

ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ

ΤΜΗΜΑ ΘΕΡΜΟΚΗΠΙΑΚΩΝ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΩΝ ΚΑΙ ΑΝΘΟΚΟΜΙΑΣ

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

ΘΕΜΑ: Η ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΤΗΣ ΑΝΘΙΣΗΣ
ΚΑΙ ΟΙ ΔΥΝΑΤΟΤΗΤΕΣ ΡΥΘΜΙΣΗΣ ΤΗΣ ΣΤΗΝ ΕΠΙΧΕΙΡΗΜΑΤΙΚΗ ΑΝΘΟΚΟΜΙΑ



ΣΠΟΥΔΑΣΤΡΙΑ: ΜΗΤΡΟΒΓΕΝΗ ΚΑΤΕΡΙΝΑ

ΕΙΣΗΓΗΤΡΙΑ: ΔΡΑΓΑΣΑΚΗ ΜΑΓΔΑΛΗΝΗ

Ηράκλειο 2007

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1.Εισαγωγή.

ΜΕΡΟΣ Α΄

Μετάβαση στην ανθοφορία σε σχέση με τη συνολική ανάπτυξη του φυτού.

2. Ο ρόλος του κορυφαίου μεριστώματος στην άνθιση.

3. Τα αναπτυξιακά στάδια των φυτών.

- 3.1. Παραγωγή νέων τύπων δομών - Αλλαγή φάσης.
- 3.2. Τα τρία αναπτυξιακά στάδια εξέλιξης των φυτών.
- 3.3. Μετάβαση από το ένα αναπτυξιακό στάδιο στο άλλο.
- 3.4. Η σταθερότητα του κάθε αναπτυξιακού σταδίου.

4. Παράγοντες που επηρεάζουν της αλλαγή φάσης.

- 4.1. Η αλλαγή φάσης εξαρτάται από τη χρονολογική ηλικία των φυτών.
- 4.2. Η αλλαγή φάσης εξαρτάται κυρίως από το μέγεθος του φυτού.
- 4.3. Η αλλαγή φάσης επηρεάζεται από διάφορους παράγοντες μεταβιβαζόμενους από όλο το υπόλοιπο σώμα στο κορυφαίο μερίστωμα.

5. Η ανθική επίκληση εμπλέκει δυο αναπτυξιακές καταστάσεις.

- 5.1. Επιδεκτικότητα.
- 5.2. Προκαθορισμός.

ΜΕΡΟΣ Β΄

Αναπτυξιακά σήματα που επιφέρουν την ανθική επίκληση

6. Κιρκαδικοί ρυθμοί.

- 6.1. Γενικά για τους βιολογικούς ρυθμούς.
- 6.2. Τα χαρακτηριστικά των βιολογικών ρυθμών.
- 6.3. Ημερήσιοι ή κιρκαδικοί ρυθμοί.
- 6.4. Ο μηχανισμός μέτρησης του χρόνου στους βιολογικούς ρυθμούς παρουσιάζει αναλογίες με τις κλεψύδρες.
- 6.5. Η μεταβολή της φάσεως προσαρμόζει τους κιρκαδικούς ρυθμούς σε διάφορους κύκλους ημέρας – νύχτας.

7. Φωτοπεριοδισμός.

- 7.1. Ιστορική αναδρομή.
- 7.2 Κατηγορίες φυτών με βάση τις φωτοπεριοδικές αποκρίσεις τους.
- 7.3. Συμπεριφορά των φωτοπεριοδικών φυτών.
- 7.4. Τα φυτά παρακολουθούν τη χρονική διάρκεια της ημέρας μετρώντας τη χρονική διάρκεια της νύχτας.
- 7.5. Ένας ενδογενής ταλαντωτής συμμετέχει στη φωτοπεριοδική χρονομέτρηση
- 7.6. Το φύλλο είναι η θέση της αντίληψης του φωτοπεριοδικού ερεθίσματος.
- 7.7. Μεταφορά του σήματος από τα φύλλα στα σημεία ανθογένεσης.

7.8. Φυτόχρωμα και φωτοπεριοδισμός.

7.8.1. Λίγα λόγια για το φυτόχρωμα.

7.8.2. Το φυτόχρωμα είναι ο κύριος φωτοϋποδοχέας στο φωτοπεριοδισμό.

7.8.3. Το υπέρυθρο φως τροποποιεί την ανθοφορία σε μερικά μακροήμερα φυτά.

8. Θερμοκρασία .

8.1 Εαρινοποίηση - Προαγωγή της ανθοφορίας με την επίδραση ψύχους.

8.2. Η κορυφή του βλαστού είναι η θέση της αντίληψης του ερεθίσματος της εαρινοποίησης.

8.3. Ο φωτοπεριοδισμός και η εαρινοποίηση μπορούν να αλληλεπιδρούν.

8.4. Η εαρινοποίηση συσχετίζεται με την απομεθυλίωση του DNA.

9. Ορμόνες.

9.1. Αναζητώντας την ανθογόνο ορμόνη.

9.2. Η ανθογόνο δεν είναι ένα βιομόριο αλλά μια σύνθεση βιομορίων

9.3. Οι γιββερελλίνες μπορούν να προκαλέσουν επαγωγή της ανθοφορίας σε μερικά φυτά.

9.4. Το ανθικό ερέθισμα έχει αρκετά συστατικά (συνιστώσες).

ΜΕΡΟΣ Γ΄

Η ανάπτυξη του άνθους

10. Η ανάπτυξη του άνθους.

- 10.1. Μορφολογία του άνθους.
- 10.2. Ανάπτυξη των ανθικών μεριστωμάτων και ανθικών οργάνων.
- 10.3. Οι τέσσερις διαφορετικοί τύποι των ανθικών οργάνων σχηματίζονται ως χωριστές σπείρες (σπόνδυλοι).
- 10.4. Τρεις τύποι γονιδίων ρυθμίζουν την ανάπτυξη του ανθούς.
- 10.5. Τα γονίδια της μεριστωματικής ταυτότητας ταυτοποιήθηκαν στα φυτά *Antirrhinum* και *Arabidopsis*.
- 10.6. Ομοιοτικές μεταλλάξεις οδηγούν στην ταυτοποίηση των γονιδίων της ταυτότητας των ανθικών οργάνων.
- 10.7. Τρεις τύποι ομοιοτικών γονιδίων ελέγχουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων.
- 10.8. Το μοντέλο ABC εξηγεί τον προκαθορισμό της ταυτότητας των ανθικών οργάνων.

ΜΕΡΟΣ Δ΄

Ο έλεγχος της άνθισης

11. Τεχνητή μετάβαση από το στάδιο νεανικότητας στα επόμενα αναπτυξιακά στάδια.

11.1.1 Η παρουσία ή η απουσία φυτορρυθμιστικών ουσιών παίζει ρόλο στην διατήρηση του φυτού στη φάση της νεανικότητας.

11.1.2. Παραδείγματα εφαρμογής χημικών ρυθμιστών αύξησης

11.2.1 Αζαλέα-Ροδόδεντρο.

11.2.2. Ίρις.

11.2.3. Κάλλα

11.2.4. Καμέλια

11.2.5. Κυκλάμινο.

11.2.6. Ορτανσία.

11.2.7. Σαιντπώλια ή αφρικάνικη βιολέτα.

12.Εξαναγκασμός των φυτών σε άνθιση με έλεγχο της θερμότητας.

13 Εξαναγκασμός των φυτών σε άνθιση με έλεγχο της υγρασίας.

14.Εξαναγκασμός των φυτών σε άνθιση με έλεγχο της φωτοπεριόδου.

15.Εξαναγκασμός των φυτών σε άνθιση με κλάδεμα και κορφολόγημα.

16. Βιβλιογραφία

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Παρόλο που ο ισχυρός συσχετισμός ανάμεσα στο σχηματισμό των ανθέων και στις εποχές είναι μια κοινή γνώση, το φαινόμενο θέτει θεμελιώδη ερωτήματα στους φυσιολόγους των φυτών. Πώς παρακολουθούν τα φυτά τα ίχνη των εποχών του έτους και το χρόνο της ημέρας? Ποια περιβαλλοντικά σήματα ελέγχουν το σχηματισμό των ανθέων και πως γίνονται αισθητά αυτά τα σήματα? Μπορεί να χειριστεί κανείς το περιβάλλον για να μεταβάλει τη χρονική ρύθμιση του σχηματισμού των ανθέων? Πως μεταβιβάζονται τα περιβαλλοντικά σήματα για να προκαλέσουν τις αναπτυξιακές μεταβολές που είναι συζευγμένες με το σχηματισμό του άνθους? Και ποια είναι τα γονίδια που ελέγχουν την ανάπτυξη του άνθους?

Η παρούσα πτυχιακή εργασία στην προσπάθεια να απαντήσει στα παραπάνω ερωτήματα χωρίστηκε σε τέσσερα μέρη. Τα δυο πρώτα είναι αφιερωμένα στην κατανόηση του τρόπου λειτουργίας των φυτών. Στο πρώτο μέρος αναλύεται η ανθοφορία σε σχέση με τη συνολική ανάπτυξη του φυτού ενώ στο δεύτερο εξετάζονται τα σήματα που επιφέρουν την ανθική επίκληση όπως η φωτοπερίοδος, η θερμοκρασία, οι βιολογικοί ρυθμοί και οι ορμόνες. Από τη στιγμή που το φυτό έχει δεχθεί τα κατάλληλα αναπτυξιακά σήματα ώστε να επέλθει η ανθοφορία ξεκινάει η ανάπτυξη του άνθους με την οποία ασχολείται το τρίτο μέρος. Τέλος στο τέταρτο μέρος γίνεται μία προσέγγιση στη δυνατότητα ρύθμισης της άνθισης, με βάση τις γνώσεις που έχουμε, στην επιχειρηματική ανθοκομία δεδομένου ότι οι συνθήκες και η τεχνικές που χρησιμοποιούνται παραλλάσσονται όχι μόνο από είδος σε είδος αλλά και από ποικιλία σε ποικιλία.

ΜΕΡΟΣ Α΄

ΜΕΤΑΒΑΣΗ ΣΤΗΝ ΑΝΘΟΦΟΡΙΑ ΣΕ ΣΧΕΣΗ ΜΕ ΤΗ ΣΥΝΟΛΙΚΗ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΟΥ ΦΥΤΟΥ

2. Ο ΡΟΛΟΣ ΤΟΥ ΚΟΡΥΦΑΙΟΥ ΜΕΡΙΣΤΩΜΑΤΟΣ ΣΤΗΝ ΑΝΘΙΣΗ.

Ολόκληρη η φυτική αύξηση προέρχεται από τα μεριστώματα τα οποία είναι θέσεις αέναων εμβρυωδών ιστών. Τα διάφορα φυτικά μεριστώματα διακρίνονται από τη θέση τους και από τις δομές που παράγουν. Σε κάθε φυτό διακρίνονται δυο πρωτογενή μεριστώματα (apical meristems), το κορυφαίο βλαστικό μερίστωμα και το κορυφαίο ριζικό. Αυτά τα μεριστώματα διατηρούνται συνεχώς στα φυτά και από αυτά δημιουργείται ολόκληρη η δομή των φυτών καθ' όλη τη διάρκεια της ζωής τους. Από αυτά προέρχονται και άλλα μεριστώματα που ονομάζονται δευτερογενή μεριστώματα. Τα κύτταρα των δευτερογενών μεριστωμάτων έχουν επίσης την ικανότητα να διαιρούνται σε ορισμένες χρονικές φάσεις (άνοιξη) και από τα νέα κύτταρα να δημιουργούνται οι ιστοί που συμβάλουν στην περαιτέρω ανάπτυξη νέων οργάνων και στην κατά πάχος αύξηση των οργάνων του φυτού. Αυτά είναι τα εξής:

- Μασχαλιαία μεριστώματα (axillary meristems). Αναπτύσσονται από το κορυφαίο βλαστικό μερίστωμα στις μασχάλες των φύλλων και από αυτά δημιουργούνται οι πλευρικοί βλαστοί.
- Ενδιάμεσα μεριστώματα (intercalary meristems). Βρίσκονται στη βάση οργάνων π.χ. μεσογονατίων ή των φύλλων και από αυτά δημιουργούνται οι

πλευρικοί βλαστοί.

- Πλευρικά μεριστώματα ριζών (branch root meristems) Δημιουργούνται από ειδικά κύτταρα της ρίζας, τα κύτταρα του περικυκλίου, και εξελίσσονται σε πλευρικές ρίζες.
- Το κάμβιο (cambium). Αυτό το δευτερογενές μερίστωμα βρίσκεται στο βλαστό και στη ρίζα ως δακτύλιος και δημιουργεί τα κύτταρα του φλοιώματος και του ξυλώματος (δεσμικό κάμβιο), το μεσοδέσμιο παρέγχυμα (μεσοδέσμιο κάμβιο), αλλά και τον φελλώδη ιστό (φελλογόνο)
Υπό την επίδραση περιβαλλοντικών ή και ενδογενών σημάτων το βλαστικό μερίστωμα μπορεί να τροποποιηθεί και να μετατραπεί σε ανθικό, δίνοντας γένεση σε άνθος.

Η μετάπτωση στην ανθοφορία εμπλέκει σημαντικές αλλαγές στο πρότυπο της μορφογέννησης και της κυτταρικής διαφοροποίησης στο αντίστοιχο μερίστωμα του βλαστού. Τα βλαστικά μεριστώματα μπορεί να μετατρέπονται απ' ευθείας σε ανθικά μεριστώματα όταν το φυτό επάγεται σε άνθος. Ανθικά μεριστώματα διαφέρουν από τα βλαστικά μεριστώματα στο ότι αντί για φύλλα παράγουν ανθικά όργανα (σέπαλα, πέταλα, στήμονες, και καρπόφυλλα). Επιπρόσθετα, τα ανθικά μεριστώματα προκαθορίζονται, προσδιορίζονται δηλαδή από πληροφορίες που είναι κωδικοποιημένες στο γενετικό υλικό. Ολόκληρη η μεριστωματική δραστηριότητα του φυτού σταματά μετά την παραγωγή των τελευταίων ανθικών οργάνων. Σε πολλές περιπτώσεις τα βλαστικά μεριστώματα δεν μετατρέπονται απ' ευθείας σε ανθικά μεριστώματα. Αντί για αυτό το βλαστικό μερίστωμα αρχικά μετατρέπεται σε ένα μερίστωμα ταξιανθίας, το οποίο παράγει βράκτια και ανθικά μεριστώματα στις μασχάλες των βρακτίων και όχι φύλλα και μασχαλιαίους οφθαλμούς. Τα μεριστώματα των ταξιανθιών μπορεί να είναι προκαθορισμένα ή μη προκαθορισμένα και αυτό εξαρτάται από το φυτικό είδος.

3. ΤΑ ΑΝΑΠΤΥΞΙΑΚΑ ΣΤΑΔΙΑ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ.

3.1. Παραγωγή νέων τύπων δομών - Αλλαγή φάσης

Κατά τη διάρκεια βλαστικής ανάπτυξης, τα πεπωμένα των μεριστωματικών κυττάρων αλλάζουν με τρόπους που προκαλούν αυτά να παράγουν νέους τύπους δομών. Το φαινόμενο αυτό είναι γνωστό ως αλλαγή φάσεως. Τα συμβάντα που λαμβάνουν χώρα στην κορυφή του βλαστού, που εξειδικευμένα δεσμεύουν το κορυφαίο μερίστωμα να παράγει άνθη αναφέρονται συλλογικά ως ανθική επίκληση (floral evocation).

Όλοι οι πολυκύτταροι οργανισμοί διέρχονται διαμέσου μιας σειράς από περισσότερο ή λιγότερο προκαθορισμένα αναπτυξιακά στάδια, το καθένα με τις δικές τους χαρακτηριστικές ιδιότητες. Στον άνθρωπο, η βρεφική ηλικία, παιδική ηλικία, εφηβική ηλικία και η ενηλικίωση αντιπροσωπεύουν τέσσερα γενικά στάδια της ανάπτυξης και η ήβη είναι η διαχωριστική γραμμή ανάμεσα στη μη-αναπαραγωγική και στην αναπαραγωγική φάση. Παρομοίως η ανάπτυξη των ανώτερων φυτών χαρακτηρίζεται από αναπτυξιακές φάσεις, αλλά ενώ στα ζώα αυτές οι αλλαγές λαμβάνουν χώρα διαμέσου ολόκληρου του οργανισμού στα ανώτερα φυτά αυτές πραγματοποιούνται σε μια μεμονωμένη περιοχή, το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού.

3.2. Τα τρία αναπτυξιακά στάδια εξέλιξης των φυτών

Κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης, το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού περνάει από τρία καθορισμένα στάδια: τη νεαρή φάση, τη βλαστική φάση του ενήλικα και την αναπαραγωγική φάση του ενήλικα (Poething 1990). Η μετάβαση από τη μια φάση στην άλλη καλείται αλλαγή φάσεως. Η κύρια διάκριση ανάμεσα στις δυο πρώτες φάσεις είναι πως η δεύτερη έχει την

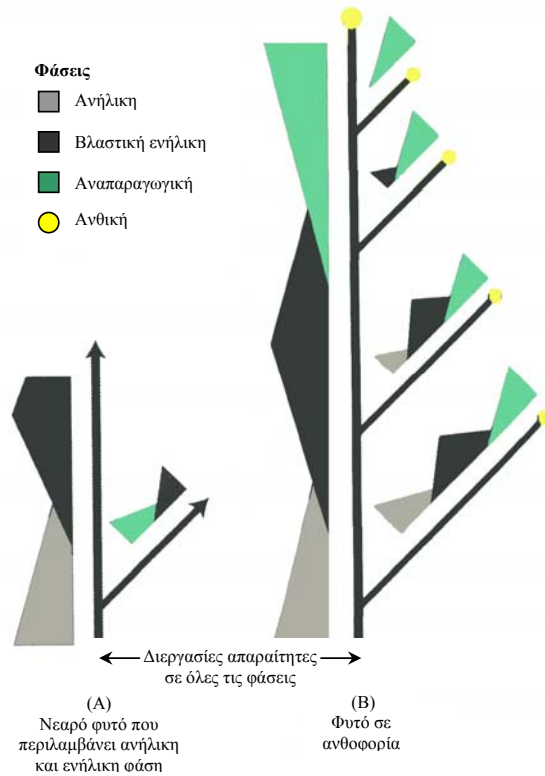
ικανότητα να παράγει αναπαραγωγικές δομές, άνθη στα αγγειόσπερμα και κώνους στα γυμνόσπερμα.

Η έκφραση της αναπαραγωγικής ικανότητας εξαρτάται από διάφορα περιβαλλοντικά και αναπτυξιακά σήματα και η μη έκφραση της δεν σημαίνει απαραίτητα ότι βρισκόμαστε σε νεαρή φάση. Συνεπώς η απουσία ανθοφορίας δεν είναι αξιόπιστο κριτήριο νεότητας.

3.3 Μετάβαση από το ένα αναπτυξιακό στάδιο στο άλλο.

