπερμίου και καταλύουν την υδρόλυση των αποθεμάτων αμύλου προς γλυκόζη. Η γλυκόζη θα αποτελέσει τελικά την πηγή σκελετών άνθρακα και ενέργειας για την ανάπτυξη του νεαρού αρτίβλαστου, το οποίο στα πρώτα στάδια της ζωής του και μέχρι την λειτουργία της φωτοσυνθετικής συσκευής παραμένει ετερότροφο. Το πρότυπο αυτό δεν αντιπροσωπεύει όλα τα είδη φυτών. Σε πολλά είδη δικότυλων ή γυμνόσπερμων φυτών η διάσπαση των αποθεμάτων του σπέρματος προωθείται από κυτοκινίνες.

3. Οι γιββερελίνες προωθούν την καρπόδεση και την ανάπτυξη ορισμένων καρπών. Η καρπόδεση είναι η διαδικασία ανάπτυξης του καρπού που ακολουθεί μετά την επικονίαση και γονιμοποίηση. Οι γιββερελίνες μπορεί να υποκαταστήσουν την επικονίαση και να επάγουν την ανάπτυξη καρπών από τους οποίους απουσιάζουν τα σπέρματα (παρθενοκαρπικοί καρποί). Στη περίπτωση της σουλτανίνας, η πρώιμη

αποβολή του σπέρματος έχει ως αποτέλεσμα την ανάπτυξη καρπών μικρού μεγέθους. Η εφαρμογή γιββερελινών προκαλεί αύξηση του μεγέθους των καρπών.

4. Οι γιββερελίνες ελέγχουν την εκδήλωση του σταδίου της νεανικότητας σε ορισμένα είδη (ευκάλυπτος, κισσός, βλ. εικόνα 7.15). Τα φυτά αυτά χαρακτηρίζονται από το στάδιο της **νεανικότητας** και το στάδιο της **ωριμότητας** κατά τη **βλαστητική** τους ανάπτυξη. Τα φύλλα που εκπτύσσονται κατά το στάδιο της νεανικότητας έχουν διαφορετική μορφολογία από τα φύλλα που εκπτύσσονται κατά το στάδιο της ωριμότητας (προκειμένου να εισέλθουν στο αναπαραγωγικό στάδιο). Οφθαλμοί οι οποίοι πρόκειται να δώσουν βλάστηση χαρακτηριστική του σταδίου της ωριμότητας εάν υποστούν χειρισμό με γιββερελίνη εκπτύσσουν βλάστηση χαρακτηριστική του σταδίου της νεανικότητας.

Βλαστητικό στάδιο: Το στάδιο ανάπτυξης που ξεκινά με τη βλάστηση του σπέρματος και περιλαμβάνει τη δημιουργία της ρίζας του βλαστού και των φύλλων.

Αναπαραγωγικό στάδιο: Το στάδιο ανάπτυξης που ευθύνεται για τη διαίωση του είδους και περιλαμβάνει τη δημιουργία ανθέων, σπερμάτων και καρπών.

Στάδιο νεανικότητας: Η χρονική περίοδος που απαιτείται προκειμένου το φυτό να ωριμάσει ώστε να εισέλθει στο αναπαραγωγικό στάδιο.



Εικόνα 7.15. Φύλλα κισσού στο στάδιο της νεανικότητας (A) και στο στάδιο της ωριμότητας (B).

Εφαρμογή 7.3

Εφαρμογές των γιββερελινών

Οι γιββερελίνες χρησιμοποιούνται για τη διατήρηση υψηλών ρυθμών ανάπτυξης πολλών

λαχανικών (π.χ. σπανάκι) στη διάρκεια των ψυχρών ημερών του χειμώνα. Διεγείρουν τον πρώιμο σχηματισμό κώνων στα κωνοφόρα ώστε να ολοκληρώνονται ταχύτερα τα προγράμματα βελτίωσης στα φυτά αυτά. Αυξάνουν το μήκος των μεσογονατίων διαστημάτων της ταξιανθίας του αμπελιού ώστε οι καρποί να βρίσκονται σε μεγαλύτερες αποστάσεις μεταξύ τους ώστε να αναπτύσσονται καλύτερα και με μικρότερες πιθανότητες προσβολών. Επίσης προωθούν την ανάπτυξη της ρώγας του σταφυλιού. Οι γιββερελίνες διεγείρουν τη βλάστηση των σπερμάτων πολλών ειδών.

Η διαδικασία βλάστησης των σπερμάτων του κριθαριού έχει μεγάλη σημασία για την παρασκευή της μπίρας (και ορισμένων τύπων ουϊσκι). Κατά το στάδιο της εκτεταμένης υδρόλυσης των αποθεμάτων αμύλου και υψηλής συγκέντρωσης γλυκόζης παρασκευάζεται η βύνη, ο πολτός από τον οποίον θα παραχθεί τελικά η μπίρα. Η βύνη θερμαίνεται ούτως ώστε να καταστραφούν οι αμυλάσες και στη συνέχεια υφίσταται ζύμωση, κατά την οποία η γλυκόζη μετατρέπεται σε αλκοόλη. Κατά το στάδιο της θέρμανσης υπάρχει η δυνατότητα καραμελοποίησης της γλυκόζης, οπότε η μπίρα αποκτά και ιδιαίτερο άρωμα και γεύση. Σε βιομηχανικό επίπεδο η βλάστηση των σπερμάτων του κριθαριού επιτυγχάνεται με διάβρεξή τους με διάλυμα γιββερελίνης, ώστε η παραγωγή γλυκόζης να είναι ταχύτερη και αποτελεσματικότερη.

Ο έλεγχος του ύψους του βλαστού αποτέλεσε ένα από τα σημαντικά επιτεύγματα της «πράσινης επανάστασης» στις δεκαετίες του 1960 και 1970. Η καλλιέργεια νάνων ποικιλιών ρυζιού και σταριού με κοντό και ανθεκτικό βλαστό οδήγησε στην αύξηση των αποδόσεων. Τα χαρακτηριστικά των νάνων αυτών ποικιλιών σχετίζονται με τη δράση της γιββερελίνης. Οι ποικιλίες αυτές επενδύουν περισσότερο στην αναπαραγωγή (και επομένως στη παραγωγή καρπού) και λιγότερο στη δημιουργία βλαστού και φύλλων, ενώ είναι ανθεκτικότερες στο πλάγιασμα από τη βροχή ή τον άνεμο. Ο έλεγχος του ύψους του βλαστού μπορεί να πραγματοποιηθεί και με τη χρήση παρεμποδιστών της δράσης των γιββερελινών στο χωράφι ή στο θερμοκήπιο, όταν δεν είναι επιθυμητό το μεγάλο μέγεθος των φυτών (είτε σε δημητριακά ώστε να αποφευχθεί το πλάγιασμα, είτε σε καλωπιακά προκειμένου να παραμείνουν μικρόσωμα).

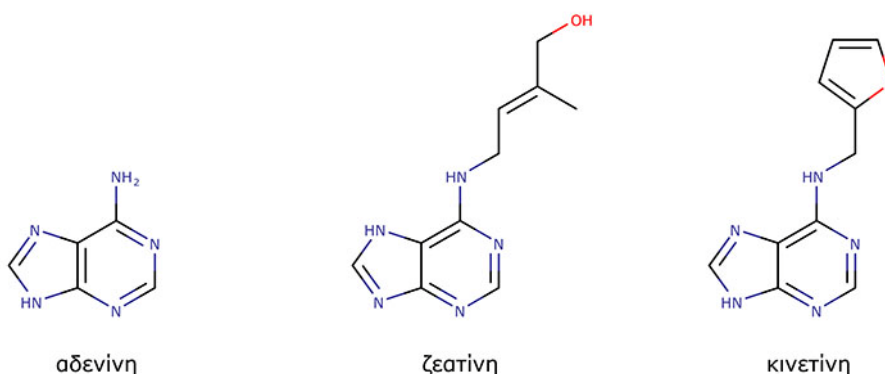
Ομοιότητες και διαφορές στη δράση των αυξινών και των γιββερελινών

Οι γιββερελίνες φαίνεται ότι σε πολλές περιπτώσεις παίζουν παρόμοιους ρόλους με αυτούς των αυξινών, προωθώντας αυξητικές και αναπτυξιακές διαδικασίες. Ωστόσο παρατηρούνται και διαφορές. Όσον αφορά στην επιμήκυνση των βλαστών, οι γιββερελίνες δρουν κυρίως σε βλαστούς πολυετών και σε περιορισμένο αριθμό ποωδών φυτών, ενώ οι αυξίνες κυρίως σε ιστούς αρτιβλάστων και ποωδών φυτών. Επίσης οι αυξίνες προωθούν την επιμήκυνση μόνο μέσω της διάτασης των κυτταρικών τοιχωμάτων,

ενώ οι γιββερελίνες μέσω της διάτασης των κυτταρικών τοιχωμάτων αλλά και κυτταρικών διαιρέσεων.

