Τεχνολογικό Εκπαιδευτικό Ίδρυμα Καλαμάτας
Σχολή Τεχνολογίας Γεωπονίας
Τμήμα Βιολογικών Θερμοκηπιακών Καλλιεργειών
& Ανθοκομίας

Πτυχιακή εργασία

"Επίδραση της υπεριώδους ακτινοβολίας UV-C στο φυτό μοντέλο *Arabidopsis thaliana*"

Σπουδάστρια:
ΜΑΡΙΑ Ν. ΑΝΑΣΤΑΣΟΠΟΥΛΟΥ

ΚΑΛΑΜΑΤΑ 2012

ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΟ ΕΚΠΑΙΔΕΥΤΙΚΟ ΙΔΡΥΜΑ ΚΑΛΑΜΑΤΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΚΩΝ ΘΕΡΜΟΚΗΠΙΑΚΩΝ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΩΝ ΚΑΙ ΑΝΘΟΚΟΜΙΑΣ

Πτυχιακή Εργασία Με Θέμα:

"Επίδραση της υπεριώδους ακτινοβολίας UV-C στο φυτό μοντέλο *Arabidopsis thaliana*"

Σπουδάστρια: Μαρία Ν. Αναστασοπούλου

Εισηγητής – Επιβλέπων καθηγητής: Δρ. Δάρρας Αναστάσιος
Επιβλέπων καθηγητής: Δρ. Δελής Κωνσταντίνος

ΚΑΛΑΜΑΤΑ 2012

Θέλω να ευχαριστήσω από καρδίας τους καθηγητές μου Δρ. Αναστάσιο Δάρρα και Δρ. Κωνσταντίνο Δελή που με εμπιστεύτηκαν και μου ανέθεσαν τη συγκεκριμένη πτυχιακή εργασία καθώς και για την αμέριστη βοήθεια που μου προσέφεραν όλον αυτόν τον καιρό, από την έναρξη του πειράματος μέχρι τη συγγραφή αυτής της εργασίας. Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω τους συμφοιτητές μου για την βοήθεια που μου παρείχαν κατά την περίοδο της διεξαγωγής του πειράματος. Τέλος θέλω να ευχαριστήσω την οικογένεια και τους φίλους μου για την υπομονή και την κατανόηση που έδειξαν τους τελευταίους μήνες.

Αντί προλόγου

Το φυτό *Arabidopsis thaliana* ανακαλύφθηκε το 16° αιώνα από τον Johannes Thal στα βουνά της κεντρικής Γερμανίας. Είναι ένα ετήσιο, μικρό σε μέγεθος φυτό που ευδοκιμεί ως ζιζάνιο στους αγρούς και χρησιμοποιείται ευρέως σήμερα ως μοντέλο στη βιολογία φυτών. Το πιο πρόσφατο επίτευγμα είναι η ολοκλήρωση της αλληλουχίας του DNA στο γονιδίωμα του *Arabidopsis* και η γνώση πληροφοριών που περιέχονται σε ένα φυτικό κύτταρο, με «κωδικοποιημένο τρόπο». Οι πληροφορίες οι οποίες σχετίζονται σε μια αλληλουχία από περίπου 25.000 πρωτεΐνες περιλαμβάνουν χρήσιμα «πρωτόκολλα» για τους μηχανισμούς ανάπτυξης των φυτών αλλά και της εξελικτικής τους πορείας. Είναι το πρώτο φυτό του οποίου αποκωδικοποιήθηκε πλήρως η γονιδιωματική ακολουθία, η οποία δημοσιεύτηκε το Δεκέμβριο του 2000 ως αποτέλεσμα συλλογικής συνεργασίας μεταξύ ερευνητικών ομάδων Arabidopsis Genome Initiaive (AGI 2000).

Η παρούσα πτυχιακή εργασία με θέμα "επίδραση της υπεριώδους ακτινοβολίας UV-C στο φυτό μοντέλο *Arabidopsis thaliana*" έλαβε χώρα κατά το εαρινό εξάμηνο του 2011, στις εργαστηριακές εγκαταστάσεις του Α.Τ.Ε.Ι. Καλαμάτας. Η μελέτη αυτή αποτελεί μέρος μια σειράς πειραμάτων, διαφόρων φυτικών ειδών όπου επίσης δέχτηκαν τις επιδράσεις της υπεριώδους ακτινοβολίας UV-C. Ο λόγος για τον οποίο επιλέχθηκε το συγκεκριμένο είδος, παράλληλα με τα πειράματα για τα υπόλοιπα είδη, είναι οι μεγάλες δυνατότητές του για εργαστηριακές αναλύσεις σε γονιδιακό επίπεδο. Πράγμα που σημαίνει ότι κατόπιν πειραμάτων μπορούμε να ελέγξουμε τα γονίδια που επηρεάζονται από την ακτινοβόληση.

Αφού αποστειρώθηκαν τα φυτά, τοποθετήθηκαν στο θρεπτικό υπόστρωμα, MS, την 11η Μαρτίου 2011, η μεταφύτευση πραγματοποιήθηκε κατά την 18η του ιδίου μήνα. Η πρώτη ακτινοβόληση πραγματοποιήθηκε την 7η Απριλίου και η τελευταία την 26η Μαΐου. Οι ακτινοβολήσεις, με την υπεριώδη ακτινοβολία UV-C, γίνονταν μια φορά την εβδομάδα, αφού πρώτα λαμβάνονταν οι απαραίτητες μετρήσεις για να διαπιστωθεί η πρόοδος στην ανάπτυξη του φυτού.

Στα επόμενα κεφάλαια παρατίθενται πληροφορίες για το φυτό Arabidopsis, στοιχεία φυσιολογίας, καθώς και λεπτομέρειες για τα πειράματα. Έτσι, στο πρώτο κεφάλαιο υπάρχουν λεπτομέρειες για την ιστορία του φυτού *Arabidopsis thaliana*

στοιχεία για την ανάπτυξή του αλλά και για τον τρόπο που επιδρούν διάφορα μακροστοιχεία στην ανάπτυξή του. Στο δεύτερο κεφάλαιο δίδεται έμφαση σε παράγοντες που επηρεάζουν την ανάπτυξή του φυτού σε συνάρτηση με τις διάφορες αναπτυξιακές συνθήκες όπως το σκοτάδι, το φώς, η αλλαγή θερμοκρασίας. Παρατίθεται λοιπόν ο ορισμό της φωτομορφωγένεσης, ενώ καταγράφεται και ο ρόλος των φωτοδεκτών και ο τρόπος που αυτές επηρεάζουν το φυτό, οι φαινοτυπικές αντιδράσεις, αλλά και η έννοια του φωτοτροπισμού. Στο τρίτο κεφάλαιο υπάρχουν στοιχεία που αφορούν την υπεριώδη ακτινοβολία UV-C, τη φύση της και τους τρόπους που μπορεί να χρησιμοποιηθεί στη βιομηχανία τροφίμων, στα συγκομισμένα φρούτα, λαχανικά και άνθη. Τέλος στο τέταρτο κεφάλαιο παρουσιάζονται και αναλύονται τα αποτελέσματα των πειραμάτων.

Περιεχόμενα

ΜΕΡΟΣ ΠΡΩΤΟ: ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ 8

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1: *Arabidopsis thaliana* 8

1.1. ΒΟΤΑΝΙΚΗ ΤΑΞΙΝΟΜΗΣΗ 12

1.2. ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΟΥ ARABIDOPSIS THALIANA 14

1.2.1. ΣΥΝΤΟΝΙΣΜΟΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ 16

1.3. ΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΑΝΩΜΑΛΙΩΝ ΘΡΕΨΗΣ ΣΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΗΣ ΡΙΖΑΣ 21

1.3.1. Η ΔΙΑΘΕΣΙΜΟΤΗΤΑ ΦΩΣΦΟΡΟΥ ΚΑΙ Η ΜΟΡΦΟΓΕΝΕΣΗ ΤΩΝ ΡΙΖΙΚΩΝ ΤΡΙΧΙΔΙΩΝ ΣΤΟ ΦΥΤΟ *Arabidopsis thaliana* 23

1.3.2. Η ΔΙΑΘΕΣΙΜΟΤΗΤΑ ΑΖΩΤΟΥ ΚΑΙ Η ΑΡΧΙΤΕΚΤΟΝΙΚΗ ΤΗΣ ΡΙΖΑΣ ΣΤΟ ΦΥΤΟ *Arabidopsis thaliana* 25

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2: ΦΩΤΟΜΟΡΦΟΓΕΝΕΣΗ 28

2.1. ΟΡΙΣΜΟΣ ΦΩΤΟΜΟΡΦΟΓΕΝΕΣΗΣ 28

2.1.1. ΑΡΝΗΤΙΚΟΙ ΡΥΘΜΙΣΤΕΣ ΤΗΣ ΦΩΤΟΜΟΡΦΟΓΕΝΕΣΗΣ 31

2.1.2. ΟΡΜΟΝΙΚΑ ΣΙΝΙΑΛΑ 31

2.2 ΦΩΤΟΔΕΚΤΕΣ – ΟΡΜΟΝΕΣ 32

2.2.1. ΓΟΝΙΔΙΑ ΠΟΥ ΕΜΠΛΕΚΟΝΤΑΙ ΜΕ ΤΟ ΜΠΛΕ ΦΩΣ ΚΑΙ ΕΧΕΙ ΤΑΥΤΟΠΟΙΗΘΕΙ Η ΑΝΑΣΤΟΛΗ ΕΠΙΜΥΚΗΝΣΗΣ ΤΩΝ ΥΠΟΚΟΤΥΛΩΝ 34

2.2.2. Η ΚΑΡΟΤΕΝΟΕΙΔΗΣ ΖΕΑΞΑΝΘΙΝΗ (ZEAXANTHIN) ΕΠΗΡΕΑΖΕΙ ΤΗ ΔΕΚΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΜΠΛΕ ΦΩΤΟΣ ΣΤΑ ΚΥΤΤΑΡΑ 35

2.3. Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΩΝ ΦΑΙΝΟΤΥΠΙΚΩΝ ΑΝΤΙΔΡΑΣΕΩΝ ΣΤΙΣ ΒΑΣΙΚΕΣ ΛΕΙΤΟΥΡΓΕΙΕΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ 38

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3: ΥΠΕΡΙΩΔΗΣ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑ (UV-C) 48

3.1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ 48

3.2. Η ΧΡΗΣΗ ΤΗΣ ΥΠΕΡΙΩΔΟΥΣ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑΣ ΣΤΗΝ ΑΝΤΙΜΕΤΩΠΙΣΗ ΤΗΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΑ ΚΤΗΝΟΤΡΟΦΙΚΑ ΚΑΙ ΓΕΩΡΓΙΚΑ ΠΡΟΪΟΝΤΑ 50

ΜΕΡΟΣ ΔΕΥΤΕΡΟ: ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΟ 54

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4: ΕΠΙΔΡΑΣΗ 0,125-2,5 KJ/m^2 ΣΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΚΑΙ ΑΝΘΙΣΗ ΦΥΤΩΝ Arabidopsis thaliana 54

4.1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ 54

4.2. ΣΚΟΠΟΣ ΤΟΥ ΠΕΙΡΑΜΑΤΟΣ 54

4.3. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ 54

4.3.1. ΦΥΤΙΚΟ ΥΛΙΚΟ - ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΦΥΤΩΝ 55

4.3.2. ΕΦΑΡΜΟΓΗ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑΣ 55

4.3.3. ΛΟΙΠΕΣ ΠΕΡΙΠΟΙΗΣΕΙΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ 56

4.4. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ – ΣΥΖΗΤΗΣΗ 56

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5: ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ 62

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ 64

Α. ΕΛΛΗΝΙΚΗ 64

Β. ΞΕΝΟΓΛΩΣΗ 66

Γ. ΔΙΑΔΙΚΤΥΟ 72

ΜΕΡΟΣ ΠΡΩΤΟ: ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1: *Arabidopsis thaliana*

Το φυτό *Arabidopsis thaliana* ανακαλύφθηκε από τον Johannes Thal στα βουνά Harz της Κεντρικής Γερμανίας το 16^{ο} αιώνα, ο οποίος το ονόμασε Pilosella siliquosa. Μεσολάβησαν αρκετά ονόματα για το ίδιο είδος, ώσπου να επικρατήσει το όνομα *Arabidopsis thaliana*. Ένα ετήσιο, μικρό σε μέγεθος φυτό που ευδοκιμεί ως ζιζάνιο στους αγρούς και χρησιμοποιείται ευρέως σήμερα ως ο οργανισμός – μοντέλο στη βιολογία φυτών. Το *Arabidopsis* ανήκει στην οικογένεια Brassicaceae, η οποία περιλαμβάνει είδη όπως το λάχανο και το ραπάνι. (Μπαρδούτσος Ν. et al, 2005).

ΕΙΚΟΝΑ 1.1 : Ανθισμένο φυτό *Arabidopsis thaliana* (ύψος 20-30 cm)
(ΠΗΓΗ: Μπαρδούτσος Ν. et al, 2005)

Η αρχαιότερη (μη ταξινομική) εμφάνιση του *Arabidopsis* στη βιβλιογραφία εμφανίζεται σε κείμενο του Alexander Braun (1873), ο οποίος περιγράφει το φυτό που βρέθηκε σε λιβάδι κοντά στο Βερολίνο. Η επόμενη εμφάνιση του *Arabidopsis*

στη βιβλιογραφία ήταν το 1907, όταν ο Friendrich Laibach (1885- 1967) διερευνούσε – σε εργαστήριο της Βόννης – το χρωμοσωμικό αριθμό διαφόρων φυτών, στην προσπάθειά του να βρει ένα φυτό με μικρό αριθμό μεν, αλλά μεγάλο μέγεθος χρωμοσωμάτων. Ο αριθμός των πέντε χρωμοσωμάτων ανακοινώθηκε από τον Laibach (1907). Επίσης, η σύντομης διάρκειας άνθιση του *Arabidopsis* θεωρήθηκε ως πλεονέκτημα. Όμως, το μικρό μέγεθος του φυτού και των επιμέρους οργάνων ήταν ένα μειονέκτημα. (Μπαρδούτσος N. et al, 2005)

Η επόμενη εμφάνιση του *Arabidopsis* στη βιβλιογραφία ήταν το 1935 από το έργο μιας ρώσικης ερευνητικής ομάδας που αναζητούσε ένα φυτό το οποίο μπορούσε να χρησιμοποιηθεί στη γενετική με τον ίδιο τρόπο που είχε χρησιμοποιηθεί μέχρι τότε η *Drosophila*. (Μπαρδούτσος N. et al, 2005)

Ο Laibach (1943) περιέγραψε στο *Arabidopsis* το μικρό χρόνο κάθε γενιάς, την ευκολία διασταύρωσης και την πιθανότητα μεταλλαξογένεσης, και αυτά ως αναφορά πρότεινε την υιοθέτηση του *Arabidopsis* ως οργανισμού – μοντέλο στη γενετική. Τα αποτελέσματα της μεταλλαξογένεσης με ακτίνες Χ που έγινε στο εργαστήριό του οδήγησαν σε μια πρώτη συλλογή μεταλλάξεων του *Arabidopsis*, που αποτέλεσε το θέμα της διδακτορικής διατριβής του Laibach, Erna Reinholz (1945). Επίσης , ο Laibach και οι μαθητές του συγκέντρωσαν μεγάλο αριθμό από οικότυπους και διαμόρφωσαν μια βάση δεδομένων για το *Arabidopsis*. (Μπαρδούτσος N. et al, 2005)

Στο διάστημα 1950 – 1960 δημοσιεύτηκαν άρθρα για μεταλλαγμένες ποικιλίες και για την επαγόμενη μεταλλαξογένεση από χημικές ουσίες. Το 1964 ιδρύθηκε ένα δίκτυο συγκέντρωσης πληροφοριών για το *Arabidopsis* που ονομάστηκε *Arabidopsis* Information Service, το οποίο διατήρησε τη δραστηριότητά του μέχρι το 1990. Δύο διεθνή συνέδρια πραγματοποιήθηκαν για το *Arabidopsis* πριν από την εποχή της χρησιμοποίησής του ως «εργαλείο» στη μοριακή βιολογία των φυτών, ήτοι το 1° Gottingen – 1965 και το 2° Frankfurt – 1976. Κατά τη διάρκεια του ΄80 η υιοθέτηση του *Arabidopsis* ως φυτικού οργανισμού – μοντέλου ακολουθήθηκε από μια δραστήρια περίοδο στη γενετική των φυτών, τη φυσιολογία και τη μοριακή γενετική. Η βασική ιδέα ήταν οι ενασχολούμενοι με τη Βιολογία των Φυτών θα έπρεπε να συγκεντρωθούν σε έναν οργανισμό – μοντέλο. Ωστόσο, υπήρξαν προτάσεις για την Petunia και την ντομάτα. Το έναυσμα για τη χρήση του *Arabidopsis* σε πειράματα γενετικής φυτών δόθηκε από τον Redei, στρέφοντας προς το *Arabidopsis* την προσοχή

πολλών γενετιστών και μελλοντικών μοριακών βιολόγων. Τι άλλαξε την ισορροπία υπέρ του *Arabidopsis* (σε σχέση με τα άλλα είδη) δεν είναι σαφές. Ένα βασικό στοιχείο ήταν το γεγονός ότι τι *Arabidopsis* είχε 5 χρωμοσώματα. Η υιοθέτηση του *Arabidopsis* ως εργαστηριακού φυτού – μοντέλο για τη βιολογία των φυτών οδήγησε σε πολλά αποτελέσματα, στην ανάγκη προβολής στους σε συνέδρια και στη δημιουργία βάσεων δεδομένων στις οποίες έχουν πλέον πρόσβαση οι ενδιαφερόμενοι επιστήμονες. Έτσι, πλήθος στοιχείων σχετικών με τα χαρακτηριστικά του φυτού είναι διαθέσιμο, ενώ παράλληλα εξασφαλίζεται η επικοινωνία της επιστημονικής κοινότητας με σύνδεση Διαδικτύου. (Μπαρδούτσος Ν. et al, 2005)

Από την έρευνα στο μοντέλο *Arabidopsis* προέκυψαν ανακοινώσεις με πληροφορίες για διαδικασίες που διέπουν το βιολογικό κύκλο του φυτού. Έτσι, μέχρι σήμερα υπάρχουν πληροφορίες για την ανάπτυξη και διαφοροποίηση ρίζας – άνθους – καρπού, το ερέθισμα που σχετίζεται με την άνθιση, την αντίληψη του φωτός από το φυτό, την αντοχή στο κρύο, τις ενδογενείς ορμόνες κ.ά. (Μπαρδούτσος Ν. et al, 2005)

Αξίζει να σημειωθεί ότι η χρησιμοποίηση του *Arabidopsis* στη βιολογία των φυτών επέφερε καινοτομία στις γνώσεις και προκάλεσε αλλαγές που σχετίζονται με τη μεθοδολογία. Για παράδειγμα, οι μεταβολές κατά την ανάπτυξη των λουλουδιών από τα ανθικά μεριστώματα είχαν μελετηθεί για περισσότερο από έναν αιώνα πριν το *Arabidopsis* έρθει στο προσκήνιο. Ορισμένα δε από τα αποτελέσματα που οδήγησαν στα σημερινά μοντέλα προϋπήρχαν σε εργασίες με το *Antirrhinum* και ήταν διαθέσιμα από το 1930. Όμως, οι ιδέες που έβλεπαν τη ζωή των φυτών ως διαδικασία ροής πληροφοριών από το γονιδίωμα, με αποτέλεσμα την κυτταρική διαφοροποίηση και τη φυσιολογία, αναπτύχθηκαν και εφαρμόστηκαν στα φυτά αργότερα… ίσως γι αυτόν ακριβώς το λόγο πειράματα τα οποία σήμερα μοιάζουν προφανή δεν έγιναν τότε. (Μπαρδούτσος Ν. et al, 2005)

Το πιο πρόσφατο επίτευγμα είναι η ολοκλήρωση της αλληλουχίας του DNA στο γονιδίωμα του *Arabidopsis* και η γνώση πληροφοριών που περιέχονται σε ένα φυτικό κύτταρο, με «κωδικοποιημένο τρόπο». Οι πληροφορίες οι οποίες σχετίζονται σε μια αλληλουχία από περίπου 25.000 πρωτεΐνες περιλαμβάνουν χρήσιμα «πρωτόκολλα» για τους μηχανισμούς ανάπτυξης των φυτών αλλά και της εξελικτικής τους πορείας. Μετά την ιστορικής σημασίας εργασία αποκωδικοποίησης του γονιδιώματος του *Arabidopsis* ένα άλλο μεγαλόπνοο

πρόγραμμα έχει ήδη ξεκινήσει, δηλαδή η αναγνώριση και ταυτοποίηση των λειτουργιών των γονιδίων του φυτού «functional genomics» . (Μπαρδούτσος Ν. et al, 2005)

Πίνακας 1.1	**Σημαντικές χρονολογικές αναφορές, κατά την πορεία της ανακάλυψης και της αποδοχής του *Arabidopsis* ως φυτού – μοντέλου για τη Βιολογία των Φυτών.** **(Πηγή : Μπαρδούτσος Ν. et al, 2005)**
2001	Increased emphasis on functional and comparative genomics
2000	Chromosomes I, III and V sequenced completing genome sequence
1999	Chromosomes II and IV sequenced
1998	Arabidopsis featured in Science genome issue
1997	Physical maps of all 5 chromosomes completed Arabidopsis Genome Initiative organized
1992	First chromosome walk published; North American Arabidopsis Steering Committee
1991	Arabidopsis Biological Resource Center (ARBRC) established at Ohio State
1990	Arabidopsis Genome Project initiated; A. Kranz retires; AIS newletter stops publication; *ecotype collection* with Bernard Mulligan as Head and Mary Anderson as first Director.
1989	First T-DNA tagged mutant gene cloned; LEHLE SEEDS, headed by Fred Lehle, begins operations in Tucson AZ USA after purchasing Guhy's Specialty Nursery
1987	3rd International *Arabidopsis* Conference; A.R. Kranz and B. Kirchheim publish first computerized listing of *Arabidopsis* Information Service *Arabidopsis* seed collection, AIS 24 (1987); Guhy's Specialty Nursery - first commercial sale of *Arabidopsis* (Tuscon, AZ)
1986	First *Arabidopsis* gene sequence published
1985	First promoted as model for molecular genetics
1984	Genome size and complexity characterized
1976	1980 Expanded interest in use of *Arabidopsis* to study plant biochemistry, physiology and development 2nd International *Arabidopsis* Conference
1975	**G. Rıdei** publishes second major review article published in Ann. Rev. Genet. (1975) vol. 9,111- 127 1974 Albert Kranz takes over as editor of the *Arabidopsis* Information Service; Laibach collection moved to Frankfurt an Main, Germany.
1970	**G. Rıdei** publishes first major review article published in Bibliographica Genetica vol 20, No. 2. 1970. pp. 1- 151
1965	1st International Arabidopsis Conference held in Gottingen, Germany; F. Laibach retires and G. Robbelen at the University of Gottingen, Germany assumes curator role for Laibach's ecotype collection
1964	*Arabidopsis* Information Service newsletter begins publication. G. Robbelen first editor and original advisory board was F. Laibach, A.