Η μετάβαση από τη νεαρή φάση στη φάση του ενήλικα συνοδεύεται συχνά από μεταβολές στα βλαστικά χαρακτηριστικά, όπως η μορφολογία των φύλλων, η ταξιφυλλία, ο σχηματισμός αγκαθιών, η ικανότητα σχηματισμού ριζών και κατακράτηση φύλλων στα φυλλοβόλα δέντρα. Τέτοιες αλλαγές είναι πιο σαφείς στα ξυλώδη ετήσια φυτά, αλλά είναι επίσης φανερές σε πολλά ποώδη φυτικά είδη. Αντίθετα από την απότομη μετάβαση από τη βλαστική φάση του ενήλικα στην αναπαραγωγική φάση, η μετάβαση από τη νεαρά φάση στη βλαστική φάση του ενήλικα είναι συνήθως βαθμιαία εμπλέκοντας ενδιάμεσες μορφές.

Για να εξηγηθούν οι ενδιάμεσες μορφές κατά τη διάρκεια της μετάβασης από τη νεαρά φάση στη φάση του ενήλικα, ο S.Poething πρότεινε ένα συνδυαστικό μοντέλο (Εικ.1). Σύμφωνα με αυτό το μοντέλο, η ανάπτυξη του βλαστού μπορεί να περιγραφεί ως μια σειρά ανεξαρτήτως ρυθμιζόμενων επικαλυπτόμενων προγραμμάτων (νεαρό, ενήλικα, αναπαραγωγικό), τα οποία διαμορφώνουν την έκφραση μιας συνηθισμένης σειράς αναπτυξιακών διεργασιών.



Εικόνα.1. Σχηματική αναπαράσταση του συνδυαστικού μοντέλου της αναπτύξεως του βλαστού στο καλαμπόκι. Επικαλυπτόμενες διαβαθμίσεις της έκφρασης της νεαρής, της βλαστικής του ενήλικα και της αναπαραγωγικής φάσεως σημειώνονται κατά μήκος του κύριου άξονα και των διακλαδώσεων. Η συνεχής μαύρη γραμμή αντιπροσωπεύει διεργασίες που είναι αναγκαίες κατά τη διάρκεια όλων των φάσεων της ανάπτυξης. **A.** Νεαρό φυτό που συμπεριλαμβάνει την ανήλικη και την ενήλικη φάση. **B.** Ωριμο φυτό. Που συμπεριλαμβάνει την ανήλικη, ενήλικη και αναπαραγωγική φάση. Κάθε μια από τις τρεις φάσεις θα πρέπει να ρυθμίζεται από χωριστά αναπτυξιακά προγράμματα, με παρουσιαζόμενες ενδιάμεσες φάσεις όταν επικαλύπτονται τα προγράμματα. (Poething)

Στη μετάβαση από τα νεαρά στα ηλικιωμένα φύλλα, οι ενδιάμεσες μορφές υποδεικνύουν ότι διάφορες περιοχές του ίδιου φύλλου μπορούν να εκφράσουν διάφορα αναπτυξιακά προγράμματα. Έτσι τα κύτταρα στην κορυφή του φύλλου παραμένουν να πραγματοποιούν το πρόγραμμα της νεαρής (ανήλικης) φάσεως, ενώ τα κύτταρα στη βάση του φύλλου πραγματοποιούν το πρόγραμμα της ενήλικης φάσεως. Τα αναπτυξιακά

πεπρωμένα των δυο ομάδων κυττάρων στο ίδιο φύλλο είναι εντελώς διαφορετικά.

3.4. Η σταθερότητα του κάθε αναπτυξιακού σταδίου

Από τη στιγμή που έχει επιτευχθεί η ενήλικη φάση, αυτή είναι σχετικά σταθερή, και διατηρείται κατά τη διάρκεια της βλαστικής αναπαραγωγής ή του εμβολιασμού. Παραδείγματος χάρη, σε ώριμα φυτά του κισσού, μοσχεύματα που λαμβάνονται από την περιοχή της βάσεως αναπτύσσονται σε νεαρά φυτά, ενώ εκείνα από την περιοχή της κορυφής αναπτύσσονται σε ανήλικα φυτά. Αποτελέσματα από εμβολιασμένα φυτά στα οποία το υπερκείμενο μόσχευμα, προερχόμενο από διαφορετικά τμήματα ενός ηλικιωμένου ανθοφορούντος φυτού σημύδας (*Betula verrucosa*) υποδεικνύουν επίσης ότι το βασικό τμήμα διατηρεί τη νεανική κατάσταση (Longman 1976). Όταν τα μοσχεύματα λαμβάνονται από τη βάση του ανθοφορούντος δέντρου και εμβολιάζονται πάνω σε υποκείμενα αρτίβλαστων, τότε δε θα σχηματίσουν άνθη επάνω στα μοσχεύματα μέσα στα επόμενα δύο χρόνια. Σε αντίθεση, τα εμβολιασμένα φυτά ανθοφορούν ελεύθερα όταν τα υπερκείμενα έχουν ληφθεί από την κορυφή του ανθοφορούντος δέντρου. Σε ορισμένα είδη το μερίστωμα εμφανίζεται ικανό να ανθοφορήσει αλλά δεν έχει λάβει αρκετό ανθικό ερέθισμα μέχρις ότου το φυτό γίνει αρκετά μεγάλο.

4. ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΠΟΥ ΕΠΗΡΕΑΖΟΥΝ ΤΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ ΦΑΣΗΣ.

4.1. Η αλλαγή φάσης εξαρτάται από τη χρονολογική ηλικία των φυτών.

Στα ταχέως ανθοφορούντα ποώδη φυτικά είδη η νεαρά φάση διαρκεί μόνο μερικές μέρες ενώ στα ξυλώδη η φάση αυτή διαρκεί περισσότερο χρονικό διάστημα φτάνοντας σε μερικές περιπτώσεις τα 30 με 40 χρόνια. Στην τελευταία περίπτωση οι ανήλικες δομές αποτελούν ένα σημαντικό μέρος του ώριμου φυτού, Από τη στιγμή που το μερίστωμα αλλάζει ξαφνικά στην ενήλικη φάση, τότε παράγονται μόνο ενήλικες βλαστικές δομές, με αποκορύφωμα την ανθική επίκληση. Γι' αυτό το λόγο η ενήλικη και η αναπαραγωγική φάση εντοπίζονται στις πάνω και περιφερειακές περιοχές του βλαστού ενώ, οι νεαροί ιστοί και όργανα εντοπίζονται στη βάση του βλαστού και παράγονται πρώτοι.

4.2. Η αλλαγή φάσης εξαρτάται κυρίως από το μέγεθος του φυτού.

Η επίτευξη ενός αποτελεσματικά μεγάλου μεγέθους είναι πιο σημαντική από την χρονολογική ηλικία των φυτών στον προσδιορισμό της μετάβασης στην ενήλικη φάση. Συνθήκες που επιβραδύνουν την αύξηση, όπως ελλείψεις ανόργανων θρεπτικών ουσιών, χαμηλή ένταση φωτός, υδατική καταπόνηση και χαμηλή θερμοκρασία προκαλούν το λεγόμενο ξανάνιομα (επιστροφή στη νεότητα) των ενηλίκων βλαστών. Από την άλλη πλευρά, οι συνθήκες που προκαλούν εύρωστη αύξηση επιταχύνουν τη μετάβαση στην ενήλικη φάση. Όταν επιταχύνεται η αύξηση τότε έκθεση στην σωστή επεξεργασία που

επάγει το σχηματισμό των ανθέων μπορεί να καταλήξει σε ανθοφορία.

Ωστόσο, παρόλο που το μέγεθος του φυτού φαίνεται να είναι ο πιο σημαντικός παράγοντας, δεν είναι όμως πάντοτε σαφές ποια συνιστώσα που συνδέεται με το μέγεθος είναι κρίσιμη. Σε μερικά είδη *Nicotiana*, εμφανίζεται ότι τα φυτά θα πρέπει να φτάσουν ένα ορισμένο μέγεθος για να μεταβιβάσουν μια ικανοποιητική ποσότητα του ανθικού ερεθίσματος προς την κορυφή. Επιπρόσθετα, η κορυφή του βλαστού πιθανόν να έχει ανάγκη να υποστεί μια μετατροπή φάσεων που προσφέρει σε αυτή, τη δυνατότητα περισσότερης απόκρισης στο ανθικό ερέθισμα (Mc Daniel και συν. 1996).

4.3. Η αλλαγή φάσης επηρεάζεται από διάφορους παράγοντες μεταβιβαζόμενους από όλο το υπόλοιπο σώμα στο κορυφαίο μερίστωμα.

Η χαμηλή ένταση φωτισμού επηρεάζει την αλλαγή φάσης στο φυτό κάνοντας το να παραμένει στην ανήλικη φάση είτε προκαλώντας του ξανάνιωμα. Οι υδατάνθρακες φαίνεται να σχετίζονται με αυτή την κατάσταση μια και η επιστροφή στην ανήλικη φάση (ξανάνιωμα) ακολουθείται πάντοτε και από μια μείωση στον εφοδιασμό με υδατάνθρακες στην κορυφή. Συνεπώς οι υδατάνθρακες θα πρέπει να έχουν κάποιο σημαντικό ρόλο κατά τη μετάβαση στη νεαρά ηλικία και την ωριμότητα.

Πέρα από τους υδατάνθρακες, μια ποικιλία ορμονικών αλλά και άλλων παραγόντων που μεταφέρονται στην κορυφή επηρεάζουν την αλλαγή φάσης. Ο ρόλος των γιβεριλλινών στον έλεγχο της ωριμότητας ποικίλει ανάμεσα στα φυτικά είδη και πιθανόν εμπλέκει αλληλεπιδράσεις με άλλους παράγοντες. Πειράματα έχουν δείξει πως η γιβεριλλίνη είναι ικανή να προάγει την δημιουργία αναπαραγωγικών δομών σε νεαρά ανήλικα κωνοφόρα φυτά. Ενώ σε άλλα είδη όπως για παράδειγμα στον κισσό ή και σε πολλά ξυλώδη

αγγειόσπερμα μπορεί να προκαλέσει ξανάνωμα. Η συμμετοχή ενδογενών γιβεριλλινών στον έλεγχο της αναπαραγωγής υποδεικνύεται επίσης από το γεγονός ότι άλλες επεξεργασίες που επιταχύνουν την ανθοφορία στα πεύκα συχνά καταλήγουν σε σχηματισμό GAs στο φυτό.

5. Η ΑΝΘΙΚΗ ΕΠΙΚΛΗΣΗ ΕΜΠΛΕΚΕΙ ΔΥΟ ΑΝΑΠΤΥΞΙΑΚΕΣ ΚΑΤΑΣΤΑΣΕΙΣ.

Στη βάση των εκτεταμένων ερευνών στον καπνό, ο Carl McDaniel και οι συνάδελφοι του προσδιόρισαν δυο γενικές κατηγορίες αναπτυξιακών καταστάσεων που είναι συζευγμένες με την ανθική επίκληση, την επιδεκτικότητα και τον προκαθορισμό.

5.1 Επιδεκτικότητα

Ένα κύτταρο ή μια ομάδα κυττάρων χαρακτηρίζονται επιδεκτικά εάν μπορούν να αποκριθούν κατά αναμενόμενο τρόπο όταν δίνεται το κατάλληλο αναπτυξιακό σήμα. Παραδείγματος χάρη, εάν ένα τμήμα βλαστού εμβολιάζεται πάνω σε ένα στέλεχος που ανθοφορεί και το υπερκείμενο ανθοφορεί αμέσως τότε αυτό προφανώς είναι ικανό να αποκριθεί στο επίπεδο του ανθικού ερεθίσματος που απαντάται στο στέλεχος και γι' αυτό το λόγο είναι επιδεκτικό. Εάν το υπερκείμενο δεν ανθοφορήσει τότε αυτό αποτελεί ένδειξη ότι το κορυφαίο μερίστωμα είναι στη νεανική φάση.

5.2 Προκαθορισμός

Η ανθοφορία εμπλέκει αρκετές διεργασίες που λαμβάνουν χώρα σε διάφορα μέρη του φυτού. Όπως θα δούμε αργότερα το ανθικό ερέθισμα

εξάγεται από τα φύλλα και αυτό το ερέθισμα αλλάζει το αναπτυξιακό πεπρωμένο του μεριστωματικού ιστού της κορυφής. Από τη στιγμή που η κορυφή του βλαστού δεσμεύεται στο καινούργιο αναπτυξιακό πρόγραμμα τότε λέγεται ότι είναι προκαθορισμένο και επειδή το νέο αυτό πρόγραμμα προάγει την άνθιση λέμε πως η κορυφή είναι ανθικά προκαθορισμένη. Αυτή την ιδιότητα τη διατηρεί και μετά την απομάκρυνση από το φυσικό και περιβαλλοντικό πλαίσιο. Θα μπορούσαμε λοιπόν να πούμε πως προκαθορισμός είναι ο προσδιορισμός της πορείας της κυτταρικής διαφοροποίησεως.

ΜΕΡΟΣ Β΄

ΑΝΑΠΤΥΞΙΑΚΑ ΣΗΜΑΤΑ ΠΟΥ ΕΠΙΦΕΡΟΥΝ ΤΗΝ **ΑΝΘΙΚΗ ΕΠΙΚΛΗΣΗ**

Τα αναπτυξιακά σήματα που επιφέρουν την ανθική επίκληση (floral evocation) περιλαμβάνουν ενδογενής παράγοντες, όπως τους κίρκαδικούς ρυθμούς και τις ορμόνες και εξωτερικούς παράγοντες όπως τη χρονική διάρκεια της ημέρας (φωτοπερίοδος) και τη θερμοκρασία. Στην περίπτωση του φωτοπεριοδισμού, μεταβιβάσιμα σήματα από τα φύλλα, που αναφέρονται συλλογικά ως ανθικό ερέθισμα, μετατοπίζονται στο κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού. Οι αλληλεπιδράσεις αυτών των ενδογενών και εξωτερικών παραγόντων επιτρέπουν στα φυτά να συγχρονίζουν των αναπαραγωγική τους ανάπτυξη με το περιβάλλον.

6. ΚΙΡΚΑΔΙΚΟΙ ΡΥΘΜΟΙ

6.1. Γενικά για τους βιολογικούς ρυθμούς.

Οι φυτικοί οργανισμοί έχουν αναπτύξει, κατά την εξελικτική τους πορεία την ικανότητα να αντιλαμβάνονται τις περιοδικές μεταβολές των συνθηκών του φυσικού περιβάλλοντος. Η ικανότητα αυτή αντανακλάται στη ρυθμικότητα που παρουσιάζουν ορισμένες λειτουργίες τους, η οποία συνήθως συντονίζεται με τους περιβαλλοντικούς αυτούς ρυθμούς. Με τον τρόπο αυτό παρέχεται η δυνατότητα στους εν λόγω οργανισμούς να μετρούν το χρόνο, ούτως ώστε να προσαρμόζουν εγκαίρως τις λειτουργίες τους στις επικείμενες

αλλαγές των περιβαλλοντικών συνθηκών.

Οι βιολογικοί ρυθμοί, η ρυθμικότητα δηλαδή σε μια βιολογική λειτουργία, υπό τη μορφή περιοδικών διακυμάνσεων, σχετίζονται με πολυάριθμες διεργασίες στα φυτά. Δεν υπάρχει μια ξεκάθαρη άμεση σχέση ανάμεσα στους ρυθμούς αυτούς και στην άνθιση. Οι κίρκαδικοί ρυθμοί που θα αναφερθούμε παρακάτω είναι το 'μέσο' με το οποίο τα φυτά παρατηρούν τη φωτοπερίοδο η οποία με τη σειρά της επηρεάζει την άνθιση. Συνεπώς οι ρυθμοί αυτοί και η άνθιση των φυτών έχουν μια έμμεση σχέση.

6.2. Τα χαρακτηριστικά των βιολογικών ρυθμών.

Οι βιολογικοί αριθμοί συνοδεύονται από όρους όπως περίοδος, φάση, εύρος, χρονοδότες. Όπως προαναφέρθηκε οι ρυθμοί αυτοί προκύπτουν από κυκλικά φαινόμενα και επαναλαμβάνονται συνεχώς.

- **Περίοδος** είναι ο χρόνος που μεσολαβεί ανάμεσα σε δυο συγκρίσιμα σημεία.
- Ο όρος **φάση** χρησιμοποιείται για κάθε σημείο στον κύκλο αναγνώρισιμο από τη σχέση του με το υπόλοιπο του κύκλου. Τα πλέον προφανή σημεία της φάσεως είναι οι θέσεις του μεγίστου (κορυφής) και του ελαχίστου (κοιλιάδας).
- Το **εύρος** ενός βιολογικού ρυθμού θεωρείται η απόσταση ανάμεσα στην κοιλιάδα και τη κορυφή και αυτό ποικίλει παρόλο που η περίοδος μπορεί να παραμένει αμετάβλητη.
- Οι **χρονοδότες** δίνουν σήμα στο ρυθμό. Πρόκειται για περιβαλλοντικά σήματα όπως για παράδειγμα η μετάβαση από το φως στο σκοτάδι το σούρουπο ή το αντίστροφο την αυγή.

6.3. Ημερήσιοι ή κირκαδικοί αριθμοί

Ο όρος κირκαδικός ρυθμός εισήχθη για να περιγράψει τους ρυθμούς που εμφανίζουν περιοδικότητα κοντά στις 24 ώρες και προέρχεται από τη λατινική λέξη *circadian* που σημαίνει ‘μια μέρα περίπου’. Οι κირκαδικοί ρυθμοί είναι η χαρακτηριστικότερη έκφραση ρυθμικότητας λειτουργιών, σε ένα μεγάλο αριθμό οργανισμών, από τους απλούστερους ευκαρυωτικούς ως τα ανώτερα φυτά.

Σε συνθήκες φυσικού περιβάλλοντος, οι ημερήσιοι ρυθμοί που εκδηλώνονται στους φυτικούς οργανισμούς συγχρονίζονται στην αντικειμενική περίοδο των 24 ωρών του ημερήσιου κύκλου. Εάν τα φυτά μεταφερθούν από τη φυσική εναλλαγή φωτός/σκότους σε συνεχές σκότος ή σε συνεχή χαμηλό φωτισμό, ο ρυθμός συνήθως συνεχίζει να εκφράζεται, τουλάχιστον για κάποια χρονική περίοδο. Κατά την παραμονή σε τέτοιες τις συνθήκες ο ρυθμός λέγεται ότι είναι ελεύθερος να τρέξει και επανέρχεται στην κირκαδική περίοδο, η οποία είναι χαρακτηριστική για κάθε οργανισμό. Συνήθως η παραμονή σε σταθερές συνθήκες επιφέρει δυο χαρακτηριστικά αποτελέσματα στους ενδογενής αριθμούς. Την εξασθένηση, δηλαδή την προοδευτική μείωση του πλάτους των ταλαντώσεων και την απορρύθμιση, την απόκλιση δηλαδή από την αντικειμενική περίοδο των 24 ωρών.