7.3.3. Οι κυτοκινίνες παίζουν σημαντικούς ρόλους στην ανάπτυξη των φυτικών ιστών

Η ομάδα αυτή φυτορμονών πήρε το όνομά της από την ικανότητα των ουσιών αυτών να προκαλούν κυτοκίνηση, δηλ. κυτταροδιαιρέσεις. Η πρώτη κυτοκινίνη ανακαλύφθηκε σε ιστούς καλαμποκιού (*Zea mays*) και γι αυτό πήρε το όνομα ζεατίνη. Έκτοτε έχει ανακαλυφθεί μια σειρά φυτορμονών και έχουν παρασκευαστεί και φυτορυθμιστές με δράση ανάλογη της ζεατίνης. Όλα αυτά τα μόρια αποτελούν παράγωγα της αδενίνης και προκύπτουν με τη σύνδεση ενός υποκαταστάτη στο άζωτο του δακτυλίου της πουρίνης. **(εικόνα 7.16).**



Εικόνα 7.16. Η χημική δομή της αδενίνης, της φυτορμόνης ζεατίνης και του φυτορυθμιστή κινετίνης.

Η σύνθεση των κυτοκινινών φαίνεται ότι πραγματοποιείται μέσω της οδού σύνθεσης των τερπενίων (όπως και στη περίπτωση των γιββερελινών) και είναι πλέον βέβαιο ότι δεν αποτελούν προϊόντα αποδόμησης του DNA, όπως είχε θεωρηθεί πιθανό στο παρελθόν. Οι κυτοκινίνες εντοπίζονται σε υψηλές συγκεντρώσεις στο έμβρυο και το ενδοσπέρμιο. Σε ώριμα φυτά οι ορμόνες αυτές παράγονται κυρίως στη ρίζα και μεταφέρονται προς το βλαστό και τα υπέργεια όργανα μέσω των αγγείων του ξύλου.

Η διαβίβαση σήματος μέσω των κυτοκινινών ακολουθεί το πρότυπο της πρώτης ακολουθίας **(εικόνα 7.5)**. Περιλαμβάνει τη πρόσδεση της φυτορμόνης στον αντίστοιχο υποδοχέα, ο οποίος στη συνέχεια ενεργοποιεί ρυθμιστικές πρωτεΐνες και μεταγραφικούς παράγοντες οι οποίοι με τη σειρά τους ενεργοποιούν γονίδια του πυρήνα. Παρότι η ανακάλυψη των κυτοκινινών συνδέθηκε με το ρόλο τους στη προώθηση των κυτταρικών διαιρέσεων, είναι πλέον γνωστό ότι εμπλέκονται και σε πολυάριθμες άλλες αναπτυξιακές διαδικασίες σε αλληλεπίδραση με άλλες φυτορμόνες.

Οι κυριότερες δράσεις των κυτοκινινών περιλαμβάνουν:

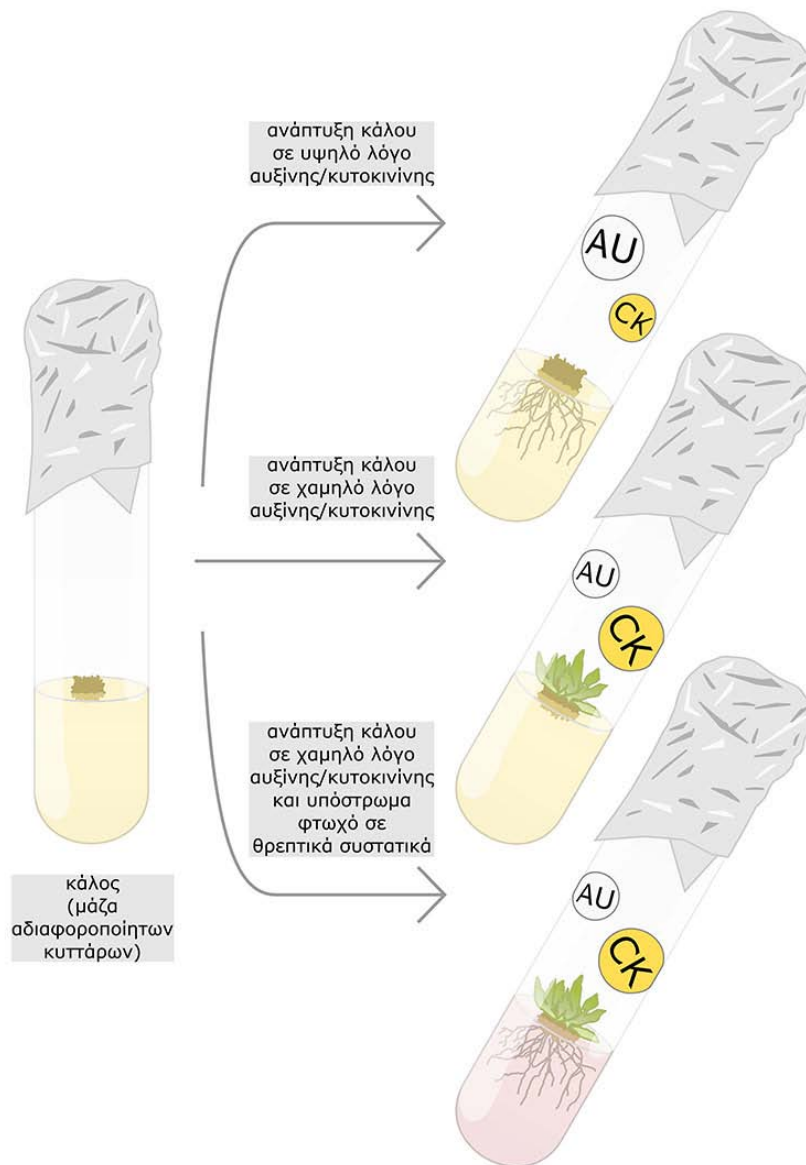
1. Οι κυτοκινίνες προωθούν τις κυτταροδιαιρέσεις. Η επίδραση αυτή πραγματοποιείται σε συνεργασία με τις αυξίνες και οφείλεται στη ταχεία μετάβαση των κυττάρων από τη

φάση G_2 στη φάση M (μίτωση). Η δράση αυτή εντοπίζεται σε ιστούς που παρουσιάζουν έντονη κυτταροδιαίρεση, δηλ. σε μεριστωματικούς.

Η ανάπτυξη των μεριστωμάτων του βλαστού (του κορυφαίου και των πλάγιων) προϋποθέτει τη παρουσία κυτοκινινών. Η δράση της αυξίνης στη κυριαρχία της κορυφής οφείλεται στη παρεμπόδιση της σύνθεσης κυτοκινινών στους πλάγιους οφθαλμούς. Εφαρμογή κυτοκινινών στους πλάγιους οφθαλμούς προκαλεί την έκπτυξή τους, ακόμη και παρουσία αυξίνης.

Από την άλλη πλευρά η δράση των κυτοκινινών στη ρίζα ανταγωνίζεται τη δράση της αυξίνης, αλλά προς την αντίθετη κατεύθυνση. Οι κυτοκινίνες παρεμποδίζουν την επιμήκυνση της ρίζας και παρεμποδίζουν τη προωθητική δράση της αυξίνης στο σχηματισμό πλάγιων ριζών.

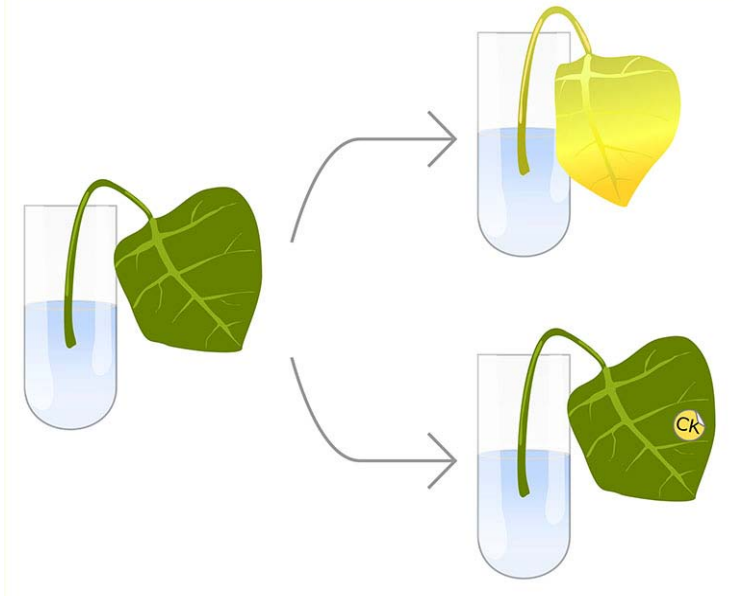
2. Οι κυτοκινίνες συμμετέχουν στην οργανογένεση. Οι κυτοκινίνες φαίνεται ότι παίζουν το ρόλο ενός σημαντικού εσωτερικού σήματος το οποίο συντονίζει την ανάπτυξη του υπέργειου έναντι του υπόγειου τμήματος ενός φυτού. Απρόσκοπτη τροφοδοσία του βλαστού με κυτοκινίνη υποδηλώνει την συνεχή παρουσία μιας υγιούς και δραστήριας ρίζας και επιτρέπει την ανεμπόδιση ανάπτυξη του υπέργειου τμήματος. Το γεγονός αυτό επιβεβαιώνεται με πειράματα *in vitro* σε ιστοκαλλιέργειες (εικόνα 7.17).