	Muller, G. Redei and J. Veleminsky; Redei and Hirono create first Arabidopsis linkage groups
1963	A Muller develops embryo test
1960	Significant scientific contributions in this decade by H.A.S. Hussein, Cetl, L., G. Redei (United States), J.H. van der Veen (Netherlands), J. Veleminsky (Czechoslovakia) and G. Robbelen (Germany), C.W. Lawrence
1950	J. Langridge and K. Napp-Zinn's research demonstrates utility of Arabidopsis for laboratory studies
1947	Laibach's graduate student E. Reinholz publishes first collection of induced mutations; discovers that late flowering can be induced in an early flowering type by X-rays
1943	F. Laibach first recognizes the potential of *Arabidopsis* as model system for genetics
1937	F. Laibach begins collecting *Arabidopsis* ecotypes
1935	Russian genetist N.N. Titova, on a Russian expedition to find plants as potential model systems for genetics, rejects *Arabidopsis* because its chromosomes, miscounted as n=3, were too small
1907	E. Strasburger's graduate student, Friedrich Laibach, correctly observes that *Arabidopsis* has only 5 chromosomes (2n=10); the lowest odd number known up at that time for a plant; upon graduation, Laibach promptly discontinues working with *Arabidopsis* for the next 30 years
1900	G. Medel's work on heredity "rediscovered"
1894	Eduard Strasburger publishes 'Lehrbuch der Botanik fur Hochschulen'; 35th edition still in publication
1884	Eduard Strasburger, founder of cytology, observes fusion of nuclei following fertilization, publishes 'Theorie der Zeugung"; coins words haploid, diploid, gamete, cytoplasm, nucleoplasm, prophase, metaphase, anaphase, plasmodesms and phototaxis
1841	Taxonomist Gustav Heynhold renames *Arabis thaliana* as *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. in honor of Johnannes Thal
1873	Alexander Braun publishes first non-taxonomic paper on a mutant (presumably agamous) *Arabidopsis* plant found near Berlin
1865	G. Mendel's first reporting of his foundation work on the principals of heredity went *largely ignored*
1753	Linneaeus assigns names of *Pilosella siliquosa* minor as well as *Arabis thaliana* to *Arabidopsis*
1570	**Johannes Thal first identifies *Arabidopsis thaliana***

1.1. ΒΟΤΑΝΙΚΗ ΤΑΞΙΝΟΜΗΣΗ

Το *Arabidopsis thaliana* είναι αυτοφυές στην Ευρώπη, τη Μεσόγειο, την ανατολική Αφρική, σε μεγάλο υψόμετρο, στην ανατολική και κεντρική Ασία απ' όπου και μάλλον προέρχεται. Πρόσφατα μάλιστα έχει βρεθεί στην Αμερική και την Αυστραλία. Αναπτύσσεται κυρίως σε λιβάδια, βοσκότοπους (pastures), άλλα

και σε όχθες ποταμών. Υπάρχουν διάφορα κοινά ονόματα του Arabidopsis όπως: thale cress (cress: κάρδαμο), Arabette des dames (Γαλλία), Bakrav (Σουηδία), Ludfu (Ουγγαρία), Mostaza Silvestre (Ισπανία). (Τσιτσεκιάν, 2011)

Το *Arabidopsis thaliana* είναι ένα μικρό, μη βρώσιμο φυτό. Ανήκει στην οικογένεια *Brassicaceae* ή *Cruciferae,* αναπτύσσεται γρήγορα ολοκληρώνοντας το βιολογικό του κύκλο σε διάστημα εννέα μόλις εβδομάδων παράγοντας χιλιάδες μικρά σπέρματα. Τα άνθη του έχουν μήκος 2 mm και αποτελούνται από 4 σέπαλα, 4 πέταλα και 6 στήμονες. Οι καρποί έχουν μήκος 0,5 mm ενώ ένα ώριμο φυτό μπορεί να παράγει εκατοντάδες καρποταξίες με περισσότερους από 5000 σπόρους συνολικά. Τα φύλλα είναι καλυμμένα με μικρά μονοκύτταρα τριχίδια τα οποία έχουν καθιερωθεί για τη μελέτη της μορφογένεσης και της κυτταρικής διαφοροποίησης (Meinke et al. 1998). Η καλλιέργειά του είναι σχετικά εύκολη και οικονομική καταλαμβάνοντας πολύ μικρό χώρο. Αυτό αποτελεί μεγάλο πλεονέκτημα, καθώς με αυτό τον τρόπο είναι δυνατή η παράλληλη και εκτεταμένη έρευνα πολλών φυτών ταυτόχρονα υπό ελεγχόμενες συνθήκες. (Τσιτσεκιάν , 2011)

ΕΙΚΟΝΑ 1.2 : Τα άνθη του *Arabidopsis thaliana*

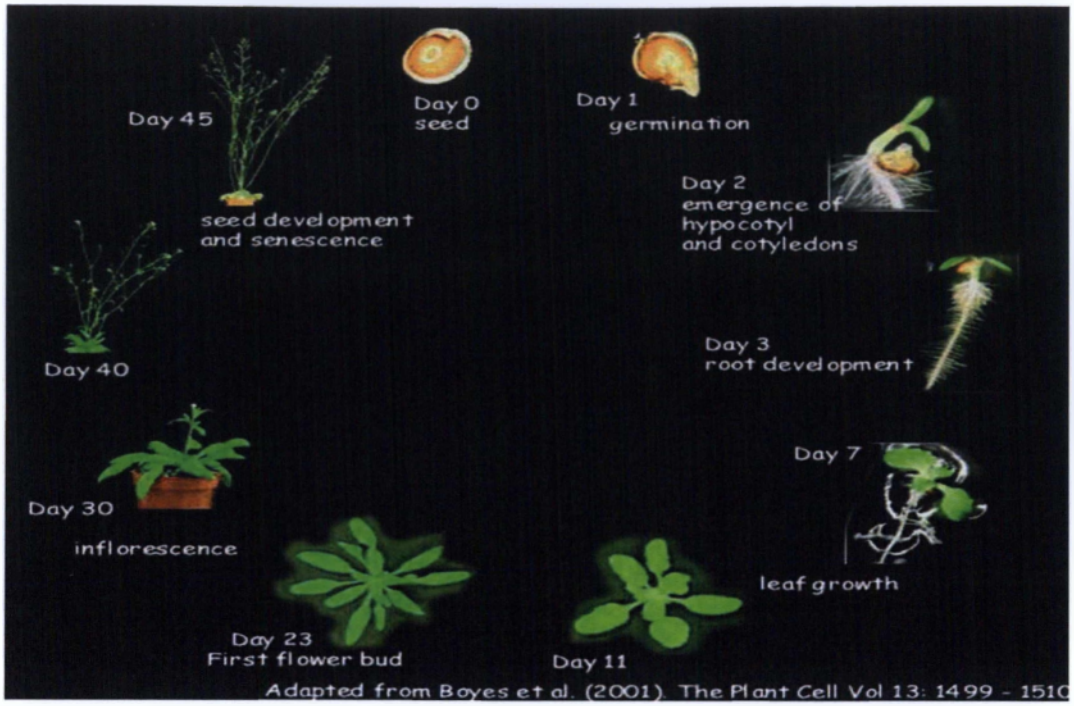
(ΠΗΓΗ: Μπαρδούτσος Ν. et al, 2005)

Το γονιδίωμα του *Arabidopsis* συγκριτικά με άλλα φυτά είναι μικρότερο (περίπου $1x10^8$ ζεύγη βάσεων νουκλεοτιδίων), είναι διπλοειδές και όχι ιδιαίτερα πολύπλοκο. Επιπλέον είναι το πρώτο φυτό του οποίου αποκωδικοποιήθηκε πλήρως η γονιδιωματική ακολουθία, η οποία δημοσιεύτηκε το Δεκέμβριο του 2000 ως αποτέλεσμα συλλογικής συνεργασίας μεταξύ ερευνητικών ομάδων *Arabidopsis* Genome Initiative (AGI 2000). Όλα αυτά καθιστούν εύκολη την μοριακή και γενετική ανάλυση του φυτού σε συνδυασμό με το ότι η ανάπτυξη, η αναπαραγωγή, η αντίδραση στις καταπονήσεις και τις ασθένειες δεν διαφέρει ιδιαίτερα από αυτήν των καλλιεργούμενων φυτών. Το *Arabidopsis* είναι φυτό πολύ μεγάλης σημασίας για τη βασική και εφαρμοσμένη έρευνα, ιδιαίτερα στο επίπεδο των Βιολογικών επιστημών. (Τσιτσεκιάν, 2011).

Ο χαρακτηρισμός των γονιδίων και της λειτουργίας τους στο *Arabidopsis* καθώς και η παράλληλη εύρεση ομολόγων γονιδίων με παρόμοιες λειτουργίες σε άλλες οικογένειες φυτών, παρέχουν πληροφορίες για την κατανόηση μοριακών μηχανισμών που εμπλέκονται στη φυσιολογία των φυτών, με τη δυνατότητα βιοτεχνολογικών εφαρμογών στη γενετική βελτίωση φυτών με ιδιαίτερη οικονομική σημασία. (Τσιτσεκιάν, 2011)

1.2. ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΟΥ ARABIDOPSIS THALIANA

Όπως αναφέρθηκε και πιο πάνω το *Arabidopsis* είναι ένα ζιζάνιο που ανήκει στην οικογένεια *Brassicaceae*, είναι ένα ευρέως χρησιμοποιούμενο φυτό για εργαστηριακές μελέτες λόγω του ότι το ύψος του δεν ξεπερνά τα 30-40 cm, πράγμα το οποίο σημαίνει ότι μπορεί να καλλιεργηθεί στο εργαστήριο σε σχετικά μικρούς χώρους, μέσα σε θαλάμους συντήρησης. Υπό την επίδραση συνεχούς φωτός στους 22° C τα φυτά μπορούν να καλλιεργηθούν σε πυκνότητα 10.000 φυτά/m^2 και να ολοκληρώσουν τον κύκλο ζωής τους μόλις σε 8-10 εβδομάδες (Εικόνα 1.3) (Χαραλαμπίδης et al, 2009).



ΕΙΚΟΝΑ 1.3: Βιολογικός κύκλος *Arabidopsis thaliana* (ΠΗΓΗ: Μπαρδούτσος Ν. et al, 2005)

Το γεγονός αυτό επιτρέπει την ανάπτυξη μέχρι και 6 γενεών κάθε χρόνο. Τα άνθη του *Arabidopsis* είναι ερμαφρόδιτα, δημιουργώντας τόσο αρσενικά όσο και θηλυκά αναπαραγωγικά όργανα, και υπό κανονικές συνθήκες αυτογονιμοποιούνται, χαρακτηριστικό ιδιαίτερα χρήσιμο για την αποφυγή ανεπιθύμητων σταυρογονιμοποιήσεων μεταξύ φυτών με διαφορετικό γενετικό υπόβαθρο. Σταυρογονιμοποίηση των φυτών μπορεί να πραγματοποιηθεί με τη μεταφορά γύρης από τους στήμονες κλειστών ανθέων ενός ατόμου στο στίγμα του γυναικείου ενός άλλου ατόμου. Ένα άνθος μπορεί να παράγει 30-50 σπέρματα, ενώ ολόκληρο το φυτό μερικές χιλιάδες. Το απλοειδές γονιδίωμα του *Arabidopsis* έχοντας περίπου 125 Mb (περίπου 25.500 γονίδια). (Χαραλαμπίδης et al, 2009)

Δικότυλα φυτά, όπως το *Arabidopsis,* υπόκεινται στη διαδικασία της δευτερογενούς βλαστικής ανάπτυξης (secondary vegetative development). Στα δικότυλα φυτά, η δευτερογενής ανάπτυξη είναι έντονη και εμπλέκει συνήθως τη δράση δυο κυλινδρικά διευθετημένων μεριστωμάτων. Ο εσωτερικός μεριστοματικός δακτύλιος, το αγγειώδες κάμβιο (vascular cambium), δημιουργεί δευτερογενή αγγειακό ιστό και ο εξωτερικός δακτύλιος, το φελλώδες κάμβιο (cork cambium) δημιουργεί το πολύστιβο προστατευτικό περίδερμα, που αντικαθιστά την επιδερμίδα (Χαραλαμπίδης et al, 2009).

1.2.1. ΣΥΝΤΟΝΙΣΜΟΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ

Η ανάπτυξη των φυτών είναι συνεχής και μορφωματική (modular), γεγονός που προσδίδει στα φυτά μεγάλη μορφολογική πλαστικότητα. Η συνεχής ανάπτυξη επιτυγχάνεται με τα μεριστώματα, η δράση των οποίων δημιουργεί μια σειρά από ενότητες (modules). Στη ρίζα, μια "ενότητα" περιλαμβάνει για παράδειγμα το ακραίο μερίστωμα και το τμήμα της ρίζας μέχρι το πλησιέστερο σημείο διακλάδωσης. Στο βλαστό μια "ενότητα" που στο σύνολό της ονομάζεται φυτομερές (phytomer), περιλαμβάνει ένα φύλλο, το μασχαλιαίο μερίστωμα (axillary meristem) και το αντίστοιχο μεσογονάτιο διάστημα. Τα διάφορα φυτομερή ενός φυτού μπορούν να διαφέρουν μορφολογικά. Επιπρόσθετα, τα μασχαλιαία μεριστώματα έχουν την ικανότητα να δημιουργούν πλάγιους βλαστούς, με αναπτυξιακό σχέδιο όμοιο με αυτό του πρωτογενούς άξονα του βλαστού. Από τα μασχαλιαία ανθικά μεριστώματα (axillary floral meristems) έχουμε το σχηματισμό των ανθέων, τα οποία είναι διαφοροποιημένοι βλαστοί με συμπαγή μεσογονάτια διαστήματα, και στα οποία τα φύλλα έχουν αντικατασταθεί από ανθικά όργανα (Χαραλαμπίδης et al, 2009).

Η συνεχής ανάπτυξη του βλαστού εξαρτάται από τη δράση του ακραίου μεριστώματος του βλαστού (ΑΜΒ). Σε επιμήκη προβολή το ΑΜΒ μπορεί να χωριστεί σε δυο διακριτά τμήματα. Η εξωτερική στιβάδα ονομάζεται μανδύας (tunica) και περιβάλλει το εσωτερικό τμήμα που ονομάζεται σώμα (corpus). Σε εγκάρσια προβολή, το ΑΜΒ χωρίζεται σε στην κεντρική ζώνη (central zone), η οποία αποτελείται από σχετικά μεγάλα και αργά διαιρούμενα κύτταρα, και στην περιφερειακή ζώνη (peripheral zone), που αποτελείται από μικρά και ταχέως διαιρούμενα κύτταρα. Από την περιφερειακή ζώνη αρχίζει η δημιουργία των καταβολών των φύλλων (leaf primordia). Κάτω από την κεντρική ζώνη βρίσκεται μια περιοχή που ονομάζεται μερίστωμα εντεριώνης (pith meristem), από το οποίο αρχίζει η ανάπτυξη της εντεριώνης του βλαστού (Χαραλαμπίδης et al, 2009).

Πειράματα ανάλυσης χιμαιρικών ΑΜΒ υποδηλώνουν ότι κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης η κεντρική ζώνη είναι αυτή που τροφοδοτεί με νέα κύτταρα τόσο την περιφερειακή ζώνη, όσο και το μερίστωμα της εντεριώνης,

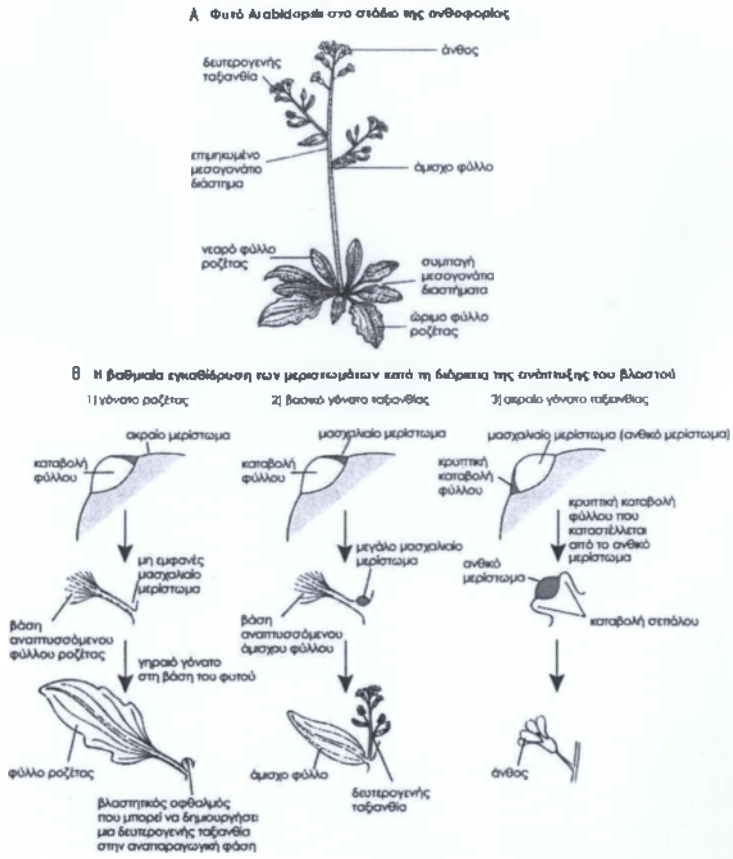
καθώς αποτελεί το σημείο δημιουργίας νέων αρχικών μεριστωματικών κυττάρων. Η περιφερειακή ζώνη και το μερίστωμα της εντεριώνης τροφοδοτούν με τη σειρά τους με κύτταρα τις νέες δομές και καταβολές των οργάνων που σχηματίζονται. Κατ' αυτό τον τρόπο, σε κάθε αναπτυσσόμενο φυτομερές η κεντρική και περιφερειακή ζώνη καθώς και το μερίστωμα της εντεριώνης του ΑΜΒ διατηρούν το μέγεθός του με συνεχείς κυτταρικές διαιρέσεις. Το ΑΜΒ εκτός από την ικανότητα να διατηρεί το μέγεθος και την οργάνωσή του, έχει και τη δυνατότητα αναγέννησης. Όταν για παράδειγμα η κεντρική ζώνη του ΑΜΒ καταστραφεί, ορισμένα κύτταρα της περιφερειακής ζώνης αλλάζουν κυτταρική μοίρα και μετατρέπονται σε κύτταρα κεντρικής ζώνης δημιουργώντας ένα ή περισσότερα νέα λειτουργικά ΑΜΒ. Παρόμοια, μια διχοτόμηση του αρχικού ΑΜΒ οδηγεί στην αναγέννηση δυο ξεχωριστών μεριστωμάτων με κανονικό μέγεθος. (Χαραλαμπίδης et al, 2009)

Η μορφολογία των φυτομερών αλλάζει καθώς το φυτό περνάει από τη φάση της νεότητας στη φάση του ενήλικου ατόμου και τη φάση της αναπαραγωγής. Στο *Arabidopsis* τα μεσογονάτια διαστήματα που αναπτύσσονται κατά τη φάση της νεότητας και τη φάση του ενήλικου ατόμου δεν επιμηκύνονται, με αποτέλεσμα τη δημιουργία μιας ροζέτας φύλλων και ενός συμπαγούς βλαστού (Χαραλαμπίδης et al, 2009).

Τα φύλλα της ροζέτας συνδέονται στο βλαστό μέσω μακριών μίσχων και αλλάζουν βαθμιαία σχήμα καθώς το φυτό περνά από τη φάση της νεότητας στη φάση του ενήλικου ατόμου. Τα νεαρά φύλλα έχουν συνήθως μικρά και κυκλικά ελάσματα, ενώ τα μεταγενέστερα φύλλα είναι μεγάλα και ωοειδή. Η μετάβαση από τη φάση της νεότητας στη φάση του ενήλικου ατόμου χαρακτηρίζεται επίσης από την ύπαρξη φύλλων που φέρουν τριχίδια (trichomes) μόνο στη ραχιαία πλευρά. Η έναρξη της αναπαραγωγικής φάσης χαρακτηρίζεται από μια δραματική αύξηση του μήκους του βλαστού, ο οποίος παράγει τις ταξιανθίες. Στη βάση κάθε γόνατος έχουμε το σχηματισμό μικρών άμισχων φύλλων (cauline leaves). Τα άμισχα αυτά φύλλα αναπτύσσονται πολλές φορές από καταβολές, οι οποίες δημιουργούνται πριν το σχηματισμό των ανθέων (Χαραλαμπίδης et al, 2009).

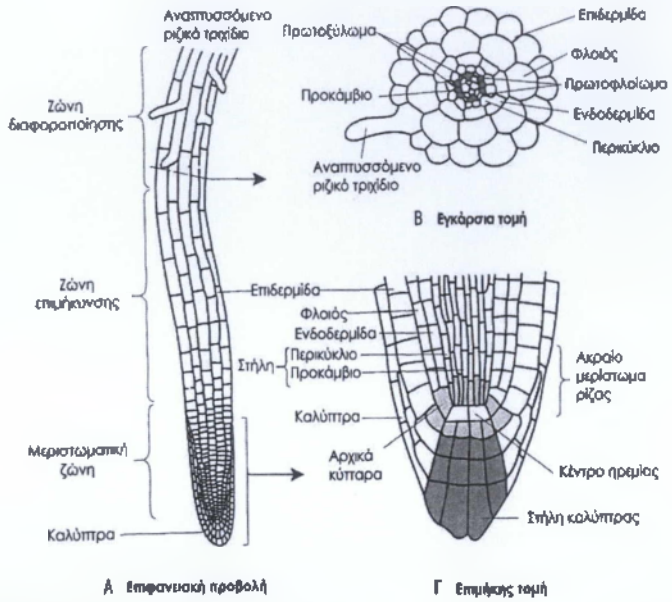
Μια ιδιαίτερα σημαντική αλλαγή στη μορφολογία των φυτομερών, κατά τη διάρκεια μετάβασης του φυτού από τη μια φάση στην άλλη, είναι αυτή που παρατηρείται στα μασχαλιαία μεριστώματα. Στα βλαστικά φυτομερή, έχουμε το σχηματισμό εμφανών μασχαλιαίων μεριστωμάτων μετά τη δημιουργία των

καταβολών των φύλλων. Δεν είναι ξεκάθαρο αν αυτά τα μεριστώματα δημιουργούνται de novo ή αν δημιουργούνται από μια μικρή ομάδα κυττάρων, τα οποία παραμένουν σε αδιαφοροποίητη μεριστωματική κατάσταση καθ'όλη τη διάρκεια ανάπτυξης των φύλλων. Τα μασχαλιαία μεριστώματα αναπτύσσονται ακροπεταλικά (acropetal gradient) από τις μασχάλες των φύλλων, δημιουργώντας μικρούς βλαστητικούς οφθαλμούς (buds). Κατά τη διάρκεια της ανθοφορίας όμως, έχουμε τη δημιουργία σε όλες τις μασχάλες των φύλλων μασχαλιαίων μεριστωμάτων, τα οποία αναπτύσσονται βασιπεταλικά (basipetal gradient) για να δημιουργήσουν τις πλάγιες ταξιανθίες. Τα μεριστώματα αυτά αυξάνουν σε μέγεθος εις βάρος των καταβολών των φύλλων και μετατρέπονται σε ανθικά μεριστώματα ή μεριστώματα ταξιανθίας, από τα οποία θα προκύψουν στη συνέχεια τα άνθη και οι ταξιανθίες του ώριμου φυτού (Εικόνα 1.4) (Χαραλαμπίδης et al, 2009).



ΕΙΚΟΝΑ 1.4: Σχηματική απεικόνιση των φυτομερών στο *Arabidopsis thaliana* και τις δράσεις των ακραίων και μασχαλιαίων μεριστωμάτων του βλαστού. Α. Φυτό στη φάση της ανθοφορίας. Κατά τη διάρκεια της βλαστητικής ανάπτυξης το *Arabidopsis* παράγει μια ροζέτα από φύλλα τα οποία διαχωρίζονται μεταξύ τους με πολύ κοντά μεσογονάτια διαστήματα. Κατά τη μετάβαση στην ανθοφορία η επιμήκυνση των μεσογονατίων διαστημάτων αυξάνει ραγδαία οδηγώντας στη δημιουργία της ταξιανθίας. Β. Η διαδοχική εγκαθίδρυση των μασχαλιαίων μεριστωμάτων και των φύλλων κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης του βλαστού. 1, έναρξη σχηματισμού των φύλλων της ροζέτας χωρίς εμφανή μασχαλιαία μεριστώματα. Σε πιο γηραιά γόνατα (στη βάση του φυτού) έχουμε το σχηματισμό μασχαλιαίων μεριστωμάτων τα οποία αναπτύσσονται σε βλαστητικούς οφθαλμούς. Οι οφθαλμοί αυτοί μπορούν να δημιουργήσουν δευτερογενείς ταξιανθίες κατά την ανθοφορία. 2, σε γόνατα της βάσης της ταξιανθίας έχουμε το σχηματισμό ενός άμισχου φύλλου και ενός μασχαλιαίου μεριστώματος. Τα μεριστώματα αυτά επιμηκύνονται δημιουργώντας πλάγιες ταξιανθίες. 3, τα γόνατα στο ακραίο τμήμα της ταξιανθίας δημιουργούν ανθικά μεριστώματα, το καθ' ένα από τα οποία αποτελείται από ένα μεγάλο μασχαλιαίο μερίστωμα και μια κρυπτική καταβολή φύλλου. Η κρυπτική αυτή καταβολή καταστέλλεται από το ανθικό μερίστωμα πριν τη δημιουργία του άνθους. (ΠΗΓΗ: Χαραλαμπίδης et al, 2009)

Σε αντίθεση με το ΑΜΒ, το ακραίο μερίστωμα της ρίζας (ΑΜΡ) δεν βρίσκεται στην κορυφή της ρίζας αλλά πίσω από ένα προστατευτικό στρώμα κυττάρων που ονομάζεται καλύπτρα (root cap). Το ΑΜΒ αποτελείται από ένα σύνολο αρχικών (αρχέγονων) κυττάρων (initial cells), η διαίρεση των οποίων προμηθεύει με νέα κύτταρα την αναπτυσσόμενη ρίζα. Τα μεριστωματικά κύτταρα που εφάπτονται των κυττάρων της καλύπτρας διαιρούνται ταχέως προκειμένου να αναπληρώσουν τα κύτταρα της καλύπτρας που αποκολλώνται από τη ρίζα καθώς αυτή εισχωρεί μέσα στο έδαφος. Η διαίρεση των υπολοίπων μεριστοματικών κυττάρων συμβάλλει στη δημιουργία του κύριου σώματος της ρίζας. Κατά την έναρξη σχηματισμού της ρίζας, όλα τα κύτταρα στο ΑΜΡ διαιρούνται συνήθως με τον ίδιο ρυθμό. Σε πολλά φυτικά είδη όμως με την πάροδο του χρόνου, ορισμένα κύτταρα στο κέντρο του μεριστώματος σταματούν να διαιρούνται, σχηματίζοντας το λεγόμενο κέντρο ηρεμίας (quiescent centre). Τα κύτταρα του κέντρου ηρεμίας δε χάνουν ωστόσο την ικανότητά τους να διαιρούνται. Παραμένουν σε μια αδιαφοροποίητη κατάσταση και η διαίρεσή τους μπορεί να ενεργοποιηθεί σε περίπτωση τραυματισμού του ΑΜΡ. Επίσης ο λειτουργικός τους ρόλος είναι να καταστέλλουν τη διαφοροποίηση των γειτονικών μεριστοματικών κυττάρων. Σε επιμήκη προβολή, η αναπτυσσόμενη ρίζα μπορεί να διαχωριστεί σε τρείς ευδιάκριτες περιοχές. Στη μεριστωματική ζώνη, στη ζώνη επιμήκυνσης και στη ζώνη διαφοροποίησης (όπως φαίνεται και στην εικόνα που ακολουθεί). Σε εγκάρσια προβολή η ώριμη ρίζα του Arabidopsis αποτελείται από συγκεντρικούς δακτυλίους κυττάρων. Εξωτερικά υπάρχει η στιβάδα της ριζοδερμίδας, τα επιδερμικά κύτταρα της οποίας μπορεί να φέρουν ή να μη φέρουν ριζικά τριχίδια. Κάτω από τη ριζοδερμίδα βρίσκεται ο θεμελιώδης ιστός που αποτελείται από μια στιβάδα φλοιού και μια στιβάδα ενδοδερμίδας. Εσωτερικά της ενδοδερμίδας υπάρχει η στιβάδα του περικυκλίου, η οποία οριοθετεί τον κεντρικό κύλινδρο που περιέχει τον αγωγό ιστό. Κατά τη διάρκεια της εμβρυακής και μετά-εμβρυακής ανάπτυξης της ρίζας, τα μεριστώματα ακολουθούν ένα στερεότυπο σχέδιο διαιρέσεων, προκειμένου να δημιουργήσουν τις σωστές καταβολές των επιμέρους κυτταρικών σειρών (κυτταρικών φακέλων). Οποιαδήποτε αλλαγή στο πρότυπο οργάνωσης του ΑΜΡ οδηγεί στην ανάπτυξη μιας ρίζας με ανώμαλο σχέδιο, που ποικίλει ανάλογα με το αίτιο και το αναπτυξιακό στάδιο της ρίζας (Χαραλαμπίδης et al, 2009).