Ο πειραματικός αυτός χειρισμός παρέχει ισχυρές ενδείξεις για την ύπαρξη ενός ρυθμοδότη που ονομάζεται ενδογενής ταλαντωτής και συνδέεται με μια διεργασία (π.χ. κίνηση φύλλων) της οποίας διατηρεί το ρυθμό. Ο ενδογενής ταλαντωτής είναι αυτός που συγχρονίζει μια κυκλική σειρά γεγονότων τα οποία συμβαίνουν ανεξάρτητα από το εξωτερικό περιβάλλον. Αυτός ο ενδογενής ταλαντωτής παίζει το ρόλο του ρολογιού με τις φυσιολογικές λειτουργίες για δείκτες του.

6.4. Ο μηχανισμός μέτρησης του χρόνου στους βιολογικούς ρυθμούς παρουσιάζει αναλογίες με τις κλεψύδρες.

Μέχρι στιγμής, οι γνώσεις μας για το μηχανισμό των βιολογικών ρολογιών παραμένουν περιορισμένες. Ωστόσο, τα πειραματικά δεδομένα που έχουν αναφερθεί ως σήμερα επιτρέπουν μια πρώτη εκτίμηση των αδρών χαρακτηριστικών του εν λόγω μηχανισμού, ο οποίος περιλαμβάνει τρία βασικά εξαρτήματα:

- i. Έναν ενδογενή ταλαντωτή, ο οποίος παράγει το ρυθμό.
- ii. Έναν μηχανισμό αντίληψης και μεταγωγής των εισερχόμενων ερεθισμάτων. Αφορά κυρίως συστήματα αντίληψης φωτεινών ερεθισμάτων, όπως του φυτοχρώματος ή άλλων φωτοδεκτών.
- iii. Έναν μηχανισμό μεταγωγής των εξερχόμενων εντολών, οι οποίες σε συγκεκριμένες χρονικές στιγμές ελέγχουν ορισμένες λειτουργίες του φυτικού οργανισμού.

Το επικρατέστερο μοντέλο λειτουργίας ενός ενδογενούς ταλαντωτή αφορά την υπόθεση της κλεψύδρας, η οποία διατυπώθηκε αρχικά από τον Bunning. Σύμφωνα με την υπόθεση αυτή, ένας ή περισσότεροι παράγοντες συντίθενται και συσσωρεύονται, όπως η άμμος σε μια κλεψύδρα, ενώ η αποδόμηση τους ολοκληρώνεται σε δεδομένο χρονικό διάστημα. Η ρύθμιση της κυκλικής αυτής της διαδικασίας μπορεί να επιτελείται μέσω ανάδρομης παρεμπόδισης, αφού η συσσώρευση των παραγόντων αυτών μπορεί να προκαλεί αναστολή της σύνθεσης τους έως ότου η συγκέντρωσή τους ελατωθεί εκ νέου, λόγω μεταβολικής αποδόμησης.

6.5. Η μεταβολή της φάσεως προσαρμόζει τους κिरκαδικούς ρυθμούς σε διάφορους κύκλους ημέρας-νύχτας.

Στους κिरκαδικούς ρυθμούς, η λειτουργία του ενδογενούς ταλαντωτή συντελεί ώστε μία απόκριση να συμβεί σε ένα συγκεκριμένο χρόνο της ημέρας. Τέτοιες αποκρίσεις παραμένουν σταθερές χρονικά όταν αλλάζουν οι ημερήσιες διάρκειες φωτός και σκότους. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι η φάση του ρυθμού μπορεί να μεταβληθεί εάν ολόκληρος ο κύκλος κινείται μπροστά ή πίσω στο χρόνο χωρίς να μεταβάλλεται η περίοδος του.

Ως ένα παράδειγμα, μπορεί να λάβει κανείς ένα σημείο της φάσεως που απαντάται 1 ώρα μετά την έναρξη του σκότους σε κύκλους των 12 ωρών φωτός και 12 ωρών σκότους. Εάν το φως της ημέρας επεκταθεί για 1 ώρα, αυτό το σημείο της φάσεως θα πρέπει να έχει παρασυρθεί προς τα εμπρός σε σχέση προς το χρονοδότη του σούρουπου (λυκόφωτος) και η κατάλληλη απόκριση θα πρέπει να είναι μία διόρθωση μετατόπισης προς τα πίσω (ή καθυστέρηση της φάσεως), τέτοια ώστε αυτό το σημείο της φάσεως να απαντάται ακόμη 1 ώρα μετά το τέλος της φωτεινής περιόδου.

7. ΦΩΤΟΠΕΡΙΟΔΙΣΜΟΣ

Όπως ήδη έχει τονιστεί, το κिरκαδικό ρολόι καθιστά ικανούς τους οργανισμούς να προκαθορίζουν τη χρονική διάρκεια της ημέρας, στην οποία συμβαίνει ένα συγκεκριμένο μοριακό και βιοχημικό συμβάν. Ο φωτοπεριοδισμός ή ικανότητα ενός οργανισμού να ανιχνεύσει τη διάρκεια της ημέρας, συντελεί στην πραγματοποίηση ενός συμβάντος σε μία συγκεκριμένη χρονική στιγμή του έτους, επιτρέποντας έτσι μια εποχιακή απόκριση. Αμφότερα οι κिरκαδικοί ρυθμοί και ο φωτοπεριοδισμός έχουν την κοινή ιδιότητα να αποκρίνονται στους κύκλους του φωτός και σκότους.

Φωτοπεριοδικά φαινόμενα έχουν βρεθεί τόσο στα ζώα όσο και στα φυτά. Στο ζωικό βασίλειο, η χρονική διάρκεια της ημέρας ελέγχει τέτοιες εποχιακές δραστηριότητες, όπως χειμερία νάρκη, ανάπτυξη θερινών ή χειμερινών τριχωμάτων και αναπαραγωγικής δραστηριότητας.

Οι αποκρίσεις φυτών που ελέγχονται από τη χρονική διάρκεια της ημέρας είναι πολυάριθμες, συμπεριλαμβανομένων της έναρξης της ανθοφορίας, της αγενούς αναπαραγωγής, του σχηματισμού αποταμιευτικών οργάνων και της έναρξης του λήθαργου. Πιθανόν όλες οι φυτικές φωτοπεριοδικές αποκρίσεις χρησιμοποιούν τους ίδιους φωτοϋποδοχείς, με επακολουθούσες ειδικές διαδρομές μεταγωγής σημάτων που ρυθμίζουν διάφορες αποκρίσεις.

Επειδή είναι προφανές ότι η παρακολούθηση της διέλευσης του χρόνου είναι απαραίτητη σε όλες τις φωτοπεριοδικές αποκρίσεις, ένας χρονομετρικός μηχανισμός θα πρέπει να αποτελεί τη βάση τόσο για τις αποκρίσεις κατά τη διάρκεια του έτους όσο και για τις αποκρίσεις κατά τη χρονική διάρκεια της ημέρας. Ο κίρκαδικός ταλαντωτής θεωρείται ότι προσφέρει έναν αυτόνομο χρονομετρικό μηχανισμό, ο οποίος λειτουργεί ως σημείο αναφοράς για την απόκριση στα εισερχόμενα φωτεινά (ή σκοτεινά) σήματα από το περιβάλλον.

Παρόλο που τώρα θεωρούμε ως δεδομένη την ικανότητα των φυτών να ανιχνεύσουν την εποχιακή αλλαγή με μέτρηση της χρονικής διάρκειας της ημέρας, αυτή ήταν μία επαναστατική σκέψη όταν προτάθηκε για πρώτη φορά τη δεκαετία του 1920. Σε αυτό το κομμάτι θα περιγράψουμε σύντομα την ανακάλυψη του φωτοπεριοδισμού και τις αρχικές φυσιολογικές έρευνες, οι οποίες έδειξαν ότι:

1. Η χρονική διάρκεια της νύχτας είναι πιο σημαντική παρότι η χρονική διάρκεια της ημέρας για την απόκριση.
2. Ένας κίρκαδικός ρυθμός είναι μέρος του φωτοπεριοδικού μηχανισμού.

3. Το φυτόχρωμα είναι ο φωτοϋποδοχέας για πολλά φωτοπεριοδικά φαινόμενα.
4. Ο υποδοχέας του κυανού φωτός (κρυπτόχρωμα) φαίνεται να εμπλέκεται επίσης.

7.1. Ιστορική αναδρομή.

Πολλά φυτικά είδη ανθοφορούν κατά τη διάρκεια των μακράς διάρκειας ημερών του θέρους και για πολλά χρόνια οι φυσιολόγοι των φυτών πίστευαν ότι ο συσχετισμός ανάμεσα στις ημέρες μακράς χρονικής διάρκειας και στη ανθοφορία ήταν μια συνέπεια της συσσώρευσης φωτοσυνθετικών προϊόντων που συνθέτονταν κατά τη διάρκεια των μεγάλων ημερών. Αυτή η υπόθεση αποδείχθηκε ότι δεν ήταν ορθή από το ερευνητικό έργο των Wightman Garner και Henry Allard, που πραγματοποιήθηκε τη δεκαετία του 1920 στο U.S. Department of Agriculture Laboratories Beltsville, Maryland. Αυτοί βρήκαν ότι μια μεταλλαγμένη ποικιλία του καπνού (μαμούθ Maryland) αύξανε άφθονα μέχρι 5 μέτρων περίπου σε ύψος, αλλά αυτή αποτύγχανε να ανθοφορήσει στις επικρατούσες συνθήκες του καλοκαιριού. Ωστόσο, τα φυτά ανθοφορούσαν στο θερμοκήπιο κατά τη διάρκεια του χειμώνα.

Αυτά τα αποτελέσματα κατά βάση οδήγησαν τους Garner και Allard να ελέγξουν την επίδραση των τεχνητών παρεχομένων ημερών βραχείας διάρκειας, σκεπάζοντας τα φυτά που αυξάνουν κατά τη διάρκεια των μακρών ημερών του καλοκαιριού με μία φωτοστεγανή τέντα αργά το απόγευμα. Αυτές οι τεχνητές βραχείας χρονικής διάρκειας ημέρες προκάλεσαν επίσης στα φυτά την ανθοφορία. Αυτή η απαίτηση για βραχείες ημέρες ήταν δύσκολο να συμφιλιωθεί με τη σκέψη ότι μεγάλης χρονικής διάρκειας περίοδοι ακτινοβολίας και η προκύπτουσα αύξηση στη φωτοσύνθεση προάγουν την ανθοφορία. Οι Garner και Allard συμπέραναν ότι η χρονική

διάρκεια της ημέρας ήταν ο προκαθοριστικός παράγοντας στην ανθοφορία και ήσαν σε θέση να επιβεβαιώσουν αυτή την υπόθεση σε πολλά διαφορετικά είδη και συνθήκες. Αυτή η εργασία έβαλε τα θεμέλια για την εκτεταμένη επακόλουθη έρευνα επάνω στις φωτοπεριοδικές αποκρίσεις.

7.2 Κατηγορίες φυτών με βάση τις φωτοπεριοδικές αποκρίσεις τους.

Η ταξινόμηση των φυτών σύμφωνα με τις φωτοπεριοδικές τους αποκρίσεις γίνεται συνήθως στη βάση της ανθοφορίας, παρόλο που πολλά άλλα φαινόμενα της ανάπτυξης τους θα πρέπει να επηρεάζονται επίσης από τη χρονική διάρκεια της ημέρας. Ο δύο κύριες κατηγορίες φωτοπεριοδικής απόκρισης είναι τα **βραχυήμερα φυτά** (Short day plants, SDPs), στα οποία η ανθοφορία (σχηματισμός ανθέων) πραγματοποιείται μόνο σε ημέρες βραχείας χρονικής διάρκειας ή επιταχύνεται από βραχείες ημέρες και **μακροήμερα φυτά** (Long day plants, LDPs), στα οποία η ανθοφορία πραγματοποιείται μόνο σε ημέρες μακράς χρονικής διάρκειας ή επιταχύνεται από μακρές ημέρες. Μερικά φυτά έχουν απαιτήσεις πιο εξειδικευμένες σε ότι αφορά τη χρονική διάρκεια της ημέρας. Τα **φυτά ενδιάμεσης ημέρας** (Intermediate day plants) ανθοφορούν μόνο μεταξύ στενών ορίων χρονικής διάρκειας της ημέρας (παραδείγματος χάρη ανάμεσα στις 12 και 14 ώρες σε μία ποικιλία του ζαχαροκάλαμου). Φυτά σε μία άλλη ειδική κατηγορία, που ονομάζονται **αμφιφωτοπεριοδικά** είδη, ανθοφορούν σε μακράς ή βραχείας χρονικής διάρκειας ημέρες, αλλά όχι σε ενδιάμεσης χρονικής διάρκειας ημέρες. Η ανθοφορία πολλών ειδών δε ρυθμίζεται από τη χρονική διάρκεια της ημέρας αυτά τα φυτά ονομάζονται **ουδέτερα φυτά**.

Η απαραίτητη διάκριση ανάμεσα σε μακροήμερα και βραχυήμερα φυτά είναι ότι η ανθοφορία στα μακροήμερα φυτά (LDPs) προάγεται όταν η

χρονική διάρκεια της ημέρας ξεπερνά μια ορισμένη χρονική διάρκεια σε κάθε 24-ωρο κύκλο, ενώ η προαγωγή της ανθοφορίας στα βραχυήμερα φυτά (SDPs) χρειάζεται μια χρονική διάρκεια της ημέρας, η οποία είναι μικρότερη παρότι μία κρίσιμη τιμή. Η τιμή της κρίσιμης χρονικής διάρκειας της ημέρας ποικίλλει ευρέως ανάμεσα στα είδη και μόνον όταν η ανθοφορία εξετάζεται για μία διακύμανση στις χρονικές διάρκειες της ημέρας μπορεί να καθιερωθεί η σωστή φωτοπεριοδική ταξινόμηση .

7.3. Συμπεριφορά των φωτοπεριοδικών φυτών.

Τα μακροήμερα φυτά μπορούν να μετρήσουν αποτελεσματικά τις ημέρες αυξανόμενης χρονικής διάρκειας της άνοιξης ή των αρχών του καλοκαιριού και να επιβραδύνουν την ανθοφορία μέχρις ότου φθάσουν την κρίσιμη χρονική διάρκεια της ημέρας. Πολλές ποικιλίες του σίτου (*Triticum aestivum*) συμπεριφέρονται κατά αυτόν τον τρόπο.

Τα βραχυήμερα φυτά ανθοφορούν συχνά το φθινόπωρο, όταν οι μέρες μικραίνουν κάτω από την κρίσιμη χρονική διάρκεια της ημέρας, όπως σε πολλές ποικιλίες του *Chrysanthemum morifolium*. Ωστόσο, μόνη της η χρονική διάρκεια της ημέρας είναι ένα ασαφές (διφορούμενο) σήμα, γιατί αυτό δεν μπορεί να διακρίνει ανάμεσα στην άνοιξη και το φθινόπωρο. Τα φυτά επιδεικνύουν αρκετές στρατηγικές για να αποφύγουν την ασάφεια. Μία απ' αυτές είναι η σύνδεση της απαίτησης της θερμοκρασίας σε μία φωτοπεριοδική απόκριση.

Ορισμένα φυτικά είδη, όπως το χειμερινό σιτάρι, δεν αποκρίνονται στην φωτοπερίοδο μέχρις όπου συμβεί η εαρινοποίηση (vernalisation). Ένα άλλο παράδειγμα βρέθηκε σε ορισμένες βραχυήμερες ποικιλίες της φράουλας (*Fragaria x ananassa*), στην οποία τα άνθη αρχίζουν να σχηματίζονται όταν προσεγγίζεται η κρίσιμη διάρκεια της ημέρας το φθινόπωρο, αλλά αυτά δεν

αναδύονται μέχρι την άνοιξη. Μία διαφορετική στρατηγική για να αποφευχθεί η εποχιακή ασάφεια θα πρέπει να είναι ένας μηχανισμός για τη διάκριση ανάμεσα στις ημέρες αυξανόμενης χρονικής διάρκειας και στις ημέρες ελαττούμενης χρονικής διάρκειας. Ορισμένα ζώα εμφανίζονται να έχουν αυτή την ικανότητα, αλλά ένας τέτοιος μηχανισμός δεν είναι γνωστός να λειτουργεί στα φυτά.

7.4. Τα φυτά παρακολουθούν τη χρονική διάρκεια της ημέρας μετρώντας τη χρονική διάρκεια της νύχτας.

Κάτω από φυσικές συνθήκες, η χρονική διάρκεια της ημέρας και της νύχτας διαμορφώνουν έναν 24-ωρο κύκλο φωτός και σκότους. Έτσι, ένα φυτό μπορεί να αντιληφθεί μία κρίσιμη χρονική διάρκεια της ημέρας μετρώντας τη χρονική διάρκεια είτε του φωτός ή του σκότους. Πολύ πειραματικό έργο στις αρχικές μελέτες του φωτοπεριοδισμού αφιερώθηκε για να αποδειχθεί ποιο μέρος του κύκλου φωτός-σκότους είναι ο ρυθμιστικός παράγοντας στην ανθοφορία. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι η ανθοφορία των βραχυήμερων φυτών προκαθορίζεται πρωταρχικά από τη χρονική διάρκεια του σκότους. Συνεπώς, ήταν δυνατό να προκληθεί επαγωγή ανθοφορίας στα βραχυήμερα φυτά (SDPs) με φωτεινές περιόδους μεγαλύτερες παρότι η κρίσιμη τιμή, υπό τον όρο ότι αυτές ακολουθούνταν από επαρκώς μεγάλης χρονικής διάρκειας νύχτες.

Παρομοίως, τα βραχυήμερα φυτά δεν ανθοφόρησαν όταν μικρής χρονικής διάρκειας ημέρες ακολουθούνταν από μικρής διάρκειας νύχτες. Πιο λεπτομερειακά πειράματα απέδειξαν ότι ο φωτοπεριοδικός χρονομέτρης στα βραχυήμερα φυτά είναι ένα θέμα μέτρησης της χρονικής διάρκειας του σκότους. Παραδείγματος χάρη, τα φυτά άνθιζαν μόνον όταν η σκοτεινή περίοδος ξεπερνούσε τις 8.5 ώρες στο φυτό *Xanthium strumarium* ή 10 ώρες

στη σόγια (*Glycine max*). Η διάρκεια του σκότους έδειξε επίσης να είναι σημαντική στα μακροήμερα φυτά (LDPs). Αυτά τα φυτά βρέθηκαν να ανθοφορούν σε μικρής χρονικής διάρκειας ημέρες (βραχείες ημέρες), υπό τον όρο ότι η συνοδευούσα χρονική διάρκεια της νύχτας ήταν επίσης μικρή (βραχεία).