Εικόνα 7.17. Η αλληλεπίδραση αυξινών και κυτοκινινών στην διαφοροποίηση ενός κάλου *in vitro*. Ο κάλος (μια μάζα αδιαφοροποίητων κυττάρων) έχει προέλθει από καλλιέργεια κυττάρων καπνού σε θρεπτικό υπόστρωμα καλλιέργειας (αριστερά). Υψηλός λόγος των συγκεντρώσεων αυξινών/κυτοκινινών ευνοεί το σχηματισμό ριζών (πάνω), ενώ χαμηλός λόγος ευνοεί το σχηματισμό του υπέργειου τμήματος (μέσον). Εφαρμογή χαμηλού λόγου αυξινών/κυτοκινινών με παράλληλη μεταφορά του κάλου σε υπόστρωμα φτωχό σε θρεπτικά συστατικά ευνοεί το σχηματισμό και των ριζών (κάτω).

Η οργανογένεση του βλαστού και της ρίζας εξαρτάται από την αναλογία των συγκεντρώσεων αυξινών /κυτοκινινών. Γι αυτό το λόγο οι ορμόνες αυτές αποτελούν απαραίτητο εργαλείο για τους ιστοκαλλιεργητές προκειμένου να επιτύχουν το επιθυμητό αποτέλεσμα. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να επισημανθεί ότι οι επιδράσεις που προαναφέρθηκαν εξαρτώνται από το φυτικό είδος από το οποίο προέρχεται ο κάλος. Οι κυτοκινίνες προωθούν την ανάπτυξη του βλαστού εάν εφαρμοστούν και *in vivo*, ακόμη και στη περίπτωση που επικρατεί η κυριαρχία της κορυφής λόγω της δράσης της αυξίνης. Στη περίπτωση αυτή προωθούν την ανάπτυξη πλάγιων οφθαλμών.

3. Οι κυτοκινίνες καθυστερούν τη διαδικασία της γήρανσης (εικόνα 7.18). Εάν ένα φύλλο αποκοπεί από το βλαστό ενεργοποιείται η διαδικασία της γήρανσης η οποία περιλαμβάνει αποδόμηση των χλωροφυλλών και των πρωτεϊνών και μεταφορά των προϊόντων της αποδόμησης προς άλλα μέρη του φυτού.



Εικόνα 7.18. Αποκομμένο φύλλο φασολιού τοποθετημένο σε νερό (αριστερά). Μετά από διάστημα λίγων ημερών τα συμπτώματα της γήρανσης είναι πλέον εμφανή (πάνω δεξιά). Ωστόσο εάν το φύλλο ψεκαστεί με διάλυμα κυτοκινίνης η διαδικασία της γήρανσης καθυστερεί (κάτω δεξιά).

Οι κυτοκινίνες καθυστερούν την αποδόμηση των χλωροφυλλών και των πρωτεϊνών πιθανότατα παρεμποδίζοντας την καταστολή των γονιδίων τα οποία εμπλέκονται στη βιοσύνθεση της χλωροφύλλης και των πρωτεϊνών.

Εφαρμογή 7.4

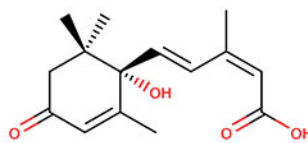
Εφαρμογές των κυτοκινινών

Οι κυτοκινίνες χρησιμοποιούνται σε μίγματα μαζί με γιββερελίνες για τη διαμόρφωση

ταχύτερων ρυθμών ανάπτυξης και καταλληλότερου σχήματος των μήλων. Χρησιμοποιούνται ευρέως στην ιστοκαλλιέργεια μαζί με άλλους φυτορυθμιστές.

7.3.4. Το αμπισισικό οξύ (ABA) προωθεί το λήθαργο και αποτελεί ένα ενδογενές σήμα κινδύνου

Πρόκειται για σεσκιτερπένιο (C₁₅) το οποίο συντίθεται μέσω της οδού του μεβαλονικού, δηλ. της βιοσύνθεσης των τερπενίων και των καρτενοειδών (εικόνα 7.19).



αμπισισικό οξύ

Εικόνα 7.19. Η χημική δομή του αμπισισικού οξέος.

Συντίθεται σε όλα τα κύτταρα τα οποία διαθέτουν πλαστίδια και μεταφέρεται τόσο μέσω του ηθμού, όσο και μέσω του ξύλου. Μέχρι στιγμής δεν έχουν παρασκευαστεί συνθετικά του ανάλογα.

Η διαβίβαση σήματος μέσω του ABA ακολουθεί το πρότυπο της πρώτης ακολουθίας (εικόνα 7.5). Περιλαμβάνει τη πρόσδεση της φυτορμόνης στον αντίστοιχο υποδοχέα, ο οποίος στη συνέχεια:

- A.** Εάν η αντίδραση θα πρέπει να είναι σύντομη (π.χ. κλείσιμο στομάτων) ενεργοποιούνται διάλυτοι ιόντων (κυρίως Ca⁺⁺), κινάσες, ή άλλες ρυθμιστικές πρωτεΐνες με αποτέλεσμα να συμβαίνουν άμεσες μεταβολικές τροποποιήσεις. Ρυθμίζεται επίσης και η έκφραση ορισμένων γονιδίων.
- B.** Εάν η αντίδραση απαιτεί μεγαλύτερο χρονικό διάστημα (π.χ. έλεγχος λήθαργου) ενεργοποιούνται ρυθμιστικές πρωτεΐνες και μεταγραφικοί παράγοντες οι οποίοι με τη σειρά τους ενεργοποιούν πολυάριθμα γονίδια του πυρήνα. Ας σημειωθεί ότι το ABA ελέγχει την έκφραση του 10% του συνόλου των γονιδίων του *Arabidopsis*.

Τι είναι ο λήθαργος των σπερμάτων;

Λήθαργος ονομάζεται το φαινόμενο κατά το οποίο τα σπέρματα παρόλο που βρίσκονται σε κατάλληλες συνθήκες θερμοκρασίας και υγρασίας, δεν βλαστάνουν. Ουσιαστικά αποτελεί μια προσαρμογή που εξασφαλίζει την αποφυγή της φύτρωσης του σπέρματος σε λάθος χρόνο. Π.χ., τα σπέρματα που απελευθερώνονται την άνοιξη δεν συναντούν 'αντίξοες' συνθήκες. Ωστόσο αν φυτρώσουν, το νεαρό φυτό θα έχει να αντιμετωπίσει τη θερινή ξηρασία.

Ο λήθαργος είναι δυνατόν να οφείλεται:

1. Στην αδιαπερατότητα των περιβλημάτων των σπερμάτων στο νερό (φυσικός λήθαργος, λ.χ. βαμβάκι).
2. Στην ύπαρξη ατελούς εμβρύου (μορφολογικός ενδογενής λήθαργος, λ.χ. στα ορχεοειδή). Ορισμένα σπέρματα ωριμάζουν φυσιολογικά, ωστόσο το έμβρυο παραμένει ατελές. Η πλήρης ανάπτυξη του εμβρύου ολοκληρώνεται μετά τη φυσιολογική ανάπτυξη του σπέρματος.
3. Στην ύπαρξη ενδογενών (φυσιολογικός λήθαργος) ή εξωγενών παρεμποδιστών (αλληλοπάθεια). Στο φυσιολογικό λήθαργο μετά την ωρίμανση των σπερμάτων συσσωρεύεται στο έμβρυο αμψισικό οξύ, που παρεμποδίζει τη βλαστηση.

Η φυσιολογική δράση του ABA περιλαμβάνει:

1. Ρύθμιση της ανάπτυξης του σπέρματος. Προώθηση του λήθαργου των σπερμάτων και των οφθαλμών.

Η ανάπτυξη των σπερμάτων ξεκινά με έντονες κυτταροδιαιρέσεις, διαφοροποίηση ιστών και σταδιακό σχηματισμό του εμβρύου. Στη συνέχεια οι κυτταροδιαιρέσεις σταματούν και αρχίζει η συσσώρευση των αποταμιευτικών ουσιών. Στα τελευταία στάδια της ωρίμανσής τους τα σπέρματα αφυδατώνονται σταδιακά ενώ παράλληλα το έμβρυο αποκτά ανθεκτικότητα έναντι της αφυδάτωσης. Εξίσου σταδιακά αυξάνονται και οι συγκεντρώσεις ABA που θεωρούνται υπεύθυνες για τη σύνθεση των αποθεμάτων του και για την ανάπτυξη αντοχής του εμβρύου στη φάση της ωρίμανσης και αφυδάτωσης του σπέρματος. Επίσης οι υψηλές συγκεντρώσεις ABA στα σπέρματα παρεμποδίζουν τη σύνθεση της α-αμυλάσης στα κύτταρα της αλευρώνης που επάγεται από τις γιββερελίνες (βλ....).