ΕΙΚΟΝΑ 1.5: Η ρίζα του *Arbidopsis thaliana*. Α. Επιφανειακή προβολή. Β. Ακτινωτή εγκάρσια τομή στη ζώνη διαφοροποίησης, Γ. Επιμήκης τομή στο ύψος του ακρορίζιου. (ΠΗΓΗ: Χαραλαμπίδης et al, 2009)

1.3. ΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΑΝΩΜΑΛΙΩΝ ΘΡΕΨΗΣ ΣΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΗΣ ΡΙΖΑΣ

Όταν η οργανική ύλη αποικοδομείται το έδαφος εμπλουτίζεται με θρεπτικά στοιχεία, τα οποία όμως συχνά εξαντλούνται λόγω των συστηματικών καλλιεργειών. Επομένως στα διάφορα στρώματα του εδάφους παρατηρείται ανομοιογενής κατανομή ή ανεπάρκεια θρεπτικών στοιχείων. Η ανάπτυξη του ριζικού συστήματος σε αρκετά φυτικά είδη επηρεάζεται από τη διαθεσιμότητα των απαραίτητων θρεπτικών στοιχείων στο έδαφος. Έτσι, συνήθως ο ρυθμός ανάπτυξης της ρίζας αυξάνει σε εδαφικά στρώματα πλούσια σε θρεπτικά στοιχεία, ενώ αντίστοιχα μειώνεται όταν παρατηρείται έλλειψη. Τα βασικότερα θρεπτικά στοιχεία για την ανόργανη θρέψη των φυτών είναι μακροστοιχεία όπως: το άζωτο, ο φώσφορος και το κάλιο, τα οποία είναι απαραίτητα σε μεγαλύτερες ποσότητες από τα μικροστοιχεία ή ιχνοστοιχεία επειδή αποτελούν δομικά στοιχεία των κυριότερων βιομορίων στα φυτικά κύτταρα. Η ανομοιόμορφη κατανομή μακροστοιχείων, όπως αζώτου -είτε με τη μορφή νιτρικών (NO_3^-) ή αμμωνιακών

(NH_4^-) ιόντων- ή με τη μορφή του φωσφόρου (PO_4^{3-}), επηρεάζουν σημαντικά την αρχιτεκτονική του ριζικού συστήματος στα περισσότερα φυτά. Όσον αφορά όμως την ανομοιόμορφη κατανομή ή έλλειψη ιόντων καλίου στο έδαφος, σχετικά σπάνια παρατηρείται απόκλιση στο πρόγραμμα ανάπτυξης της ρίζας των φυτών (Ρήγας et al, 2009).

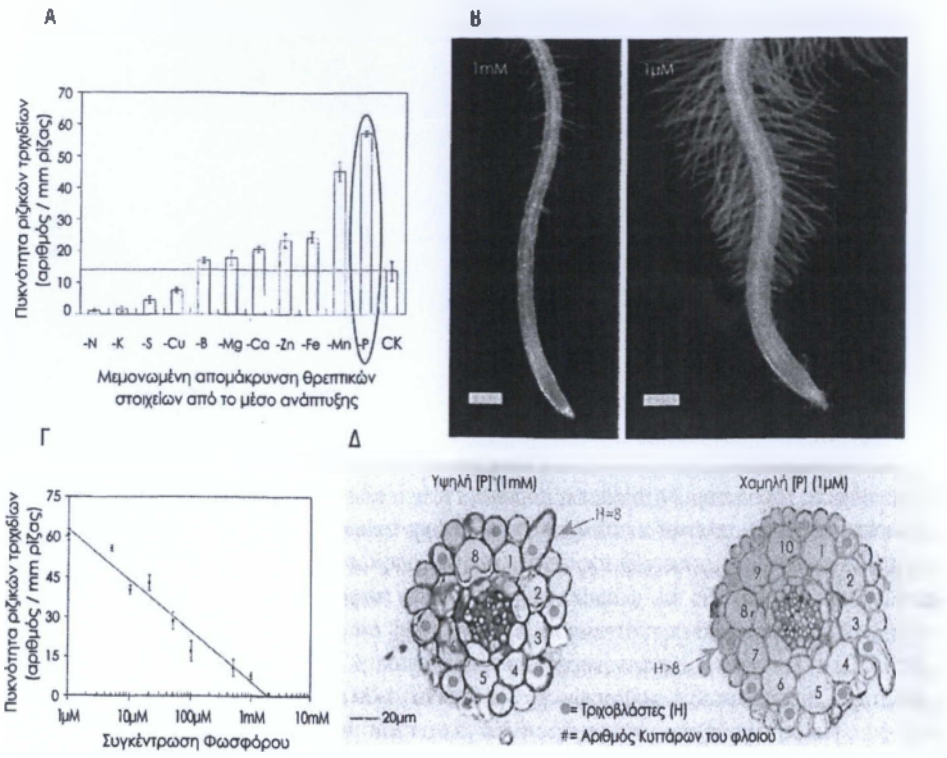
Η αντίδραση των φυτών στην ανομοιόμορφη κατανομή ή στην έλλειψη κάποιου θρεπτικού στοιχείου από το έδαφος ποικίλει μεταξύ των φυτικών ειδών. Περίπου το ένα τρίτο των φυτών που έχουν μέχρι στιγμής εξεταστεί δεν παρουσιάζουν κάποια αναπτυξιακή μεταβολή είτε στην έλλειψη ή στην ανομοιόμορφη κατανομή ενός θρεπτικού στοιχείου. Τα υπόλοιπα όμως είδη παρουσιάζουν αποκρίσεις που διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους. Γενικά, τα ταχέως αναπτυσσόμενα μονοετή φυτά εμφανίζουν τις πιο δραματικές αποκλίσεις. Φαίνεται ότι η σύσταση σε θρεπτικά στοιχεία ενός εδαφικού στρώματος επηρεάζει σημαντικά τα φυτά με σχετικά μικρό βιολογικό κύκλο, όπως το Arabidopsis (Ρήγας et al, 2009).

Με τον όρο τροφομορφογένεση (trophomorphogenesis) χαρακτηρίζονται οι μεταβολές στο πρόγραμμα ανάπτυξης της ρίζας κυρίως, οι οποίες παρατηρούνται σε συνθήκες αδυναμίας θρέψης ενός φυτού. Συνήθως η έλλειψη ενός απαραίτητου θρεπτικού στοιχείου τροποποιεί την ανάπτυξη του ριζικού συστήματος. Όταν υπάρξει τέτοια αναπτυξιακή μεταβολή, το φυτό προσπαθεί να απορροφήσει τις αναγκαίες ποσότητες του στοιχείου που βρίσκεται σε έλλειψη προκειμένου να εξαλείψει τη θρεπτική ανεπάρκεια και να ολοκληρώσει το βιολογικό του κύκλο. Οι τροποποιήσεις στην ανάπτυξη του φυτού σχετίζονται με τη μεταβολή:

i. Του ρυθμού ανάπτυξης της ρίζας, ο οποίος ουσιαστικά συσχετίζεται με την επιμήκυνση του ριζικού συστήματος
ii. Της γωνίας ανάπτυξης της ρίζας, δηλαδή τη στρέψη της αναπτυσσόμενης ρίζας ανάλογα με τη διαθεσιμότητα των θρεπτικών στοιχείων προς αναζήτηση εδαφικών στρωμάτων επαρκών σε θρεπτικά στοιχεία και
iii. Της αρχιτεκτονικής του ριζικού συστήματος, η οποία σχετίζεται με τη μορφογένεση των ριζικών τριχιδίων ή των πλευρικών ριζών, προκειμένου να αυξηθεί η ενεργή επιφάνεια απορρόφησης της ρίζας, σε μια προσπάθεια να συμπληρωθούν οι θρεπτικές ανάγκες του φυτού ως προς το στοιχείο που βρίσκεται σε έλλειψη (Ρήγας et al, 2009).

1.3.1. Η ΔΙΑΘΕΣΙΜΟΤΗΤΑ ΦΩΣΦΟΡΟΥ ΚΑΙ Η ΜΟΡΦΟΓΕΝΕΣΗ ΤΩΝ ΡΙΖΙΚΩΝ ΤΡΙΧΙΔΙΩΝ ΣΤΟ ΦΥΤΟ *Arabidopsis thaliana*

Τα ριζικά τριχίδια του *Arabidopsis thaliana* έχουν καθιερωθεί ως μοντέλο για τη μελέτη σε επίπεδο φυσιολογίας, μοριακής βιολογίας και γενετικής συσχέτισης μεταξύ της θρέψης και των μεταβολών στην ανάπτυξη του φυτικού σώματος. Έχει παρατηρηθεί ότι η μεμονωμένη έλλειψη του απαραίτητων θρεπτικών στοιχείων επηρεάζει εκλεκτικά τη μορφογένεση των τριχιδίων στην επιδερμίδα της ρίζας του φυτού Arabidopsis. Συγκεκριμένα, η έλλειψη κυρίως φωσφόρου ή σιδήρου από το θρεπτικό μέσο της ανάπτυξης προκαλούν σημαντική αύξηση στον αριθμό των ριζικών τριχιδίων ανά mm πρωτογενούς ρίζας. Ειδικά η έλλειψη φωσφόρου που αποτελεί απαραίτητο μακροστοιχείο για την ανόργανη θρέψη, προκαλεί σημαντικές μεταβολές στο πρόγραμμα ανάπτυξης και διαφοροποίησης των επιδερμικών κυττάρων της ρίζας. Ο φώσφορος, μιας και είναι σχετικά δυσκίνητο στοιχείο στο έδαφος, σε συνθήκες έλλειψης προκαλεί αύξηση της ριζικής επιφάνειας αφού αυξάνεται η πυκνότητα των ριζικών τριχιδίων στη ριζική επιδερμίδα. Απώτερος σκοπός είναι το φυτό τελικά να απορροφήσει τις αναγκαίες ποσότητες φωσφόρου για να καλύψει τις θρεπτικές του ανάγκες. Έτσι, σε συνθήκες χαμηλής συγκέντρωσης φωσφόρου της τάξης του 1μM, αυξάνεται σημαντικά η πυκνότητα των ριζικών τριχιδίων, γεγονός που δεν παρατηρείται σε συνθήκες επάρκειας φωσφόρου 1mM. Επομένως, η διαθεσιμότητα φωσφόρου επηρεάζει σημαντικά την πυκνότητα των ριζικών τριχιδίων. Μελέτη της συσχέτισης μεταξύ του αριθμού των ριζικών τριχιδίων ανά μονάδα μήκους ρίζας και της εξωγενούς συγκέντρωσης ανόργανου φωσφόρου στο θρεπτικό μέσο ανάπτυξης αποκάλυψε ότι η μεταξύ τους σχέση είναι λογαριθμική. Πιο συγκεκριμένα, η πυκνότητα των τριχιδίων της ριζικής επιδερμίδας μειώνεται γραμμικά καθώς η διαθέσιμη συγκέντρωση φωσφόρου στο θρεπτικό μέσο ανάπτυξης αυξάνεται λογαριθμικά (Εικόνα 1.6) (Ρήγας et al, 2009).



ΕΙΚΟΝΑ 1.6: Διαθεσιμότητα φωσφόρου και μορφογένεση ριζικών τριχιδίων στο φυτό *Arabidopsis*. Α. Επίδραση της μεμονωμένης απομάκρυνσης θρεπτικών στοιχείων από το μέσο ανάπτυξης φυτών στην πυκνότητα των ριζικών τριχιδίων, Β. Τροφομορφογένεση ριζικών τριχιδίων σε συνθήκες επάρκειας (1mM) και έλλειψης (1μM) φωσφόρου, Γ. Λογαριθμική συσχέτιση της συγκέντρωσης φωσφόρου στο μέσο ανάπτυξης και της πυκνότητας των ριζικών τριχιδίων, Δ. Η έλλειψη φωσφόρου προκαλεί ανατομικές τροποποιήσεις στην πρωτογενή ρίζα του Arabidopsis. (ΠΗΓΗ: Χαραλαμπίδης et al, 2009)

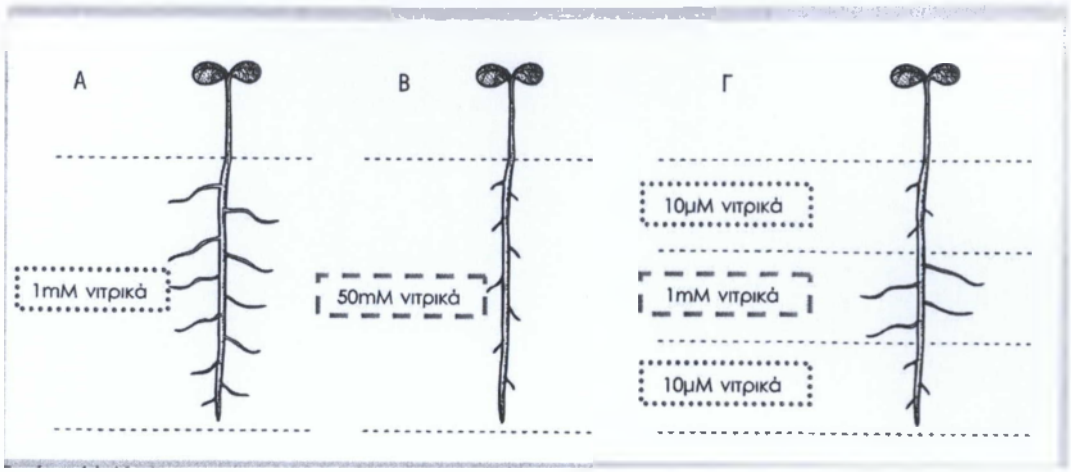
Κυτταροϊστολογικές αναλύσεις πρωτογενούς ρίζας φυτών *Arabidopsis* αποκάλυψαν την ύπαρξη σημαντικών ανατομικών μεταβολών μεταξύ φυτών που αναπτύχθηκαν σε συνθήκες έλλειψης φωσφόρου και φυτών που αναπτύχθηκαν σε συνθήκες επάρκειας φωσφόρου. Η πρωτογενής ρίζα φυτών που αναπτύχθηκαν σε συνθήκες έλλειψης φωσφόρου:

- Παρουσιάζει αύξηση στη διάμετρό της κατά 9%
- Ο αριθμός των κυττάρων του φλοιού είναι μεγαλύτερος κατά 45%
- Το μέγεθος των επιδερμικών κυττάρων είναι μικρότερο και
- Ο μέσος όρος του αριθμού των τριχοβλαστών αυξάνεται από οκτώ κύτταρα σε συνθήκες επάρκειας φωσφόρου, σε δώδεκα (Ρήγας et al, 2009).

Είναι λοιπόν φανερό ότι μέσω ενός μοριακού μηχανισμού η έλλειψη φωσφόρου επηρεάζει τη διαφοροποίηση και το πρότυπο ανάπτυξης των κυττάρων της ρίζας. Κύριος στόχος είναι η αύξηση της διαμέτρου της ρίζας αλλά και της ενεργής επιφάνειας απορρόφησης θρεπτικών στοιχείων, αφού σε συνθήκες έλλειψης φωσφόρου αυξάνεται σημαντικά ο αριθμός των ριζικών τριχιδίων. Ο μοριακός μηχανισμός με τον οποίο η έλλειψη φωσφόρου καθορίζει αυτό το διαφορετικό πρότυπο μορφογένεσης στη ρίζα δεν είναι ακόμη γνωστός. Πειράματα που έγιναν χρησιμοποιώντας μεταλλάξεις του *Arabidopsis* που είτε παρουσιάζουν ανωμαλίες στο πρότυπο ανάπτυξης των ριζικών τριχιδίων είτε σχετίζονται με τη μοριακή απόκριση σε φυτορμόνες, αποκάλυψαν την πιθανή συμμετοχή αυξίνης και αιθυλενίου (Ρήγας et al, 2009).

1.3.2. Η ΔΙΑΘΕΣΙΜΟΤΗΤΑ ΑΖΩΤΟΥ ΚΑΙ Η ΑΡΧΙΤΕΚΤΟΝΙΚΗ ΤΗΣ ΡΙΖΑΣ ΣΤΟ ΦΥΤΟ *Arabidopsis thaliana*

Η ρίζα για να αναπτυχθεί χρειάζεται τόσο θρεπτικά στοιχεία που απορροφούνται από τα εδαφικά στρώματα όσο και προϊόντα της φωτοσύνθεσης που μεταφέρονται από τους φωτοσυνθετικούς ιστούς που εντοπίζονται στα υπέργεια μέρη του φυτού. Αρχικά αναπτύχθηκε η θεωρία του μεταβολικού μηχανισμού (metabolic mechanism) σύμφωνα με την οποία η ανομοιόμορφη κατανομή θρεπτικών στοιχείων στο έδαφος, η οποία συνδέεται παροδικά με έλλειψη ή με επάρκεια θρεπτικών στοιχείων, τροποποιεί κατά τόπους τις μεταβολικές διεργασίες της ρίζας επηρεάζοντας με αυτό τον έμμεσο τρόπο την αρχιτεκτονική του ριζικού συστήματος (Εικόνα 1.7) (Ρήγας et al, 2009).



ΕΙΚΟΝΑ 1.7: Η επίδραση της διαθεσιμότητας νιτρικών στην ανάπτυξη των δευτερογενών ριζών του φυτού *Arabidopsis*. Α. Δευτερογενείς ρίζες που αναπτύσσονται σε κανονικές συγκεντρώσεις νιτρικών ιόντων (1mM) παρουσιάζουν μια ομοιογενή ανάπτυξη, Β. Σε συνθήκες υψηλής συγκέντρωσης νιτρικών (50 mM) η ανάπτυξη των δευτερογενών ριζών αναστέλλεται, Γ. Σε συνθήκες έλλειψης νιτρικών (10μM) οι δευτερογενείς ρίζες επιμηκύνονται στα τμήματα της ρίζας όπου υπάρχει επάρκεια νιτρικών (1mM) . (ΠΗΓΗ: Χαραλαμπίδης, 2009)

Όταν λοιπόν το ριζικό σύστημα ενός φυτού που γενικά αναπτύσσεται σε συνθήκες έλλειψης νιτρικών, διαπεράσει εδαφικό στρώμα πλούσιο σε νιτρικά, τότε η επάρκεια νιτρικών ιόντων προκαλεί τη γρήγορη ανάπτυξη δευτερογενών ριζών μόνο στο συγκεκριμένο τμήμα της ρίζας. Με βάση τη θεωρία του μεταβολικού μηχανισμού, η ταχεία ανάπτυξη δευτερογενών ριζών στο συγκεκριμένο τμήμα του ριζικού συστήματος συνδυάζεται με υψηλή κατανάλωση προϊόντων της φωτοσύνθεσης αποκλειστικά για να καλυφθούν οι μεταβολικές ανάγκες του συγκεκριμένου τμήματος της ρίζας. Έτσι, στα υπόλοιπα μέρη του ριζικού συστήματος σημειώνεται ανεπάρκεια προϊόντων της φωτοσύνθεσης, με αποτέλεσμα η ανάπτυξη των δευτερογενών ριζών να αναστέλλεται (Ρήγας et al, 2009).

Οι δευτερογενείς ρίζες του φυτού *Arabidopsis* παρουσιάζουν δυο αντίθετες μεταξύ τους αποκρίσεις στην υψηλή συγκέντρωση νιτρικών στο έδαφος. Η πρώτη εμφανίζεται όταν το ριζικό σύστημα αναπτύσσεται συνεχώς σε υψηλή συγκέντρωση νιτρικών. Τότε παρατηρείται μείωση της επιμήκυνσης των δευτερογενών ριζών σε ολόκληρη την έκταση του ριζικού συστήματος. Το φαινόμενο αυτό φαίνεται ότι αποτελεί την κύρια απόκριση σε συνθήκες επάρκειας νιτρικών, αφού η επιμήκυνση των δευτερογενών ριζών καταστέλλεται ακόμα και

στα μέρη του ριζικού συστήματος που παροδικά δεν αναπτύσσονται σε υψηλά νιτρικά. Η δεύτερη απόκριση παρατηρείται όταν η διαθεσιμότητα των νιτρικών είναι γενικά χαμηλή. Σε συνθήκες γενικά χαμηλής διαθεσιμότητας νιτρικών οι δευτερογενείς ρίζες που αντιστοιχούν σε τμήματα της ρίζας που παροδικά διέρχονται από εδαφικά στρώματα πλούσια σε νιτρικά, παρουσιάζουν υψηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης κατά δυο έως και τρείς φορές σε σχέση με τμήματα της ρίζας που αναπτύσσονται σε εδαφικά στρώματα όπου σημειώνεται έλλειψη νιτρικών. Στην περίπτωση αυτή η αύξηση συνοδεύεται επίσης από σχετικά μικρή αναστολή της επιμήκυνσης των δευτερογενών ριζών στα υπόλοιπα μέρη του ριζικού συστήματος (Ρήγας et al, 2009).