Ένα γνώρισμα που υπογραμμίζει τη σημασία της σκοτεινής περιόδου είναι ότι αυτή μπορεί να καταστεί αναποτελεσματική με τη διακοπή με μία βραχεία έκθεση στο φως, που καλείται διακοπή της νύχτας (night break). Σε αντίθεση, η διακοπή μιας μεγάλης ημέρας με μία βραχεία σκοτεινή περίοδο δεν ακυρώνει το αποτέλεσμα της μεγάλης ημέρας. Επεξεργασίες διακοπής της νύχτας μόνο μερικών λεπτών της ώρας είναι αποτελεσματικές στην παρεμπόδιση της ανθοφορίας σε πολλά βραχυήμερα φυτά, συμπεριλαμβανομένων των φυτών *Xanthium* και *Pharbitis* αλλά συχνά απαιτούνται πολύ μεγαλύτερες εκθέσεις για να προαχθεί η ανθοφορία στα μακροήμερα φυτά.

Επιπρόσθετα, το αποτέλεσμα μιας διακοπής της νύχτας ποικίλλει σε μεγάλο βαθμό σύμφωνα με τη χρονική στιγμή που παρέχεται. Και για τα δύο, μακροήμερα (LDPs) και βραχυήμερα φυτά (SDPs), μία διακοπή της νύχτας βρέθηκε να είναι πιο αποτελεσματική όταν δίνεται κοντά στο μέσο μιας σκοτεινής περιόδου 16 ωρών. Ωστόσο, όταν δίνονται σημαντικά μεγάλες σκοτεινές περίοδοι, έχει αποδειχθεί ότι η χρονική στιγμή της μέγιστης ευαισθησίας σε μία διακοπή της νύχτας σχετίζεται με το χρόνο από την έναρξη του σκότους. Παραδείγματος χάρη στο *Xanthium*, το μέγιστο αποτέλεσμα μιας διακοπής της νύχτας συμβαίνει 8 ώρες περίπου μετά από την έναρξη μιας 24ώρου σκοτεινής περιόδου, και εάν ακόμη η επακολουθούσα 16ωρη περίοδος αδιάσπαστου σκότους ξεπερνά σημαντικά την κρίσιμη χρονική διάρκεια της νύχτας των 8.5 ωρών.

Η ανακάλυψη του φαινομένου της διακοπής της νύχτας (σπάσιμο της νύχτας) και η εξάρτηση του από το χρόνο, είχε αρκετές σημαντικές συνέπειες. Αποδείχθηκε ο κεντρικός ρόλος της σκοτεινής περιόδου και παρασχέθηκε ένας αξιόλογος ανιχνευτής για τη μελέτη της φωτοπεριοδικής χρονομέτρησης. Επειδή χρειάζονται μόνο μικρές ποσότητες φωτός, γίνεται δυνατή η μελέτη της δράσεως και της ταυτότητας του φωτοϋποδοχέα χωρίς να εμπλέκονται οι επιδράσεις της φωτοσύνθεσης και άλλων μη-φωτοπεριοδικών φαινομένων. Η ανακάλυψη έχει επίσης οδηγήσει στην ανάπτυξη εμπορικών μεθόδων για τη ρύθμιση του χρόνου ανθοφορίας σε καλλιεργούμενα φυτά όπως στα χρυσάνθεμα και στην *Euphorbia pulcherrima*.

7.5. Ένας ενδογενής ταλαντωτής συμμετέχει στη φωτοπεριοδική χρονομέτρηση.

Η αποφασιστική επίδραση της χρονικής διάρκειας της νύχτας στην ανθοφορία υποδεικνύει ότι η μέτρηση της διελεύσεως του χρόνου στο σκοτάδι είναι κεντρικής σημασίας για τη φωτοπεριοδική χρονομέτρηση. Έχουν προταθεί δύο διαφορετικές υποθέσεις για να εξηγήσουν πώς τα φυτά μετρούν τη χρονική διάρκεια της νύχτας. Σύμφωνα με την υπόθεση της κλεψύδρας που αναφέρθηκε και νωρίτερα, ο χρόνος μετράται από μία σειρά βιοχημικών αντιδράσεων μιας κατεύθυνσης που εκκινούν στην αρχή της σκοτεινής περιόδου. Εάν δε διακοπεί από το φως, αυτή η σειρά θα οδηγήσει στην επαγωγή της ανθοφορίας στα βραχυήμερα φυτά ή στην αναστολή της ανθοφορίας στα μακροήμερα φυτά. Αυτός ο τύπος του μηχανισμού μπορεί να μετρήσει μόνο ένα χρονικό διάλειμμα και σε αναλογία προς την κλεψύδρα, θα μπορεί κάθε μέρα να επανατακτοποιηθεί από τη φωτοπερίοδο.

Μερικά από τα χαρακτηριστικά της επαγωγής της ανθοφορίας είναι σύμφωνα με τη συσσώρευση ή διάσπαση των βιοχημικών προϊόντων, όπως

προβλέπεται από την υπόθεση της κλεψύδρας. Ωστόσο, πολλά από τα διαθέσιμα πειραματικά δεδομένα ευνοούν ένα διαφορετικό μηχανισμό που καλείται υπόθεση ωρολογίου (clock hypothesis). Αυτή η υπόθεση προτείνει ότι η φωτοπεριοδική χρονομέτρηση εξαρτάται από τον ενδογενή κίρκαδικό ταλαντωτή του τύπου που εμπλέκεται στους ημερήσιους ρυθμούς, οι οποίοι περιγράφηκαν προηγουμένως σε αυτό το κεφάλαιο.

Από αυτή την άποψη, ο ρόλος της φωτοπεριόδου είναι να επιδράσει στη φάση του ρυθμού κατά έναν τρόπο που θα οδηγήσει στη μέτρηση της χρονικής διάρκειας (χρονομέτρηση) στο σκοτάδι και της κρίσιμης διάρκειας της νύχτας. Οι μετρήσεις του αποτελέσματος της διακοπής της νύχτας (σπάσιμο) επάνω στην ανθοφορία μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την έρευνα των κίρκαδικών ρυθμών στην ανθοφορία και πολλές έρευνες έδειξαν ότι υφίστανται εκείνοι οι ρυθμοί. Παραδείγματος χάρι, όταν φυτά της σόγιας κρατούνται κάτω από έναν κύκλο μεγάλης χρονικής διάρκειας σκότους μετά από 8 ώρες φωτός, και ο κύκλος του σκότους διακόπτεται σε διάφορες χρονικές στιγμές από μια 4-ωρη διακοπή νύχτας, η απόκριση της ανθοφορίας στη διακοπή της νύχτας επιδεικνύει έναν κίρκαδικό ρυθμό. Έχουν αναφερθεί πολλές άλλες ρυθμικές αποκρίσεις τόσο των μακροήμερων όσο και των βραχυήμερων φυτών. Περαιτέρω αποδείξεις για την παρουσία ενός κίρκαδικού ταλαντωτή είναι η παρατήρηση ότι η φωτοπεριοδική απόκριση μπορεί να υποστεί φασική μετατόπιση από μία επεξεργασία φωτός.

Η συμμετοχή ενός κίρκαδικού ταλαντωτή στο φωτοπεριοδικό προβάλλει ένα σημαντικό ερώτημα. Πώς μία ταλάντωση με μία 24-ωρη περιοδικότητα μετρά μία κρίσιμη χρονική διάρκεια του σκότους των 8 έως 9 ωρών, όπως στο βραχυήμερο φυτό *Xanthium*. Ο Erwin Bünning, εργαζόμενος στο Tübingen στη Γερμανία, πρότεινε το 1936 ότι ο έλεγχος της ανθοφορίας από το φωτοπεριοδικό επιτυγχάνεται από μία ταλάντωση φάσεων με διάφορες ευαισθησίες στο φως. Η υπόθεση του Bünning επικαλείται δύο

εναλλασσόμενες φάσεις· η μία που χρειάζεται 12 ώρες σκότους και η άλλη 12 ώρες φωτός. Σύμφωνα με την υπόθεση του Bünning, το φως έχει δύο διακριτούς ρόλους στη διεργασία της ανθοφορίας. Φωτεινά σήματα την αυγή και το σούρουπο (λυκόφως), δρώντας ως χρονοδότες ορίζουν τη φάση του φωτοπεριδικού ρυθμού. Επιπρόσθετα, ο ρυθμός έχει μία φωτοευαίσθητη φάση που καλείται επαγωγική φάση (inducible phase).

Όταν ένα φωτεινό σήμα προσλαμβάνεται κατά τη διάρκεια της επαγωγικής φάσης του ρυθμού, το αποτέλεσμα είναι να προαχθεί ή να παρεμποδισθεί η ανθική επαγωγή. Συνεπώς, στη φύση η φάση του ρυθμού ορίζεται αρχικά από το φως από σήμα της αυγής. Κατόπιν ο ρυθμός συνεχίζει να διαδρομεί (τρέχει) μέχρις ότου αυτός φθάσει έναν ειδικό σημείο της φάσεως στον οποίο αυτός αναστέλλεται ενώ το φυτό παραμένει στο φως.

Στη μετάβαση στο σκοτάδι στο σούρουπο (λυκόφως), ο ρυθμός απελευθερώνεται και διαδρομεί (τρέχει) ελεύθερα. Αυτός ο συγχρονισμός το σούρουπο εγγυάται ότι ο ρυθμός απελευθερώνεται σε ένα ειδικό σημείο της φάσεως και ότι η επαγωγική φάση συμβαίνει πάντοτε σε ένα σταθερό πραγματικό χρόνο μετά τη μεταφορά στο σκοτάδι. Στα βραχυήμερα φυτά (SDPs), έκθεση σε φως παρεμποδίζει στην ανθοφορία, έτσι η ανθοφορία θα μπορούσε να υποστεί επαγωγή μόνον όταν η αυγή έρχεται μετά την ολοκλήρωση της επαγωγικής φάσεως του ρυθμού. Κατά αυτόν τον τρόπο, η φωτοπερίοδος καθιέρωσε το χρόνο της ευαισθησίας στο φως στην επακόλουθη σκοτεινή περίοδο και όρισε τις συνθήκες για τη μέτρηση της κρίσιμης χρονικής διάρκειας της νύχτας.

7.6. Το φύλλο είναι η θέση της αντίληψης του φωτοπεριοδικού ερεθίσματος.

Ένα γεγονός που προσδιορίστηκε καλά για το φωτοπεριοδικό ερέθισμα είναι ότι αυτό γίνεται αισθητό (αντιληπτό) από τα φύλλα. Επεξεργασία ενός μεμονωμένου φύλλου του βραχυήμερου φυτού *Xanthium* με βραχείες φωτοπεριόδους είναι επαρκής για να προκαλέσει το σχηματισμό των μακροσκοπικώς ορατών ανθέων, ακόμα και όταν το υπόλοιπο του φυτικού σώματος είναι εκτεθειμένο σε μακρές ημέρες. Τόσο για τα μακροήμερα όσο και τα βραχυήμερα φυτά, πολλά πειράματα επιβεβαίωσαν ότι η υφιστάμενη φωτοπερίοδος στα φύλλα προκαθορίζει την απόκριση στην κορυφή (apex) του βλαστού. Συνεπώς, σε απόκριση στη φωτοπερίοδο το φύλλο μεταβιβάζει ένα άγνωστο σήμα που ρυθμίζει τη μετάβαση στην ανθοφορία στην κορυφή του βλαστού. Οι φωτοπεριοδικώς ρυθμιζόμενες διεργασίες που λαμβάνουν χώρα στα φύλλα, καταλήγοντας στη μεταβίβαση ενός ανθικού ερεθίσματος στην κορυφή του βλαστού αναφέρονται συλλογικά ως φωτοπεριοδική επαγωγή.

Η φωτοπεριοδική επαγωγή μπορεί να λάβει χώρα σε ένα φύλλο, το οποίο έχει αποχωρισθεί από το φυτό. Στο βραχυήμερο φυτό *Perilla crispa*, ο J. Zeenaart και οι συνάδελφοι του (Zeenaart και Boyer 1987) έδειξαν ότι ένα αποκομμένο φύλλο που εκτίθεται σε μικρές ημέρες μπορεί να οδηγηθεί σε ανθοφορία, όταν ακολούθως εμβολιάζεται σε ένα μη-επαγόμενο φυτό που διατηρείται σε μεγάλες ημέρες. Συνεπώς, η φωτοπεριοδική επαγωγή εμφανίζεται να εξαρτάται από συμβάντα που λαμβάνουν χώρα στο φύλλο. Όταν απαιτούνται αρκετοί φωτοπεριοδικοί κύκλοι, αυτοί πρέπει να δοθούν στο ίδιο φύλλο. Το συνολικό αποτέλεσμα επαναλαμβανόμενων κύκλων εμφανίζεται να λαμβάνει χώρα στο φύλλο και δεν είναι μία συνέπεια της συσσώρευσης ενός μεταβολίτου στην κορυφή του βλαστού.

Έχει αποδειχθεί ότι τα φύλλα παίζουν έναν σημαντικό ρόλο στα φυτά, στα οποία η ανθοφορία είναι κάτω από αυτόνομο έλεγχο. Παραδείγματος χάρη, εμβολιάζοντας ένα μεμονωμένο φύλλο της *Agate*, μίας ουδέτερης ποικιλίας της σόγιας, προκαλεί ανθοφορία στη βραχυήμερη ποικιλία *Biloxy*, όταν η τελευταία διατηρείται σε μη-επαγωγικές μεγάλες ημέρες. Συνεπώς, η ανθοφορία σε ουδέτερα φυτά θα πρέπει να ρυθμίζεται από τα ίδια μεταβιβάσιμα σήματα, τα οποία ελέγχουν την ανθοφορία σε φωτοπεριοδικώς-αποκρινόμενα φυτά.

Το ερέθισμα ανθοφορίας φαίνεται ότι μεταφέρεται διαμέσου του φλοιώματος και ότι είναι χημικής φύσεως. Παραδείγματος χάρη, τα εμβολιασθέντα φύλλα προκαλούν τότε μόνον ανθοφορία, όταν πραγματοποιηθεί μία λειτουργική σύνδεση του φλοιώματος ανάμεσα στο δότη-φυτό και στον υποδοχέα-φυτό. Επεξεργασίες που εμποδίζουν τη μεταφορά στο φλοιώμα, όπως χάραξη ή εντοπισμένη θέρμανση, εμποδίζουν την κίνηση του ανθικού σήματος.

Έρευνες εμβολιασμού έχουν επίσης αποδείξει ότι σε ορισμένες καταστάσεις παράγονται μεταβιβάσιμοι αναστολείς της ανθοφορίας. Παραδείγματος χάρη, όταν μία ουδέτερη ποικιλία του καπνού έχει εμβολιασθεί σε ένα μακροήμερο είδος καπνού όπως στη *Nicotiana sylvestris* και το εμβόλιο κρατείται σε μικρές ημέρες, τότε η ανθοφορία της ουδέτερης ποικιλίας αναστέλλεται ισχυρά. Αντίστροφα, όταν αυτό το εμβόλιο διατηρείται σε μεγάλες ημέρες, τότε προάγεται η ανθοφορία της ουδέτερης ποικιλίας. Συνεπώς, η *Nicotiana sylvestris* είναι ικανή στη μεταβίβαση τόσο των προαγωγέων της ανθοφορίας όσο και των αναστολέων της ανθοφορίας διαμέσου μιας σύνδεσης εμβολιασμού. Παρόμοιες έρευνες στα μπιζέλια οδήγησαν στην ταυτοποίηση πολλών γενετικών θέσεων (loci), οι οποίες ρυθμίζουν βήματα στις βιοσυνθετικές διαδρομές τόσο των ανθικών ενεργοποιητών όσο και των ανθικών αναστολέων.

7.7 Μεταφορά του σήματος από τα φύλλα στα σημεία ανθογένεσης.

Είναι δυνατό να μετρήσουμε τους ρυθμούς της μεταφοράς του ανθικού ερεθίσματος απομακρύνοντας ένα φύλλο σε διαφορετικούς χρόνους μετά την επαγωγή και συγκρίνοντας το χρόνο που χρειάζεται για το σήμα να φθάσει δύο οφθαλμούς που εντοπίζονται σε διαφορετικές αποστάσεις από το επαγόμενο φύλλο. Η λογική για αυτόν τον τύπο μέτρησης είναι ότι μία οριακή ποσότητα της χημικής ένωσης σηματοδότησης έχει φθάσει τον οφθαλμό όταν η ανθοφορία λαμβάνει χώρα ανεξάρτητα από την απομάκρυνση του φύλλου. Έρευνες που χρησιμοποιούν αυτήν τη μέθοδο έδειξαν ότι ο ρυθμός της μεταφοράς του ανθικού σήματος είναι συγκρίσιμος με το ρυθμό της μεταφοράς των σακχάρων στο φλοίωμα ή κάπως βραδύτερος. Αυτοί οι ρυθμοί της μεταφοράς είναι σε συμφωνία με ένα χημικό μήνυμα και καθιστούν απίθανη την παρουσία ενός ηλεκτρικού σήματος.

Ωστόσο, πώς γίνεται η μεταφορά του σήματος από τα φύλλα στα σημεία ανθογένεσης, για τη μετατροπή του βλαστικού, ή πιο συγκεκριμένα της καταβολής φύλλου, σε ανθικό μερίστωμα; Με πειράματα εμβολιασμού έχει τεκμηριωθεί ότι υπάρχει κάποιο «μεταφερόμενο» σήμα. Γι' αυτό, έχουν κατά καιρούς προταθεί διάφορες θεωρίες, χωρίς όμως να έχει ακόμη πλήρως διευκρινισθεί αυτό το θέμα.

Ο Chailakhyan (1936) διατύπωσε τη θεωρία του ανθογόνου (Florigen). Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή, το ανθογόνο είναι ένα βιομόριο που συντίθεται και κατευθύνεται στα σημεία όπου σχηματίζονται οι ανθικές καταβολές. Αργότερα, ο Bernier (1977) διατύπωσε την πολυπαραγοντική θεωρία (multifactorial system), σύμφωνα με την οποία η ανθογένεση οφείλεται στην επίδραση πολλών παραγόντων. Ακολούθησε η θεωρία των Sachs και Hackett (1983) για την παράκαμψη θρεπτικών στοιχείων (nutrient-diversion

Μορφοποιήθηκε

hypothesis). Σύμφωνα με αυτήν, τη μετατροπή των βλαστικών μεριστωμάτων σε ανθικά προκαλεί η συσσώρευση θρεπτικών στοιχείων. Το 1979, ο Greppin διατύπωσε την άποψη ότι η ανθογένεση προκαλείται από αλλαγές στη σύσταση των κυτταρικών μεμβρανών. Πρόσφατα πειραματικά δεδομένα, οδηγούν τους επιστήμονες στο συμπέρασμα πως η ανθογόνος ορμόνη δεν είναι ένα μεμονωμένο βιομόριο αλλά πρόκειται για μια πολυσύνθετη σύνθεση βιομορίων και πως οι πρωτεΐνες FT και CONSTANCE είναι σημαντικοί παράγοντες στην μεταφορά του ανθικού σήματος (αναλυτικότερα στο κεφάλαιο 9).