Σε ορισμένες περιπτώσεις τα ώριμα σπέρματα που προκύπτουν βρίσκονται σε λήθαργο. Ο λήθαργος επάγεται από το ABA, το οποίο αλληλεπιδρά με τις γιββερελίνες. Υψηλές συγκεντρώσεις ABA και χαμηλές συγκεντρώσεις γιββερελινών επάγουν το λήθαργο, ενώ το αντίθετο συμβαίνει στην περίπτωση άρσης του ληθάργου. Σε συνθήκες φυσικού περιβάλλοντος ο λήθαργος αίρεται συνήθως μετά τη παραμονή των διαβρεγμένων σπερμάτων σε χαμηλές θερμοκρασίες (εαρινοποίηση). Κατά την εαρινοποίηση αδρανοποιείται το ABA επειδή σχηματίζονται αδρανή παράγωγά του και αυξάνεται η συγκέντρωση των γιββερελινών. Η διαδικασία αυτή ακολουθείται και στη γεωργική πρακτική προκειμένου να αρθεί ο λήθαργος των σπερμάτων ορισμένων ειδών (π.χ. της μηλιάς και της κερασιάς), και ονομάζεται στρωμάτωση.

Ανάλογο ρόλο φαίνεται ότι παίζει το ABA και στη περίπτωση των ληθαργικών οφθαλμών στους οποίους και συσσωρεύεται. Οι οφθαλμοί αυτοί παραμένουν σε λήθαργο κατά τη διάρκεια της χειμερινής περιόδου, ενώ κατά την άνοιξη εκπύσσονται επειδή μειώνεται η συγκέντρωση του ABA και αυξάνεται η συγκέντρωση των γιββερελινών (εικόνα 7.20). Το έναυσμα για τις μεταβολές στα επίπεδα των ορμονών δίδεται κυρίως από φωτοπεριοδικά ερεθίσματα (βλ....).

2. Ρύθμιση της διαδικασίας αποκοπής των φύλλων των φυλλοβόλων κατά τη διάρκεια

του φθινοπώρου. Στη διαδικασία αυτή παίρνει μέρος και το αιθυλένιο και πιθανόν και άλλες φυτορμόνες (βλ. ...).



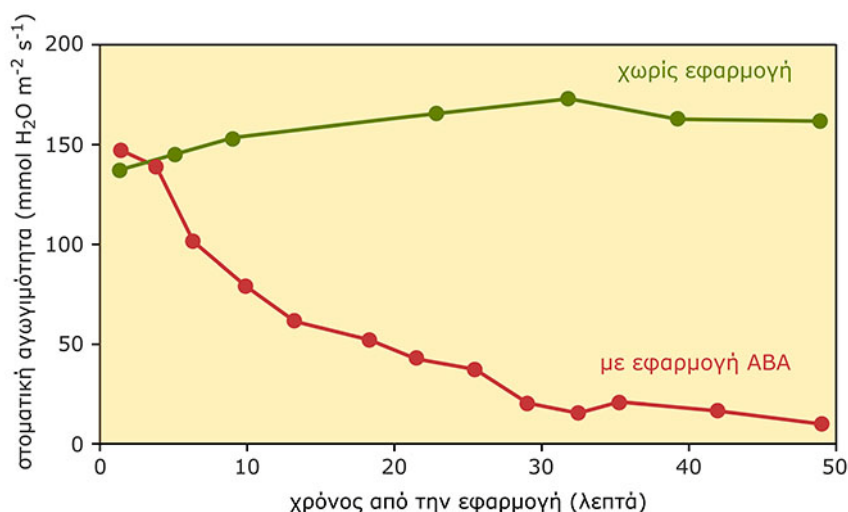
Εικόνα 7.20. Σε ορμονικό επίπεδο η άρση του ληθάργου των οφθαλμών στη διάρκεια της άνοιξης σχετίζεται με την πτώση της συγκέντρωσης του ABA και αύξηση της συγκέντρωσης των γιββερελινών. Το έναυσμα για τις μεταβολές στα επίπεδα των ορμονών δίδεται κυρίως από φωτοπεριοδικά ερεθίσματα (βλ.).

3. Προκαλεί κλείσιμο των στομάτων και επάγει την επιμήκυνση της ρίζας.

Το ABA παίζει σημαντικό ρόλο σε διαδικασίες που στοχεύουν στον περιορισμό των απωλειών νερού σε συνθήκες υδατικής καταπόνησης (ανεπάρκειας νερού στο έδαφος). Εάν τα φωτοσυνθετικά κύτταρα του μεσοφύλλου χάσουν τη σπαργή τους, συνθέτουν ταχέως ABA το οποίο μετακινείται προς τα καταφρακτικά κύτταρα. Το ABA εμπλέκεται στο μηχανισμό εκροής ιόντων K^+ από τα καταφρακτικά κύτταρα (λεπτομέρειες για το μηχανισμό βλ.) και προκαλεί ελάττωση της σπαργής τους, οπότε τα στόματα κλείνουν (εικόνα 7.21). Σε συνθήκες έλλειψης νερού στο έδαφος, υψηλές συγκεντρώσεις ABA συνθέτει και η ρίζα. Το ABA που συντίθεται στη ρίζα οδηγείται μέσω των αγγείων του ξύλου προς το υπέργειο τμήμα. Με τον τρόπο αυτό το αμπισιακό οξύ παίζει το ρόλο του διασυστηματικού σήματος κινδύνου. Η αύξηση της συγκέντρωσης του ABA, τόσο στο βλαστό όσο και στη ρίζα, προκαλεί παρεμπόδιση της ανάπτυξης του υπέργειου τμήματος,

αλλά προώθηση της επιμήκυνσης της κύριας ρίζας. Συνεπώς ο λόγος υπέργειο/υπόγειο τμήμα μεταβάλλεται δραματικά υπέρ του υπόγειου τμήματος. Συνοψίζοντας, σε συνθήκες έλλειψης νερού στο έδαφος, αφενός μεν τα στόματα κλείνουν ώστε να περιοριστεί η διαπνοή, αφετέρου η κύρια ρίζα επιμηκύνεται προκειμένου να φθάσει βαθύτερα στρώματα εδάφους με αφθονότερο νερό, ενώ παράλληλα παρεμποδίζεται η ανάπτυξη του βλαστού.

Η συγκέντρωση του ABA αυξάνεται και σε άλλες περιπτώσεις καταπονήσεων, και όχι μόνο υδατικής.

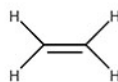


Εικόνα 7.21. Μέσα σε λίγα λεπτά από την εφαρμογή ABA τα στόματα κλείνουν (μειώνεται η στοματική αγωγιμότητα). Στις συνθήκες αυτές τα φύλλα δεν χάνουν πλέον νερό, αλλά δεν μπορούν και να φωτοσυνθέσουν.

Διασυστηματικό σήμα κινδύνου: Ένα σήμα κινδύνου το οποίο δεν περιορίζεται σε τοπικό επίπεδο αλλά εξαπλώνεται σε όλα τα όργανα

7.3.5. Το αιθυλένιο εμπλέκεται σε μηχανισμούς γήρανσης και παρεμπόδισης της ανάπτυξης

Πρόκειται για μόριο απλής δομής το οποίο στις συνήθεις συνθήκες θερμοκρασίας και πίεσης συμπεριφέρεται ως αέριο, γεγονός το οποίο εξασφαλίζει την ταχεία διάχυση και δράση (εικόνα 7.22).



αιθυλένιο

Εικόνα 7.22. Η χημική δομή του αιθυλενίου

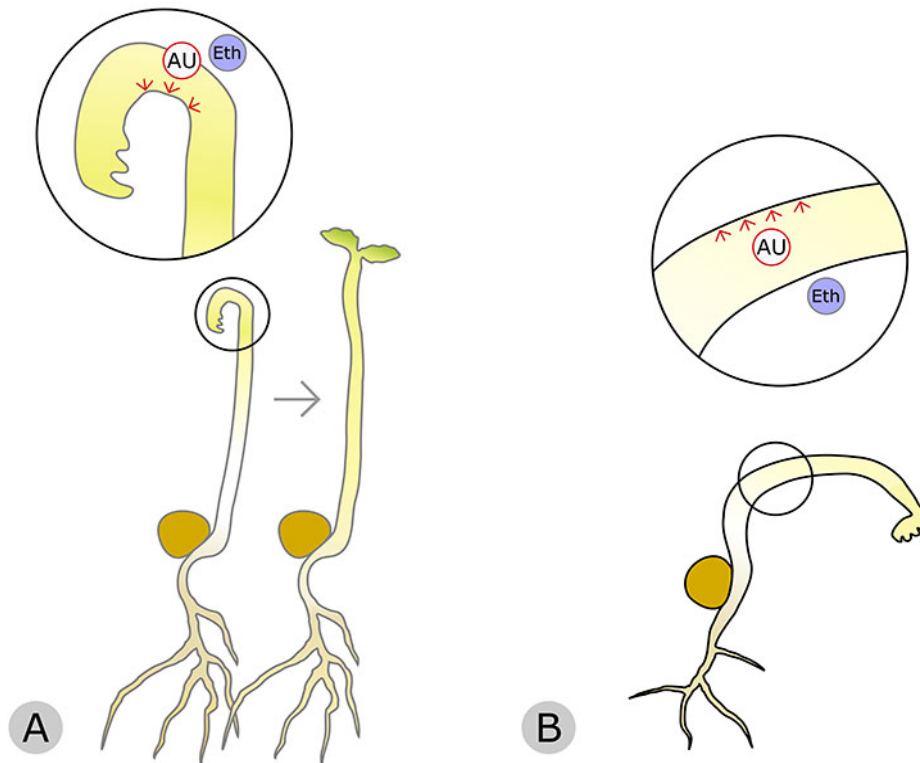
Το αιθυλένιο συντίθεται από το αμινοξύ μεθειονίνη. Παράγεται σε όλα σχεδόν τα φυτικά όργανα. Η παραγωγή του επηρεάζεται από το στάδιο ανάπτυξης του οργάνου, τη παρουσία IAA, τον τραυματισμό, την υδατική καταπόνηση, κ.ά.