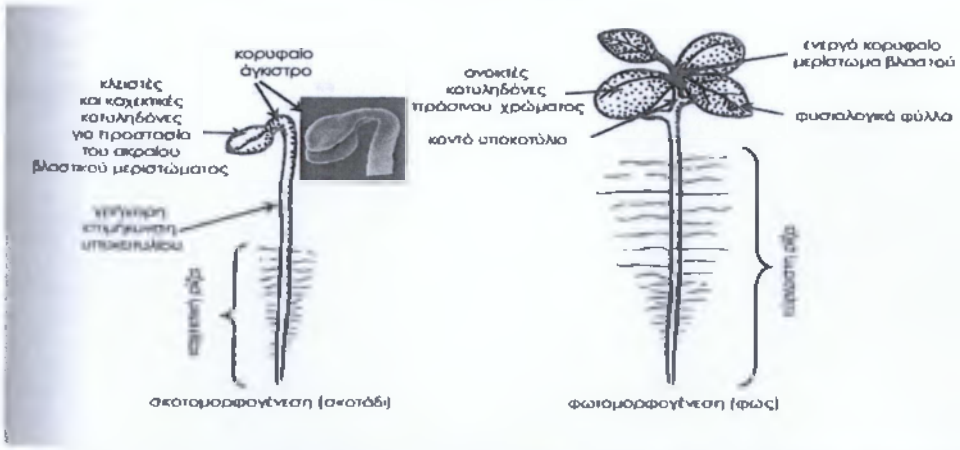
Είναι όμως σήμερα γνωστό ότι τουλάχιστον για τα φυτό *Arabidopdis* ο μεταβολικός μηχανισμός αδυνατεί να ερμηνεύσει την απόκριση του ριζικού συστήματος στη διαθεσιμότητα των νιτρικών. Αυτό ενισχύεται με την ανάλυση μεταλλάξεων του γονιδίου που κωδικοποιεί για το ένζυμο της νιτρικής ρεδουκτάσης, οι οποίες έχουν ως αποτέλεσμα το φυτό να αδυνατεί να χρησιμοποιήσει τα νιτρικά ιόντα ως πηγή αζώτου. Στη ρίζα αυτών των μεταλλαγμένων φυτών το επίπεδο του διαθέσιμου αζώτου δεν μεταβάλλεται με την εξωγενή εφαρμογή νιτρικών. Στην περίπτωση λοιπόν των συγκεκριμένων μεταλλάξεων παρατηρήθηκε ότι οι δυο διαφορετικοί τύποι απόκρισης στη υψηλή συγκέντρωση νιτρικών του εδάφους εξακολουθούν να εμφανίζονται. Παρόμοιες παρατηρήσεις έγιναν με αντίστοιχες μεταλλάξεις της νιτρικής ρεδουκτάσης σε φυτά καπνού (Ρήγας et al, 2009).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2: ΦΩΤΟΜΟΡΦΟΓΕΝΕΣΗ

2.1. ΟΡΙΣΜΟΣ ΦΩΤΟΜΟΡΦΟΓΕΝΕΣΗΣ

Τα φυτάρια που αναπτύσσονται στο φώς εμφανίζουν μορφολογία φωτομορφογένεσης. Πιο συγκεκριμένα, η ανάπτυξη τους χαρακτηρίζεται από: α) την εκτεταμένη ανάπτυξη του ριζικού συστήματος, β) την επιβράδυνση της επιμήκυνσης του βλαστού, γ) την κατακόρυφη ανάπτυξη του βλαστού, δ) το ξεδίπλωμα των φύλλων και την αύξηση του ελάσματός τους, ε) την έκφραση των γονιδίων που ελέγχουν τη βιοσύνθεση χρωστικών που συμμετέχουν στο μηχανισμό της φωτοσύνθεσης, στ) τη διαφοροποίηση των χλωρωτικών προπλαστιδίων σε λειτουργικούς χλωροπλάστες και ζ) στην εαρινοποίηση του κορυφαίου μεριστώματος του βλαστού. Θα μπορούσε λοιπόν να δοθεί ο εξής ορισμός για τη φωτομορφογένεση: Ως Φωτομορφογένεση ορίζεται κάθε διεργασία της φυτικής ανάπτυξης που βρίσκεται κάτω από τον έλεγχο του φωτός και δεν εξαρτάται από τη φωτοσύνθεση. Οι διαφορές της επίδρασης του φωτός στους φυτικούς οργανισμούς μπορεί να οφείλονται:

- στην ποσότητα, την ένταση δηλαδή της φωτεινής ακτινοβολίας
- στη διεύθυνση, στον άνισο φωτισμό και
- στη διάρκεια της φωτοπεριόδου, δηλαδή στη σχετική διάρκεια ημέρας και νύκτας στο 24ωρο (Εικόνα 2.1) (Ρήγας et al, 2009).



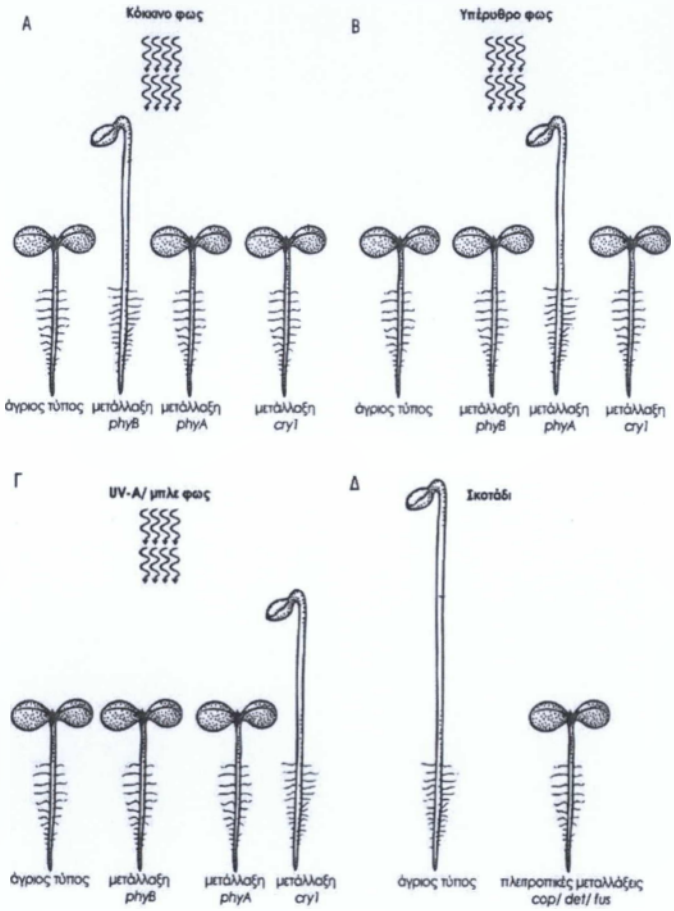
ΕΙΚΟΝΑ 2.1: Η μορφολογία σπορειοφύτων που αναπτύχθηκαν στο σκοτάδι (σκοτομορφογένεση) και στο φως (φωτομορφογένεση). (ΠΗΓΗ: Χαραλαμπίδης et al, 2009)

Θα γίνει μια προσπάθεια ώστε να ερμηνευτούν οι μηχανισμοί με τους οποίους τα χλωρωτικά φυτάρια αντιλαμβάνονται και αντιδρούν στα φωτεινά ερεθίσματα. Η φωτομορφογένεση ενεργοποιείται από την επίδραση του φωτός. Πρόκειται για μια διαδικασία που δεν εξαρτάται από την ποιότητα του φωτεινού ερεθίσματος. Έτσι ειδικά στο φυτό *Arabidopsis*, η φωτομορφογένεση μπορεί να ξεκινήσει ως απόκριση στα περισσότερα τμήματα ακτινοβολίας του φάσματος, όπως στη UV-A ακτινοβολία, στο κόκκινο, στο μπλε και κόκκινο ή υπέρυθρο φώς. Όσον αφορά τη διάρκεια επίδρασης του φωτεινού ερεθίσματος είναι δυνατόν μικρής διάρκειας φωτεινές επιδράσεις να ενεργοποιήσουν σταδιακά τμήματα της διαδικασίας, όπως τη μεταβολή της έκφρασης συγκεκριμένων γονιδίων ή την αναστολή της επιμήκυνσης του υπομοχλίου. Για να εξελιχθεί όμως το φαινόμενο σε πλήρη έκφραση απαιτείται διάρκεια στην επίδραση του φωτεινού ερεθίσματος (Ρήγας et al, 2009).

Με τη βοήθεια της μοριακής γενετικής έχουν χαρακτηριστεί οι φωτοδέκτες που ρυθμίζουν το φαινόμενο της φωτομορφογένεσης. Οι φαινότυποι των cry1 και cry2 μεταλλάξεων του *Arabidopsis* αποδεικνύουν ότι τα γονίδια αυτά είναι αναγκαία για την απόκριση στην UV-A ακτινοβολία ή στο μπλε φώς. Όταν στα φυτά επιδρά χαμηλής έντασης μπλε φωτισμός, η φωτομορφογένεση οφείλεται στα cry1 και cry2. Λαμβάνοντας υπόψη όμως ότι το κρυπτόχρωμα 2 είναι φωτοευαίσθητο, τότε είναι προφανές ότι στην περίπτωση που το μπλε φώς είναι υψηλής έντασης, τότε κυρίως συμμετέχει το cry1. Εξετάζοντας το φαινότυπο μεταλλάξεων για τα φυτοχρώματα, παρατηρούμε ότι το phyB είναι απαραίτητο για τη γωτομορφογένεση όταν επιδρά συνεχής κόκκινος φωτισμός, ενώ το phyA όταν το φώς είναι υπέρυθρο. Στη διαδικασία της φωτομορφογένεσης θα πρέπει επίσης να συμμετέχουν και άλλα φυτοχρώματα πέρα από τα phyA και phyB. Στο συμπέρασμα αυτό καταλήγουμε παρατηρώντας ότι τα φυτά των μεταλλάξεων phyB παρουσιάζουν, υπό την επίδραση συνεχούς κόκκινου φωτισμού, κάποια φωτομορφογενετική μορφολογία (Εικόνα 2.2) (Ρήγας et al, 2009).

Υπάρχουν δυο δίοδοι που με την μεταγωγή σήματος από τους φωτοδέκτες οδηγούν στη φωτομορφογένεση. Από τη μια μόλις τα φυτά αντιληφθούν το φως, τότε μέσω μηχανισμών απευθείας θετικής ρύθμισης ενεργοποιείται η έκφραση των φωτωσυνθετικών γονιδίων οπότε κινητοποιείται η φωτομορφογένεση. Από την άλλη η υπόθεση που φαίνεται είναι ότι με την επίδραση του φωτός προκαλείται

μεταγωγή σινιάλων που αδρανοποιούν τους αρνητικούς ρυθμιστές της φωτομορφογένεσης (Ρήγας et al, 2009).



ΕΙΚΟΝΑ 2.2: Η μελέτη μεταλλάξεων του φυτού *Arabidopsis* αποκάλυψε την ύπαρξη μηχανισμών που ρυθμίζουν θετικά ή αρνητικά τη φωτομορφογένεση. Σε φυτά άγριου τύπου η συνεχής επίδραση κόκκινου, υπέρυθρου και UV-A/ μπλε φωτός ενισχύει τη φωτομορφογένεση. Η γενετική ανάλυση μεταλλάξεων στους φωτοδέκτες αποδεικνύει ότι για να ανταποκριθεί το φυτό στο: Α. κόκκινο φώς χρειάζεται το phyB, Β. Υπέρυθρο φώς στο phyA και Γ. UV-A/ μπλε φωτός στο cry1, Δ. Στο σκοτάδι η φωτομορφογένεση καταστέλλεται, με αποτέλεσμα τα φυτά αγρίου τύπου να γίνονται χλωρωτικά. Μόνο τα φυτά των πλειοτροπικών μεταλλάξεων cop/ det/ fus παρουσιάζουν κανονική μορφολογία μορφογένεσης στο σκοτάδι. Επομένως, τα γονίδια COP/ DET/ FUS χρειάζονται για την καταστολή της φωτομορφογένεσης, όταν τα φυτά αναπτύσσονται στο απόλυτο σκοτάδι. (ΠΗΓΗ: Χαραλαμπίδης et al, 2009)

2.1.1. ΑΡΝΗΤΙΚΟΙ ΡΥΘΜΙΣΤΕΣ ΤΗΣ ΦΩΤΟΜΟΡΦΟΓΕΝΕΣΗΣ

Μέχρι στιγμής στο φυτό *Arabidopsis* έχουν αναγνωριστεί σημαντικές μεταλλάξεις που παρουσιάζουν μορφολογία φωτομορφογένεσης ακόμα και όταν τα φυτά αναπτύσσονται στο απόλυτο σκοτάδι. Οι συγκεκριμένοι φαινότυποι χαρακτηρίστηκαν ως de-etiolated (det, μη χλωρωτικός) και constitutively photomorphogenetic (cop, μόνιμα φωτομορφογενετικός). Οι μεταλλάξεις det και cop είναι υπολειπόμενες και οφείλονται στη διακοπή της λειτουργίας των αντίστοιχων γονιδίων. Επομένως, σε φυτά αγρίου τύπου που αναπτύσσονται στο σκοτάδι ο λειτουργικός ρόλος των DET και COP γονιδίων είναι η καταστολή της φωτομορφογένεσης. Εκτός από τα μεταλλαγμένα det και cop, έχουν απομονωθεί οι μεταλλάξεις fusca (fus) με παρόμοιο φαινότυπο στο σκοτάδι. Το όνομά τους βασίζεται στη λατινική λέξη "fusca" που σημαίνει μωβ χρώμα, εξαιτίας της έντονης επικράτησης του συγκεκριμένου χρώματος στις μεταλλάξεις fus (Ρήγας et al, 2009).

Οι περισσότεροι αλληλόμορφοι των γονδίων DET, COP και FUS παρουσιάζουν ασθενή φαινότυπο, δηλαδή όταν τα φυτά μεγαλώνουν στο σκοτάδι εμφανίζουν ένα μέρος από το σύνολο των φωτομορφογενετικών χαρακτηριστικών. Υπάρχουν όμως έντεκα αλληλομορφοί με ισχυρό πλειοτροπικό (pleiotropic) φαινότυπο, οι οποίοι στο σκοτάδι εμφανίζουν καθαρά όλα τα φωτομορφογενετικά χαρακτηριστικά. Έτσι, στο σκοτάδι οι συγκεκριμένοι αλληλόμορφοι παρουσιάζουν κοντό υποκοτύλιο με ανοικτές κοτυλιδόνες, εκφράζουν γονίδια τα οποία κανονικά εκφράζονται υπό την επίδραση φωτός και φέρουν πλαστίδια που ουσιαστικά δεν αντιστοιχούν ούτε σε προπλαστίδια αλλά ούτε και σε απόλυτα λειτουργικούς χλωροπλάστες (Ρήγας et al, 2009).

2.1.2. ΟΡΜΟΝΙΚΑ ΣΙΝΙΑΛΑ

Ορισμένα χαρακτηριστικά που σχετίζονται με τη φωτομορφογένεση μπορεί να τροποποιηθούν με την επίδραση ορμονών ή μεταβάλλονται σε μεταλλάξεις που σχετίζονται με τη βιοσύνθεση ή την απόκριση σε φυτορμόνες. Για παράδειγμα, όταν τα φυτά των μεταλλάξεων det1 και constitutive

photomorphogenesis and dwarfism (cpd, μόνιμη φωτομορφογένεση και νανισμός) αναπτύσσονται στο σκοτάδι παρουσιάζουν μόνιμη φωτομορφογενετική ανάπτυξη. Έτσι, έχουν κοντό υποκοτύλιο, δεν παρουσιάζουν το τυπικό εστραμμένο άγκιστρο που χαρακτηρίζει τα φυτά που αναπτύσσονται στο σκοτάδι και ενώ βρίσκονται στο σκοτάδι τα φωτοεπαγόμενα γονίδια εκφράζονται κανονικά. Τόσο το γονίδιο DET1 όσο και το CPD συμμετέχουν στο μονοπάτι βιοσύνθεσης των μπρασινοστεροειδών (brassinosteroid). Οι μεταλλάξεις det1 και cpd παρουσιάζουν χαμηλά επίπεδα περιεκτικότητας στο μπρασινολίδιο (brassinolide) που αποτελεί την ενδογενή ορμονική μορφή των μπρασινοστεροειδών στα φυτά. Έτσι, φαίνεται ότι το μπρασινολίδιο είναι η ορμόνη που επηρεάζει ορισμένα από τα χαρακτηριστικά της σκοτομορφογένεσης (Ρήγας et al, 2009).

2.2 ΦΩΤΟΔΕΚΤΕΣ – ΟΡΜΟΝΕΣ

Τα φυτά χρησιμοποιούν το φώς ως πηγή ενέργειας και ως δείγμα που παρέχει πληροφορίες σχετικά με το περιβάλλον τους. Μια μεγάλη ομάδα που δέχεται αποκρίσεις από την επιρροή μπλε φωτός, χρησιμοποιείται για να ανιχνεύει το φώς, την ποσότητά του και την κατεύθυνσή του. Αυτά τα μπλε σήματα φωτός μετατρέπονται σε ηλεκτρικά και προκαλούν γενετικές και μεταβολικές διαδικασίες που οδηγούν σε αλλαγές στην ανάπτυξη, στην άνθιση και στις λειτουργίες του φυτού με σκοπό τον εγκλιματισμό στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες. Το μπλε φώς μπορεί να επηρεάσει τον φωτοτροπισμό, τις στοματικές κινήσεις, την επιμήκυνση του στελέχους, την ενεργοποίηση γονιδίων, τη βιοσύνθεση χρωστικών, την παρακολούθηση της ηλιακής ακτινοβολίας στα φύλλα και τέλος τις κινήσεις των χλωροπλαστών στο εσωτερικό των κυττάρων (Taiz and Zeiger, 1998).

Πιο συγκεκριμένα οι αντιδράσεις του μπλε φωτός μπορεί να διακριθούν μέσω του χαρακτηριστικού 'των τριών δακτύλων' του φάσματος δράσης στην περιοχή 400 έως 500 nm αλλά και από έλλειψη ευαισθησίας στο ερυθρό φώς. Με τον φωτοτροπισμό, όπως θα δούμε αναλυτικότερα σε επόμενες παραγράφους, προκύπτει μονομερής ανάπτυξη των φυτών προς τις πηγές φωτός και ασύμμετρη ανάπτυξη της σκιερής πλευράς τους. Στην αναστολή της επιμήκυνσης του στελέχους, η αντίληψη του μπλε φωτός απομονώνει το δυναμικό της μεμβράνης

των κυττάρων και ο ρυθμός επιμήκυνσης ελαττώνεται άμεσα. Στην ενεργοποίηση γονιδίων το μπλε φώς επηρεάζει τη μεταγραφή αλλά και τη μετάφραση οδηγώντας έτσι στη συσσώρευση γονιδιακών παραγόντων που απαιτούνται για τις μορφογενετικές αποκρίσεις του φωτός. Οι φλαβίνες και τα καροτενοειδή είναι οι κύριοι παράγοντες για τους φωτουποδοχείς μπλε φωτός. Τα CRY1 και CRY2 είναι δυο γονίδια του *Arabidopsis* που εμπλέκονται στην αναστολή της επιμήκυνσης του στελέχους λόγω του μπλε φωτός και ίσως παίζουν ρόλο στο φωτοτροπισμό. Τα CRY1 και CRY2 αποτελούν πιθανούς παράγοντες αποπρωτεϊνων φλαβίνης που περιέχουν χρωστικές οι οποίες μεσολαβούν στην υποδοχή κυανού φωτός, αρκετές ερευνητικές ομάδες αναζητούν τεκμηριωμένη απόδειξη αυτής της υπόθεσης (Taiz and Zeiger, 1998).

Οι πρώτες υποθέσεις σχετικά με τους φωτοδέκτες έγιναν κατά τη δεκαετία 1930-1940, ακολουθώντας τον τρόπο επέμβασης του φάσματος δράσης αποδείχτηκε πως το φώς που διεγείρει τα κολεόπτιλα και προκαλεί τον φωτοτροπισμό είναι το μπλε φώς. Όμως τα κολεόπτιλα που μεγαλώνουν σε σκοτεινές συνθήκες αποκτούν μια κίτρινη απόχρωση η οποία οφείλεται στην υψηλή περιεκτικότητα καροτενοειδών. Με βάση την ομοιότητα του φάσματος δράσης, για τον φωτοτροπισμό και του φάσματος απορρόφησης, των καροτενοειδών ο E.Buning πρότεινε το 1937 το β-καροτένιο σαν φωτοδέκτη για τον φωτοτροπισμό. Τα κολεόπτιλα είναι εμπλουτισμένα σε ριβοφλαβίνη. Οι οξειδωμένες ριβοφλαβίνες απορροφούν κυανό φως σε ένα φάσμα απορρόφησης, δείχνοντας έτσι το μέγιστο που αντιστοιχεί με το μέγιστο του φάσματος δράσης για τον φωτοτροπισμό. Ο Arthur W. Galston και οι συνεργάτες του βρήκαν στα τέλη της δεκαετίας του 1940 ότι όταν υπάρχει μείωση της έντασης του μπλε φωτός, η ριβοφλαβίνη μεσολαβεί στην καταστολή της αυξίνης που επηρεάζεται από το μπλε φως και είναι ο πιθανός μηχανισμός μεσολάβησης για τον φωτοτροπισμό. Αργότερα και παρά το γεγονός ότι η αυξίνη καταστέλλεται αποδεικνύεται πως δεν παίζει ρόλο στην ανάπτυξη του φυτού, αυτή η υπόθεση θέτει μια αντιπαράθεση μεταξύ όσων υποστηρίζουν ότι οι φλαβίνες είναι υπεύθυνες για την φώτο-αποδοχή του μπλε φωτός στα φυτά και όσων υποστηρίζουν ότι τα καροτενοειδή είναι υπεύθυνα για την φώτο-αποδοχή του μπλέ φωτός στα φυτά. Η υπόθεση της φλαβίνης γίνεται ευρέως αποδεκτή περίπου στα τέλη της δεκαετίας του 1960 έως τις αρχές 1970, όταν ο Lobular και οι συνεργάτες του απέδειξαν ότι, εντός ενός δοκιμαστικού σωλήνα, μπορεί να μειώσει την

ποσότητα μιας φλαβίνης, όπως η ριβοφλαβίνη, και η μείωση αυτή να προκαλέσει με τη σειρά της μείωση του cytocrome c (Taiz and Zeiger, 1998).

Τα αποτελέσματα που προέκυψαν από το *in-vitro* πείραμα έδειξαν πως γίνεται μεταγωγή σήματος, δεσμεύεται μια μεμβράνη φλαβίνης ή φλαβοπρωτεινών, που διεγείρονται από το μπλε φως και έτσι μειώνεται η παρουσία κυτοχρώματος και ξεκινά μια σειρά αντιδράσεων οξείδωσης, αναγωγής της μεμβράνης, που είναι συνδεδεμένη με την αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων μεταξύ των φλαβινών και των κυτοχρωμάτων η οποία μπορεί να μετρηθεί φασματοφωτομετρικά ως αλλαγή της απορρόφησης. Έχουν μελετηθεί εκτεταμένα διαλύματα χωρίς την παρουσία κυττάρων, κυτταρικά εκχυλίσματα και μέρη άθικτου ιστού, ωστόσο δεν κατέστη δυνατό να αποδειχθεί πως αυτές οι φωτοαντιδράσεις έχουν βιολογικό ρόλο στις αποκρίσεις του μπλε φωτός (Taiz and Zeiger, 1998).

2.2.1. ΓΟΝΙΔΙΑ ΠΟΥ ΕΜΠΛΕΚΟΝΤΑΙ ΜΕ ΤΟ ΜΠΛΕ ΦΩΣ ΚΑΙ ΕΧΕΙ ΤΑΥΤΟΠΟΙΗΘΕΙ Η ΑΝΑΣΤΟΛΗ ΕΠΜΥΚΗΝΣΗΣ ΤΩΝ ΥΠΟΚΟΤΥΛΩΝ

Το 1993 ο Anthony R. Cashmore και οι συνεργάτες του, απομόνωσαν το ελαττωματικό γονίδιο hy4 του *Arabidopsis,* το οποίο στερείται του μπλε φωτός, και αναστέλλει την επιμήκυνση του υποκοτύλου όπως αναφέρθηκε και πιο πάνω. Η αλληλουχία DNA του απομονωθέντος γονιδίου μαρτυρά πως ένα ενεργοποιημένο ένζυμο παρουσία μπλε φωτός επιδιορθώνει τις σκοτεινές πυριμιδίνες του DNA που έχουν υποστεί βλάβη από την υπεριώδη ακτινοβολία. Στις περισσότερες φωτολυάσες, οι πτερίνες απορροφούν υπεριώδες και μπλε φώς 350 έως 450 nm (μέγιστο 406 nm) και μεταφέρουν ενέργεια διεγείροντας το FAD, η οποία παρουσιάζει καταλυτικό ρόλο στους παράγοντες που εμπλέκονται με το DNA (Taiz and Zeiger, 1998).

Παρά την ομοιότητα με την ακολουθία της φωτολυάσης, το γονίδιο HY4 μετονομάστηκε πρόσφατα σε CRY1 και δεν εμπλέκεται με τις δραστηριότητες της φωτολύασης. Από την άλλη πλευρά, η υπερέκφραση του CRY1 γονιδίου στον καπνό ή στο φυτό *Arabidopsis* οδήγησε σε μεγαλύτερη διέγερση κυανού φωτός και ανέστειλε την επιμήκυνση του υποκοτύλου σε σχέση με τον άγριο τύπο, καθώς

και αυξημένη παραγωγή ανθοκυανίνης, ακόμα μια ανταπόκριση του μπλε φωτός. Αυτή η υπερέκφραση του CRY1 προκάλεσε αυξημένη ευαισθησία του μπλε φωτός στα διαγονιδιακά φυτά. Το μπλε φώς επίσης είναι υπεύθυνο για τον φωτοτροπισμό και για την εξάρτηση που παρουσιάζουν οι στοματικές κινήσεις και δείχνουν φυσιολογικές στον hy4 (cry1) μεταλλαγμένο φαινότυπο (Taiz and Zeiger, 1998).