Ακόμη, η άνθιση έχει συσχετισθεί με αύξηση της συγκέντρωσης κυτοκινίνης (isopentenyl riboside) στα αγγεία του ξύλου και με αύξηση της πολυαμίνης πουτρεσίνης (putrescine) στα φύλλα, μετά την επαγωγή ανθογένεσης, ενώ το DFMO, που παρεμποδίζει τη σύνθεση πολυαμινών από ορνιθίνη, προκαλεί επίσχεση της ανθογένεσης. Τελευταία, μια άλλη ουσία, η μελατονίνη, έχει εντοπισθεί σε φυτικούς ιστούς σε πολύ μικρές ποσότητες και φαίνεται να συνδέεται με τη δημιουργία του ανθικού μεριστώματος. Η μελατονίνη παράγεται από τη σεροτονίνη με τη δράση της N-ακετυλοτρανσφεράσης (acetyltransferase), που ενεργοποιείται από φως. Η CGP52608, που δρα ανταγωνιστικά όσον αφορά τον υποδοχέα της μελατονίνης, παρεμποδίζει την ανθογένεση.

Μορφοποιήθηκε

7.8. Φυτόχρωμα και φωτοπεριοδισμός.

7.8.1. Λίγα λόγια για το φυτόχρωμα.

Η ηλιακή ενέργεια απορροφάται από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές των πράσινων φυτών και με τη λειτουργία της φωτοσύνθεσης μετατρέπεται σε χημική ενέργεια ενσωματωμένη σε σύνθετες οργανικές ουσίες που, άμεσα ή έμμεσα, αποτελούν τις τροφικές πηγές όλων των ζωντανών οργανισμών. Εκτός όμως από την παροχή ενέργειας, το φως ρυθμίζει την αύξηση και διαφοροποίηση των φυτών. Με την εξελικτική ανάπτυξη απομονωμένων και εντελώς ανεξάρτητων από τη φωτοσύνθεση φωτομηχανισμών, όλες σχεδόν οι φάσεις της φυτικής ανάπτυξης υπόκεινται σε φωτοέλεγχο.

Φωτομορφογένεση ορίζεται κάθε διεργασία της φυτικής ανάπτυξης που βρίσκεται κάτω από τον έλεγχο του φωτός και δεν εξαρτάται από τη φωτοσύνθεση. Οι διαφορές στην επίδραση του φωτός στους φυτικούς οργανισμούς μπορεί να οφείλονται α) στην ποσότητα (δηλ. στην ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας, β) στην ποιότητα (δηλ. στη φασματική κατανομή της φωτεινής ενέργειας), γ) στη διεύθυνση (δηλ. στον άνισο φωτισμό) και δ) στη διάρκεια της φωτοπεριόδου (δηλ. στη σχετική διάρκεια ημέρας και νύκτας στο 24ωρο). Οι τιμές των παραμέτρων αυτών καθορίζονται από πλήθος φυσικούς και βιολογικούς παράγοντες.

Σε κάθε βιολογική αντίδραση που προκαλείται από τη φωτεινή ενέργεια μπαίνει σε λειτουργία μία ακολουθία γεγονότων, όπου πρωταρχική είναι η του φωτός από κάποιο ειδικό μόριο, το φωτοδέκτη. Απορροφώντας φως, ο φωτοδέκτης αλλάζει χημικές ιδιότητες και η αλλαγή αυτή ξεκινά μια σειρά από μεταβολικές διεργασίες που καταλήγουν τελικά στις διάφορες αναπτυξιακές μεταβολές. Μία αποτελεσματική μέθοδος για την ανίχνευση του υπεύθυνου φωτοδέκτη είναι το φάσμα δράσης (action spectrum) της

βιολογικής αντίδρασης, δηλαδή η σχετική δραστηριότητα της φωτεινής ενέργειας σε συνάρτηση με το μήκος κύματος του φωτός. Το φάσμα δράσης μπορεί να δώσει πολύτιμες πληροφορίες αφού πρέπει να συμπίπτει λίγο πολύ με το φάσμα απορρόφησης του φωτοδέκτη. Πραγματικά, τα φάσματα δράσης του φωτός για τη φύτευση των σπερμάτων, τη μορφογένεση του αρτιβλάστου και την άνθιση ήταν σχεδόν όμοια, δείχνοντας πως πρόκειται για την ίδια χρωστική.

Η χρωστική αυτή, που ονομάστηκε φυτόχρωμα, ανιχνεύθηκε φασματοφωτομετρικά, απομονώθηκε, εμπλουτίστηκε και μελετήθηκε *in vitro* και διαπιστώθηκε πως είναι μία υδατοδιαλυτή, γαλαζοπράσινη βιλιπρωτεΐνη. Έχουν χαρακτηριστεί πέντε φυτοχρώματα (PhyA, PhyB, PhyC, PhyD, PhyE) αλλά τα περισσότερο μελετημένα είναι το PhyA και το PhyB. Σε φυσιολογικές θερμοκρασίες, το φυτόχρωμα απαντά με δύο φωτοαλληλομετατρέψιμες μορφές, την ανενεργό P_r με μέγιστο απορρόφησης στο ανοικτό κόκκινο (ΑΚ, περίπου 660 nm) και την ενεργό P_{fr} με μέγιστο στο σκοτεινό κόκκινο (ΣΚ, περίπου 730 nm).

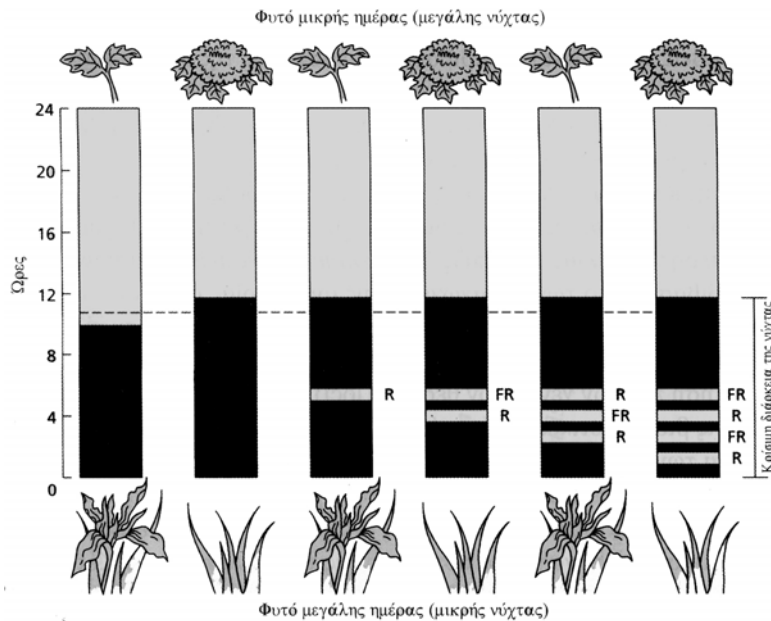
Οι δύο μορφές P_r και P_{fr} , απορροφώντας, αντίστοιχα, ΑΚ και ΣΚ φως μετατρέπονται σε P_{fr} και P_r . Η βιοσύνθεση του φυτοχρώματος γίνεται στη μορφή P_r που είναι θερμοδυναμικά σταθερή. Η P_{fr} είναι μετασταθερή κι έτσι μεταπίπτει πολλές φορές σε P_r στο σκοτάδι (σκοτεινή αναστροφή) ή χάνει μη αναστρεπτά την ικανότητα φωτομετατροπής, ένα φαινόμενο που ονομάστηκε καταστροφή. Η P_{fr} θεωρείται γενικά σαν η φυσιολογικά ενεργή μορφή του φυτοχρώματος.

Οι φωτομετατροπές της μορφής P_R σε P_{FR} και της P_{FR} σε P_R δεν είναι διεργασίες ενός βήματος. Κατά την ακτινοβολήση του φυτοχρώματος με πολύ βραχείες αναλαμπές, παρατηρούνται μεταβολές στην απορρόφηση που συμβαίνουν σε χρόνο μικρότερο από χιλιοστά του δευτερολέπτου. Αυτή η τεχνική δείχνει ότι όταν η μορφή P_R απορροφά μιαν αναλαμπή ερυθρού φωτός,

τότε παράγονται βραχύβιες φασματικές μορφές σε μία αναπαραχθησομένη αλληλουχία πριν σχηματισθεί η μορφή P_{FR} . Μία διαφορετική σειρά από ενδιάμεσες φασματικές μορφές λαμβάνουν χώρα στη φωτομετατροπή της μορφής P_{FR} σε P_R . Ασφαλώς το ηλιακό φως περιλαμβάνει ένα μίγμα όλων των ορατών μηκών κύματος. Κάτω από τέτοιες συνθήκες λευκού φωτός διεγείρονται αμφοτέρως οι μορφές P_R και P_{FR} , και το φυτόχρωμα ανακυκλώνεται συνεχώς ανάμεσα στις μορφές P_R και P_{FR} . Σε αυτή την κατάσταση, οι ενδιάμεσες μορφές (ενδιάμεσες ενώσεις) του φυτοχρώματος συσσωρεύονται και συνιστούν ένα σημαντικό κλάσμα του συνολικού φυτοχρώματος. Τέτοιες ενδιάμεσες μορφές θα μπορούσαν να παίξουν ένα ρόλο στην έναρξη και ενίσχυση αποκρίσεως του φυτοχρώματος κάτω από το φυσικό ηλιακό φως, αλλά αυτή η ερώτηση αναμένει τη λύση της.

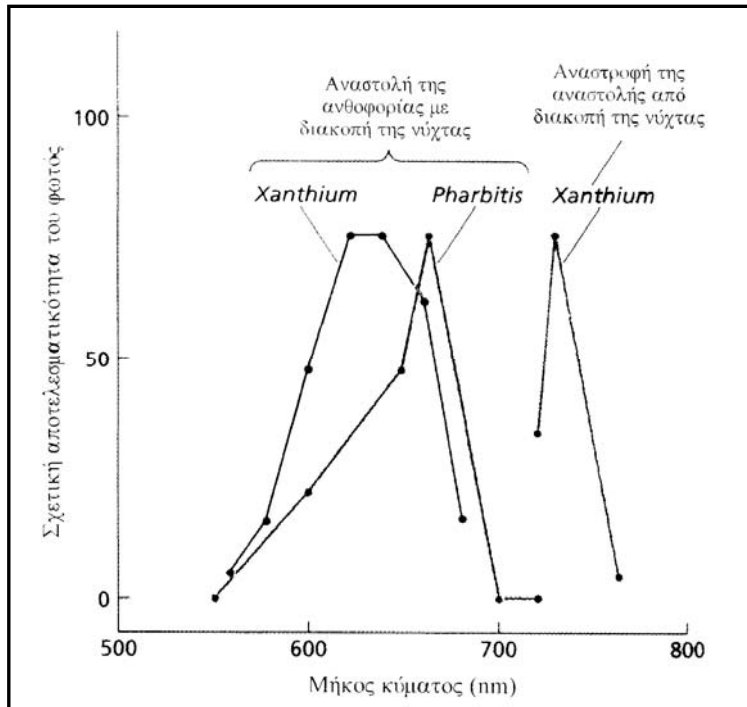
7.8.2. Το φυτόχρωμα είναι ο κύριος φωτοϋποδοχέας στο φωτοπεριοδισμό.

Πειράματα διακοπής (σπάσιμο) της νύχτας είναι κατάλληλα για τη μελέτη της φύσεως των φωτοϋποδοχέων που εμπλέκονται στην υποδοχή των φωτεινών σημάτων κατά τη διάρκεια της φωτοπεριοδικής αποκρίσεως. Η αναστολή της ανθοφορίας στα βραχυήμερα φυτά από διακοπές της νύχτας ήταν μία από τις πρώτες φυσιολογικές διεργασίες που δείχθηκαν ότι είναι κάτω από τον έλεγχο του φυτοχρώματος (Εικ. 2)



Εικόνα 2 : Έλεγχος της ανθοφορίας από το ερυθρό (R) και το υπέρυθρο φως (FR). Το ερυθρό φως είναι το πιο αποτελεσματικό μήκος κύματος στις διακοπές της νύχτας. Μία αναλαμπή ερυθρού φωτός κατά τη διάρκεια της σκοτεινής περιόδου επάγει την ανθοφορία σε ένα μακροήμερο φυτό (LDPs) και το αποτέλεσμα είναι αντίστροφο από μια αναλαμπή υπέρυθρου φωτός. Αυτή η απόκριση υποδηλώνει τη συμμετοχή του φυτοχρώματος. Στα βραχυήμερα φυτά (SDPs), μία αναλαμπή ερυθρού φωτός εμποδίζει την ανθοφορία, και το αποτέλεσμα είναι αντίστροφο από μια αναλαμπή του υπέρυθρου φωτός. (Taiz και Zeiger, 1998).

Σε πολλά βραχυήμερα φυτά, μία διακοπή νύχτας γίνεται αποτελεσματική μόνον όταν η παρεχομένη δόση του φωτός είναι επαρκής να κορέσει τη φωτομετατροπή της μορφής P_R στη μορφή P_{FR} . Μία επακολουθούσα έκθεση στο υπέρυθρο φως, η οποία φωτομετατρέπει τη χρωστική πίσω στη φυσιολογική ανενεργό μορφή P_R , αποκαθιστά την απόκριση ανθοφορίας. Η αντιστρεπτότητα του ερυθρού και του υπέρυθρου φωτός έχει αποδειχθεί σε ορισμένα μακροήμερα φυτά, στα οποία μία διακοπή της νύχτας του ερυθρού φωτός προάγει την ανθοφορία και μία επακόλουθη έκθεση στο υπέρυθρο παρεμποδίζει αυτήν την απόκριση.



Εικόνα 3: . Φάσματα δράσεως για τον έλεγχο της ανθοφορίας από τις διακοπές (σπάσιμο) την νύχτας. Η ανθοφορία στα βραχυήμερα φυτά (SDPs) αναστέλλεται από μια βραχεία φωτεινή επεξεργασία (διακοπή νύχτας) που προκαλείται σε μία κατά τα άλλα επαγωγική περίοδο. Στο βραχυήμερο φυτό (*SDPs*) *Xanthium strumarium*, οι διακοπές της νύχτας με ερυθρό φως των 620 έως 640 nm είναι οι πιο αποτελεσματικές. Η αντιστροφή του αποτελέσματος του ερυθρού φωτός είναι μέγιστη στα 725 nm. Στο αυξανόμενο στο σκοτάδι βραχυήμερο φυτό (*SDPs*) *Pharbitis nil*, το οποίο δεν έχει χλωροφύλλη, διακοπές της νύχτας στα 660 nm είναι οι πιο αποτελεσματικές. Αυτό το μέγιστο συμφωνεί με το μέγιστο απορροφήσεως του φυτοχρώματος. (Δεδομένα για το *Xanthium* από Hendricks και Siegelman, 1967. Δεδομένα για το *Pharbitis* από Sagi και συν., 1983).

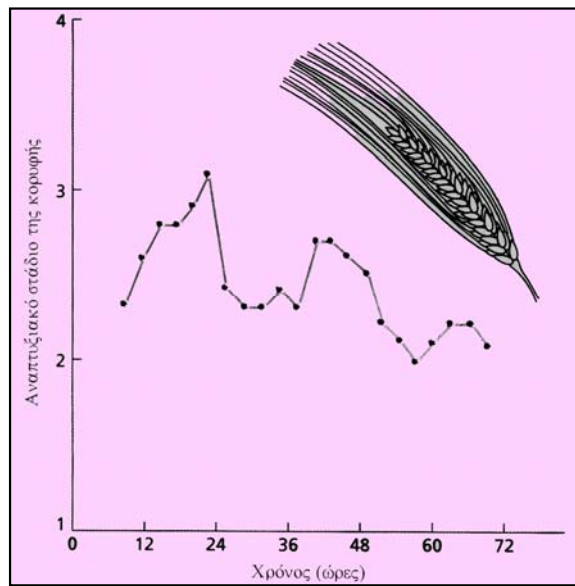
Φάσματα δράσεως για την αναστολή και την αποκατάσταση της απόκρισης ανθοφορίας στα βραχυήμερα φυτά αναπαρίστανται στην Εικ.3. Μία κορυφή στα 660 nm (το μέγιστο απορροφήσεως της P_R), λαμβάνεται όταν τα αυξανόμενα στο σκοτάδι αρτίβλαστα του *Pharbitis* χρησιμοποιούνται για να αποφευχθεί η ανάμιξη της χλωροφύλλης. Σε αντίθεση, τα φάσματα για το *Xanthium* παρέχουν ένα παράδειγμα της απόκρισης στα πράσινα φυτά, στα οποία η παρουσία της χλωροφύλλης μπορεί να προκαλέσει κάποια ασυμφωνί-

α ανάμεσα στο φάσμα δράσεως και στο φάσμα απορροφήσεως της P_R (Vince-Prue και Lumsden 1987). Αυτά τα φάσματα δράσεως και η αναστρεψιμότητα ανάμεσα στο ερυθρό και υπέρυθρο φως επιβεβαιώνει το ρόλο του φυτοχρώματος ως του φωτοϋποδοχέα που συμμετέχει στη μέτρηση της φωτοπεριόδου στα βραχυήμερα φυτά. Στα μακροήμερα φυτά ο ρόλος του φυτοχρώματος είναι πιο σύμπλοκος, και ένας φωτοϋποδοχέας του κυανού φωτός παίζει επίσης έναν ρόλο στον έλεγχο της ανθοφορίας.

7.8.3. Το υπέρυθρο φως τροποποιεί την ανθοφορία σε μερικά μακροήμερα φυτά.

Κιρκαδικοί ρυθμοί έχουν βρεθεί επίσης σε μακροήμερα φυτά. Μία κιρκαδική περιοδικότητα στην προαγωγή της ανθοφορίας από υπέρυθρο φως έχει παρατηρηθεί στο κριθάρι (*Hordeum vulgare*) (Deitzer και συν. 1979) και στο αγρωστώδες *Lolium temulentum* (Εικ. 4). Και στις δύο περιπτώσεις, όταν το φυτό εκθέτονταν στο υπέρυθρο φως για 4 έως 6 ώρες, η ανθοφορία προάγονταν συγκρινόμενη με φυτά που διατηρούνται κάτω από συνθήκες συνεχούς λευκού ή ερυθρού φωτός. Ο ρυθμός συνεχίζει να διαδρομεί (τρέχει) στο φως. Από την άλλη μεριά, σε βραχυήμερα φυτά ένα απαραίτητο (ειδικό) γνώρισμα του κιρκαδικού ρυθμιστικού μηχανισμού φαίνεται να είναι ότι ο ρυθμός αναστέλλεται μετά από μερικές ώρες σε συνεχές φως και απελευθερώνεται ή επαναρχίζει μετά από μεταφορά στο σκοτάδι.

Η απόκριση στο υπέρυθρο φως δεν είναι το μόνο ρυθμικό γνώρισμα στα μακροήμερα φυτά. Παρ' όλη τη σχετική αδράνεια τους σε μία διακοπή της νύχτας για μόνο μερικά λεπτά της ώρας, πολλά μακροήμερα φυτά μπορούν να υποστούν επαγωγή στην ανθοφορία με μία μεγαλύτερης χρονικής διάρκειας διακοπή της νύχτας, συνήθως για τουλάχιστον 1 ώρα.