Η διαβίβαση σήματος μέσω του αιθυλενίου ακολουθεί μια ιδιαίτερη πορεία. Περιλαμβάνει τη πρόσδεση της φυτομόνης στον αντίστοιχο υποδοχέα ο οποίος απουσία αιθυλενίου παρεμποδίζει την ακολουθία διαβίβασης σήματος. Συνεπώς η πρόσδεση του αιθυλενίου στον υποδοχέα επιτρέπει πλέον να ενεργοποιηθούν ρυθμιστικές πρωτεΐνες και μεταγραφικοί παράγοντες οι οποίοι με τη σειρά τους ενεργοποιούν γονίδια του πυρήνα.

Η κύριες φυσιολογικές δράσεις του αιθυλενίου περιλαμβάνουν:

1. Συμμετέχει στη ρύθμιση της ανάπτυξης των νεαρών αρτίβλαστων.

Αμέσως μετά τη βλάστηση του σπέρματος, το υποκοτύλιο των νεαρών αρτίβλαστων των ευδικότυλων φυτών σχηματίζει το άγκιστρο, μια δομή η οποία προστατεύει το κορυφαίο μερίστωμα και τις κοτυλιδόνες από μηχανικές βλάβες κατά την ανάδυση από το έδαφος. Το άγκιστρο παραμένει κλειστό μέχρι το αρτίβλαστο να αντιληφθεί φωτεινά ερεθίσματα που πιστοποιούν την επιτυχή ανάδυση στην επιφάνεια του εδάφους, οπότε και ξεκινά η ευθυγράμμιση του (βλ. επίσης...). (εικόνα 7.23). Η ευθυγράμμιση οφείλεται σε διαφορετικούς ρυθμούς αύξησης των πλευρών το άγκιστρου που δρομολογεί μια διαβάθμιση της συγκέντρωσης της αυξίνης, όπως και στη περίπτωση του βαρυτροπισμού ή του φωτοτροπισμού (βλ....). Το αιθυλένιο δρα ως ρυθμιστικός παράγοντας, επάγοντας είτε τη σύνθεση αυξίνης στη κατώτερη πλευρά του άγκιστρου, είτε τη μεταφορά της από την ανώτερη στην κατώτερη πλευρά (εικόνα 7.23). Εάν χωρτικά αρτίβλαστα (αρτίβλαστα τα οποία έχουν αναπτυχθεί στο σκοτάδι, βλ....) υποστούν χειρισμό με αιθυλένιο τότε παρεμποδίζεται η επιμήκυνση, επάγεται η πάχυνση του επικοτυλίου και αλλάζει ο προσανατολισμός της αύξησης από κάθετη σε οριζόντια, ένα φαινόμενο που ονομάζεται **τριπλή απόκριση** (εικόνα 7.23). Η τριπλή απόκριση φαίνεται ότι αποτελεί μέρος ενός μηχανισμού αποφυγής των εμποδίων που παρεμβάλλονται στο έδαφος και δυσχεραίνουν την ανάδυση του αρτίβλαστου.



Εικόνα 7.23. Α. Εάν χωρτικά αρτίβλαστα αντληφθούν φως τότε ξεκινά η ευθυγράμμιση του αγκίστρου. Το αιθυλένιο επάγει είτε τη σύνθεση αυξίνης στην κατώτερη πλευρά του αγκίστρου, είτε τη μεταφορά της από την ανώτερη στην κατώτερη πλευρά (ένθετο). Β. Εάν τα χωρτικά αρτίβλαστα υποστούν χειρισμό με αυξημένα επίπεδα αιθυλενίου τότε προκαλείται η τριπλή απόκριση. Παρεμποδίζεται η επιμήκυνση, επάγεται η πάχυνση του επικοτυλίου και αλλάζει ο προσανατολισμός της αύξης από κάθετη σε οριζόντια, διότι το αιθυλένιο προκαλεί μετακίνηση της αυξίνης στην ανώτερη πλευρά που αυξάνεται περισσότερο και κάμπτεται (ένθετο).

2. Εμπλέκεται στη διαδικασία του προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου. Ο προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος αφορά σε μια διαδικασία κατά την οποία ένα κύτταρο νεκρώνεται βάσει ενός προγράμματος είτε στα πλαίσια της ανάπτυξης του οργανισμού, είτε στα πλαίσια της άμυνας έναντι βιοτικών και αβιοτικών καταπονήσεων. Χαρακτηριστικό παράδειγμα της πρώτης περίπτωσης είναι η εμπλοκή του αιθυλενίου στη δημιουργία αγγείων ξύλου. Τα ώριμα αγγεία ξύλου προέρχονται από ζωντανά κύτταρα τα οποία κατά τη διάρκεια της ανάπτυξής τους νεκρώνονται. Η διαδικασία αυτή επάγεται από το αιθυλένιο. Χαρακτηριστικό παράδειγμα της δεύτερης περίπτωσης αποτελεί ο σχηματισμός αερεγχύματος. Στα περισσότερα υδρόφυτα, αλλά και στα περισσότερα φυτά που διαθέτουν την ικανότητα εγκλιματισμού σε συνθήκες κατάκλισης του εδάφους, ο βλαστός και οι ρίζες διαθέτουν ή δημιουργούν ένα δίκτυο αεραγωγών οι οποίοι επικοινωνούν μεταξύ τους με επιμήκεις συνδέσεις. Οι αεραγωγοί αυτοί

αποτελούν μία ευφυή οδό μετακίνησης του οξυγόνου χωρίς να παρεμβάλονται ισχυρές αντιστάσεις. Στις περιπτώσεις αυτές τα κύτταρα των ιστών διαχωρίζονται μεταξύ τους, σχηματίζοντας το αερέγχυμα, δηλ. έναν ιστό ο οποίος διαθέτει κενούς χώρους οι οποίοι πληρώνονται από αέρα (βλ. εικόνα ...). Το αιθυλένιο επάγει σε συνθήκες κατάκλισης του εδάφους το προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο σε ομάδες επιλεγμένων κυττάρων ώστε να σχηματιστεί το αερέγχυμα. Στις συνθήκες αυτές το αιθυλένιο επάγει και την επιμήκυνση του βλαστού ορισμένων φυτικών ειδών.

Αερέγχυμα: Ένα είδος ιστού που σχηματίζει δίκτυο αεραγωγών οι οποίοι τροφοδοτούν τις ρίζες με αέρα σε συνθήκες υποξίας στο έδαφος. Το αερέγχυμα σχηματίζεται είτε λυσιγενώς, είτε σχιζογενώς.

Τριπλή απόκριση: Η απόκριση ωχρωτικών αρτίβλαστων σε χειρισμό με αιθυλένιο. Περιλαμβάνει α. παρεμπόδιση της επιμήκυνσης του επικοτυλίου, β. επαγωγή της πάχυνσής του και γ. αλλαγή του προσανατολισμού της αύξησης από κάθετη σε οριζόντια.

Προγραμματισμένος κυτταρικός θάνατος: Ένα είδος θανάτου που τα φυτικά κύτταρα έχουν προγραμματιστεί να εκτελούν ώστε να περιοριστούν οι επιπτώσεις ενός βιοτικού (π.χ. η διείσδυση ενός βιοτροφικού παθογόνου) ή αβιοτικού (έλλειψη οξυγόνου) παράγοντα καταπόνησης.

3. Προωθεί τη γήρανση. Το αιθυλένιο επάγει την έκφραση γονιδίων τα οποία κωδικοποιούν πρωτεάσες (ένζυμα τα οποία καταλύουν την αποδόμηση πρωτεϊνικών μορίων) καθώς και ένζυμα αποδόμησης των χλωροφυλλών. Η σύνθεση των ενζύμων αυτών αποτελεί σημείο-κλειδί για την έναρξη της γήρανσης. Σε ορισμένες περιπτώσεις η γήρανση συνοδεύεται και με αποκοπή του οργάνου (βλ. εικόνα 7.24).