Γονίδια με ομολογία αλληλουχίας ως προς το CRY1 έχουν απομονωθεί από το λευκό σινάπι (*Sinapis alba*), το μπιζέλι (*Pisum sativum*), τη ντομάτα (*Lycopersicum esculentum*) και το ρύζι (*Oryza sativa*). Ένα ακόμα γενετικό προϊόν που είναι ομόλογο με το CRY1, ονομάστηκε CRY2 έχει απομονωθεί από το φυτό *Arabidopsis*. Διαγονιδιακά φυτά που υπερεκφράζουν το γονίδιο CRY2 παρουσιάζουν μικρή αύξηση της αναστολής επιμήκυνσης των υποκοτύλων υποδεικνύοντας έτσι, σε αντίθεση με το CRY1, ότι το ονομαζόμενο CRY2, δεν παίζει πρωταρχικό ρόλο στην αναστολή επιμήκυνσης του στελέχους. Από την άλλη πλευρά τα διαγονιδιακά φυτά που υπερεκφράζουν το γονίδιο CRY2 παρουσιάζουν μεγάλη αύξηση στο μπλε φώς και διεγείρουν τη διαστολή της κοτυληδόνας, ακόμα μια επιρροή του μπλε φωτός (Taiz and Zeiger, 1998).

Το CRY1 γονίδιο μπορεί να προκαλέσει μια οξειδοαναγωγική αντίδραση, η οποία με τη σειρά της προκαλεί μεταγωγή σήματος που μένει να χαρακτηριστεί. Η CRY1 πρωτεΐνη που εκφράζεται σε μολυσμένα κύτταρα, μεταδιδόμενο από ιό εντόμου, φαίνεται να δεσμεύει ένα ποσό φλαβίνης. Ωστόσο η φλαβίνη που συνδέεται με το CRY1 γονίδιο σε φυτικά κύτταρα που εμπλέκονται στις αποκρίσεις κυανού φωτός, δεν έχει ακόμα αποδειχθεί. Η απόδειξη αυτή θα αποτελέσει σημαντικό παράγοντα όταν προσδιοριστεί αν οι αντιδράσεις οξειδοαναγωγής συνδέονται με τη φλαβίνη και αν αυτές προκαλούνται από το μπλε φώς, καθώς επίσης και να προσδιορίσει την ταυτότητα των συνδεδεμένων χρωμοφόρων με τα φυτικά κύτταρα (Taiz and Zeiger, 1998).

2.2.2. Η ΚΑΡΟΤΕΝΟΕΙΔΗΣ ΖΕΑΞΑΝΘΙΝΗ (ZEAXANTHIN) ΕΠΗΡΕΑΖΕΙ ΤΗ ΔΕΚΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΜΠΛΕ ΦΩΤΟΣ ΣΤΑ ΚΥΤΤΑΡΑ

Η καροτενοειδής ζεαξανθίνη (zeaxanthin) έχει πρόσφατα παρουσιαστεί σαν φωτοδέκτης μπλε φωτός. Η ζεαξανθίνη αποτελεί ένα από τα τρία μέλη του κύκλου ξανθοφυλλών των χλωροπλαστών, η οποία προστατεύει τις

φωτοσυνθετικές χρωστικές από την περίσσεια ενέργεια διέγερσης. Οι χλωροπλάστες των προστατευτικών κυττάρων (guard cell) έχουν μια τυπική περιεκτικότητα σε καροτενοειδή και ένα λειτουργικό κύκλο ξανθοφυλλών. Ο κύριος λόγος φωτοπροστασίας του κύκλου ξανθοφυλλών προστατευτικών κυττάρων δεν έχει ακόμα χαρακτηριστεί αλλά μπορεί να γνωστοποιηθεί ότι ο κύκλος παίζει σημαντικό ρόλο στη μεταγωγή του σήματος (Taiz and Zeiger, 1998).

Ένα παράδειγμα αυτής της μεταγωγής σήματος του κύκλου ξανθοφυλλών προστατευτικών κυττάρων παρέχεται από μια σύγκριση της περιεκτικότητας των προστατευτικών κυττάρων σε ζεαξενθίνη και μεσόφυλλα κύτταρα (mesophyll cells) από Vicia, τα οποία αφήνονται να μεγαλώσουν σε θερμοκήπιο. Δεν υπάρχει καμία ανιχνεύσιμη ζεαξανθίνη στα κύτταρα του μεσόφυλλου νωρίς το πρωί ή αργά το απόγευμα, αυτή η έλλειψη ζεαξανθίνης κάτω από τα χαμηλά επίπεδα ηλιακής ακτινοβολίας είναι η εξήγηση για την έλλειψη φωτοπροστασίας που χρειάζεται από τις χαμηλές ροές φωτονίων της ηλιακής ακτινοβολίας που επικρατούν αυτές τις ώρες (Taiz and Zeiger, 1998).

Εν αντιθέσει, η περιεκτικότητα ζεαξενθίνης σε προστατευτικά κύτταρα ακολουθεί στενά την προσπίπτουσα ηλιακή ακτινοβολία στην επιφάνεια του φύλλου, σε όλη τη διάρκεια της μέρας και είναι σχεδόν γραμμικά ανάλογο με τις ροές φωτονίων που λαμβάνουν χώρα νωρίς το πρωί και αργά το απόγευμα. Αυτή η στενή σχέση μεταξύ της ροής προσπιπτόντων φωτονίων και της περιεκτικότητας ζεαξενθίνης στα προστατευτικά κύτταρα καθ' όλη τη διάρκεια της μέρας παρουσιάζει την αναμενόμενη απόκριση χρωστικών που εμπλέκονται στην ανίχνευση μπλε φωτός (Taiz and Zeiger, 1998).

Το φάσμα απορρόφησης της ζεαξανθίνης ταιριάζει με το φάσμα δράσης του μπλε φωτός, που διεγείρει το άνοιγμα των στομάτων. Σε αντίθεση με βιοχημικές και μεταβολικές μελέτες που δείχνουν ότι η ζεαξανθίνη σχετίζεται με το μπλε φώς και αποτελεί παράγοντα της απόκρισης των στομάτων στο φώς. Το μπλε φώς που διεγείρει το άνοιγμα των στομάτων μειώνεται σε συνάρτηση με τη συγκέντρωση DTT (διθειοθρεϊτόλης) και αναστέλλεται εντελώς από 3mM OTT. Το κόκκινο φώς που διεγείρει τα ανοίγματα δεν είναι ευαίσθητο στην DTT, υποδεικνύοντας έτσι ότι ο αναστολέας δεν μεταβάλλει το συστατικό της κίνησης των στομάτων στο φώς που προκαλούνται από τη φωτοσύνθεση προστατευτικών κυττάρων (Taiz and Zeiger, 1998).

Τέθηκαν προς δοκιμή, στις αποκρίσεις του μπλε φωτός, και άλλοι αναστολείς όπως το κάλιο, το ιώδιο και το φαινυλοξικό που όμως ήταν λιγότερο χρήσιμοι λόγω της μικρής εξειδίκευσης ή της άνισης εξάρτησης της συγκέντρωσης. Υπάρχει και μια άποψη κατά την οποία η εξειδίκευση της αναστολής του μπλε φωτός που διεγείρει το άνοιγμα των στομάτων μέσω της DTT και της εξάρτησης από τη συγκέντρωσή του, δείχνουν ότι απαιτείται η παρουσία ζεαξανθίνης στα προστατευτικά κύτταρα έτσι ώστε να υπάρξει ανταπόκριση των στομάτων στο μπλε φώς. Η υπόθεση της ζεαξενθίνης ελέγχθηκε επίσης με μη φωτοχημική απόσβεση (NPQ) σε ένα μετάλλαγμα του φυτού *Arabidopsis* με ελαττωματικό ένζυμο που μετατρέπει τη βιολαξανθίνη (violaxanthin) σε ζεαξανθίνη. Λόγω της μετάλλαξης αυτής ούτε το μεσόφυλλο των προστατευτικών κυττάρων των χλωροπλαστών, με μη φωτοχημική απόσβεση, είναι ικανό να συσσωρεύσει ποσά ζεαξανθίνης στο φώς ή στο σκοτάδι. Τέθηκαν επίσης υπό δοκιμή οι αποκρίσεις των στομάτων των φύλλων του φυτού, αγρίου τύπου (μάρτυρα) χωρίς φωτοχημική απόσβεση, υπό αυξανόμενη ροή φωτονίων κόκκινου φωτός. Όπως έδειξαν τα στόματα άλλων ειδών, το μπλε φώς είναι υπεύθυνο για την αύξηση της απόκρισης των στομάτων φυτών αγρίου τύπου *Arabidopsis,* έναντι όσων εκτέθηκαν σε ροή κόκκινου φωτός (Taiz and Zeiger, 1998).

Αντιθέτως με τις μη φωτοχημικές αποκρίσεις των στομάτων έγινε αναφορά ανοιγμάτων αυτών για την οποία ήταν υπεύθυνο το μπλε ή το κόκκινο φώς, το οποίο οδήγησε σε φωτοσύνθεση των κυττάρων και δεν κατέστη εφικτό τελικά να αποδειχθεί αν ευθύνεται συγκεκριμένα το μπλε φώς γι αυτό. Έτσι, τόσο στο φυτό *Vicia* όσο και στο *Arabidopsis* η έλλειψη ζεαξανθίνης στα κύτταρα, που προκαλείται είτε από μεταβολικές είτε από γενετικές αλλαγές, εξαλείφει την στοματική ανταπόκριση του μπλε φωτός (Taiz and Zeiger, 1998).

Η υπόθεση της ζεαξανθίνης προσφέρει μια εξήγηση σχετικά με την ευαισθησία των κυττάρων στο μπλε φώς καθώς και στην αύξηση της ροής φωτονίων υπό την επήρεια κόκκινου φωτός όπως αναφέρθηκε και πιο πάνω. Όπως όλα δείχνουν για τους χλωροπλάστες του μεσόφυλλου, η συσσώρευση ζεαξανθίνης διεγείρεται από τα υψηλά ποσοστά φωτοσύνθεσης και μπορεί να προκληθεί τόσο από το μπλε όσο και από το κόκκινο φώς. Έτσι, τα κύτταρα με την αύξηση της ροής φωτονίου από κόκκινο φώς έχουν υψηλότερη περιεκτικότητα ζεαξανθίνης και η αύξηση αυτή της ζεαξανθίνης την ανταπόκριση των στομάτων στο μπλε φώς (Taiz and Zeiger, 1998).

Επίσης η υπόθεση της ζεαξανθίνης παρέχει μια απάντηση στο αινιγματικό ζήτημα της ανάγκης για δυο συστήματα φωτοϋποδοχέων στα κύτταρα. Η απόκριση στομάτων στο μπλε φώς εμπλέκεται στη λειτουργία τους κάτω από ειδικές συνθήκες, όπως το άνοιγμα των στομάτων που βρίσκονται υπό σκιά, όταν είναι εκτεθειμένα στον ήλιο και όταν ανοίγουν κατά την αυγή για μια ώρα της ημέρας όπου η ηλιακή ακτινοβολία είναι εμπλουτισμένη με μπλε φωτόνια. Ωστόσο το άνοιγμα των στομάτων υπό την επήρεια κόκκινου φωτός είναι πάντοτε χαμηλότερο από αυτή του λευκού φωτός, αποδεικνύοντας έτσι ότι η φωτοσυνθετική συνιστώσα της απόκρισης του φωτός των στομάτων δεν μπορεί να υποστηρίξει τη βέλτιστη Φώτο-εξάρτηση από το άνοιγμα των στομάτων χωρίς την παρουσία κυανού φωτός. Η στενή σχέση μεταξύ της προσπίπτουσας ηλιακής ακτινοβολίας και της περιεκτικότητας ζεαξανθίνης στα κύτταρα και η μοναδικότητα της ζεαξανθίνης στην φωτουποδοχή μπλε φωτός συνηγορούν στο ότι το μπλε φώς είναι βασικός παράγοντας της στοματικής λειτουργίας και δουλεύει σαν αισθητήρας στην παρουσία ροής φωτονίων στην επιφάνεια των φύλλων. Η φωτοσυνθετική ιδιότητα, από την άλλη πλευρά, θα μπορούσε να δημιουργήσει μια σύζευξη της απόκρισης των στομάτων με τα ποσοστά φωτοσύνθεσης στο μεσόφυλλο (Taiz and Zeiger, 1998).

2.3. Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΩΝ ΦΑΙΝΟΤΥΠΙΚΩΝ ΑΝΤΙΔΡΑΣΕΩΝ ΣΤΙΣ ΒΑΣΙΚΕΣ ΛΕΙΤΟΥΡΓΕΙΕΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ

Με τον όρο φαινοτυπικές αντιδράσεις εννοούμε την ικανότητα που έχει ένας οργανισμός με δεδομένο γενότυπο να τροποποιεί το φαινότυπό του, δηλαδή το σύνολο των εμφανών χαρακτηριστικών του, ως αντίδραση στις αλλαγές που πραγματοποιούνται στο περιβάλλον του (Price 2003). Η αντίδραση αυτή του οργανισμού μπορεί να εκφράζεται σε μορφολογικό, βιοχημικό, φυσιολογικό ή αναπτυξιακό επίπεδο, καθώς και στα πρότυπα συμπεριφοράς (Γεώργα, 2008). Επομένως ένας οργανισμός με φαινοτυπικές αντιδράσεις εκφράζει διαφορετικούς φαινότυπους, ανάλογα με το βιοτικό και αβιοτικό περιβάλλον του (Price, 2003). Οργανισμοί με ένα δεδομένο γενότυπο μπορεί να παρουσιάζουν διαφορετικό ποσοστό φαινοτυπικής αντίδρασης, όταν εκτεθούν σε περιβαλλοντικές αλλαγές (De Jong, 2005)

Είναι γνωστό από τις χρόνιες επιστημονικές μελέτες, πως τα φυτά υπόκεινται σε μορφολογικές αλλαγές ανάλογα με το περιβάλλον στο οποίο βρίσκονται. Εργασίες διαφόρων ερευνητών τεκμηριώνουν την έκταση των φαινοτυπικών μεταβολών των φυτών στα διάφορα περιβάλλοντα (Miner, 2005). Κάποια παραδείγματα είναι: η διαφορά μεταξύ ηλιαζόμενων και σκιαζόμενων φύλλων, η ετεροφυλλία, ο περιβαλλοντικός έλεγχος της κλειστογαμίας, οι αντιδράσεις φυτών στη βόσκηση και τον ανταγωνισμό αποτελούν περιπτώσεις φαινοτυπικών αντιδράσεων. Όλα τα παραπάνω συνηγορούν με την αντίληψη ότι οι διάφορες φαινοτυπικές αντιδράσεις των φυτών είναι προσαρμόσιμες στους εκάστοτε βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες (Schlichting, 1986).

Γενικά Θεωρείται ότι οι φαινοτυπικές αντιδράσεις εξελίχθηκαν προκειμένου να επιτρέψουν στα φυτά να επιβιώνουν στο συνεχώς μεταβαλλόμενο περιβάλλον τους. Αυτό το φαινόμενο παρατηρείται παντού στη φύση και ιδιαίτερα ανάμεσα σε συμβιωτικές σχέσεις. Τα διάφορα γνωρίσματα τα οποία και τροποποιήθηκαν λόγω των βιοτικών ή αβιοτικών παραγόντων είναι δυνατό να επέλθουν στον αρχικό τους φαινότυπο, όταν οι παράγοντες αυτοί απουσιάζουν. Επομένως μια φαινοτυπική αντίδραση μπορεί να προκαλέσει φυσιολογικές και μορφολογικές διαφορές σε ορισμένους οργανισμούς, οι οποίοι όμως είναι γενετικά όμοιοι (Kolling, 2002). Παρά τη συμβολή των φαινοτυπικών αντιδράσεων στην επιβίωση των διαφόρων οργανισμών, ακραίες μορφές τους που οφείλονται στη δράση της φυσιολογικής επιλογής και η οποία με τη σειρά της μπορεί να τροποποιήσει μια φαινοτυπική αντίδραση σαν τμήμα προσαρμογής, δεν είναι πάντα επιθυμητές. Έτσι αν ο σπόρος ενός φυτού βλαστήσει κατά τη διάρκεια ενός εξαιρετικά ξηρικού έτους λόγω μεγάλης φαινοτυπικής πλαστικότητας, τότε το ίδιο φυτό σε συνθήκες μέσης υγρασίας μπορεί να μην έχει ικανοποιητική φυλλική επιφάνεια, ώστε να ανταγωνιστεί επιτυχώς τα άλλα φυτά τα οποία λόγω μικρότερης φαινοτυπικής πλαστικότητας είναι πιο προσαρμοσμένα στις υγρές συνθήκες. Παρόλα αυτά η απουσία ή η μικρή φαινοτυπική πλαστικότητα μπορεί να αποβεί μοιραία για τον εκάστοτε οργανισμό (Kolling, 2002).

Επίσης, η συμβολή των φαινοτυπικών αντιδράσεων είναι σημαντική στη διατήρηση και την εξέλιξη των διαφόρων οργανισμών κάτω από την επίδραση δυσμενών βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων, μέσω της παραγωγής νέων φαινοτύπων, πιο προσαρμοσμένων στις συνθήκες αυτές. Ταυτόχρονα η φαινοτυπική πλαστικότητα συμμετέχει και στη διατήρηση της γενετικής

παραλλακτικότητας εντός των διαφόρων πληθυσμών (Pigliucci, 1994). Θα μπορούσαμε να πούμε ότι μια φαινοτυπική αντίδραση είναι αποτέλεσμα προσαρμοστικότητας που υπόκειται σε γενετικό έλεγχο και ότι οι ποικίλες διαφορές εντός ενός πληθυσμού και ενός είδους οφείλονται στο διαφορετικό βαθμό αντίδρασης που εκφράζεται κάτω από τις ίδιες συνθήκες ανάπτυξης (Cook and Johnson, 1967:Thompson, 1991). Οργανισμοί με ένα δεδομένο γενότυπο μπορεί να παρουσιάζουν διαφορετικό ποσοστό φαινοτυπικής αντίδρασης, όταν εκτεθούν στις ίδιες περιβαλλοντικές αλλαγές (De Jong, 2005), όπου συμβαίνουν οι περιβαλλοντικές αλλαγές σε σχέση με τις προσαρμοστικές αλλαγές των φυτών (Osmond and Chow, 1988). Όταν οι αλλαγές πραγματοποιούνται κατά τη διάρκεια χιλιετιών ή αιώνων, όπως μια σημαντική κλιματική αλλαγή, η εξελικτική διαδικασία θα πραγματοποιηθεί εντός των συνεχόμενων γενεών. Όταν οι αλλαγές συμβαίνουν κατά τη διάρκεια μηνών, εβδομάδων ή ημερών, όπως είναι η πτώση ενός γειτονικού δέντρου που δημιουργεί ένα άνοιγμα στη φυτοστοιβάδα δια μέσω του οποίου περνά το φώς, τα φυτά που μπορούν να τροποποιήσουν ορισμένα χαρακτηριστικά τους και να ανταπεξέλθουν καλύτερα στις νέες συνθήκες, είναι πιο πιθανό να επιζήσουν και εν συνεχεία να αναπαραχθούν. Όταν οι περιβαλλοντικές αλλαγές πραγματοποιούνται σε συντομότερο χρονικό διάστημα όπως, οι μετακινούμενες ηλιακές κηλίδες πάνω στο έδαφος ενός δάσους, τα φυτά αντιδρούν σε μοριακό επίπεδο τροποποιώντας τα κέντρα φωτοσύνθεσης (Bjorkman and Holmgren, 1963). Φυτά που αναπτύσσονται κάτω από δυσμενείς συνθήκες, προκειμένου να επιβιώσουν προσαρμόζονται στις συνθήκες αυτές με μορφολογικές αλλαγές ή αλλαγές σε μοριακό επίπεδο.

Επομένως οι φαινοτυπικές αντιδράσεις αποτελούν έναν σημαντικό παράγοντα προσαρμογής των φυτών, αυξάνουν την ικανότητα επιβίωσής τους και επεκτείνουν το γεωγραφικό πλάτος πέρα από το οποίο μπορούν να αναπτυχθούν. Τα φυτά διαφέρουν ως προς το βαθμό αντιδράσεων γι αυτό και φυτά που αναπτύσσονται σε σταθερά περιβάλλοντα είναι λιγότερο πιθανό να παρουσιάσουν μορφολογικές και φυσιολογικές μεταβολές, ενώ φυτά που αναπτύσσονται σε μεταβαλλόμενα περιβάλλοντα παρουσιάζουν φαινοτυπική πλαστικότητα. Σε τέτοιες καταστάσεις τα φυτά είναι πιο πιθανό να επιβιώσουν μόνο αν τροποποιηθούν μορφολογικά και φυσιολογικά. Για παράδειγμα σε περιβάλλον με κυμαινόμενα επίπεδα έντασης φωτός και ειδικότερα περιπτώσεις φυτών που υπάρχει ανταγωνισμός για το φώς, τα φυτά παρουσιάζουν μεγάλο βαθμό

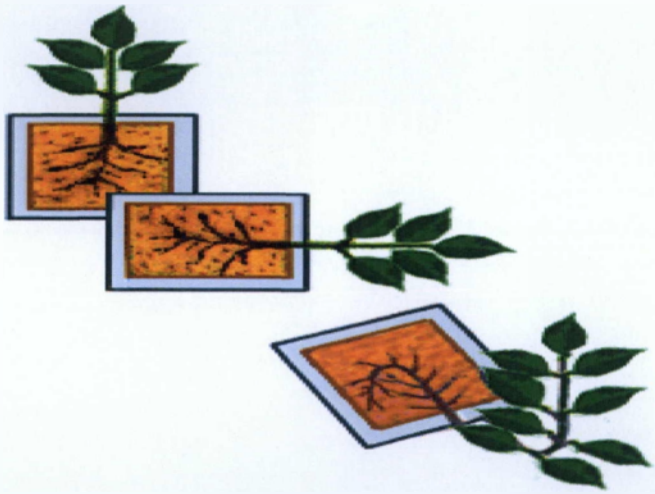
φαινοτυπικών αντιδράσεων ως απάντηση στις αλλαγές της έντασης του φωτός. Όταν παρατηρείται αλλαγή στην ένταση του φωτός, τα φυτά αντιδρούν με μορφολογικές και μοριακές αλλαγές στο μήκος των μεσογονάτιων διαστημάτων, στη διάμετρο των μίσχων των φύλλων και στην ανατομία των φύλλων. Όλα τα παραπάνω αποσκοπούν στην όσο το δυνατό καλύτερη αξιοποίηση του διαθέσιμου φωτός (Reyrson and Dengler, 1994). Σύμφωνα με τους Miner (2005) ένα ευρύ φάσμα οργανισμών εμφανίζει φαινοτυπική πλαστικότητα ως απάντηση στους διάφορους βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες του περιβάλλοντος στο οποίο βρίσκονται. Αυτό έχει σαν αποτέλεσμα να υπάρχουν εμφανείς αλλαγές στη συμπεριφορά τους, τη φυσιολογία και μορφολογία τους, την αύξηση και την ανάπτυξή τους. Οι αλλαγές αυτές γίνονται αντιληπτές κατά τη διάρκεια της ζωής των μεμονωμένων ατόμων, είτε μεταξύ των γενεών. Οι παραπάνω ερευνητές, Miner, ασχολήθηκαν κυρίως με την οικολογική σημασία των φαινοτυπικών αντιδράσεων υποστηρίζοντας πως ακριβώς επειδή οι αντιδράσεις αυτές τροποποιούν ένα πλήθος άμεσων και έμμεσων αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ατόμων και των περιβαλλόντων τους αυτό έχει σαν αποτέλεσμα να υπάρχουν επιπτώσεις σε πολλές οικολογικές διαδικασίες όπως στο δυναμικό του πληθυσμού και της κοινότητας, στη μορφή της κοινότητας και στην ευρύτερη λειτουργία του συστήματος. Παραδείγματος χάρη, αλλαγές στη συμπεριφορά των φυτών συνεπάγεται αλλαγές στη σταθερότητα ενός πληθυσμού (Miner, 2005).

Επίσης η παρουσία νέων φαινοτύπων επηρεάζει και τις μετέπειτα αλληλεπιδράσεις, για παράδειγμα τα φυτά τροποποιούν τη δομή και την ανάπτυξη των ριζών τους εξαιτίας των διαφορετικών συγκεντρώσεων των θρεπτικών στοιχείων. Με αυτό τον τρόπο μεγιστοποιούν την απορρόφηση θρεπτικών ουσιών σε ανομοιόμορφα εδάφη, συνέπεια αυτού είναι η αύξηση της δέσμευσης των απαραίτητων στοιχείων (Miner, 2005). Σε μια ακόμα σειρά πειραμάτων των Miner παρατηρήθηκαν αντιδράσεις υπό την επίδραση αβιοτικών παραμέτρων, παράδειγμα αυτού είναι η δημιουργία νέων φαινοτύπων από τα φυτά όταν αυτά εκτεθούν σε ατμοσφαιρικές αλλαγές, όπως η αύξηση συγκέντρωσης του CO_2. Τα φυτά αντιδρούν με αλλαγή στη χημική σύσταση των φύλλων, η οποία με τη σειρά της ενδέχεται να μειώσει τη θρεπτική αξία των φυτικών ιστών (Miner, 2005).