Εικόνα 4: Η επίδραση 6 ωρών υπέρυθρου φωτός στην ανθική επαγωγή στο κριθάρι. Το υπέρυθρο φως προστέθηκε στις 6 ώρες στους σημειούμενους χρόνους κατά τη διάρκεια ενός συνεχούς φωτός ημέρας περιόδου 72 ωρών. Τα σημεία των δεδομένων στο διάγραμμα έχουν καταγραφεί στα κέντρα των 6-ωρών επεξεργασιών. Το αναπτυξιακό στάδιο 1 είναι μία μη-προκαθορισθείσα βλαστητική κορυφή, το στάδιο 2 είναι ένα προκαθορισθέν στάδιο και τα στάδια 3 και 4 είναι διακριτά μορφολογικά βήματα στην ανάπτυξη του άνθους. (Deizer και συν., 1979).

Μία κερκαδική ταλάντωση στην απόκριση ανθοφορίας σε μία τέτοια μεγάλη διακοπή της νύχτας έχει παρατηρηθεί στα μακροήμερα φυτά, δείχνοντας ότι ο ένας ρυθμός απόκρισης στο φως συνεχίζει να διαδρομεί στο σκοτάδι.

Συνεπώς, οι κερκαδικοί ρυθμοί που τροποποιούν την απόκριση ανθοφορίας στα μακροήμερα φυτά έχουνδειχθεί ότι διαδρομούν τόσο στο φως (προαγωγή από το υπέρυθρο φως) όσο και στο σκότος (προαγωγή στο ερυθρό ή λευκό φως). Ωστόσο, δε γνωρίζουμε ακόμη πώς αυτοί οι ρυθμοί επηρεάζουν τη φωτοπεριδική απόκριση.

7.8.4. Τα φυτοχρώματα Α και Β έχουν αντίθετα αποτελέσματα στην ανθοφορία.

Το φυτόχρωμα κωδικοποιείται από μέλη μιας πολυγονιδιακής οικογένειας και είναι δυνατό τα αποτελέσματα του ερυθρού και υπέρυθρου φωτός, να πραγματοποιούνται με τη μεσολάβηση διαφόρων τύπων φυτοχρώματος (Α και Β). Στα μακροήμερα φυτά, όπως *Arabidopsis*, μπιζέλι (*Pisum sativum*) και σόργο (*Sorghum bicolor*), το φυτόχρωμα Β (PhyB) φαίνεται να είναι ένας αναστολέας της ανθοφορίας, επειδή μεταλλάξεις στο γονίδιο *PHYB*, οι οποίες εξαλείφουν ή ελαττώνουν την ποσότητα της πρωτεΐνης PhyB, προκαλούν πιο ταχεία ανθοφορία.

Η προαγωγή της ανθοφορίας από το υπέρυθρο φως θα πρέπει να απορρέει από μια ελάττωση στην ποσότητα της μορφής P_{FR} του PhyB, η οποία θα είχε το ίδιο αποτέλεσμα στα επίπεδα της μορφής P_{FR} του PhyB όπως και οι μεταλλάξεις που ελαττώνουν τη συνολική ποσότητα του PhyB. Όπως ήδη έχει συζητηθεί, διακοπές του ερυθρού φωτός μιας σκοτεινής περιόδου παρεμποδίζουν την ανθοφορία στα βραχυήμερα φυτά, γι' αυτό το λόγο η μορφή P_{FR} του PhyB θα πρέπει να είναι επίσης ένας αναστολέας της ανθοφορίας στα βραχυήμερα φυτά.

Στα μακροήμερα φυτά του *Arabidopsis* και μπιζελιού, μεταλλάξεις στο γονίδιο *PHYA* παρεμβαίνουν στην προαγωγή της ανθοφορίας σε μεγάλες ημέρες, κατά συνέπεια η μορφή P_{FR} του PhyA θα πρέπει να προάγει την ανθοφορία στα μακροήμερα φυτά. Το αποτέλεσμα της μεταλλάξεως *PhyA* είναι αρκετά ισχυρό στο μπιζέλι (τα μεταλλαγμένα φυτά είναι ιδιαίτεως ανίκανα να αποκρίνονται σε επαγωγικές φωτοπεριόδους) ενώ η μετάλλαξη *PhyA* στο *Arabidopsis* έχει μόνο ένα ασήμαντο αποτέλεσμα στην ικανότητα να αποκρίνεται σε επαγωγικές φωτοπεριόδους. Η διαφορά των φυτικών ειδών στο αποτέλεσμα των *PhyA* μεταλλάξεων οφείλεται πιθανόν στο γεγονός ότι

το μπιζέλι βασίζεται αποκλειστικά στο φυτόχρωμα A (PhyA) για να αντιληφθεί τις επαγωγικές φωτοπεριόδους, ενώ το φυτό *Arabidopsis* χρησιμοποιεί επίσης έναν φωτοϋποδοχέα του κυανού φωτός για τον σκοπό αυτό.

8. ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΑ.

Η θερμοπερίοδος, οι ημερονύκτιες δηλαδή διακυμάνσεις της θερμοκρασίας του περιβάλλοντος, παρ' όλο που δεν χαρακτηρίζεται από την αυστηρή επαναληπτικότητα και σταθερότητα της φωτοπεριόδου, παίζει σημαντικό ρόλο στην ανάπτυξη των φυτών. Τα περισσότερα φυτά αναπτύσσονται καλύτερα όταν η θερμοκρασία της νύκτας είναι χαμηλότερη της θερμοκρασίας της ημέρας, φαινόμενο που αποδίδεται με τον όρο θερμοπεριοδισμός. Η θερμοκρασία μπορεί επίσης να επηρεάσει και την φυσιολογική συμπεριφορά ενός φυτού έναντι της άνθισης.

Ορισμένα φυτά βραχείας ημέρας αντιδρούν στις μεταβολές της φωτοπεριόδου μόνο σε κατάλληλη θερμοκρασία. Η εαρινοποίηση, δηλαδή η παραμονή ενυδατωμένων σπερμάτων ή αρτιβλάστων σε χαμηλές θερμοκρασίες, αποτελεί σημαντικό παράγοντα ελέγχου της άνθησης από τη θερμοκρασία. Σε πολλές περιπτώσεις ο φωτοπεριοδισμός συνδυάζεται με την εαρινοποίηση, συνεπώς τα φυτά αποκτούν επακριβείς πληροφορίες για την εποχή στην οποία ανθίζουν. Το μήκος της ημέρας δεν παρέχει από μόνο του επαρκείς ενδείξεις για το είδος της εποχής (Φθινόπωρο ή Άνοιξη), εάν όμως συνδυαστεί με την εαρινοποίηση επιβεβαιώνει την πάροδο του χειμώνα. Πολλά φυτά μακράς ημέρας παραμένουν στο βλαστητικό στάδιο, ακόμη και κάτω από ευνοϊκές συνθήκες φωτοπεριόδου, έως ότου υποστούν εαρινοποίηση.

8.1 Εαρινοποίηση - Προαγωγή της ανθοφορίας με την επίδραση ψύχους.

Εαρινοποίηση είναι η διεργασία με την οποία η ανθοφορία προάγεται με τεχνητή επίδραση ψύχους (περίπου $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$) σε ένα εμποτισμένο (πλήρως ενυδατωμένο) σπέρμα ή αυξανόμενο φυτό. Ξηρά σπέρματα δεν αποκρίνονται στην επίδραση ψύχους. Χωρίς την επίδραση του ψύχους, φυτά που χρειάζονται την εαρινοποίηση δείχνουν επιβράδυνση στην ανθοφορία ή παραμένουν στη βλαστική φάση. Σε πολλές περιπτώσεις αυτά τα φυτά παίρνουν τη μορφή ρόδακος χωρίς την επιμήκυνση του βλαστού (Εικ. 5).



Εικόνα 5. Ο έλεγχος της ανθοφορίας στο βραχυήμερο φυτό (SDP) *Campanula medium*. Όταν αυξάνεται σε συνεχείς μεγάλες ημέρες (LD), το φυτό αυξάνει σαν ένας ρόδακος (ροζέτα) και ο βλαστός δεν επιμηκώνεται. Οκτώ εβδομάδες μικρών ημερών (SD) που ακολουθούνται από μεγάλες ημέρες καταλήγει τόσο στην επιμήκυνση όσο και στην ανθοφορία. Οι μικρές ημέρες μπορούν να αντικατασταθούν από χαμηλή θερμοκρασία 8 εβδομάδων. Εφαρμογή GA_3 καταλήγει στην επιμήκυνση του βλαστού αλλά όχι στην επαγωγή της ανθοφορίας. (Wellensiek, 1985).

8.2. Η κορυφή του βλαστού είναι η θέση της αντίληψης του ερεθίσματος της εαρινοποίησης.

Τα φυτά διαφέρουν σημαντικά στην ηλικία, στην οποία καθίστανται ευαίσθητα στην εαρινοποίηση. Χειμερινά ετήσια φυτά, όπως οι χειμερινές μορφές των σιτηρών, που σπέρνονται το φθινόπωρο και ανθοφορούν το επόμενο καλοκαίρι, αποκρίνονται στη χαμηλή θερμοκρασία πολύ νωρίς στον κύκλο ζωής τους. Αυτά μπορούν να υποστούν εαρινοποίηση πριν από τη βλάστηση (φύτρωση) εάν τα σπέρματα έχουν εμποτισθεί με νερό και γίνονται ενεργά από μεταβολική άποψη.

Άλλα φυτά, συμπεριλαμβανομένων πολλών διετών φυτών (τα οποία αυξανόμενα παίρνουν τη μορφή τη μορφή ρόδακος κατά τη διάρκεια της πρώτης εποχής μετά τη σπορά και ανθίζουν το επόμενο καλοκαίρι), πρέπει να φθάσουν ένα ελάχιστο μέγεθος προτού γίνουν αυτά ευαίσθητα στη χαμηλή θερμοκρασία (ψύχος) για εαρινοποίηση. Το αποτελεσματικό εύρος της θερμοκρασίας για εαρινοποίηση είναι από 0 °0 περίπου έως 10 °0 με ένα πλατύ άριστο μεταξύ του 1 και 7 °0 (Lang 1965).

Το αποτέλεσμα του ψύχους αυξάνει με τη διάρκεια της επεξεργασίας ψύχους μέχρις ότου κορεσθεί η απόκριση. Η απόκριση χρειάζεται συνήθως αρκετές εβδομάδες έκθεσης σε χαμηλή θερμοκρασία, αλλά η ακριβής χρονική διάρκεια ποικίλλει ευρέως με το φυτικό είδος και την ποικιλία. Η εαρινοποίηση μπορεί να απωλεσθεί ως ένα αποτέλεσμα της έκθεσης σε συνθήκες αποεαρινοποίησης, όπως υψηλές θερμοκρασίες, αλλά όσο είναι μεγαλύτερη η χρονική διάρκεια της έκθεσης σε χαμηλή θερμοκρασία, τόσο πιο σταθερό είναι το αποτέλεσμα της εαρινοποίησης.

Η εαρινοποίηση εμφανίζεται να λαμβάνει χώρα πρωταρχικά στις μεριστωματικές ζώνες της κορυφής του βλαστού. Εντοπισμένη ψύξη προκαλεί ανθοφορία όταν ψύχεται μόνο η κορυφή του βλαστού, και αυτό το

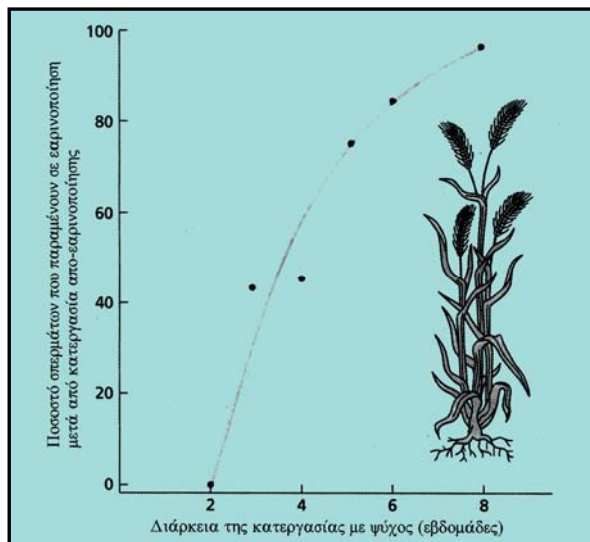
αποτέλεσμα εμφανίζεται να είναι σε μεγάλο βαθμό ανεξάρτητο από την υφιστάμενη θερμοκρασία στο υπόλοιπο φυτικό σώμα. Αποκοπείσες κορυφές βλαστού υπέστησαν με επιτυχία εαρινοποίηση και όπου είναι δυνατή η εαρινοποίηση των σπερμάτων, κομμάτια των εμβρύων αποτελούμενα ειδικά από την κορυφή του βλαστού είναι ευαίσθητα στη χαμηλή θερμοκρασία.

8.3. Ο φωτοπεριοδισμός και η εαρινοποίηση μπορούν να αλληλεπιδρούν.

Μία απαραίτητη εαρινοποίηση είναι συνδεδεμένη συχνά με μια απαίτηση για μία συγκεκριμένη φωτοπερίοδο. Ο πιο συνήθης συνδυασμός είναι μία απαίτηση για επεξεργασία με χαμηλή θερμοκρασία που ακολουθείται από μια απαίτηση για μεγάλες ημέρες. Πρόκειται για έναν συνδυασμό που οδηγεί σε ανθοφορία στις αρχές του καλοκαιριού σε μεγάλα γεωγραφικά πλάτη. Παραδείγματα φυτών που επιδεικνύουν αυτή τη συμπεριφορά είναι το χειμερινό σιτάρι και η διετής μορφή του *Hyoscyamus niger*. Στο διετές *H. niger*, προηγηθείσα εαρινοποίηση καθιστά τα φυτά επιδεκτικά να ανταποκριθούν σε μεγάλης ημέρας επαγωγικές φωτοπεριόδους για μέχρι και 300 ημέρες μετά την ολοκλήρωση της επεξεργασίας της εαρινοποίησης. Σε αυτή την περίπτωση, η εαρινοποίηση θα πρέπει να είναι απαραίτητη για να γίνει το μερίστωμα επιδεκτικό να αποκριθεί στα σήματα ανθοφορίας που παράγονται σε μεγάλες ημέρες, γιατί οι κορυφές των βλαστών των φυτών που υπέστησαν εαρινοποίηση θα ανθοφορήσουν όταν εμβολιάζονται επάνω σε μη εαρινοποιημένα στελέχη φυτών.

Έναν διαφορετικό τύπο συμπεριφοράς δείχνει το φυτό *Campanula medium*. Μικρές ημέρες που δρουν στο φύλλο μπορούν να υποκαταστήσουν πλήρως την εαρινοποίηση στην κορυφή (Εικ. 6). Σε αυτήν την περίπτωση η εαρινοποίηση και η φωτοπερίοδος εμφανίζονται να δρουν ως εναλλακτικές

διαδρομές στην ανθοφορία. Πολλά φυτικά είδη μπορούν να υποκαθιστούν τις μικρές ημέρες με την εαρινοποίηση, αλλά η σχέση ανάμεσα στις δύο διεργασίες δεν είναι γνωστές. Η εαρινοποίηση του μεριστώματος θα πρέπει να προκαλεί ώστε το μερίστωμα να παράγει φύλλα ικανά να κατασκευάζουν ένα ανθικό σήμα χωρίς την έκθεση τους σε επαγωγικές φωτοπεριόδους. Εναλλακτικά, η εαρινοποίηση μπορεί να συντελέσει στην έναρξη του σχηματισμού των ανθέων στην κορυφή χωρίς το προϊόν της φωτοπεριοδικής επαγωγής στα φύλλα.



Εικόνα. 6. Η διάρκεια της έκθεσης σε χαμηλή θερμοκρασία επηρεάζει τη σταθερότητα του αποτελέσματος της εαρινοποίησης. Όσο μεγαλύτερο χρονικό διάστημα εκτίθεται η χειμερινή ποικιλία της σίκαλης (*Secale cereale*) σε κατεργασία ψύχους για εαρινοποίηση, τόσο μεγαλύτερος είναι ο αριθμός των φυτών που παραμένουν σε εαρινοποίηση όταν η κατεργασία ψύχους ακολουθείται από μία κατεργασία από-εαρινοποίησης. Σε αυτό το πείραμα, σπέρματα της σίκαλης που εμποτίστηκαν με νερό εκτέθηκαν σε 5 °0 για διαφορετικά χρονικά διαστήματα, κατόπιν αμέσως δέχθηκαν μία κατεργασία από-εαρινοποίησης 3 ημερών στους 35 °0. (Purris και Gregory, 1952).

8.4. Η εαρινοποίηση συσχετίζεται με την απομεθυλίωση του DNA.

Μένει να μάθουμε πολλά για τις μεταβολικές διεργασίες που είναι συζευγμένες με την εαρινοποίηση. Αμφότερα, τα σάκχαρα και το οξυγόνο είναι απαραίτητα, έτσι φαίνεται απίθανο ότι η χαμηλή θερμοκρασία απλά αναχαιτίζει μερικές μεταβολικές αντιδράσεις που αναστέλλουν την ανθοφορία. Οι απαιτήσεις σε σάκχαρα και οξυγόνο προτείνουν την ενεργοποίηση μιας αερόβιας μεταβολικής αντιδράσεως, η οποία είναι απαραίτητη και ειδική για την ανθοφορία. Από την άλλη πλευρά, οι ρυθμοί των περισσοτέρων μεταβολικών αντιδράσεων ελαττώνονται με τη θερμοκρασία, έτσι ώστε η επαγωγή της ανθοφορίας από τις χαμηλές θερμοκρασίες είναι πιθανόν πιο συμπλοκή από την απλή ενεργοποίηση μιας μεταβολικής διαδρομής.

Η κατάσταση εαρινοποίησης της κορυφής του βλαστού είναι σταθερή διαμέσου πολλών κύκλων της κυτταροδιαίρεσης. Όπως ήδη έχει επισημανθεί, το φυτό *Hyoscyamus niger* παραμένει εαρινοποιημένο για τουλάχιστο 300 ημέρες μετά το τέλος της επεξεργασίας με χαμηλή θερμοκρασία. Οι ερευνητές καθόρισαν τη σταθερότητα της κατάστασης εαρινοποίησης διατηρώντας εαρινοποιημένα φυτά σε μικρές ημέρες για διάφορες χρονικές διάρκειες προτού αυτά να μεταφερθούν σε επαγωγικές μεγάλες ημέρες. Η ευαισθησία των διαιρουμένων κυττάρων έναντι της εαρινοποιήσεως και η σταθερότητα της κατάστασης εαρινοποιήσεως προτείνουν ότι η επεξεργασία με χαμηλή θερμοκρασία προκαλεί μία μόνιμη αλλαγή στο πρότυπο της γονιδιακής έκφρασης.