4. Εμπλέκεται στη διαδικασία αποκοπής των φύλλων και άλλων οργάνων. Η διάρκεια ζωής των φύλλων κάθε φυτικού είδους είναι καθορισμένη και με την συμπλήρωσή της τα φύλλα αποκόπτονται από τον βλαστό με μια πολύπλοκη διαδικασία που ονομάζεται **αποκοπή**. Η διαδικασία αποκοπής ενεργοποιείται από περιβαλλοντικά ερεθίσματα, όπως ελάττωση του μήκους της ημέρας στη διάρκεια του φθινοπώρου (φωτοπεριοδικό ερέθισμα, βλ.), ακραίες θερμοκρασίες, ξηρασία κ.ά. Η αποκοπή και πτώση των φύλλων των φυλλοβόλων συμβαίνει κάθε φθινόπωρο, ενώ στα αειθαλή είδη καθ' όλη τη διάρκεια του έτους. Η διάρκεια ζωής των φύλλων των αειθαλών ειδών κυμαίνεται μεταξύ 2 και 5 ετών.

Αποκοπή: Ο μηχανισμός μέσω του οποίου γίνεται απόσπαση των φύλλων από το βλαστό. Ελέγχεται από ερεθίσματα του περιβάλλοντος και συντονίζεται από φυτορμόνες.

Ζώνη αποκοπής φύλλου: Η περιοχή του μίσχου στην οποία μέσω ενός κατάλληλου μηχανισμού προκαλείται η αποκοπή των φύλλων από το βλαστό και η πτώση τους στη διάρκεια του φθινόπωρου.

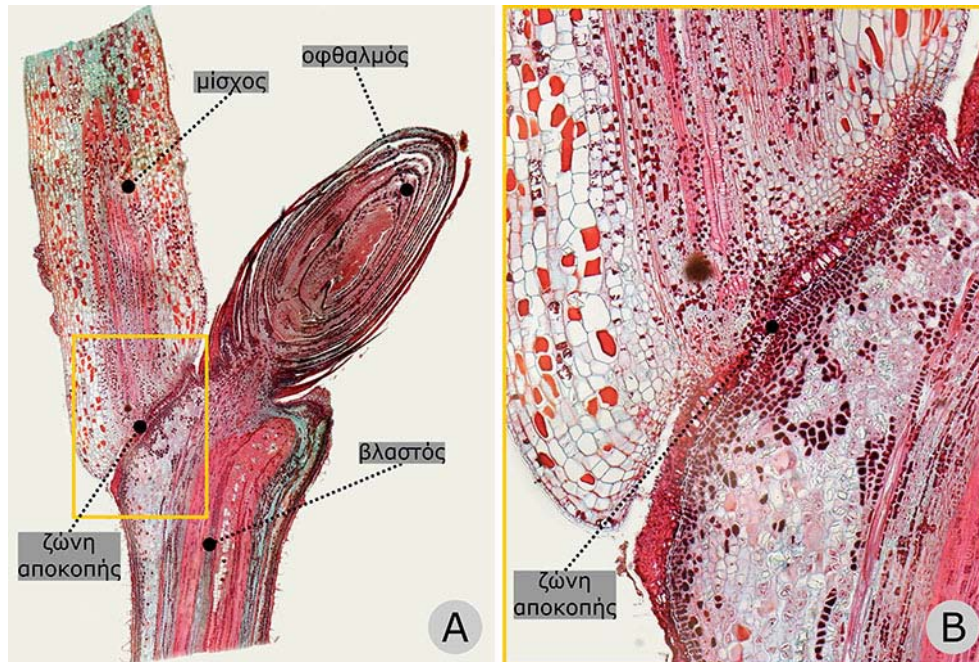
Η αποκοπή του φύλλου πραγματοποιείται σε μια προκαθορισμένη περιοχή στη βάση του μίσχου που ονομάζεται **ζώνη αποκοπής**. Η ζώνη αυτή από την οποία απουσιάζουν οι σκληρευχυματικοί ιστοί, συγκροτείται από λεπτότοιχα παρεγχυματικά κύτταρα με περιορισμένους μεσοκυττάριους χώρους. Η περιοχή αυτή επομένως παρουσιάζει μειωμένη μηχανική συνοχή. Η αυξημένη παραγωγή αιθυλενίου επάγει την σύνθεση υδρολυτικών ενζύμων τα οποία αποδομούν το μεσοτοίχιο μεταξύ των κυτταρικών τοιχωμάτων των κυττάρων, οπότε επέρχεται η σταδιακή εξασθένηση του μίσχου στη περιοχή της ζώνης αποκοπής (**εικόνα 7.24**). Με την ολοκλήρωση της διαδικασίας το φύλλο απονεκρώνεται και αποσπάται από το βλαστό ακόμη και με ήπιο μηχανικό ερέθισμα (άνεμος). Στη περιοχή της ζώνης αποκοπής τα κύτταρα αποφελλώνονται (εναποτίθεται στα κυτταρικά τους τοιχώματα φελλίνη, **βλ. ...**) ώστε να περιοριστούν οι απώλειες νερού και οι προσβολές από παθογόνα μετά την πτώση του φύλλου. Το ABA προωθεί τη διαδικασία αποκοπής είτε διεγείροντας την παραγωγή αιθυλενίου, είτε επεμβαίνοντας στη παραγωγή, μεταφορά και δράση των αυξινών (βλ. επίσης αντίστοιχες παραγράφους).

5. Το αιθυλένιο προωθεί την ωρίμανση καρπών. Κατά κανόνα η διαδικασία αυτή δρομολογείται μετά την αποκοπή των καρπών από το δένδρο και αποτελεί μια παραλλαγή της γήρανσης. Περιλαμβάνει τη μετατροπή των αποθεμάτων αμύλου ή οργανικών οξέων προς σάκχαρα, την υδρόλυση των κυτταρικών τοιχωμάτων, την αποδόμηση των χλωροφυλλών και σύνθεση νέων χρωστικών (ανθοκυανινών), τη σύνθεση πτητικών μορίων τα οποία προσδίδουν το άρωμα στους ώριμους καρπούς κ.ά. Η δράση αυτή του αιθυλενίου χαρακτηρίζει τους λεγόμενους κλιμακτηριακούς καρπούς (κλασικό παράδειγμα η μπανάνα). Στους καρπούς αυτούς παρατηρείται μια έξαρση της αναπνευστικής τους δραστηριότητας λίγο πριν την έναρξη της ωρίμανσης (**βλ....**).

Εφαρμογή 7.5

Εφαρμογές του αιθυλενίου

Το *αιθυλένιο* χρησιμοποιείται με τη μορφή διαλυμάτων του 2-χλωροαιθανοφωσφονικού οξέος (ethephon, με την εμπορική ονομασία Ethrel). Η ουσία αυτή απελευθερώνει αιθυλένιο μόλις γίνει η πρόσληψή της από τα κύτταρα. Χρησιμοποιείται για την προώθηση της καρπόπτωσης (στο βαμβάκι αλλά και σε άλλα φυτά) και την ευκολότερη και ταχύτερη συγκομιδή. Επάγει την ωρίμανση καρπών (όπως των μήλων και της τομάτας). Από την άλλη πλευρά ο έλεγχος των επιπέδων του αιθυλενίου ή η παρεμπόδιση της δράσης του επιτρέπει τους κατάλληλους μετασυλλεκτικούς χειρισμούς. Καθυστερείται η ωρίμανση των καρπών ώστε αυτοί να διατηρούνται επί μακρόν και να μεταφέρονται χωρίς προβλήματα σε μεγάλες αποστάσεις. Τα μήλα π.χ. μπορούν να διατηρηθούν επί μακρόν σε συνθήκες υψηλής συγκέντρωσης CO₂ και χαμηλής ατμοσφαιρικής πίεσης, συνθήκες στις οποίες παρεμποδίζεται η σύνθεση του αιθυλενίου. Επίσης το υπερμαγγανικό κάλιο χρησιμοποιείται ως δεσμευτής του αιθυλενίου προκειμένου να μειώνονται οι συγκεντρώσεις της φυτορμόνης σε χαμηλά επίπεδα σε χώρους συντήρησης καρπών, ανθέων και λαχανικών.



Εικόνα 7.24. Α. Η ζώνη αποκοπής σε μίσχο φύλλου κερασιάς, όπως φαίνεται σε οπτικό μικροσκόπιο. Φαίνεται επίσης οφθαλμός ο οποίος καλύπτεται με λέπια. Β. Η ζώνη αποκοπής σε μεγαλύτερη μεγέθυνση. Στην περιοχή κάτω αριστερά ο μίσχος έχει ήδη διαχωριστεί από το βλαστό.

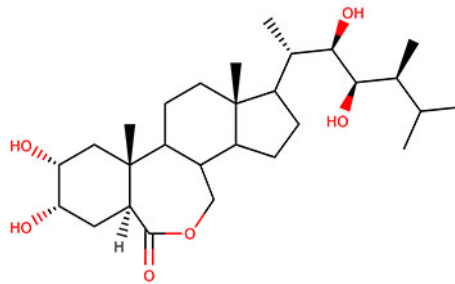
Το έναυσμα δίδεται από μια μαζική και απότομη σύνθεση αιθυλενίου. Επομένως στους καρπούς αυτούς η εξωγενής χορήγηση αιθυλενίου προωθεί την ωρίμανση. Σε καρπούς που δεν διαθέτουν τα χαρακτηριστικά αυτά (μη κλιμακτηριακοί καρποί) το αιθυλένιο δεν παρουσιάζει αξιόλογη δράση.