Συνεπώς διαπιστώνεται πως οι δραστηριότητες που αναπτύσσουν οι οργανισμοί διαμορφώνονται από τις ανάγκες τους και τις συνθήκες του περιβάλλοντος στο οποίο ζουν. Τα ανώτερα φυτά, καθηλωμένα με το ριζικό τους

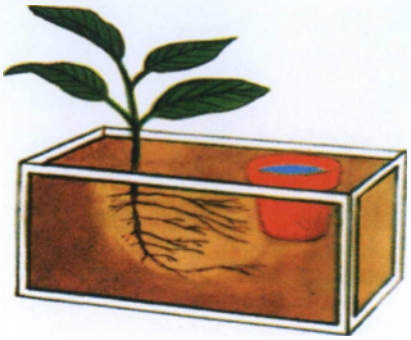
σύστημα στο έδαφος, δεν μπορούν να μετακινηθούν όπως οι ζωικοί οργανισμοί. Ωστόσο κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες (επίδραση εξωτερικών παραγόντων όπως η θερμοκρασία, το φως, η βαρύτητα, οι χημικές ουσίες κ.ά.) μπορούν να μεταβάλλουν τη θέση και τον προσανατολισμό κάποιων οργάνων τους. Οι παραπάνω μεταβολές αποτελούν προσαρμογές για την ευνοϊκότερη ανάπτυξή τους. Ως τροπισμοί χαρακτηρίζονται οι κινήσεις εκείνες κατά τις οποίες η αύξηση των φυτού ή τμημάτων αυτού γίνεται προς μία συγκεκριμένη κατεύθυνση που ορίζεται από το εξωτερικό ερέθισμα. Η αύξηση του φυτού μπορεί να προσανατολίζεται προς την πηγή προέλευσης του ερεθίσματος, θετικός τροπισμός ή προς την αντίθετη κατεύθυνση, αρνητικός τροπισμός. Ανάλογα με το είδος του ερεθίσματος διακρίνονται διάφορες μορφές τροπισμού όπως: γεωτροπισμός, υδροτροπισμός, απτοτροπισμός και φωτοτροπισμός, ο οποίος παρουσιάζει το μεγαλύτερο ενδιαφέρον στο συγκεκριμένο πείραμα (http://kpe-kastor.kas.sch.gr/leaf/texts/movement.htm).

- **Γεωτροπισμός:** (gravitropism), σύμφωνα με τον Χαραλαμπίδη, συμβαίνει όταν τα φυτά προσανατολίζονται στο χώρο καθώς αντιλαμβάνονται τον άξονα της βαρύτητας και αντιδρούν με στρέψη των φυτικών τους οργάνων (Εικόνα 2.3) (Χαραλαμπίδης et al , 2009).



ΕΙΚΟΝΑ 2.3: Σχηματική απόδοση του φαινομένου του γεωτροπισμού. (ΠΗΓΗ: http://kpe-kastor.kas.sch.gr/leaf/texts/movement.htm)

- **Υδροτροπισμός:** Στο πείραμα της εικόνας διακρίνεται η τάση που εκδηλώνουν οι ρίζες των φυτών να στρέφονται στα σημεία όπου υπάρχει διαθέσιμο νερό (Εικόνα 2.4) (http://kpe-kastor.kas.sch.gr/leaf/texts/movement.htm).

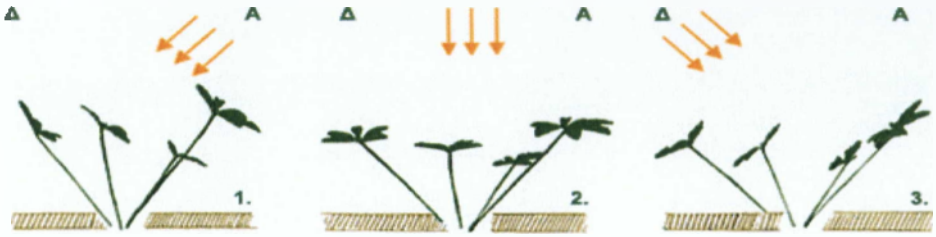


ΕΙΚΟΝΑ 2.4: Σχηματική απόδοση του φαινομένου του υδροτροπισμού. (ΠΗΓΗ: http://kpe-kastor.kas.sch.gr/leaf/texts/movement.htm)

- **Απτοτροπισμός:** Κινήσεις που εκδηλώνουν κάποια φυτικά όργανα όπως οι έλικες όταν έρθουν σε επαφή με κάποιο σώμα. Οι έλικες (μεταμορφωμένα φύλλα) τυλίγονται γύρω από ένα αντικείμενο σχηματίζοντας μία ή περισσότερες σπείρες. Η περιέλιξη αυτή είναι το αποτέλεσμα της συστολής της επιφάνειας της έλικας που έρχεται σε επαφή με το αντικείμενο και της αντίστοιχης επιμήκυνσης της αντίθετης πλευράς. (Α) *Pisum sativum*, (Β) *Cucurbita pepo* (Γ) *Clematis Columbiana* (Εικόνα 2.5) (http://kpe-kastor.kas.sch.gr/leaf/texts/movement.htm).

ΕΙΚΟΝΑ 2.5: Σχηματική απόδοση του φαινομένου του απτοτροπισμού σε τρια είδη φυτών. (ΠΗΓΗ: http://kpe-kastor.kas.sch.gr/leaf/texts/movement.htm)

- **Φωτοτροπισμός:** (phototropism), σύμφωνα με τους Σ. Καραταγλή και Σ. Ρήγα, ορίζονται οι κινήσεις προσανατολισμού του φυτού ή των φυτικών οργάνων προς το φώς, που είναι το εξωτερικό ερέθισμα (Εικόνα 2.6) (Καραταγλής 1994:Ρήγας et al 2009).



ΕΙΚΟΝΑ 2.6: Σχηματική απόδοση του φαινομένου του φωτοτροπισμού. (ΠΗΓΗ: Χαραλαμπίδης et al, 2009)

Τόσο ο Σ. Καραταγλής όσο και ο Σ. Ρήγας στην έρευνά τους σχετικά με το φωτοτροπισμό στηρίζουν τα αποτελέσματά τους στην υπόθεση των Cholodny-Went. Σύμφωνα με την υπόθεση των Cholodny-Went, που διατυπώθηκε στη δεκαετία του 1920, σκοπός ήταν να ερμηνευτεί το φαινόμενο της στρέψης κολεοπτίλων βρώμης προς την πηγή του φωτός μόλις δεχθούν μονόπλευρο φωτισμό. Η κορυφή του κολεοπτίλου στα σιτηρά διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στις φωτοτροπικές αποκρίσεις. Στην περίπτωση που η κορυφή απομακρυνθεί, αμέσως τα κύτταρα του κολεοπτίλου σταματούν να επιμηκύνονται. Επομένως η κορυφή παράγει κάποιο σήμα που πυροδοτεί την κυτταρική επιμήκυνση. Ο Frits Went με τα πειράματά του κατά την περίοδο 1928-1932 κατάφερε να απομονώσει τον παράγοντα που προκαλεί την κυτταρική επιμύκηνση και ουσιαστικά να τεκμηριώσει την υπόθεση Cholodny-Went, το σήμα αυτό μπορεί να απομονωθεί όταν οι κορυφές των κολεοπτίλων τοποθετηθούν σε κομμάτι άγαρ (Εικόνα 2.7). Έτσι, η ουσία που ρυθμίζει την κυτταρική επιμήκυνση του κολεοπτίλου λόγω παθητικής διάχυσης, συσσωρεύεται από την κορυφή του κολεοπτίλου στο κομμάτι άγαρ. Αν στη συνέχεια τα κυβάκια άγαρ που φέρουν τον παράγοντα τοποθετηθούν στη μια πλευρά κολεοπτίλων βρώμης, το κολεόπτιλο στρέφεται προς την αντίθετη πλευρά. Η στρέψη αυτή οφείλεται στη διαφορική επιμήκυνση των κυττάρων μεταξύ των πλευρών του κολεοπτίλου εξαιτίας της δράσης του παράγοντα στη μια πλευρά του οργάνου με την εφαρμογή των κύβων άγαρ. Επιπλέον ο Went κατάφερε τελικά να επιβεβαιώσει την υπόσεση Cholodny-

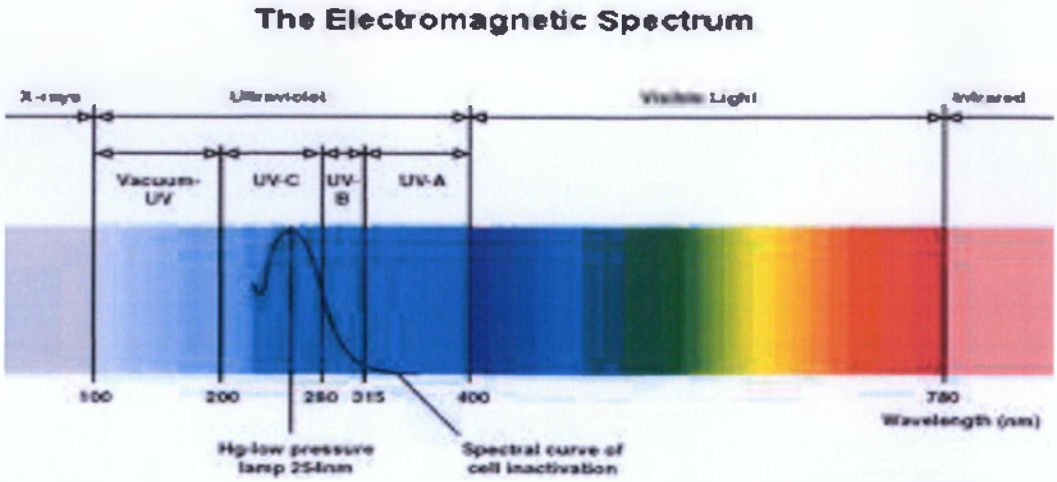
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3: ΥΠΕΡΙΩΔΗΣ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑ (UV-C)

3.1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η υπεριώδης ακτινοβολία (UV) καταλαμβάνει μια ευρεία ζώνη μήκους κύματος σε μια μη ιοντίζουσα περιοχή του ηλεκτρομαγνητικού φάσματος μεταξύ των ακτινών X-rays (200 nm) και του ορατού φωτός (400 nm) (Bintsis et al., 2000) (Εικόνα 3.1). Για πρακτικούς λόγους η UV μπορεί να διαιρεθεί σε τρεις περιοχές:

- Βραχέων κυμάτων UV (UVC), με μήκη κύματος από 200 έως 280 nm.
- Μεσαίων κυμάτων UV (UVB), με μήκη κύματος από 280 έως 320 nm.
- Μακρών κυμάτων UV (UVA), με μήκη κύματος από 320 έως 400 nm.

Η ένταση της υπεριώδους ακτινοβολίας εκφράζεται ως ακτινοβολισμός ή ως ένταση W/m^2 , ενώ η δόση, η οποία είναι συνάρτηση της έντασης και του χρόνου της έκθεσης σε αυτή, εκφράζεται ως έκθεση σε ακτινοβολία ή ως Jm^2 (Bintsis et al., 2000).

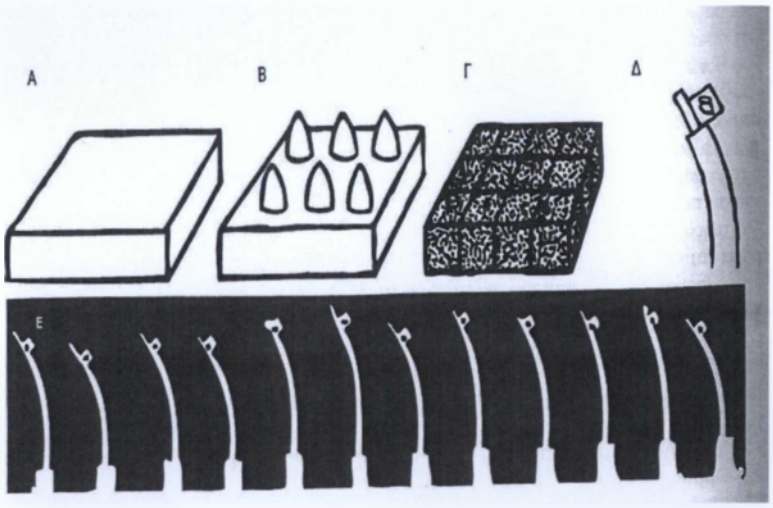


ΕΙΚΟΝΑ 3.1: Το ηλεκτρονικό φάσμα των UV ακτινών (ΠΗΓΗ: seastar17glogster.com)

Η πηγή από την οποία εκπέμπεται υπεριώδης ακτινοβολία, με φυσικό τρόπο, είναι ο ήλιος. Στη γη όμως δεν καταφέρνει να φτάσει η UV-C επειδή απορροφάται στην ανώτερη και τη μέση ατμόσφαιρα από το όζον και το μοριακό οξυγόνο. Για την εφαρμογή της ακτινοβολίας στη γεωργία δημιουργήθηκαν ειδικοί λαμπτήρες οι οποίοι εκπέμπουν όλα τα μήκη κύματος της UV. Αυτοί μπορούν να διακριθούν σε λαμπτήρες μακρών κυμάτων UV (UV-A), σε μεσαίου κύματος

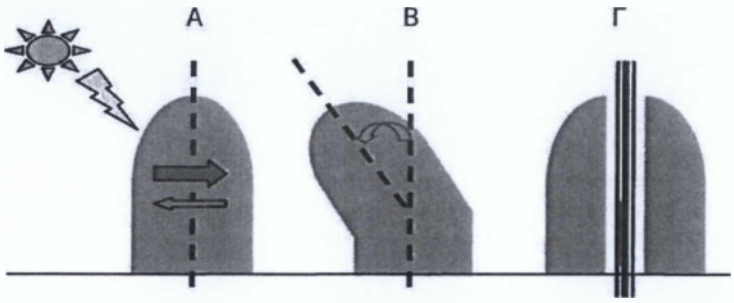
Went ερμηνεύοντας το φαινόμενο του φωτοτροπισμού σε κολεόπτιλα βρώμης. Όταν η κορυφή του κολεοπτίλου φωτιστεί με μονόπλευρο φωτισμό, ο παράγοντας σταδιακά συσσωρεύεται στην πλευρά του κολεοπτίλου που δεν φωτίζεται. Κατά συνέπεια παρατηρείται στρέψη του κολεοπτίλου προς την πηγή του φωτός. Το φαινόμενο της στρέψης διακόπτεται όταν πριν φωτιστεί η κορυφή του κολεοπτίλου, κοπεί σε δύο ίσα μέρη, τότε μόλις το κολεόπτιλο φωτιστεί ο παράγοντας που προκαλεί τη στρέψη του προς την πηγή φωτός δεν διακινείται από τη μια πλευρά στην άλλη με αποτέλεσμα να μη σχηματίζεται η διαβάθμιση συγκέντρωσης μεταξύ των δυο πλευρών, συνθήκη αναγκαία για τη στρέψη του οργάνου (Ρήγας et al, 2009).

Την περίοδο 1934-1935 σχεδόν ταυτόχρονα η ερευνητική ομάδα του Fritz Kögl στην Ολλανδία και Kenneth V. Thimann στις ΗΠΑ απομόνωσαν την ενδογενή μορφή της αυξίνης, το ινδολοξικό οξύ, τον παράγοντα δηλαδή που προκαλεί το φωτοτροπισμό. Η φυσική αυξίνη IAA διακινείται μέσα στο φυσικό σώμα από το πολικό σύστημα μεταφοράς της ορμόνης που αποτελείται από ένα εκτεταμένο δίκτυο συστημάτων εισροής στο κύτταρο και εκροής στο γειτονικό του. Σήμερα υπάρχουν διαθέσιμοι συνθετικοί τύποι αυξίνης όπως το 1-ναφθαλενοξικό οξύ (NAA) που χρησιμοποιείται ως συνθετικό ανάλογο της φυσικής αυξίνης και το 2,4-διχλωροφαινοξυξικο οξύ (2,4-D) που χρησιμοποιείται ως ζιζανιοκτόνο(Ρήγας et al, 2009) .



ΕΙΚΟΝΑ 2.7: ο Frits Went κατάφερε αρχικά να ακινητοποιήσει σε κύβους άγαρ τον παράγοντα (αυξίνη) που προκαλεί τη στρέψη των κολεοπτίλων. Σε ένα τετράγωνο κομμάτι άγαρ (Α), διαστάσεων περίπου 10 x 10 x 2mm ο Went τοποθέτησε κορυφές κολεοπτίλων (Β), στη συνέχεια τεμάχισε το κομμάτι άγαρ σε επιμέρους κυβάκια (Γ), τα οποία προσεκτικά εφάρμοσε στη μια πλευρά κολεοπτίλων από τα οποία προηγουμένως είχε αφαιρέσει την κορυφή τους (Δ). Μετά από περίπου 100 λεπτά κατέγραψε τη στρέψη των κολεοπτίλων προς την αντίθετη πλευρά από την πλευρά εφαρμογής των κύβων (Ε). (ΠΗΓΗ: Χαραλαμπίδης et al, 2009)

Το φαινόμενο του φωτοτροπισμού των κολεοπτίλων εξηγείται με βάση την υπόθεση Cholodny-Went σύμφωνα με την οποία η διαβάθμιση της συγκέντρωσης αυξίνης μεταξύ των δύο πλευρών του οργάνου, προκαλεί τη στρέψη προς την πηγή του φωτός (Εικόνα 2.8). Μόλις η κορυφή του κολεοπτίλου δεχθεί μονόπλευρο φωτισμό, η αυξίνη μετακινείται από την πλευρά που φωτίζεται και συσσωρεύεται στη σκοτεινή πλευρά. Εξαιτίας αυτής της διακήνησησης η σκοτεινή πλευρά παρουσιάζει υψηλότερη συγκέντρωση αυξίνης σε σχέση με την πλευρά που δέχεται το φώς. Επομένως τα κύτταρα του κολεοπτίλου της σκοτεινής πλευράς επιμηκύνονται πιο γρήγορα σε σχέση με αυτά της πλευράς που δέχεται το φώς, με αποτέλεσμα τη στρέψη του οργάνου (Ρήγας et al, 2009).



ΕΙΚΟΝΑ 2.8: ο Frits Went επιβεβαίωσε την υπόθεση Cholodny-Went ερμηνεύοντας το φαινόμενο του φωτοτροπισμού σε κολεόπτιλα βρώμης. Μόλις η κορυφή κολεοπτίλου φωτιστεί με μονόπλευρο φώς, ο παράγοντας που προκαλεί τη στρέψη (αυξίνη) συσσωρεύεται στην πλευρά που δεν φωτίζεται (Α). Έτσι, σχηματίζεται διαβάθμιση της συγκέντρωσης αυξίνης μεταξύ των πλευρών του κολεοπτίλου με αποτέλεσμα τη στρέψη του οργάνου (Β). Μόλις ένα λεπτό ξυράφι τοποθετηθεί στο μέσο των δυο πλευρών (Γ), παρεμποδίζεται η διακήνηση του παράγοντα από τη φωτεινή στη σκοτεινή πλευρά με αποτέλεσμα το κολεόπτιλο να μη στρέφεται. (ΠΗΓΗ: Χαραλαμπίδης et al, 2009)

Σήμερα πλήθος παρατηρήσεων σε διαφορετικά φυτικά είδη υποστηρίζουν τη συμμετοχή της αυξίνης στο φωτοτροπισμό. Για παράδειγμα όταν ραδιενεργά σημασμένη αυξίνη τοποθετηθεί στο ακραίο μερίστωμα του βλαστού, τότε η ορμόνη συσσωρεύεται στη σκοτεινή πλευρά του βλαστού μόλις φωτιστεί με μονόπλευρο φωτισμό. Επιπλέον ο φωτοτροπισμός σταδιακά περιορίζεται καθώς αυξάνει η συγκέντρωση ενώσεων που παρεμποδίζουν την πολική διακήνηση της αυξίνης από τη φωτεινή στη σκοτεινή πλευρά του βλαστού. Υπάρχουν όμως και αναφορές που υποστηρίζουν ότι κατά τη φωτοτροπική απόκριση του βλαστού, δηλαδή τη στρέψη του οργάνου, δεν καταγράφονται διαφορές στη συγκέντρωση της ενδογενούς αυξίνης μεταξύ των δυο πλευρών του οργάνου. Επομένως, αν και η υπόθεση Cholodny-Went είναι ευρέως αποδεκτή, δεν είναι ικανή στην τόσο απλά διατυπωμένη μορφή της να ερμηνεύσει πλήρως το φαινόμενο του φωτοτροπισμού. Αξίζει επίσης να αναφερθεί ότι η ίδια η υπόθεση Cholodny-Went δεν αναιρεί τη σκέψη η διφορική κυτταρική επιμήκυνση να οφείλεται στη διαφορετική ευαισθησία των κυττάρων στις δυο πλευρές του βλαστού έναντι της ορμόνης (Ρήγας et al,2009).

Η συμμετοχή της αυξίνης στο φωτοτροπισμό υποστηρίζεται επίσης από τις περιορισμένες φωτοτροπικές αποκρίσεις που εμφανίζουν ορισμένα μεταλλάγματα που σχετίζονται με τη μεταγωγή του σήματος της ορμόνης. Έτσι, τα υποκοτύλια φυτών της μετάλλαξης nph4 δεν στρέφονται προς την πηγή του φωτός μόλις φωτιστούν με μονόπλευρο φωτισμό, αλλά ούτε ανταποκρίνονται στην εξωγενή εφορμογή αυξίνης. Ο φαινότυπος αυτός των φυτών υποστηρίζει τη θεωρία ότι ο φωτισμός βασίζεται σε μεταβολές της κυτταρικής επιμήκυνσης που προκαλούνται από την αυξίνη. Ένα επίσης ενδιαφέρον φαινοτυπικό χαρακτηριστικό των φυτών nph4 είναι ότι παρουσιάζουν περιορισμένες γεωτροπικές αποκρίσεις. Ο γεωτροπισμός, στρέψη φυτικών οργάνων σε συνάρτηση με τη φορά του αύξονα της βαρύτητας, σχετίζεται με διαβαθμίσεις στη συγκέντρωση της αυξίνης μεταξύ των δυο πλευρών του οργάνου. Το γονίδιο NPH4, το οποίο ονομάζεται και ARF4, κωδικοποιεί για μεταγραφικό παράγοντα που ενεργοποιεί τη μεταγραφή γονιδίων από την αυξίνη ARF (Auxin Response Factor). (Ρήγας et al 2009:Καραταγλής 1994)

λαμπτήρες UV (UV-B) και σε λαμπτήρες βραχέων κυμάτων UV (UV-C)· οι τελευταίοι αποτελούνται από λαμπτήρες υδραργύρου και σχεδιάστηκαν για να παράγουν μικροβιοκτόνο ενέργεια (λ = 254 nm). Εδώ θα πρέπει να σημειωθεί ότι η ακτινοβολία κάτω από 260 nm παράγει όζον το οποίο αν δεν ελέγχεται μπορεί να προκαλέσει προβλήματα στην υγεία των χρηστών (Harm, 1980).

Οι επιπτώσεις στις συνθήκες διαβίωσης των κυττάρων στη περιοχή των 250 ± 260nm της UV ακτινοβολίας είναι θανατηφόρα για τους περισσότερους μικροοργανισμούς, όπως τα βακτήρια, τους ιούς, τα πρωτόζωα, τους μύκητες και τα φύκια. Η κύρια επιτυχία της ακτινοβολίας είναι η άμεση αλλαγή του DNA των μικροοργανισμών, κάτι που τελικά οδηγεί σε θάνατο. Μόλις το DNA υποστεί ζημιά, οι μικροοργανισμοί δεν μπορούν να αναπαραχθούν και έτσι εξαλείφεται ο κίνδυνος των ασθενειών που προκαλούνται στα προϊόντα. Η UV-C λαμβάνει πρακτική εφαρμογή στην αναστολή των μικροοργανισμών στις επιφάνειες, την καταστροφή των μικροοργανισμών στον αέρα και στην αποστείρωση υγρών (Bintsis et al., 2000).