Έχει προταθεί ότι οι αλλαγές στο πρότυπο της μεθυλίωσης του DNA μπορούν να εξηγήσουν τη μεταβληθείσα γονιδιακή έκφραση, που επάγεται από την εαρινοποίηση. Παραδείγματος χάρη, όψιμα ανθοφορούντες οικότυποι του *Arabidopsis* ανθίζουν πρώιμα εάν υποστούν εαρινοποίηση. Εάν μη-

υφιστάμενα την εαρινοποίηση φυτά επεξεργάζονται με έναν παράγοντα που προκαλεί την απομεθυλίωση (5-αζακυτιδίνη), αυτά ανθοφορούν σημαντικά νωρίτερα παρότι οι μάρτυρες που δεν υπέστησαν την επεξεργασία. Οι σειρές *Arabidopsis* που δεν χρειάζονται εαρινοποίηση βρέθηκαν να μην αποκρίνονται στην 5-αζακυτιδίνη. Επιπλέον, τόσο η 5-αζακυτιδίνη όσο και η εαρινοποίηση προκαλούν απομεθυλίωση του DNA στον οικότυπο πρώιμης ανθοφορίας. Συνεπώς, γονίδια που είναι αναγκαία για την πρώιμη ανθοφορία μπορεί να μπλοκαρισθούν από την μεθυλίωση του DNA στους οικότυπους όψιμης ανθοφορίας του *Arabidopsis*.

9. ΟΡΜΟΝΕΣ.

Παρόλο που μορφολογικές αλλαγές, οι οποίες είναι συζευγμένες με την ανθική επίκληση, λαμβάνουν χώρα στα κορυφαία μεριστώματα των βλαστών, τα συμβάντα που καταλήγουν στις μορφολογικές αλλαγές τίθενται σε λειτουργία από βιοχημικά σήματα που φθάνουν στην κορυφή από άλλα μέρη του φυτικού σώματος, ιδιαίτερος από τα φύλλα. Έχουν απομονωθεί μεταλλάγματα (π.χ. *gigas* στο μπιζέλι) που είναι ελλειμματικά στο ανθικό ερέθισμα.

9.1. Αναζητώντας την ανθογόνο ορμόνη.

Η παραγωγή από τα κύτταρα του φύλλου ενός βιοχημικού σήματος, το οποίο δρα σε ένα απομακρυσμένο ιστό-στόχο (κορυφή του βλαστού) ικανοποιεί ένα σημαντικό κριτήριο για μία ορμονική επίδραση. Στην δεκαετία του 1930, ο Mikhail Chailakhyan εργαζόμενος στη Ρωσία, πρότεινε την ύπαρξη μιας γενικής ανθικής ορμόνης και ονόμασε αυτήν ανθογόνο (*florigen*). Οι πολλές προσπάθειες να απομονωθεί και να χαρακτηριστεί αυτή

η υποθετική ορμόνη ήταν σε μεγάλο βαθμό ανεπιτυχείς. Η πιο συνήθης προσέγγιση ήταν να ληφθούν εκχυλίσματα από επαγόμενους ιστούς φύλλων και να ελεγχθούν για την ικανότητα τους να εκλύσουν ανθοφορία σε μη-επαγόμενα φυτά.

Σε άλλα πειράματα, οι ερευνητές εκχύλισαν και ανέλυσαν το χυμό του φλοιώματος από επαγόμενα φυτά. Σε μερικές έρευνες, τα εκχυλίσματα από αυτές τις πηγές προκάλεσαν επαγωγή της ανθοφορίας στα ελεγχόμενα φυτά, αλλά αυτά τα αποτελέσματα δεν ήταν σταθερώς επαναλήψιμα (Zeevaart και Boyer 1987). Προσπάθειες να απομονωθεί ένας ειδικός εμβόλιο-μεταβιβάσιμος αναστολέας ανθοφορίας ήταν επίσης ανεπιτυχείς. Έτσι, ανεξάρτητα από τα δεδομένα που δείχνουν ότι μεταβιβάσιμοι παράγοντες ρυθμίζουν την ανθοφορία, οι ουσίες που εμπλέκονται θα πρέπει ακόμη να χαρακτηρισθούν.

9.2. Η ανθογόνος δεν είναι ένα βιομόριο αλλά μια σύνθεση βιομορίων.

Πρόσφατες ανακαλύψεις αποδεικνύουν πως η ανθογόνος είναι μία σύνθεση βιομορίων και οι ερευνητές υποστηρίζουν πως είναι πλέον πολύ κοντά στην ταυτοποίηση της ανθογόνου. Η πρωτεΐνη CONSTANCE και συστατικά του κατιόντος ρεύματος, όπως η πρωτεΐνη FT φαίνεται να είναι το κλειδί στη μεταφορά του ανθικού σήματος.

Οι ερευνητικές ομάδες των Detlef Weigel και Philip Wigge ανακάλυψαν ένα μόριο, το FT, που έχει όλα τα χαρακτηριστικά της ανθογόνου. Το γονίδιο FT εμφανίζεται στα φύλλα λίγες ώρες αφού το φυτό λάβει το ερέθισμα που προάγει την άνθιση, και το προϊόν του, η FT πρωτεΐνη δρα στις αναπτυσσόμενες άκρες του φυτού ενεργοποιώντας την διαδικασία της άνθισης. Επίσης βρέθηκε πως η FT πρωτεΐνη ενώνεται με μια άλλη

πρωτεΐνη, την FD, η οποία δρα άμεσα σε γονίδια που μετατρέπουν τους μεριστωματικούς ιστούς σε άνθη. Η FD, σε αντίθεση με την FT, παράγεται στις άκρες των βλαστών και είναι ενεργή μόνο όταν περιβάλλεται από την FT πρωτεΐνη.

Από πειράματα που έγιναν στο *Arabidopsis* ανακαλύφθηκε πως η πρωτεΐνη CONSTANCE είτε μεταφέρεται μέσω του φλοιώματος στο σημείο που σχηματίζονται οι ανθικές καταβολές είτε αλληλεπιδρά με κάποιον άλλο παράγοντα μέσα στο φλοιώμα που μεταφέρεται στο σημείο που σχηματίζονται οι ανθικές καταβολές. Δεν είναι ξεκάθαρο αν η CONSTACE είναι στην πραγματικότητα ανθική ορμόνη. Είναι όμως ξεκάθαρο πλέον πως είναι σημαντικός παράγοντας στην μεταφορά του σήματος.

9.3. Οι γιββερελλίνες μπορούν να προκαλέσουν επαγωγή της ανθοφορίας σε μερικά φυτά.

Ανάμεσα στις φυσικώς εμφανιζόμενες ορμόνες αυξήσεως, οι γιββερελλίνες (GAs) μπορούν να έχουν μία ισχυρή επίδραση επάνω στην ανθοφορία (Πιν.1). Εξωγενής γιββερελλίνη μπορεί να υποκαταστήσει τη φωτοπεριοδική επαγωγή όταν εφαρμοσθεί σε μακροήμερα φυτά, τα οποία αυξανόμενα σχηματίζουν ρόδακες σε μικρές ημέρες (Lang 1965). Σε αυτά τα φυτά η απόκριση ανθοφορίας (είτε στις γιββεριλλίνες ή στις μεγάλες ημέρες) συνοδεύεται από επιμήκυνση του ανθοφορούντος βλαστού. Ωστόσο, είναι σημαντικό να τονιστεί ότι ο σχηματισμός των ανθέων και η επιμήκυνση του βλαστού είναι ανεξάρτητες διεργασίες. Επιπρόσθετα, η προσθήκη γιββεριλλινών μπορεί να προκαλέσει την ανθοφορία σε μερικά βραχυήμερα φυτά σε μη-επαγωγικές συνθήκες και μπορεί να υποκαταστήσει εν μέρει ή πλήρως ένα σήμα χαμηλής θερμοκρασίας σε αρκετά φυτά, στα οποία είναι αναγκαίο το ψύχος.

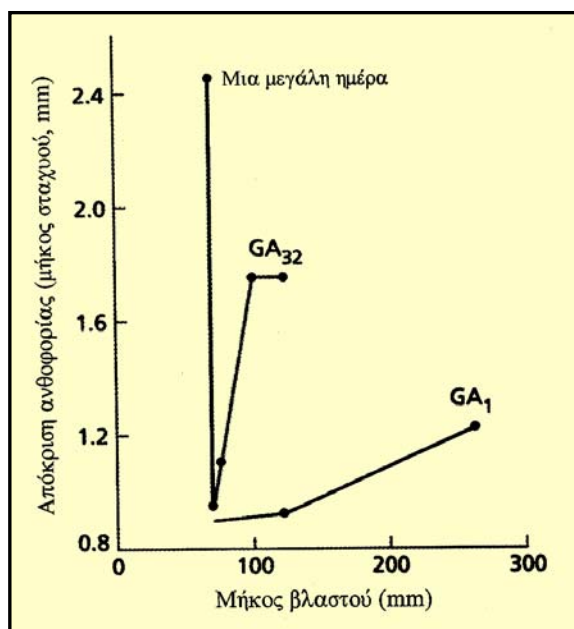
Πίνακας 1. Παραδείγματα επαγωγής της ανθοφορίας από τις γιββερελλίνες σε φυτά με διαφορετικές περιβαλλοντικές απαιτήσεις για την ανθοφορία.

Απαιτήσεις σε ανθοφορία	Φυτά	Αποτέλεσμα γιββεριλινών
Μακροήμερα φυτά	Arabidopsis Lolium Fuchsia Anagallis	Προάγει σε SD Προάγει σε SD Αναστέλλει σε LD Κανένα αποτέλεσμα
Βραχυήμερα φυτά	Zinnia Fragaria Xantium	Προάγει σε SD Αναστέλλει σε SD Κανένα αποτέλεσμα
Διπλής ενέργειας φυτά	Bryophyllum(LSDP) Coleopsis (SLDP) Cestrum (LSDP)	Προάγει σε SD Προάγει σε SD Αναστέλλει
Ουδέτερα φυτά	Πολλά κωνοφόρα Πολλά ξυλώδη αγγειόσπερμα	Προάγει Αναστέλλει
Φυτά απαιτούντα εαρινοποίηση	Daucus Oenothera	Προάγει Κανένα αποτέλεσμα

Επίσης ο σχηματισμός των κόνων μπορεί να προαχθεί σε νεαρά φυτά αρκετών οικογενειών στα γυμνόσπερμα με προσθήκη γιββεριλινών.

Συνεπώς, οι εξωγενείς γιββερελλίνες μπορούν ορισμένες φορές να υποκαταστήσουν την ενδογενή έναρξη της κατάλληλης ηλικίας για αυτόνομη ανθοφορία, τα πρωτογενή περιβαλλοντικά σήματα της χρονικής διάρκειας της ημέρας και τη χαμηλή θερμοκρασία. Μία μετάλλαξη στη βιοσύνθεση της γιββεριλίνης καθιστά το μακροήμερο *Arabidopsis thaliana* ανίκανο να ανθοφορήσει σε μη-επαγωγικές μικρές ημέρες, αλλά έχει μικρή επίδραση στην ανθοφορία σε μεγάλες ημέρες, αποδεικνύοντας ότι η ενδογενής γιββερελλίνη είναι αναγκαία για ανθοφορία σε ειδικές καταστάσεις (Wilson και συν. 1992).

Είναι γνωστό πως τα φυτά περιέχουν πολλές ενώσεις σαν τις γιββερελλίνες. Πολλές από αυτές τις χημικές ενώσεις θα πρέπει να είναι προβαθμίδες-ουσίες ή ανενεργοί μεταβολίτες των ενεργών μορφών της γιββεριλλίνης. Σε ορισμένες καταστάσεις διάφορες γιββερελλίνες έχουν αξιοσημείωτα διαφορετικές επιδράσεις επάνω στην ανθοφορία και στην επιμήκυνση του βλαστού, όπως στο μακροήμερο φυτό *Lolium tumelentum* (Εικ. 7). Αυτές οι παρατηρήσεις προτείνουν ότι η ρύθμιση της ανθοφορίας θα πρέπει να είναι συζευγμένη με ειδικές γιββερελλίνες.



Εικόνα 7. Τα διαφορετικά αποτελέσματα δύο διαφόρων γιββερελλινών στην ανθοφορία (μήκος σταχυού) και στην επιμήκυνση (μήκος βλαστού). Στο μακροήμερο φυτό *Lolium tumelentum*, η GA_{32} προάγει ισχυρά την ανθοφορία, αλλά όμως έχει μόνο ένα μικρό αποτέλεσμα στην επιμήκυνση του βλαστού. Σε αντίθεση, η GA_1 προάγει ισχυρά την αύξηση του βλαστού, αλλά όμως έχει μόνο ένα μικρό αποτέλεσμα στην ανθοφορία. Τα φυτά που δέχθηκαν την κατεργασία με γιββερελλίνες διατηρήθηκαν σε μικρές ημέρες και, για σύγκριση, δείχνεται η απόκριση σε μία μεμονωμένη 24ωρη ημέρα. Αυτή η μεγάλη μέρα προάγει ισχυρά την ανθοφορία, αλλά δεν έχει σχεδόν κανένα αποτέλεσμα στο μήκος του βλαστού. (Pharis και συν., 1987).

Σημαντική προσοχή έχει δοθεί στις επιδράσεις της χρονικής διάρκειας της ημέρας επάνω στο μεταβολισμό των γιββερελλινών στο φυτό. Παραδείγματος χάρη, στο μακροήμερο φυτό σπανάκι (*Spinacia oleracea*), τα επίπεδα των γιββερελλινών είναι σχετικά χαμηλά σε μικρές ημέρες, και τα φυτά διατηρούν μία ροδακώδη μορφή. Μετά τη μεταφορά των φυτών σε μεγάλες ημέρες, αυξάνουν τα επίπεδα όλων των γιββερελλινών της 13-υδροξυλιωμένης διαδρομής ($GA_{53} \rightarrow GA_{44} \rightarrow GA_{19} \rightarrow GA_{20} \rightarrow GA_1$). Ωστόσο, η πενταπλάσια αύξηση της φυσιολογικώς ενεργού γιββερελλίνης (GA_1), είναι αυτή που προκαλεί την αξιοσημείωτη επιμήκυνση του βλαστού που συνοδεύει την ανθοφορία (I.Τσέκος, 2003). Δεν έχει καθορισθεί ακόμη εάν άλλες γιββερελλίνες επηρεάζουν ειδικά το σχηματισμό των ανθέων.

Επιπρόσθετα προς τις γιββερελλίνες, άλλες αυξητικές ορμόνες μπορούν είτε να αναστείλουν ή να προαγάγουν την ανθοφορία. Ένα από εμπορική άποψη σημαντικό παράδειγμα είναι η εντυπωσιακή προαγωγή της ανθοφορίας στον ανανά (*Ananas comosus*) από το αιθυλένιο και από ουσίες που απελευθερώνουν αιθυλένιο, μία απόκριση, η οποία εμφανίζεται να περιορίζεται σε μέλη της οικογένειας του ανανά (*Bromeliaceae*).

9.4. Το ανθικό ερέθισμα έχει αρκετά συστατικά (συνιστώσες).

Κατά βάση, οι αρχέγονοι ανθικοί ιστοί σχηματίζονται και αναπτύσσονται στην κορυφή του βλαστού ως ένα αποτέλεσμα βιοχημικών και κυτταρικών αλλαγών που οδηγούν στην παραγωγή των ανθικών οργάνων. Η μετάβαση στην ανθοφορία θα πρέπει να εμπλέκει ένα σύμπλοκο σύστημα παραγόντων που αλληλεπιδρούν, το οποίο περιλαμβάνει μεταξύ των άλλων υδατάνθρακες, γιββερελλίνες και κυτοκινίνες (Bernier 1988). Ορισμένες φορές αλλαγές, οι οποίες κανονικά είναι συζευγμένες με την ανθοφορία, μπορούν να προκληθούν από επεξεργασίες που οι ίδιες δεν προκαλούν έναρξη της

ανθοφορίας. Παραδείγματος χάρη, ένα από τα πλέον αρχικά συμβάντα, τα οποία παρατηρήθηκαν στην κορυφή του βλαστού και που επακολουθούν τη φωτοπεριοδική επαγωγή, είναι μία παροδική αύξηση στον αριθμό των κυττάρων που υφίστανται μίτωση. Όταν προστίθενται κυτοκινίνες στην κορυφή του βλαστού στο μακροήμερο φυτό του λευκού σιναπιού (*Sinapis alba*), προκαλούν αυτές μίαν αύξηση στη μιτωτική δραστηριότητα, παρόμοια με εκείνη που προκαλείται από την έκθεση σε μία μοναδική μεγάλη ημέρα. Ωστόσο, ενώ η μεγάλη ημέρα επάγει την ανθοφορία, η επεξεργασία με την κυτοκινίνη δεν την επάγει. Γι' αυτό το λόγο η κυτοκινίνη θα πρέπει να είναι ένα συστατικό του χημικού ερεθίσματος, παρόλο που δεν είναι σε θέση η ίδια να προκαλέσει την ανθοφορία.

Άλλα ενδυνάμει συστατικά περιλαμβάνουν τις πολυαμίνες. Παραδείγματος χάρη, η φωτοπεριοδική επαγωγή του μακροημέρου φυτού *Sinapis alba* συσχετίστηκε με μία μεγάλη αύξηση στη συγκέντρωση της πουτρεσκίνης (της κύριας πολυαμίνης) στο έκκριμα του φλοιώματος από τα φύλλα. Εάν ψεκασθούν τα φύλλα με έναν αναστολέα της βιοσυνθέσεως της πουτρεσκίνης, τότε ελαττώνεται το επίπεδο της πουτρεσκίνης στο έκκριμα του φλοιώματος και αναστέλλεται επίσης η ανθοφορία. Αυτό το αποτέλεσμα προτείνει ότι η πουτρεσκίνη είναι ένα συστατικό του ανθικού ερεθίσματος στο φυτό *Sinapis alba*.

Εκτός από την πρόσληψη των σημάτων από τα φύλλα, η κορυφή του βλαστού θα πρέπει να συσσωρεύει ανθικά σήματα και από τις ρίζες. Τα κλασικά πειράματα με τις καταβολάδες έδειξαν ότι η έναρξη και η αύξηση των επιγενών ριζών αναστέλλει το σχηματισμό των ανθέων στο βλαστό. Σε πολλά είδη, η απομάκρυνση των ριζών προάγει την ανθοφορία. Συνεπώς, τουλάχιστο σε ορισμένα είδη, η ρίζα εμφανίζεται να παράγει έναν ή περισσότερους αναστολείς. Σε άλλες περιπτώσεις, οι ρίζες θα πρέπει να συμβάλουν στο σχηματισμό ανθικών ενεργοποιητών. Παραδείγματος χάρη,

τόσο η γιββερελλίνη όσο και η κυτοκινίνη συντίθενται στη ρίζα και μεταφέρονται στο βλαστό διαμέσου του ξυλώματος. Κατά τη διάρκεια της φωτοπεριοδικής επαγωγής στο φυτό *Sinapis alba*, η ποσότητα της κυτοκινίνης που απαντάται στο έκκριμμα του ξυλώματος από τη ρίζα αυξάνει σημαντικά. Αυτό το εύρημα υποδεικνύει ότι τα σήματα που προέρχονται από το φύλλο μεταφέρονται τόσο προς την κορυφή του βλαστού όσο και προς τη ρίζα κατά τη διάρκεια της φωτοπεριοδικής επαγωγής. Σε απόκριση προς το σήμα από τα φύλλα, οι ρίζες παράγουν και εξάγουν επιπρόσθετα χημικά σήματα που διαμορφώνουν την ανθική απόκριση.