6. Το αιθυλένιο εμπλέκεται στη ρύθμιση της αύξησης φυτικών ιστών και οργάνων. Για κάθε ιστό υπάρχει μια κρίσιμη συγκέντρωση αυξίνης, πέραν της οποίας επάγεται η βιοσύνθεση αιθυλενίου το οποίο με τη σειρά του παρεμποδίζει την περαιτέρω αύξηση. Το αιθυλένιο αποτελεί έναν επιπρόσθετο παράγοντα ο οποίος ενισχύει τη δράση της αυξίνης στην παρεμπόδιση της έκπτυξης πλάγιων οφθαλμών και τη διαμόρφωση της κυριαρχίας της κορυφής.

7.3.6. Τα μπρασσινοστεροειδή συμμετέχουν στη ρύθμιση της ανάπτυξης

Πρόκειται για μια ομάδα φυτορμονών που ανακαλύφθηκαν πριν από 40 περίπου χρόνια σε γυρεόκκοκους της ελαιοκράμβης (*Brassica napus*). Το δραστικότερο μέλος της ομάδας είναι το μπρασσινολίδιο (εικόνα 7.25). Η διαβίβαση σήματος περιλαμβάνει τη πρόσδεση της φυτορμόνης στον αντίστοιχο υποδοχέα, ο οποίος ενεργοποιείται μέσω

φωσφορυλιώσεων και κινητοποιεί ακολουθία σήματος με τελικό αποτέλεσμα την ενεργοποίηση γονιδίων του πυρήνα. Υπάρχουν ενδείξεις ότι τα μπρασσινοστεροειδή δρουν τοπικά και δεν μεταφέρονται σε μεγάλες αποστάσεις εντός του φυτικού σώματος. Τα μπρασσινοστεροειδή, από κοινού με άλλες φυτορμόνες παίρνουν μέρος στη ρύθμιση της ανάπτυξης. Προωθούν τις κυτταρικές διαιρέσεις και την διάταση των κυτταρικών τοιχωμάτων. Προκαλούν επιμήκυνση του βλαστού και αύξηση του μεγέθους των φυτών. Σε χαμηλές συγκεντρώσεις προωθούν την ανάπτυξη της ρίζας, ενώ σε υψηλές συγκεντρώσεις την παρεμποδίζουν. Προωθούν επίσης την ανάπτυξη πλάγιων ριζών, ρυθμίζοντας την μεταφορά της αυξίνης (βλ...). Προωθούν τη διαφοροποίηση των αγγείων του ξύλου, αλλά παρεμποδίζουν τη διαφοροποίηση των στοιχείων του ηθμού. Προωθούν τη βλάστηση των σπερμάτων αλληλεπιδρώντας με τις γιββερελίνες και το ABA. Οι φυτορμόνες αυτές εμπλέκονται και στη διαμόρφωση ανθεκτικότητας έναντι βιοτικών (προσβολές από παθογόνα) και αβιοτικών (ακραίες θερμοκρασίες, έλλειψη νερού, αλατότητα) παραγόντων καταπόνησης.



μπρασσινολιδίο

Εικόνα 7.25. Η χημική δομή του μπρασσινολιδίου.

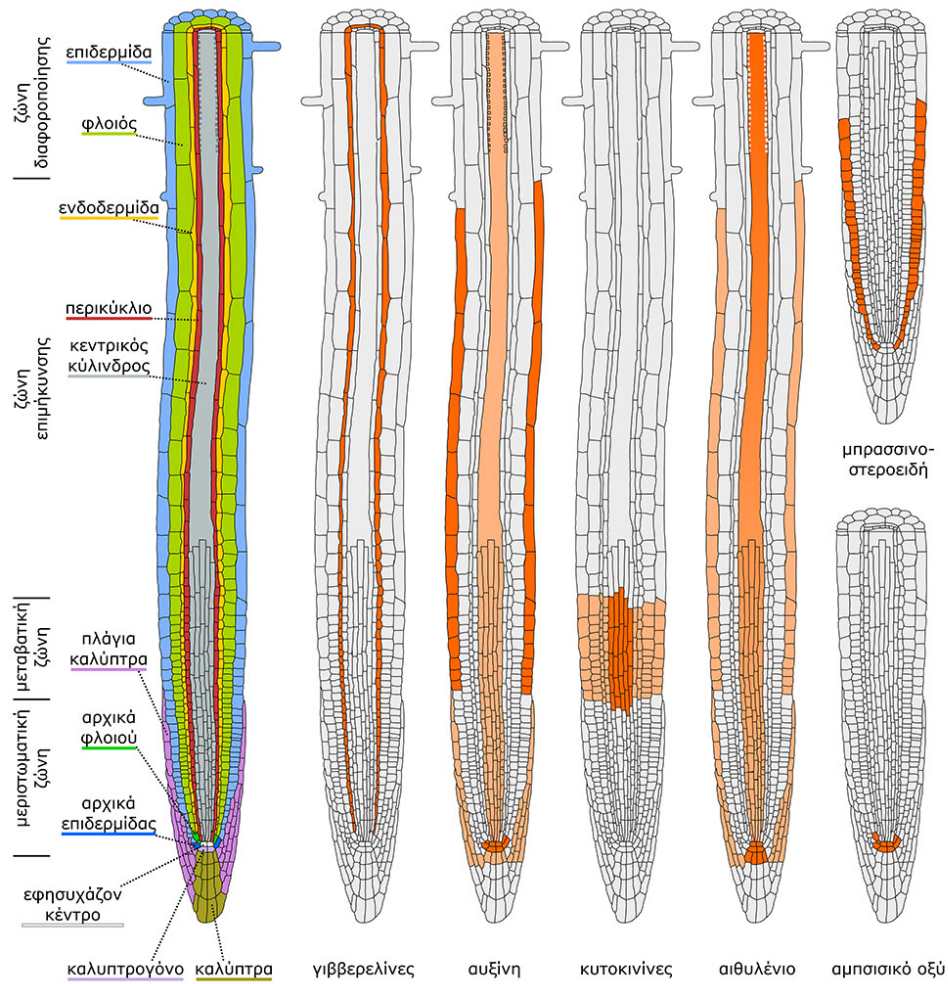
Εφαρμογή 7.6

Εφαρμογές μπρασσινοστεροειδών

Τα μπρασσινοστεροειδή δεν εφαρμόζονται σε ευρεία κλίμακα. Ωστόσο η βελτίωση των μεθόδων σύνθεσης και η παραγωγή σταθερών και φθηνών φυτορυθμιστών με ανάλογη δράση θα προσφέρει δυνατότητες αύξησης της παραγωγής ορισμένων καλλιεργειών και ενίσχυση της ανθεκτικότητας. Υπάρχει επίσης αυξημένο ενδιαφέρον για τις φαρμακολογικές δράσεις των φυτορμονών αυτών, δεδομένου ότι επιδεικνύουν αντιική και αντικαρκινική δράση.

7.4. Ο εσωτερικός συντονισμός είναι πολύπλοκος

Στα διδακτικά βιβλία οι δράσεις των φυτορμονών αναφέρονται συνήθως μεμονωμένα για διδακτικούς λόγους. Το πρότυπο αυτό παρουσίασης υιοθετήθηκε και στα προηγούμενα κεφάλαια. Ωστόσο το αναπτυξιακό πρόγραμμα των σπερματόφυτων υλοποιείται *in vivo* μέσω μιας πολύπλοκης αλληλεπίδρασης των φυτορμονών με στόχο την επιβίωση και την αναπαραγωγή του οργανισμού. Κάθε φυτορμόνη μπορεί να επηρεάζει τη σύνθεση (τη συγκέντρωση), τη μεταφορά (την κατανομή) και την ευαισθησία (την ένταση της απόκρισης) άλλων φυτορμονών. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η ανάπτυξη μιας νεαρής κύριας ρίζας. Έξι διαφορετικές φυτορμόνες αλληλεπιδρούν ώστε να προχωρήσει η ανάπτυξη του οργάνου (εικόνα 7.26). Κάθε μια φυτορμόνη δρα σε ένα διαφορετικό ιστό-στόχο και συνεπώς η μεταβολή της συγκέντρωσής της λόγω περιβαλλοντικών ερεθισμάτων τροποποιεί το αναπτυξιακό πρότυπο. Η αυξίνη ρυθμίζει την επιμήκυνση των επιδερμικών κυττάρων και τις κυτταροδιαιρέσεις στη περιοχή του μεριστώματος. Η γιββερελίνη κατευθύνεται στη περιοχή της ενδοδερμίδας ρυθμίζοντας την επιμήκυνση και διαίρεση των κυττάρων. Στα κύτταρα αυτά η γιββερελίνη προκαλεί αποδόμηση των πρωτεϊνών DELLA και προωθεί την επιμήκυνση των κυττάρων. Η κυττοκίνη προάγει τη διαφοροποίηση των ιστών μεταφοράς στη μεταβατική ζώνη και ανταγωνίζεται τη δράση της αυξίνης στη περιοχή του μεριστώματος. Τα μπρασσινοστεροειδή ελέγχουν την ανάπτυξη των επιδερμικών κυττάρων της μεταβατικής ζώνης ενώ το ABA ελέγχει και αυτό το μέγεθος του μεριστωματικού ιστού. Το αιθυλένιο ελέγχει τη βιοσύνθεση της αυξίνης.