Η ασφάλεια των τροφίμων είναι ένα από τα σημαντικότερα προβλήματα που αντιμετωπίζουν οι βιομηχανίες γεωργικών τροφίμων, πολλές όμως από αυτές διαθέτουν ένα μη αξιέπαινο μητρώο όσων αφορά την υγιεινή. Έχει ανακαλυφθεί πως βραχέα κύματα υπεριώδους φωτός (UV-C, λ = 254 nm) μπορούν να μειώσουν δραματικά το μικροβιακό φορτίο στον αέρα ή σε σκληρές επιφάνειες απαλλαγμένες από υπολείμματα τροφών και μπορεί να εξαλείψει τους παθογόνους οργανισμούς από το νερό. Πιο πρόσφατα, ο Οργανισμός Τροφίμων και Φαρμάκων (ΗΠΑ) ενέκρινε ένα σύστημα το οποίο καταστρέφει τα παθογόνα βακτήρια στους φρουτοχυμούς χρησιμοποιώντας UV-C ακτινοβολία. Η ίδια προσέγγιση θα μπορούσε ίσως να εφαρμοστεί για την άρση των οργανισμών που προκαλούν αλλοιώσεις στο μηλίτη ή στα κρασιά. Η τεχνική αυτή της ακτινοβόλησης αποτελείται από έναν σχετικά φτηνό εξοπλισμό και κάτω από ορισμένες προφυλάξεις θεωρείται ασφαλής. Επίσης, είναι εύκολη στη χρήση και η ακτινοβολία είναι θανατηφόρα για τους περισσότερους τύπους μικροοργανισμούς (Bintsis et al., 2000).

3.2. Η ΧΡΗΣΗ ΤΗΣ ΥΠΕΡΙΩΔΟΥΣ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑΣ ΣΤΗΝ ΑΝΤΙΜΕΤΩΠΙΣΗ ΤΗΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ ΣΤΑ ΚΤΗΝΟΤΡΟΦΙΚΑ ΚΑΙ ΓΕΩΡΓΙΚΑ ΠΡΟΪΟΝΤΑ

Πολλές βιομηχανίες γεωργικών τροφίμων χρησιμοποιούν λαμπτήρες UV για την απολύμανση των υλικών συσκευασίας, όπως των εμπορευματοκιβωτίων ή των περιτυλιγμάτων, εφαρμόζοντας τους κατάλληλους λαμπτήρες πάνω από τις μεταφορικές ταινίες (Εικόνα 3.2).

ΕΙΚΟΝΑ 3.2: Μηχάνημα με λαμπτήρες υπεριώδους ακτινοβολίας σε γραμμή παραγωγής πορτοκαλιών. (ΠΗΓΗ: vankateshtech.com)

Για την επιτυχία αυτής της εφαρμογής, βασική προϋπόθεση είναι οι επιφάνειες των υλικών συσκευασίας να είναι καθαρές και απαλλαγμένες από κάθε βρωμιά που θα απορροφούσε την ακτινοβολία και ως εκ τούτου θα προστάτευε τους μικροοργανισμούς (Πίνακας 1). Αυτός ο τρόπος απολύμανσης είναι αρκετά διαδεδομένος στις βιομηχανίες παραγωγής γαλακτοκομικών προϊόντων. Κατά τη διάρκεια της κατασκευής των υπό ασηπτικές συνθήκες γαλακτοκομικών προϊόντων μακράς διαρκείας η UV χρησιμοποιείται για την αποστείρωση των καπακιών στα μπουκάλια και των κουτιών για υγρά πληρώματα (Burton, 1951). Ομοίως, και στην παρασκευή γιαουρτιού όλα τα υλικά συσκευασίας, πλαστικά δοχεία και καλύμματα αλουμινίου, αποστειρώνονται χρησιμοποιώντας UV-C λαμπτήρες (λ = 100–200 mW cm^{-2}) επιμηκύνοντας τη διάρκεια ζωής των γιαουρτιών με φρούτα έως και 2 εβδομάδες παραπάνω, στους 5 ± 7 °C. Η

εφαρμογή αυτής της UV ακτινοβολίας έχει φέρει αποτελέσματα και στην απολύμανση νωπών κρεάτων, ιχθύων και αυγών.

Πίνακας 1: Βέλτιστες δόσεις UV-C για την αντιμετώπιση μετασυλλεκτικών παθογόνων ΠΗΓΗ: (Terry and Joyce, 2004) – (Darras et al., 2010)

Είδος	**Βέλτιστη Δόση UV-C (kJm^{-2})**	**Στοχευόμενα παθογόνα**
Ακτινίδιο	0.5	*B. cinerea*
Κρεμμύδι	3.58-7.33	Δεν προσδιορίζεται
Πιπεριά (καμπανάκι)	0.88	*B. cinerea*
Lime	5.0	*P. digitatum*
Πορτοκάλι	0.5-1.5	Δεν προσδιορίζεται
Λεμόνι	5.0	*P. digitatum*
Grapefruit	1.6-8.0	*P. digitatum*
Μανταρίνι	0.84	*Alternaria citri*
	3.6	*Geotrichum candidum*
	1.3	*P. digitatum*
Κολοκύθα	4.93-9.86	Δεν προσδιορίζεται
Καρώτα	4.4-8.8	*B. cinerea*
Γλυκοπατάτα	4.8	*Fusarium* spp. and *Rhizopus* spp.
Kumquat	5.0	*P. digitatum*
Φράουλα	0.5-1.0	*B. cinerea*
Ντομάτα	7.5	*Alternaria alternate*
Μήλο	4.8-7.5	*Alternaria sp. and Monilinia sp.*
	7.5	*C. gloeosporioides*
	1.38	*B. cinerea and P. digitatum*
Ροδάκινο	4.8-20.0	*Monilinia fructicola*
	7.6	*B. cinerea*
Επιτραπέζιο σταφύλι	0.125-0.5	*B. cinerea*
Φρέζια	0.5-5.0	*B. cinerea*

Η UV-C ακτινοβολία απολαμβάνει μια καλή φήμη για την αποστείρωση του αέρα ή των επιφανειών που έρχονται σε επαφή με τρόφιμα, και φαίνεται πιθανό η χρήση της να αυξηθεί καθώς η τεχνολογία βελτιώνεται (Bintsis et al., 2000).

Ανεπτυγμένη όμως είναι και η εφαρμογή της, στην απολύμανση των νωπών γεωργικών προϊόντων. Όπως βλέπουμε στον Πίνακα 1 η μη ιοντίζουσα ακτινοβολία έχει πραγματικές δυνατότητες στον έλεγχο των μετασυλλεκτικών ασθενειών.

Χαμηλές δόσεις των βραχέων κυμάτων (UV-C) μπορούν να ελέγξουν πολλές σήψεις κατά τη συντήρηση φρούτων, λαχανικών αλλά και δρεπτών ανθέων.

Εκτός από την άμεση μικροβιοκτόνο δραστηριότητα, η UV-C ακτινοβολία μπορεί να διαμορφώνει επαγόμενη άμυνα στα φυτά. Ωστόσο, ορατές είναι οι βλάβες που προκαλούνται από υψηλές δόσεις ακτινοβολίας (UV-C > 5-8 kJm $^{-2}$) σε εσπεριδοειδή και μπανάνες. Ακτινοβόληση μπανάνας με 5 kJm $^{-2}$ μείωσε σημαντικά την ανθράκνωση που προκαλείται από το μύκητα *Colletotrichum musae* και καθυστέρησε την ωρίμανση των πράσινων φρούτων (Terry and Joyce, 2004). Οι Ben-Yahoshua et al., (1992) έδειξαν ότι η ακτινοβόληση λεμονιών με 5 kJm $^{-2}$ μείωσε σημαντικά την ασθένεια που προκαλείται από το *Penicillium digitatum*. Η μείωση της ασθένειας προήλθε από την αυξημένη παραγωγή φυτοαλεξινών ως αποτέλεσμα της ενεργοποίησης των αμυντικών μηχανισμών του εσπεριδοειδούς. Παρόμοια συμπεριφορά είχε παρουσιαστεί στις ντομάτες και στα καρότα (Mercier et al., 1993; Charles et al., 1999). Η ανταπόκριση των μετασυλλεκτικών αγροτικών προϊόντων στη δράση της UV-C μειώνεται καθώς οι φυτικοί ιστοί ωριμάζουν (Liu et al., 1993). Σε άλλες εργασίες (π.χ. Nigro et al., 2000) παρουσιάζεται η αύξηση της παραγωγής του ένζυμου PAL μετά την εφαρμογή της UV-C σε σταφύλια. Η αύξηση της PAL οδηγεί στη παραγωγή δευτερογενών μεταβλητών (φαινόλες) με αντιμικροβιακή δράση. Σύμφωνα με τον Darras et al. (2010), ταξιανθίες φρέζιας, μολυσμένες τεχνητά με *B. cinerea* μετά την ακτινοβόληση δόσης 1 kJm^{-2} εμφάνισαν μειωμένα συμπτώματα της ασθένειας. Οι μη ακτινοβολημένες ταξιανθίες εμφάνισαν κατά 74% μεγαλύτερο αριθμό νεκρωτικών κηλίδων από τις ακτινοβολημένες (Τηνιακού, 2012).

Η υπεριώδης ακτινοβολία είναι απόλυτα φυσική και με σωστή χρήση είναι εντελώς ακίνδυνη. Το ότι είναι όμως φιλική προς το περιβάλλον είναι το

μεγαλύτερο της πλεονέκτημα. Σήμερα με τις διαστάσεις που έχει πάρει το οικολογικό αδιέξοδο του πλανήτη τέτοιες μέθοδοι, που αντικαθιστούν τα χημικά σκευάσματα, πρέπει να προβάλλονται. Σε αντίθεση όμως με αυτή την εξέλιξη οι βιομηχανίες τροφίμων είναι ακόμα δύσπιστες για την αποτελεσματικότητα της μεθόδου. Ορισμένοι ερευνητές, όπως ο (Bintsis et al. 2000), πιστεύουν πως η καθυστέρηση της προώθησής της οφείλεται σε οικονομικά συμφέροντα, ακόμα και αν η αγορά και η χρήση της είναι πολύ πιο οικονομική. Με βάση τα στοιχεία της βιβλιογραφικής έρευνας που πραγματοποιήθηκε για αυτή την εργασία συμπεράναμε πως η απολύμανση των αγροτικών προϊόντων με υπεριώδη ακτινοβολία (UV-C) είναι μια μέθοδος που δεν έχει ερευνηθεί αρκετά. Το ενδιαφέρον των ερευνητών στρέφεται γύρω από την απολύμανση των νωπών φρούτων και των λαχανικών αλλά ταυτόχρονα έχει εφαρμογές και στα κτηνοτροφικά προϊόντα, στην κονσερβοποιεία στη χυμοποίηση κλπ. Ένας τρόπος για να γίνει γνωστή η μέθοδος επιφανειακής απολύμανσης με τη χρήση της υπεριώδους ακτινοβολίας είναι η ενημέρωση. Δυστυχώς τα επιστημονικά έντυπα δεν είναι προσβάσημα σε όλους και ίσως αυτός να είναι ένας από τους λόγους που δεν είναι τόσο διαδεδομένη σε πρακτικό επίπεδο. Επίσης, το επόμενο βήμα θα ήταν η διεύρυνση των ερευνών μελλοντικά και σε άλλα είδη αγροτικών προϊόντων αλλά και σε ομάδες μικροοργανισμών. Ίσως και η εφαρμογή της UV-C πριν τη συγκομιδή να έφερνε μια νέα εποχή στην αντιμετώπιση των ασθενειών προσυλλεκτικά και μετασυλλεκτικά. Ένα βήμα της επιστήμης που μπορεί να κάνει τον κόσμο μας καλύτερο πρέπει να υποστηρίζεται από όλους μας (Τηνιακού, 2012).

ΜΕΡΟΣ ΔΕΥΤΕΡΟ: ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΟ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4: ΕΠΙΔΡΑΣΗ 0,125-2,5 KJ/m^2 ΣΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΚΑΙ ΑΝΘΙΣΗ ΦΥΤΩΝ Arabidopsis thaliana

4.1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Σ' αυτό κεφάλαιο γίνεται αναφορά στην πειραματική διαδικασία. Για τη παρούσα μελέτη χρησιμοποιήθηκαν φυτά *Arabidopsis thaliana* ποικιλία *Columbia.*

4.2. ΣΚΟΠΟΣ ΤΟΥ ΠΕΙΡΑΜΑΤΟΣ

Σκοπός του πειράματος ήταν να μελετηθεί η επίδραση της ακτινοβόλησης με την υπεριώδη ακτινοβολία (UV-C) στην άνθιση & την ανάπτυξη του φυτού μοντέλου *Arabidopsis thaliana.* Ο λόγος για τον οποίο επιλέχθηκε το συγκεκριμένο φυτό είναι διότι υπάρχει διαθέσιμη η γονιδιωματική ακολουθία του, σε δημοσίευση που πραγματοποιήθηκε το Δεκέμβριο του 2000 ως αποτέλεσμα της συλλογικής εργασίας ερευνητικών ομάδων *Arabidopsis Genome Initiative* (AGI 2000).

4.3. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Ξεκινώντας τη διαδικασία οι σπόροι αποστειρώθηκαν και ενυδατώθηκαν. Στη συνέχεια έγινε η φύτευσή τους, υπό ασηπτικές συνθήκες και τοποθετήθηκαν σε θάλαμο ανάπτυξης φυτών όπου γίνονταν οι καλλιεργητικές εργασίες όπως: το πότισμα, η υποστύλωση και το κλάδεμα όταν αυτό ήταν απαραίτητο. Ο θάλαμος ανάπτυξης λειτουργούσε στους 22° C, 40% Σ.Υ. και φωτοπεριόδου 16h φώς/ 8h σκοτάδι.

Όταν το φυτό έφτασε στο κατάλληλο στάδιο ανάπτυξης, ροζέτα με 4-6 φύλλα, ξεκίνησαν οι ακτινοβολήσεις με την υπεριώδη ακτινοβολία. Μια ομάδα φυτών δεν ακτινοβολήθηκε και τα φυτά αυτά χρησιμοποιήθηκαν ως μάρτυρες, ώστε να μπορεί να γίνει η σύγκριση με τα ακτινοβολημένα.

Οι ακτινοβολήσεις είχαν 5 διαβαθμίσεις: 0.125 , 0.250 , 0.500 , 1, 2.500 kJ/m^2. Γίνονταν μία φορά την εβδομάδα για 8 συνεχείς εβδομάδες. Πριν την ακτινοβόληση λαμβάνονταν οι μετρήσεις που αφορούσαν : την κάθετη διάμετρο, την οριζόντια διάμετρο, τα βλαστικά στελέχη, τα άνθη, τις ταξιανθίες, τα μπουμπούκια, τους δευτερεύοντες βλαστούς, τους δεύτερους πρωτεύοντες βλαστούς, το ύψος των δεύτερων πρωτευόντων βλαστών, τα μπουμπούκια και τα άνθη τους . Μετά το πέρας των πειραμάτων έγινε μια καταγραφή των δεδομένων τα οποία υπέστησαν την κατάλληλη στατιστική ανάλυση.

4.3.1. ΦΥΤΙΚΟ ΥΛΙΚΟ - ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΦΥΤΩΝ

Για τις ανάγκες των πειραμάτων χρησιμοποιήθηκαν φυτά *Arabidopsis thaliana,* ποικιλίας Columbia. Το *A. thaliana* ανήκει στην οικογένεια των Σταυρανθών – *Brassicaceae.* Για την ανάπτυξη των φυτών κάτω από ασηπτικές συνθήκες οι σπόροι ενυδατώθηκαν για 24 ώρες στους 4° C και αποστειρώθηκαν σε διαλύματα αιθανόλης (EtOH) και χλωριούχου νατρίου (NaCl) ως εξής:

1. 2 min σε EtOH 70%
2. 15 min σε NaCl και
3. ξεπλύθηκαν με dH_2O για πέντε συνεχόμενες φορές.

Στη συνέχεια οι σπόροι μεταφέρθηκαν σε τρυβλία παρουσία κατάλληλου θρεπτικού μέσου με την εξής σύσταση: 4,4gr/lt Ms (Murashige and Skoog basal medium) με 10gr/lt άγαρ. Τα τρυβλία τοποθετήθηκαν σε θάλαμο επώασης ελεγχόμενων συνθηκών: σε θερμοκρασία 22° C και φωτοπερίοδο: 16 ώρες φωτός/ 8 ώρες σκοτάδι.

Μετά από 2 εβδομάδες και αφού έφτασαν στο επιθυμητό μέγεθος, τα 270 φυτά μεταφυτεύθηκαν στα δοχεία σποράς 20 θέσεων και στη συνέχεια στο θάλαμο ανάπτυξης. Από τα 270 φυτά χρησιμοποιήθηκαν 78, με ομοιόμορφα χαρακτηριστικά για την ευκολότερη διεξαγωγή του πειράματος.

4.3.2. ΕΦΑΡΜΟΓΗ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑΣ

Οι ακτινοβολήσεις γίνονταν μία φορά κάθε εβδομάδα, από την έκτη κατά σειρά εβδομάδα ανάπτυξης των φυτών και αφού αυτά βρίσκονταν στο στάδιο των

15 – 20 φύλλων. Η εφαρμογή UV-C γινόταν εντός ειδικού χώρου (Laminar flow) με λαμπτήρες λ = 100–200 mW cm^2.

Οι δόσεις που εφαρμόστηκαν ήταν : 0.125 , 0.250 , 0.500 , 1, 2.500 kJ/m^2. Η διάρκεια της έκθεσης στην ακτινοβολία ήταν συνάρτηση της απόστασης των φυτών από τους λαμπτήρες και μετρήθηκε με κατάλληλο αισθητήρα.. Έτσι για κάθε μία από τις παραπάνω δόσεις αναλογούσε διαφορετικός χρόνος ακτινοβόλησης. Όσο μεγαλύτερη ήταν η δόση τόσο μεγαλύτερος ο χρόνος έκθεσης στην UV-C.

4.3.3. ΛΟΙΠΕΣ ΠΕΡΙΠΟΙΗΣΕΙΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ

Κατά το στάδιο ανάπτυξής οι εργασίες που γίνονταν αφορούσαν:

- **Πότισμα:** Τα δοχεία σποράς μέσα στα οποία ήταν τοποθετημένα τα φυτά βρίσκονταν πάνω σε ειδικούς δίσκους διαστάσεων: 31x45 cm. Το νερό του ποτίσματος γέμιζε το δίσκο και φυτά ποτίζονταν, μέσω της διαδικασίας της ώσμωσης. Το φυτό έτσι προσλάμβανε την απαραίτητη ποσότητα νερού από το ριζικό σύστημα. Το πότισμα γινόταν 2 - 3 φορές την εβδομάδα.
- **Υποστύλωση:** Από την έβδομη εβδομάδα και έπειτα άρχισε να αναπτύσσεται αισθητά το κεντρικό στέλεχος, τόσο που ήταν απαραίτητη η υποστύλωση. Η υποστύλωση γίνονταν με ξυλάκια ύψους 24 cm.
- **Κλάδεμα:** Εφαρμόστηκε στα φυτά εκείνα που το ύψος τους είχε ξεπεράσει τα 20 cm.

4.4. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ – ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Η επίδραση της υπεριώδους ακτινοβολίας στη διάμετρο της ροζέτας ήταν ανάλογη με τη δόση που χρησιμοποιήθηκε. Όσο αυξάνονταν η δόση της ακτινοβολίας, τόσο μειώνονταν η διάμετρος της ροζέτας των φυτών. Οι πολύ υψηλές δόσεις UV-C (1-2,5 kJ/m^2) είχαν ως αποτέλεσμα την πλήρη καταστροφή του φυτού (Εικόνα 4.1). Οι δόσεις 0,250-0,500 kJ/m^2 μείωσαν στατιστικά τη διάμετρο της ροζέτας των φυτών σε σχέση με τα φυτά μάρτυρες, αλλά και με τα φυτά που ακτινοβολήθηκαν με 0,125 kJ/m^2 (Πίνακας 1)(Εικόνα 4.2).

Πίνακας 1: Διάμετρος ροζέτας (cm) φυτών *Arabidopsis* που ακτινοβολήθηκαν με 0-2,5 kJ/m^2 UV-C για χρονικό διάστημα 8 εβδομάδων.

TREATMENT	1	2	3	4	5	6	7	8
0 kJ/m^2	9	13	21,5	39,8	51,9	73,1	79,1	69,3
0,125 kJ/m^2	7,5	14	20,7	35,2	50,6	65,6	67,5	67,6
0,250 kJ/m^2	8,1	10,9	16	21,9	24,3	26,9	28,5	29
0,5 kJ/m^2	8	10	10,5	9,4	6,7	7,4	5,1	6,4
1 kJ/m^2	7,9	9,2	9,7					
2,5 kJ/m^2	7,4	9,7	8,4					

Μεγαλύτερες διαφορές στις διαμέτρους παρατηρήθηκαν την 7^η εβδομάδα κατά 64 και 94% στις δόσεις 0,250 και 0,500 kJ/m^2 αντίστοιχα (Πίνακας 1) (Εικόνα 4.3). Αντίθετα, τα φυτά που ακτινοβολήθηκαν με 0,125 kJ/m^2 παρουσίασαν μείωση της διαμέτρου της ροζέτας κατά μόλις 15% (Πίνακας 1) (Εικόνες 4.2 - 4.3).

Εικόνα 4.1: Ξεκινώντας από κάτω προς τα πάνω, τα φυτά τοποθετημένα ανά ομάδες ακτινοβόλησης 0, 0.125, 0.250, 0.500, 1 και 2.500 kJ/m^2.

Εικόνα 4.2: Σταδιακή μείωση της διαμέτρου της ροζέτας ανά ομάδα φυτών, 0, 0.125, 0.250, 0.500 kJ/m^2.

Εικόνα 4.3: Διάμετρος ροζέτας ακτινοβολημένων φυτών 0,500 kJ/m^2 (4^η εβδομάδα ακτινοβόλησης).

Η εμφάνιση των βλαστικών στελεχών παρατηρήθηκε την 4^η κατά σειρά εβδομάδα ακτινοβόλησης. Καταγράφοντας τις μετρήσεις έγινε σαφές πως τα φυτά μάρτυρες είχαν κατά μέσο όρο κοντύτερα βλαστικά στελέχη, ενώ τα φυτά που ακτινοβολήθηκαν ήταν ψηλότερα (Πίνακας 2). Ενδεικτικά, η παρουσία του μέγιστου ύψους έγινε την 8^η εβδομάδα, από την δόση 0,250 kJ/m^2 με ποσοστό αύξησης 38,7% σε σχέση με τον μάρτυρα. Το αμέσως μικρότερο ποσοστό

αύξησης, εμφανίστηκε στη δόση 0,500 kJ/m^2 και ήταν 26,8%. Ενώ τη μικρότερη διαφορά κατά μέσο όρο, από το μάρτυρα, παρουσίασε η δόση 0,125 kJ/m^2 όπου ήταν μόλις 18% (Πίνακας 2)(Εικόνα 4.4).

Πίνακας 2: Ύψος βλαστικών στελεχών (cm) φυτών *Arabidopsis* που ακτινοβολήθηκαν με 0-2,5 kJ/m^2 UV-C για χρονικό διάστημα 8 εβδομάδων.

TREATMENT	1	2	3	4	5	6	7	8
0 kJ/m^2				2,9	5,6	6,9	9,5	8,7
0,125 kJ/m^2				1,2	2,6	7,6	10,1	10,7
0,250 kJ/m^2				3,7	5,6	8,9	13	14,2
0,5 kJ/m^2				2,4	4,7	9	11,7	11,9
1 kJ/m^2								
2,5 kJ/m^2								

Εικόνα 4.4: Διαφορές σε ύψος ανάλογε με τις ομάδες ακτινοβόλησης 0 (αριστερά), 0,125, 0250 και 0,500 kJ/m^2 (7^η εβδομάδα ακτινοβόλησης).

Από τις επιδράσεις της υπεριώδους ακτινοβολίας παρατηρήθηκε απουσία δευτερευόντων βλαστών στα φυτά μάρτυρες και στη δόση 0,125 kJ/m^2. Αντίθετα στις δόσεις 0,250 και 0,500 kJ/m^2 εμφανίστηκαν 3 και 2 δευτερεύοντες βλαστοί αντίστοιχα (Πίνακας 3).

Πίνακας 3: Παρουσίαση ανθέων, μπουμπουκιών και δευτερευόντων βλαστών, φυτών *Arabidopsis* που ακτινοβολήθηκαν με 0-2,5 kJ/m^2 UV-C για χρονικό διάστημα 8 εβδομάδων (5^η εβδομάδα ακτινοβόλησης).

TREATMENT	Άνθη	Μπουμπούκια	Δευτερεύοντες Βλαστοί
0 kJ/m^2	3	2	
0,125 kJ/m^2	4	5	
0,250 kJ/m^2	4	4	3
0,5 kJ/m^2	3	8	2

Όσον αφορά τα άνθη παρουσιάστηκε μια ομοιομορφία κατά μέσο όρο στην ανάπτυξη μεταξύ των φυτών μαρτύρων και των φυτών της δόσης 0,500 kJ/m^2, καθώς επίσης και μεταξύ των δοσολογιών 0,125 και 0,250 kJ/m^2(Πίνακας 3). Εν αντιθέσει στα μπουμπούκια υπήρξε ξεκάθαρη διακύμανση, με τα περισσότερα να παρουσιάζονται στη δόση 0,500 kJ/m^2 και τα λιγότερα στα φυτά μάρτυρες (Πίνακας 3). Η μεγαλύτερη αύξηση μπουμπουκιών παρουσιάζεται στις δοσολογίες 0,125 και 0,500 kJ/m^2 με ποσοστό 75 και 80% αντιστοίχως, ενώ η δόση 0,250 kJ/m^2 εμφάνισε ποσοστό αύξησης 50%.