Εικόνα 7.26. Αριστερά, εγκάρσια τομή μιας αναπτυσσόμενης ρίζας. Τα χρώματα υποδεικνύουν τους διαφορετικούς ιστούς από τους οποίους απαρτίζεται. Δεξιά με πορτοκαλί χρώμα υποδεικνύονται οι ιστοί στους οποίους επιδρούν οι διαφορετικές φυτορμόνες κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης. Η αλληλεπίδραση των φυτορμονών είναι πολύπλευρη και έχει ως στόχο τον έλεγχο της ανάπτυξης. Τροποποιημένο από Ubedo-Tomas et al. 2012.

7.5. Ορισμένα παθογόνα, έντομα και νηματώδεις προκαλούν ορμονικές διαταραχές σε φυτικούς ιστούς προς όφελός τους

Σε ορισμένες περιπτώσεις παθογόνων, εντόμων και νηματωδών παρασίτων, η επιτυχής προσβολή συνδυάζεται με παραβίαση του συστήματος διαβίβασης σήματος του φυτού που προσβάλλεται. Οι παρασιτικοί αυτοί οργανισμοί επηρεάζουν το μεταβολισμό ορισμένων φυτορμονών (κυρίως των αυξινών και των κυτοκινινών) των προσβεβλημένων ιστών με συνέπεια τα συμπτώματα της προσβολής να έχουν σχέση και με φυτορμονικές διαταραχές. Οι διαταραχές αυτές στοχεύουν στη δημιουργία ευνοϊκού για το παθογόνο περιβάλλοντος στη περιοχή της προσβολής και στην ευκολότερη εξεύρεση τροφής. Στις περισσότερες περιπτώσεις η περιοχή αυτή μετατρέπεται σε σημείο μεταβολικής ζήτησης φωτοσυνθετικών προϊόντων τα οποία εκμεταλλεύεται προς όφελός του το παράσιτο.

Το *Corynebacterium fascians* προσβάλλει καλλιεργούμενα φυτά όπως τα μπιζέλια και τα χρυσάνθεμα. Στα συμπτώματα της ασθένειας από το βακτήριο αυτό περιλαμβάνονται η παρουσία πεπλατυσμένων βλαστών και η εκτεταμένη διακλάδωσή τους που δίδει την εντύπωση σκούπας. Το σύνδρομο περιγράφεται συνήθως ως «σκούπα της μάγισσας». Τα συμπτώματα αυτά κάνουν την εμφάνισή τους και σε υγιείς βλαστούς που έχουν υποστεί χειρισμό με κυτοκινίνες. Στελέχη του βακτηρίου που είναι ικανά να προκαλέσουν προσβολή διαθέτουν ένα πλασμιδίο που περιλαμβάνει γονίδια που σχετίζονται με τη σύνθεση της φυτορμόνης. Η διαδικασία προσβολής περιλαμβάνει και την ενσωμάτωση του πλασμιδίου στο DNA του ξενιστή. Στη συνέχεια η συνεχής μεταγραφή και μετάφραση του πλασμιδίου έχει ως αποτέλεσμα την συσσώρευση υψηλών συγκεντρώσεων κυτοκινίνης στα φυτικά κύτταρα και τελικώς την εμφάνιση του συνδρόμου της «σκούπας της μάγισσας». Παρόμοιο μηχανισμό χρησιμοποιεί και το βακτήριο *Agrobacterium tumefaciens* το οποίο προκαλεί την εμφάνιση όγκων (φυματιώσεων) σε δικότυλα φυτά. Οι όγκοι είναι ουσιαστικά υπερπλασίες στους φυτικούς ιστούς που οφείλονται στην υπερπαραγωγή αυξινών και κυτοκινινών λόγω της ενσωμάτωσης πλασμιδίου του παθογόνου στο DNA του ξενιστή.

Στην περίπτωση του βακτηρίου *Pseudomonas syringae* sb. *savastanoi* το οποίο προσβάλλει και την ελιά, η δημιουργία των όγκων που προκαλεί οφείλεται στη σύνθεση και απελευθέρωση υψηλών συγκεντρώσεων αυξινών και κυτοκινινών από το ίδιο το παθογόνο (εικόνα 7.27). Ανάλογα συμπτώματα προκαλούν και παθογόνοι μύκητες.



Εικόνα 7.27. Υπερπλασίες που οφείλονται σε φυτορμονικές διαταραχές. **A.** Υπερπλασία που προκαλείται από έντομα σε φύλλα σχίνου (*Pistacia terebinthus*). Το έντονο κόκκινο χρώμα τους οφείλεται σε βιοσύνθεση και συσσώρευση ανθοκυανών. **B.** Υπερπλασία σε βλαστό ελιάς που προκαλείται από το βακτήριο *Pseudomonas syringae* sb. *savastanoi*.

Σε φυτορμονικές διαταραχές οφείλεται και η δημιουργία των δωματίων ή άλλων υπερπλασιών που προκαλούν ορισμένα έντομα (εικόνα 7.27). Τα θηλυκά ορισμένων εντόμων (π.χ. θρύπες) εναποθέτουν τα αυγά τους στα κύτταρα του μεσοφύλλου ορισμένων φυτικών ειδών. Οι εκκολαπτόμενες προνύμφες (larvae) παράγουν κυτοκινίνες οι οποίες προκαλούν εκτεταμένες κυτταρικές διαιρέσεις που έχουν ως αποτέλεσμα τη δημιουργία σφαιρικών υπερπλασιών στο εσωτερικό του ελάσματος. Οι υπερπλασίες αυτές θα αποτελέσουν τον χώρο ανάπτυξης του νέου εντόμου. Εκτός αυτού οι κυτοκινίνες προκαλούν μαζική μεταφορά θρεπτικών συστατικών προς την υπερπλασία εξασφαλίζοντας και τις θρεπτικές ανάγκες του παρασίτου. Ανάλογες δομές (συγκύτια) προκαλούν και ορισμένοι νηματώδεις. Τα συγκύτια αποτελούν περιοχές έντονου μεταβολισμού από τις οποίες οι νηματώδεις απομυζούν θρεπτικά συστατικά

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Barbier F F, Lunn JE, Beveridge CA. 2015. Ready, steady, go! A sugar hit starts the race to shoot branching. *Current Opinion in Plant Biology*, 25: 39–45
- Claeys H, De Bodt S, Inze´ D. 2014. Gibberellins and DELLAs: central nodes in growth regulatory networks. *Trends in Plant Science* 19: 231-239
- Depuydt S, Hardtke CS. 2011. Hormone signaling crosstalk in plant growth regulation. *Current Biology* 21: R365-R373.

- Dinneny JR. 2014. A gateway with a guard: How the endodermis regulates growth through hormone signaling. *Plant Science* 214: 14–19.
- Leyser O. 2011. Auxin, self organization, and the colonial nature of plants. *Current Biology* 21: R331-R337.
- Oklestkova J, Rarova L, Kvasnica M, Strnad M. 2015. Brassinosteroids: synthesis and biological activities. *Phytochemistry Review* 14: 1053-1072.
- Rademacher W. 2015. Plant growth regulators: Backgrounds and uses in plant production. *Journal of Plant Growth Regulation* 34: 845–872.
- Santner A, Estelle M. 2009. Recent advances and emerging trends in plant hormone signaling. *Nature* 459: 1070-1078.
- Schaller GE. 2012. Ethylene and the regulation of plant development. *BMC Biology* 10: 9
- Siddique S et al. 2015. A parasitic nematode releases cytokinin that controls cell division and orchestrates feeding site formation in host plants. *PNAS* 112: 12669–12674
- Teichmann T, Muhr M. 2015. Shaping plant architecture. *Frontiers in Plant Science* 6: article 233
- Ubeda-Tomas S, Beemster GTS, Bennett MJ. 2012. Hormonal regulation of root growth: integrating local activities into global behavior. *Trends in Plant Science* 17: 326-331.
- Van de Poel B, Smet D, Van Der Straeten D. 2015. Ethylene and hormonal cross talk in vegetative growth and development. *Plant Physiology* 169: 61–72.
- Vanneste S, Friml J. 2009. Auxin: A trigger for change in plant development. *Cell* 136: 1005-1016
- Wilkinson S, Kudoyarova GR, Veselov DS, Arkhipova TN, Davies WJ. 2012. Plant hormone interactions: innovative targets for crop breeding and management. *Journal of Experimental Botany* 6: 3499–3509.
- Yang C-J, Zhang C, Lu Y-N, Jin J-Q, Wang X-L. 2011. The mechanisms of brassinosteroids' action: from signal transduction to plant development. *Molecular Plant* 4: 588–600.