Η χρήση της υπεριώδους ακτινοβολίας στα 0,125 kJ/m^2 επηρέασε θετικά στην ανάπτυξη μπουμπουκιών, στην άνθιση και στην ανάπτυξη δευτερευόντων βλαστών και δεύτερων πρωτευόντων. Πιο συγκεκριμένα, τα φυτά που ακτινοβολήθηκαν με 0,125 kJ/m^2 ανέπτυξαν κατά μέσο όρο 2 άνθη περισσότερα σε σχέση με το μάρτυρα (Πίνακας 4). Αντίστοιχα, η ακτινοβόληση των φυτών με 0,250 kJ/m^2 είχε ως αποτέλεσμα την αύξηση του αριθμού των ανθέων, των μπουμπουκιών και των δευτερευόντων βλαστών κατά 25, 7 και 50%, αντίστοιχα σε σχέση με το μάρτυρα (Πίνακας 4).

Πίνακας 4: Παρουσίαση ανθέων, μπουμπουκιών, δευτερευόντων βλαστών, ανθέων δεύτερων-πρωτευόντων βλαστών και μπουμπουκιών δεύτερων-πρωτευόντων βλαστών, φυτών *Arabidopsis* που ακτινοβολήθηκαν με 0-2,5 kJ/m^2 UV-C για χρονικό διάστημα 8 εβδομάδων (8^η εβδομάδα ακτινοβόλησης).

TREATMENT	Άνθη	Μπουμπούκια	Δευτερεύοντες Βλαστοί	Άνθη Δεύτερων Πρωτευόντων Βλαστών	Μπουμπούκια Δεύτερων Πρωτευόντων Βλαστών
0 kJ/m^2	3	14	1		
0,125 kJ/m^2	5	12	2		
0,250 kJ/m^2	4	15	2	2	5
0,5 kJ/m^2	3	9	1	3	7

Επιπρόσθετα, καταγράφηκε ανάπτυξη ανθέων σε δευτερεύοντες βλαστούς και μπουμπούκια δεύτερων πρωτευόντων σε φυτά που ακτινοβολήθηκαν με δόσεις 0,250-0,500 kJ/m^2 σε σχέση με το μάρτυρα ο οποίος δεν εμφάνισε κανένα άνθος στους δευτερεύοντες βλαστούς ούτε μπουμπούκι σε δεύτερους-πρωτεύοντες (Πίνακας 4).

Γενικότερα παρατηρήθηκε ότι τα φυτά μάρτυρες δεν ανέπτυξαν δεύτερους-πρωτεύοντες βλαστούς, είχαν μικρότερο αριθμό ανθέων και μπουμπουκιών σε σχέση με τα φυτά που ακτινοβολήθηκαν με δόσεις UV-C 0,125-0,500 kJ/m^2. Αντίστοιχες παρατηρήσεις παρουσιάστηκαν από τους Hectors et al. (2005) όπου φυτά *Arabidopsis* που ακτινοβολήθηκαν με UV-B εμφάνισαν μικρότερο ύψος, περισσότερους δευτερογενής βλαστούς και περισσότερα άνθη. Συνεπώς, φαίνεται ότι υπάρχει μια αντιστοίχηση των αποτελεσμάτων από τη χρήση UV-B και τη χρήση UV-C ακτινοβολίας.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5: ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Από τις πρώτες εβδομάδες ακτινοβόλησης υπήρχαν εμφανή αποτελέσματα της επίδρασης της UV-C ακτινοβολίας τόσο στη διάμετρο της ροζέτας, όσο στην άνθιση, στην παρουσία δευτερευόντων βλαστών και δεύτερων πρωτευόντων βλαστών των φυτών.

Πιο αναλυτικά, με το πέρας των τριών πρώτων εβδομάδων παρατηρήθηκε χαρακτηριστική μείωση της διαμέτρου της ροζέτας στα ακτινοβολημένα φυτά σε τέτοιο βαθμό που είχε σαν αποτέλεσμα να καταστραφεί τελείως η ροζέτα στις πολύ μεγάλες δοσολογίες. Τη μεγαλύτερη διαφορά παρουσίασαν οι δόσεις 0,250 και 0,500 kJ/m^2.

Σε αντίθεση με τη διάμετρο της ροζέτας, το ύψος των φυτών μαρτύρων παρουσίασε μικρότερη αύξηση από τα ακτινοβολημένα φυτά. Οι πρώτες μετρήσεις ύψους έγιναν την 4^η εβδομάδα ακτινοβόλησης. Ήταν ξεκάθαρο πως το ύψος των φυτών μαρτύρων ήταν μικρότερο. Χαρακτηριστικά, τη μεγαλύτερη αύξηση σε ύψος εμφάνισαν τα φυτά που ανήκαν στη δόση 0,250 kJ/m^2 και ήταν της τάξεως του 38,7%. Αντίθετα τη μικρότερη αύξηση παρουσίασε η δόση 0,125 kJ/m^2.

Μελετώντας την παρουσία δευτερευόντων βλαστών κατά την 5^η και την 8^η εβδομάδα μπορεί κανείς να παρατηρήσει την εμφανή πλέον διαφορά μεταξύ των ακτινοβολημένων φυτών και των φυτών μαρτύρων. Την 5^η εβδομάδα δεν υπήρξαν καθόλου δευτερεύοντες βλαστοί στα φυτά μάρτυρες αλλά, ούτε και στην δόση 0,125 kJ/m^2. Στη δόση 0,250 kJ/m^2 όμως παρουσιάζονται οι περισσότεροι δευτερεύοντες βλαστοί. Την 8^η εβδομάδα εξακολουθεί να υπάρχει έλλειψη δευτερευόντων βλαστών στα φυτά μάρτυρες, ενώ παρουσιάστηκε κατά μέσο όρο αύξηση στις δόσεις 0,125 και 0,250 kJ/m^2.

Η εμφάνιση ανθέων παρουσίασε ομοιομορφία την 5^η εβδομάδα μεταξύ του μάρτυρα και της δόσης 0,500 kJ/m^2 όπως επίσης και στις ενδιάμεσες δόσεις 0,125 και 0,250 kJ/m^2. Η ομοιομορφία αυτή διατηρήθηκε και την 8^η εβδομάδα με μια μικρή διαφοροποίηση στις δόσεις 0,125 και 0,250 kJ/m^2, όπου η πρώτη παρουσίασε μικρή αύξηση σε σχέση με τη δεύτερη.

Στις μετρήσεις των μπουμπουκιών υπήρξε εμφανής διακύμανση μεταξύ του μάρτυρα και των δοσολογιών από την πρώτη κιόλας εβδομάδα μέτρησής τους (5^η κατά σειρά εβδομάδα ακτινοβόλησης), με τη δόση 0,500 kJ/m^2 να κατέχει τα

περισσότερα. Αντιθέτως, την 8η εβδομάδα αλλάζουν τα δεδομένα και παρουσιάζεται αύξηση στα μπουμπούκια του μάρτυρα αλλά και στα μπουμπούκια της δόσης 0,250 kJ/m^2. Την αύξηση αυτή στον αριθμό μπουμπουκιών ακολουθούν οι δόσεις 0,125 και 0,500 kJ/m^2.

Η παρουσία των δεύτερων-πρωτευόντων βλαστών έγινε την 6η εβδομάδα, σε ένα μόνο φυτό της δοσολογίας 0,500 kJ/m^2. Η μεγαλύτερη και καλύτερη απόδοσή τους, ήταν την 8η και τελευταία εβδομάδα ακτινοβόλησης. Αξίζει να σημειωθεί πως φυτό που εμφάνισε πρώτο τον δεύτερο-πρωτεύοντα βλαστό την 6η εβδομάδα, παρουσίασε άλλους 3 δεύτερους-πρωτεύοντες βλαστούς την 8η. Η αμέσως επόμενη καλύτερη απόδοση ήταν από την δοσολογία 0,250 kJ/m^2. Επίσης, τα άνθη και τα μπουμπούκια των δεύτερων-πρωτευόντων βλαστών παρουσίασαν καλύτερη απόδοση στη δοσολογία 0,500 απ' ότι στην 0,250 kJ/m^2.

Εν κατακλείδι μπορεί να ειπωθεί πως η επίδραση της υπεριώδους ακτινοβολίας UV-C στα φυτά, επέδρασε ευεργετικά ως επί το πλείστον (εξαιρώντας τις δόσεις 1 και 2,500 kJ/m^2 όπου κατέστρεψαν τελείως τα φυτά). Σε αυτό το σημείο κρίνεται απαραίτητο να γίνει και πάλι αναφορά στην μελέτη της K. Hectors (2007), για την επίδραση της υπεριώδους ακτινοβολίας UV-B σε φυτά *Arabidopsis*, με την οποία υπάρχει μια γενικότερη ταύτιση και μπορούμε να συνοψίσουμε στα εξής συμπεράσματα, από τη χρήση της υπεριώδους ακτινοβολίας:

- τα φυτά παρουσιάζουν μειωμένη διάμετρος ροζέτας και
- αυξημένο αριθμό βλαστών ανθοφορίας.

Υπάρχει μια διαφοροποίηση μεταξύ των ακτινοβολιών UV-B και UV-C. Κατά την K. Hectors (2007) παρουσιάζεται μείωση στο ύψος των βλαστικών στελεχών από τη χρήση της υπεριώδους ακτινοβολίας UV-B. Αντίθετα, με τη χρήση της UV-C ακτινοβολίας παρουσιάζεται αύξηση του ύψους των ακτινοβολημένων φυτών.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Α. ΕΛΛΗΝΙΚΗ

Ακουμιανάκη – Ιωαννίδου, Α., Ευθυμιάδου, Ε. Και Τσιγκριστάρης, Κ. 2000. Φυτά κηποτεχνίας. Τ.Ε.Λ., Ειδικότητα Κηποτεχνίας, Υπουργείο Εθνικής Παιδείας και Θρησκευμάτων.

Γαλάτης Β., Γανωτάκης Δ., Γκάνη – Σπυροπούλου Κ., Καραμπουρνιώτης Γ., Κοτζαμπάσης Κ., Κωνσταντινίδου Ε., Μανέτας Ι., Ρουμπελάκη – Αγγελάκη ΚΑ., 2003. Φυσιολογία φυτών, Πανεπιστημιακές εκδόσεις Κρήτης, ηράκλειο, ISBN: 9605241684

Γεωργά, Ι. 2008. Περιβαλλοντικά ελεγχόμενος προγραμματισμός του φαινοτύπου στο zebrafish, Danio rerio (Hamilton, 1822). Πανεπιστήμιο Πατρών, τμήμα Βιολογίας. Ψηφιακή Βιβλιοθήκη.

Δάρρας, Α.Ι. 2006. Ανθοκομία Δρεπτά άνθη. Σημειώσεις ΤΕΙ Καλαμάτας.

Δάρρας, Α.Ι. και Κληρονόμου, Δ. 2006. Ανθοκομία - Εργαστηριακές ασκήσεις, Εκδόσεις Έμβρυο, Αθήνα.

Δάρρας, Α.Ι. 2008. *Botrytis cinerea*: το παθογόνο που ζημιώνει περισσότερο τις ανθοκομικές καλλιέργειες. *Ανθοκαλλιέργεια & Κηποτεχνία*, 1:10-15.

Δάρρας, Α.Ι. 2010. Κήποι – Βεράντες – Οροφόκηποι. Ανθοκομία - Κηποτεχνία καλλωπιστικών φυτών στο αστικό περιβάλλον. *Εκδόσεις Έμβρυο*, Αθήνα.

Δημόπουλος, Β. 1998. Φυτοπροστατευτικά προϊόντα. Εκδόσεις Έμβρυο, Αθήνα.

Ηλιόπουλος Α.Γ. 2004. Γενική φυτοπαθολογία. Εκδόσεις Έμβρυο, Αθήνα.

Καραταγλής, Σ.Σ. 1994. Φυσιολογία Φυτών. Εκδόσεις Γραφικές Τέχνες. Θεσσαλονίκη.

Κοτσίρης, Γ. 1986. *Botrytis cinerea*. Πτυχιακή Εργασία. Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών (ΓΠΑ).

Κανάκης Α.Γ. 2007. Γενική λαχανοκομία. Εκδόσεις Αγροτύπος, Αθήνα.

Μπαρδούτσος, Ν., Κυριαζόγλου Τ., Κούρτης Ν., Μαντζούτας Γ., Δημητριάδης Α., Ριζοπούλου Σ., 2005. Εθνικό Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών (Ε.Κ.Π.Α.), Τμήμα βιολογίας, Bio teyxos 13. 24/05/05.

Παναγόπουλος, Χ.Γ. 2003. Ασθένειες καλλωπιστικών φυτών. Εκδόσεις Σταμούλης, Αθήνα.

Πασπάτης, Ε. 1998. Φυτορυθμιστικές ουσίες (φυτοορμόνες). Έκδοση Α΄. Εκδόσεις Αγροτύπος, Αθήνα.

Σάββας, Δ. 2003. Γενική Ανθοκομία. Εκδόσεις Έμβρυο, Αθήνα.

Σφακιωτάκης Ε. 1995. Μετασυλλεκτική Φυσιολογία και Τεχνολογία Νωπών Οπωροκηπευτικών Προϊόντων. typo MAN, Θεσσαλονίκη.

Τηνιακού Χ., 2012. Επίδραση της υπεριώδους ακτινοβολίας UV-C στην άνθιση και ενεργοποίηση αμυντικών μηχανισμών σε φυτά γερανιού (*Pelargonium zonale*), Πτυχιακή εργασία, Τ.Ε.Ι. Καλαμάτας, Τμήμα ΤΕ.ΓΕ.Π.

Τσιτσεκιάν Ν., 2011. Μελέτη της έκφρασης γονιδίων Lon του φυτού *Arabidopsis thaliana*, Μεταπτυχιακή Διατριβή, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας.

Χαραλαμπίδης Κ., Καλαντίδης Κ., Μηλιώνη Δ., Παπαδοπούλου Κ., Ρήγας Σ., Ρούσσης Α., Χατζόπουλος Π. 2009. Αναπτυξιακή μοριακή βιολογία φυτών, Εκδόσεις Έμβρυο, Αθήνα.

Β. ΞΕΝΟΓΛΩΣΗ

Armitage, A.M., Tsujita, M.J., and Harney, P.M. 1978. Effects of cycocel and high intensity lighting on flowering of seed propagated geraniums. *J. Hortic. Sci*. 53: 147-149.

Armitage, A.M., Carlson, W.H., and Flore, J.A. 1981. The effect of temperature and quantum flux density on the morphology, physiology and flowering of hybrid geraniums. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 106: 643-647.

Armitage, A.M., Vines, H.M., Tu, Z.P., and Black, C.C. 1983. Watering relations and net photosynthesis in hybrid geraniums. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 108: 310-314.

Armitage, A.M., and Wetzstein, H.Y. 1984. Influence of light intensity on flower initiation and differentiation in hybrid geranium. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 109: 114-116.

Armstrong JI., et. al, 2004. Proceedings of the National Academy of Sciences, 101, 14978-14983.

Beemster G.T.S, et. al, 2002. *Molecular Ecology*, 11, 591-601.

Bintsis T., Litopoulou – Tzanetaki E. and Robinson R.K. 2000. Existing and potential applications of ultraviolet light in the food industry – a critical review. *J.. Sci. Food Agric.* 80, 637-645.

Bjorkman, O. and P. Holmgren. 1963. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensityin ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiologia Plantarum* 16: 889-914.

Burton H. 1951. Ultra-violet irradiation of milk. *Dairy Sci. Abstr.* 13, 229-244.

Converse G., et. al., 2004. American Journal of Botany 91, 837-849.

Charles M-T., Arus J. and Gosselin C. 1999. Induction of resistance to gray mold and accumulation of the phytoalexin rishitin in tomato fruits by UV-C. *Phytopathology* 89, 14.

Chen M., Chory J., Frankhauser C., 2004. Light signal transduction in higher plants. Annu Rev Genet 38: 87-117.

Darras A.I., Joyce D.C., Terry L.A. and Vloutoglou I. 2006. Postharvest infections of *Freesia hybrida* L. flowers by *Botrytis cinerea. Australasian Plant Pathol.* 35, 55-63.

Darras A.I., Joyce D.C. and Terry L.A. 2010. Postharvest UV-C irradiation on cut *Freesia hybrida* L. inflorescences suppresses petal specking caused by *Botrytis cinerea. Postharvest Biol. Technol.* 55, 186-188.

Darras, A.I., Demopoulos, V., Kazana, E., and Tiniakou, C.A. 2011. Effects of UV-C irradiation on *Botrytis cinerea* floret specking and quality of cut gerbera flowers. *28th International Horticultural Congress*, Lisbon Portugal August 22-25

Darras, A.I., Demopoulos, V. and Tiniakou, C.A. 2012. UV-C irradiation induces defence responses and improves vase life of cut gerbera flowers. *Postharvest Biol. Technol.* 64: 168-174.

De Jong G. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New phytologist* 166: 101-117.

Eckert J.W. 1977. Control of postharvest diseases in M.R.. Siegel and H.D. Sisler (eds). *Antifungal compounds*, vol. 1, Marcel Dekker, New York, pp. 269-362.

Eckert J.W. and Brown G.E. 1986. Postharvest citrus diseases and their control, in W.F. Wardowski. S.C. Nagy and W. Grierson (eds). *Fresh citrus fruit,* AVI, Westport, CT, pp. 315-61.

Fonteno W.C. 1992. Geraniums. In ' Introduction to floriculture'. 2nd Ed. (ed. Larson, R.A). Academic Press, California USA.

Forde BG., 2002. Local and long – range signaling pathways regulating plant responses to nitrate. *Annu Rev Plant Biol* 53: 203-224.

Graig, R., and Walker, D.F. 1963. The flowering of *Pelargonium hortorum* Bailey seedlings as affected by cumulative solar radiation. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.* 83: 772-776.

Harm W. 1980. Biological Effects of Ultraviolet Radiation. Cambridge University Press, Cambridge.

Hectors, K., Prinsen, E., De Coen, W., Jansen, M.A.K., Guisez, Y. 2007. *Arabidopsis thaliana* plants acclimated to low dose rates of ultraviolet B radiation show specific changes in morphology and gene expression in the absence of stress symptoms. *New Phytol.* 175, 255-270.

Hennebert G.L. 1973. Botrytis and Botrytis-like genera. *Persoonia*, 7, 183-204.

Jarvis W.R. 1977. Botryotinia and Botrytis species, Canada Department of Agriculture, Ottawa.

Kobayashi Y and Weigel D., 2007. Move on up, it's time for change mobile signals controlling photoperiod-development flowering. *Genes Dev* 21: 2371-2384.

Kochenko A.J. 1972. Features of sclerotial germination of *Botrytis cinerea* Fr., *Mikol. Fitopatology*, 6, 256-258.

Kolling, D. 2002. What is phenotypic plasticity and how might it complicate taxonomy? Grad student, biophysics, University of Illinois Urbana Champaign. Area of science: Evolution, I.D:1002514338.Ev.

Kublitskaya M.A. and Ryabtseva N.A. 1970. Biology of winter state of *Botrytis cinerea*, *Mikol. Fitipatology*, 4, 291-293.

Liu J., Stevens C., Khan V.A., Lu J.Y., Wilson C.L., Adeyeye O., Kabwe M.K., Pusey P.L., Chalutz E., Sultana T. and Droby S. 1993. Application of ultraviolet-C light on storage rots and ripening of tomatoes. *J. Food Prot.* 56, 868-872.

Ma Z, Bielenberg DG, Brown KM and Lynch JP., 2001. Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell and Environmen*t 24: 459-467.

Maxwell D.P., Maxwell M.D., Hoch H.C. and Armentrout V.N. 1973. Occurrence of microbodies in phytopathogenic fungi, Abstr.Pap.2nd *Inter. Congr.Planth Pathology*, 0035.

McKeen W.E. 1977. Mode of penetration of epidermal cell walls of *Viciafaba* by *Botrytis cinerea*. *Phytopathology*, 64, 455.

Menzinger W. 1965. KaryologischeUntersuchungen an Arten und formen der Gattung Botrytis *Mich. Arch. Mikrobiol.* 52, 178-196.

Mercier J., Arus J. and Julien C. 1993. Effect of UV-C on phytoalexin accumulation and resistance to *Botrytis cinerea* in stored carrots. *J. Phytopathology* 139, 17-25.

Miner B.G., S.Sultan S.G. Morgan, D.K. Padilla and R.A. Relyea. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution 20: 685-692.*

Muller M. and Schmidt W., 2004. Environmentally Induced Plasticity of Root Hair Development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol* 134: 409-419.

Nigro F., Ippolito A., Lattanzio V., Di Venere D. and Salerno M. 2000. Effects of ultraviolet-C light on postharvest decay of strawberry. *J. Plant Pathol.* 82, 29-37.

Niklis N., Thanasopoulos K. and Sfakiotakis E. 1992. Ethylene production and growth of *Botrytis cinerea* in kiwifruit as influenced by temperature and low oxygen storage. In: Botrytis Symposium, 5-10 April, Heraklion-Crete.

Perry P., Linke B., and Schmidt W., 2007. Reprogramming of root epidermal cells in response to nutrient deficiency. *Biochem Soc Trans* 35: 161-163.

Pigliucci, M. 1994, Developmental and adult phenotypic plasticity in plants: environmentally induced changes in character correlations and effects on fitness. ETD Collection for University of Connecticut Paper A. AI 9520025.

Price, T.D., A. Qvarnstrom and P.E. Irwin. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. Procerding Royal society of London 270:1433-1440. doi:1098/rspb.2003.2372. PMTD 12965006.

Reynson D.E. and N.G. Denler. 1994. Light-induced phenotypic plasticity in plants. Pages 259-293, in Tested studies for laboratory teaching, Volume 15 (C.A. Golman, Editor). Proceedings of the 15th Workshop/ Conference of the Assosiation for Biology Laboratory Education (ABLE), 390 pages.

Ridge I., 2002. Plants. Oxford University Press, Oxford, ISBN: 019925548.

Robinson D., 1994. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytologist* 127: 635-674.

Salisbury F and Ross C., 1992. Plant Physiology. Wadsworth, Inc. 4th edition, Belmond, ISBN:0534151620.

Savage NS and Schmidt W., 2008. From priming to plasticity: the changing fate of rhizodermic cells. *Bioeassays* 30: 75-81.

Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.

Schmitz RJ and Amasino RM., 2007. Vernalization: a model for investigating epigenetics and eukaryotic gene regulation in plants. *Biochim Biophys Acta* 1769: 269-275.

Sommer N.F. 1982. Postharvest handling practices and postharvest diseases of fruit. *Plant Dis.* 66, 357-364.

Sullivan JA and Deng XW 2003. From seed to seed: the role of photoreceptors in Arabidopsis development. *Dev Biol* 260: 289-297.

Taiz L and Zeiger E, 1998. Plant Physiology, Second edition, 527-540, Sunderland, ISBN: 9780878938568.

Tayama, H.K. 1988. Tips on growing zonal (vegetatively propagated) geraniums. *Ohio Coop. Extension Ser. Bull.* FP-765.

Teale WD, Paponov IA and Palme K., 2006. Auxin in Action: signaling, transport and the control of plant growth and development. *Nat Rev Mol Cell Biol* 7: 847-859.

Terry L.A., Joyce D.C. 2004. Elicitors of induced disease resistance in postharvest horticultural crops: a brief review. *Postharvest Biol. . Technol.* 32, 1-13.

Vogel J.P., et. al. 1998. *Proceedings of the National Academy of sciences*, 95, 4766-4771.

Wang H and Deng XW,. 2003. Dissecting the phytocrome A-dependent signaling net work in higher plants. *Trends Plant Sci* 8: 172-178.

Wei N and Deng XW., 2003. The COP9 signalsome. Annu Rev Cell Dev Biol 19: 261-286.

Willetts H.J. 1969. Structure of outer surface of sclerotinia of certain fungi, Ar*ch. Mikrobiology*, 11, 299-323.

Wills R., McGlasson B., Graham D. and Joyce D. 1998. Postharvest – An Introduction to the Physiology and Handing of Fruit, Vegetables and Ornamental. CAB International, South Australia. (pp. 144-157).

Zhang YJ, Lynch JP and Brown KM., 2003. Ethylene and phosphorus availability have interacting yet distinct effects on root hair development. *J Exp Bot* 54: 235-2361.

Γ. ΔΙΑΔΙΚΤΥΟ

www.el.wikipedia.org/wiki/

www.bayercropscience.gr

www.kalliergo.gr/odigos-kalliergiti/exthroi-astheneies/article/2-astheneies-diseases/89-votrytis-gray-mold.html

http://kpe-kastor.kas.sch.gr/leaf/texts/movement.htm