Εάν το ανθικό ερέθισμα έχει πολλαπλά συστατικά, το περιοριστικό συστατικό θα πρέπει να ποικίλει μεταξύ των ειδών. Επιπλέον, έκθεση σε ένα υψηλό επίπεδο του ενός συστατικού, όπως μια ιδιαίτερη γιββερελλίνη, θα πρέπει να αντισταθμίζει την έλλειψη ενός περιοριστικού συστατικού και να επάγει την ανθοφορία κατά την απουσία του. Τέτοια ικανότητα αντιστάθμισης θα μπορούσε να εξηγήσει την ευρεία ποικιλία των ουσιών και συνθηκών που μπορούν να προκαλέσουν ανθοφορία. Ωστόσο, πολλά φυσιολογικά πειράματα δείχνουν ότι το ερέθισμα που εξάγεται από επαγόμενο φύλλο έχει ορισμένες ειδικές ιδιότητες. Ο προσδιορισμός της βιοχημικής βάσεως της επαγωγής της ανθοφορίας παραμένει μία μεγάλη πρόκληση.

ΜΕΡΟΣ Γ΄

Η ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΟΥ ΑΝΘΟΥΣ

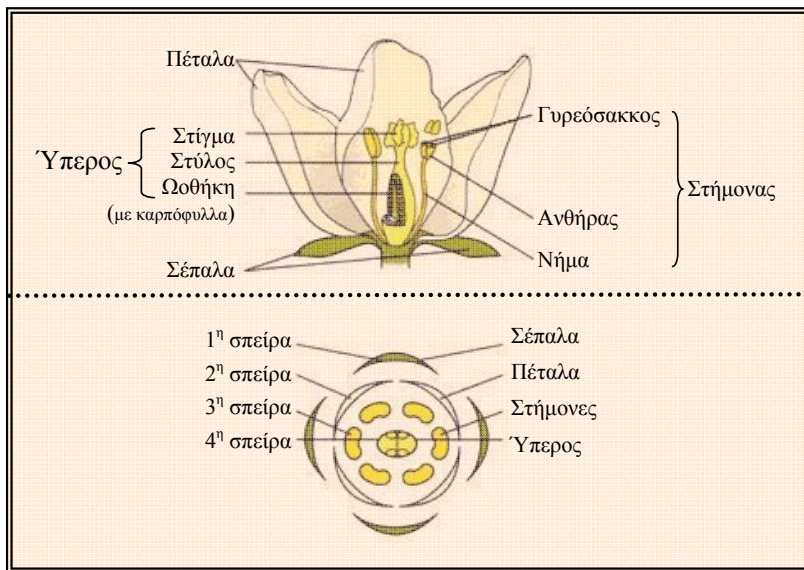
10.1. Μορφολογία του άνθους.

Το άνθος είναι το όργανο της εγγενούς αναπαραγωγής των Αγγειόσπερμων, η μορφολογία του οποίου παίζει τον πιο σημαντικό ρόλο στη συστηματική τους κατάταξη. Αποτελείται από το περιάνθιο, τους στήμονες και τον ύπερο.

Το περιάνθιο όταν αποτελείται από σέπαλα (κάλυκας) και πέταλα (στεφάνη), δηλαδή από δύο σπονδυλώματα μεταμορφωμένων φύλλων διαφορετικής μορφής και χρώματος, λέγεται διπλό περιάνθιο. Όταν το περιάνθιο δεν αποτελείται από κάλυκα και στεφάνη, αλλά από σχεδόν όμοια και ομοιόχρωμα μέρη που λέγονται τέπαλα, χαρακτηρίζεται ως απλό περιάνθιο ή περιγόνιο. Ένα περιγόνιο μπορεί να είναι σεπαλοειδές ή πεταλοειδές.

Οι στήμονες είναι τα άρρενα αναπαραγωγικά όργανα του άνθους, βρίσκονται εσωτερικά του περιανθίου. Κάθε στήμονας αποτελείται από το νήμα (άγονο τμήμα) και τον ανθήρα εντός του οποίου παράγεται η γύρη. Το σύνολο των στημόνων ενός άνθους λέγεται ανδρών ή ανδρείο.

Ο ύπερος είναι το θηλυκό μέρος του άνθους. Αποτελείται από το στίγμα, το στύλο και την ωσθήκη.



Εικόνα 8. Σχεδιαγραμματική αναπαράσταση μορφολογίας ενός τέλειου άνθους

Τα άνθη σχηματίζονται μονήρη ή σε ομάδες. Όταν στις ομάδες διατάσσονται με έναν ειδικό τρόπο σχηματίζονται οι ταξιανθίες. Ανάλογα με την πορεία της άνθησης και τη θέση που κατέχει το παλαιότερο άνθος, οι ταξιανθίες διακρίνονται σε δύο βασικές κατηγορίες, τις μονοποδιακές ή βοτρυώδεις και τις συμποδιακές ή κυματώδεις.

Οι βοτρυώδεις διακρίνονται σε απλές και σύνθετες. Απλές βοτρυώδεις ταξιανθίες είναι ο βότρυς, ο κόρυμβος, το σκιάδιο, ο στάχυς, ο ίουλος, ο σπάδιξ και το κεφάλιο. Σύνθετες βοτρυώδεις ταξιανθίες είναι η φόβη (σύνθετος βότρυς και σύνθετος βοτρυοστάχυς), το σύνθετο σκιάδιο και ο σύνθετος στάχυς.

Οι κυματώδεις ταξιανθίες ανάλογα με τον τρόπο διακλάδωσης διακρίνονται σε τέσσερις βασικούς τύπους μονόπλευρο ή σκορπιοειδές κύμα, ετερόπλευρο κύμα, αμφίπλευρο κύμα ή διχάζιο και πολύπλευρο κύμα ή πλειοχάζιο. Μια ταξιανθία μπορεί να έχει διαφοροποιημένα φύλλα που λέγονται βράκτια. Ομάδες ή σπόνδυλοι από βράκτια δημιουργούν ένα

σχηματισμό που λέγεται περίβλημα. Ένα περίβλημα μπορεί να περιβάλλει μια απλή ή μια σύνθετη ταξιανθία στο σύνολο της. Σε σύνθετες ταξιανθίες υπάρχουν μερικές φορές μικρότερα βράκτια, τα βρακτίδια, το σύνολο των οποίων λέγεται περιβλημάτιο. Τα περιβλημάτια περιβάλλουν τις επιμέρους ταξιανθίες, που σχηματίζουν μια σύνθετη ταξιανθία.

10.2. Ανάπτυξη των ανθικών μεριστωμάτων και ανθικών οργάνων.

Τα ανθικά μεριστώματα μπορούν συνήθως να διακριθούν από τα βλαστητικά μεριστώματα, ακόμα και στα αρχικά στάδια της αναπαραγωγικής ανάπτυξης, από το μεγαλύτερο μέγεθος τους. Η μετάβαση από τη βλαστητική στην αναπαραγωγική ανάπτυξη σημειώνεται από μίαν αύξηση στη συχνότητα των κυτταροδιαίρεσεων εντός της κεντρικής ζώνης του κορυφαίου μεριστώματος του βλαστού. Στα βλαστητικά μεριστώματα, τα κύτταρα της κεντρικής ζώνης ολοκληρώνουν τους κύκλους διαίρεσης τους βραδέως. Καθώς αρχίζει η αναπαραγωγική ανάπτυξη, η αύξηση στο μέγεθος του μεριστώματος είναι σε μεγάλο βαθμό ένα αποτέλεσμα του αυξημένου ρυθμού διαίρεσης αυτών των κεντρικών κυττάρων. Προσφάτως, γενετικές και μοριακές μελέτες ταυτοποίησαν ένα σύνολο γονιδίων, τα οποία ρυθμίζουν την ανθική μορφογένεση στο *Arabidopsis*, στο *Antirrhinum* και άλλα φυτικά είδη.

10.3. Οι τέσσερις διαφορετικοί τύποι των ανθικών οργάνων σχηματίζονται ως χωριστές σπείρες (σπόνδυλοι).

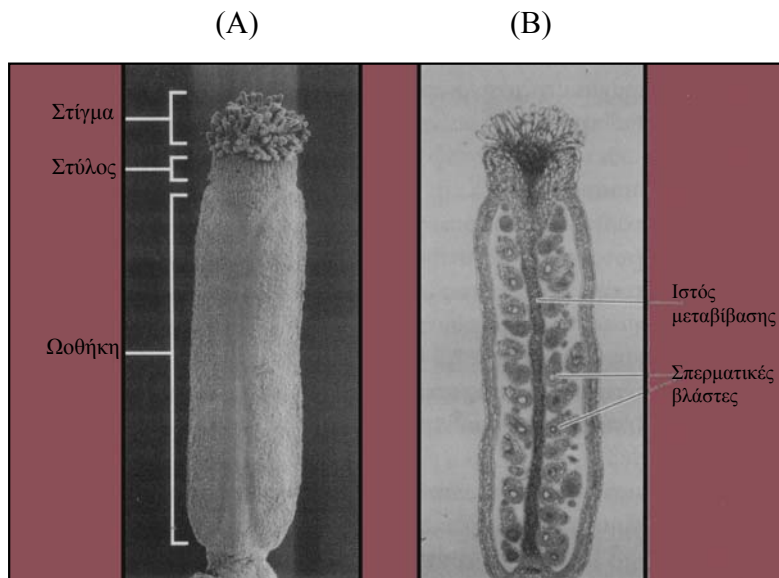
Τα ανθικά μεριστώματα σχηματίζουν τέσσερις διαφορετικούς τύπους ανθικών οργάνων: Σέπαλα, πέταλα, στήμονες και καρπόφυλλα (Coen και Carpenter 1993). Κάθε σειρά οργάνων σχηματίζεται ως μία **σπείρα** (whorl) δηλαδή η ομάδα αυτή οργάνων διατάσσεται σε συγκεντρικούς κύκλους γύρω από τα πλευρά του μεριστώματος (Εικ. 9). Κατά τη χρονική στιγμή που σχηματίζονται τα καρπόφυλλα, δεν υπάρχουν πλέον μεριστωματικά κύτταρα στον κορυφαίο θόλο, και υφίστανται μόνο τα αρχέγονα ανθικά όργανα.

Στο άνθος του αγρίου τύπου *Arabidopsis*, η πρώτη (η πιο εξωτερική) σπείρα (σπόνδυλος) αποτελείται από τέσσερα σέπαλα, τα οποία είναι πράσινα στην ωριμότητα.

Η δεύτερη σπείρα συγκροτείται από τέσσερα πέταλα, τα οποία είναι λευκά στην ωριμότητα.

Η τρίτη σπείρα περιέχει έξι στήμονες, δύο από τους οποίους είναι βραχύτεροι παρότι οι άλλοι τέσσερις.

Τελικά, η τέταρτη σπείρα είναι ένα μεμονωμένο σύμπλοκο όργανο, το γυναικείο ή ύπερος, το οποίο συγκροτείται από μίαν ωοθήκη με δύο συντηχθέντα καρπόφυλλα, καθένα από τα οποία περιέχει μεγάλο αριθμό σπερματικών βλαστών και έναν κοντό στύλο που καταλήγει στο στίγμα (Εικ.9).



Εικ.9.Ο ύπερος στο φυτό *Arabidopsis* αποτελείται από δύο συντηχθέντα καρπόφυλλα, περιέχοντας το καθένα πολλές σπερματικές βλάστες. Α. Φωτογραφία από ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σαρώσεως ενός υπέρου, το οποίο δείχνει το στίγμα, έναν κοντό στύλο και την ωοθήκη. Β. Κατά μήκος τομή διαμέτρου του υπέρου, που δείχνει τις πολλές σπερματικές βλάστες που προσφύονται του ιστού μεταβίβασης, διαμέσου του οποίου οι γυρεοσωλήνες αυξάνονται να φθάσουν στον εμβρυόσακκο στο εσωτερικό των σπερματικών βλαστών. (Gasser και Robison - Beers).

10.4. Τρεις τύποι γονιδίων ρυθμίζουν την ανάπτυξη του ανθούς.

Μεταλλάξεις ταυτοποίησαν τρεις κλάσεις γονιδίων που ρυθμίζουν την ανάπτυξη του άνθους.

Μία ομάδα γονιδίων ελέγχει κατά άμεσο τρόπο την ταυτότητα των ανθικών οργάνων (floral organ identity). Οι πρωτεΐνες που κωδικοποιούνται από αυτά τα γονίδια είναι μεταγραφικοί παράγοντες, που πιθανόν ελέγχουν την έκφραση άλλων γονιδίων, των οποίων τα προϊόντα συμμετέχουν στο σχηματισμό και/ή στη λειτουργία αυτών των οργάνων.

Τα γονίδια της δεύτερης ομάδας δρουν ως ρυθμιστές του χώρου των γονιδίων ταυτότητας των ανθικών οργάνων τοποθετώντας όρια για την έκφραση τους. Αυτά ονομάστηκαν χαρτογραφικά γονίδια (cadastral genes) (από τη λέξη ‘cadastre’ η οποία σημαίνει χάρτης, η χωρογράφιση που δείχνει ιδιότητες οριοθετήσεων για ταξινομικούς σκοπούς).

Η τρίτη ομάδα γονιδίων είναι απαραίτητη για την αρχική επαγωγή των γονιδίων ταυτοποίησης των οργάνων. Αυτά τα γονίδια, τα οποία είναι οι θετικοί ρυθμιστές της ταυτότητας των ανθικών οργάνων, καλούνται γονίδια της μεριστωματικής ταυτότητας (meristem identity genes).

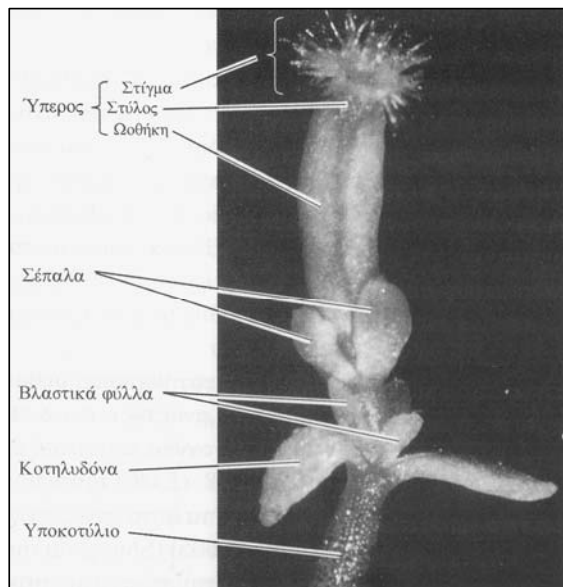
10.5. Τα γονίδια της μεριστωματικής ταυτότητας ταυτοποιήθηκαν στα φυτά *Antirrhinum* και *Arabidopsis*.

Τα γονίδια της μεριστωματικής ταυτότητας θα πρέπει να είναι ενεργά για να σχηματισθούν ανθικά μεριστώματα από μεριστώματα ταξιανθίας ή από βλαστικά μεριστώματα. Παραδείγματος χάρη, το μετάλλαγμα *floricaula* του *Antirrhinum* αναπτύσσει μian ταξιανθία (inflorescence), αλλά δεν παράγει άνθη. Αντί του ανθικού μεριστώματος στις μασχάλες των βρακτίων, αυτό αναπτύσσει επιπρόσθετα μεριστώματα της ταξιανθίας. Το γονίδιο *FLORICAULA* του άγριου τύπου ελέγχει το βήμα προκαθορισμού στο οποίο έχει καθορισθεί η ταυτότητα του ανθικού μεριστώματος.

Τα γονίδια *APETALA1 (API)* και *LEAFY (LFY)* είναι τα πιο σημαντικά που εμπλέκονται στη δημιουργία της ταυτότητας του ανθικού μεριστώματος στο *Arabidopsis*. Αυτά τα γονίδια εκφράζονται στα ανθικά μεριστώματα και εμφανίζονται να είναι μέρη μιας γενετικής διαδρομής, η οποία πρέπει να ενεργοποιηθεί για να δημιουργήσει την ταυτότητα του ανθικού μεριστώματος. Η επαγωγή των ανθέων θέτει σε κίνηση την έκφραση πρώτα του γονιδίου *LFY* και κατόπιν του γονιδίου *API* (Simon και συν. 1996). Πρόσφατες

έρευνες προτείνουν ότι η γιββερελλίνη προάγει την ανθοφορία στο *Arabidopsis* ενεργοποιώντας την έκφραση του γονιδίου *LEAFY* (Blazquez και συν. 2000). Τούτο σημαίνει ότι οι γιββερελλίνες διεγείρουν την ανθοφορία σε ορισμένα είδη διαμέσου μιας διαδρομής, η οποία ρυθμίζει τη μεταγραφή του *LFY*.

Εκτός από του να υφίστανται έλεγχο από θετικούς ρυθμιστές της ταυτότητας των ανθικών μεριστωμάτων, η ανάπτυξη των ανθέων υπόκειται επίσης σε αρνητική ρύθμιση. Ένα γονίδιο του *Arabidopsis* που χαρακτηρίζεται ως *EMBRYONIC FLOWER (EMF)* ταυτοποιήθηκε με ένα φαινότυπο μεταλλάγματος, στον οποίο τα φυτά ανθίζουν σχεδόν αμέσως μετά τη βλάστηση (φύτρωση) (Εικ.10).



Εικόνα 10. Το μετάλλαγμα *emf* του *Arabidopsis*. Ο εντοπιστικός φαινότυπος αυτού του μεταλλάγματος είναι ότι το αρτίβλαστο παραλείπει τη βλαστική φάση της αύξησης και σχηματίζει απευθείας μία ταξιανθία. Πιθανόν εξαιτίας της πρόωμης εμφάνισής τους, τα άνθη είναι συνήθως ανώμαλα. Το υποκοτύλιο παρουσιάζεται στη βάση με δύο κοτυληδόνες. Ένα βραχύ τμήμα του βλαστού της ταξιανθίας με λίγα ελαττωμένα βλαστικά φύλλα σχηματίζονται αμέσως επάνω από τις κοτυληδόνες. Σε αυτό το παράδειγμα ενός *emf* ανθικού μεταλλάγματος λείπουν τα πέταλα και οι στήμονες. Ένας ύπερος με ένα μεγεθυσμένο στίγμα είναι η πιο κοινή ανθική δομή. (Sung και συν. 1992).

Το κορυφαίο μερίστωμα του βλαστού δε σχηματίζει βλαστητικές δομές στο μετάλλαγμα *emf* αλλά άμεσα σχηματίζει ανθικά όργανα καθώς προχωρεί η φύτρωση. Ενώ το γονίδιο *EMF* θα μπορούσε να ρυθμίσει τη δημιουργία της ταυτότητας των βλαστικών μεριστωμάτων, είναι επίσης δυνατό να είναι ένας αρνητικός ρυθμιστής των γονιδίων της ταυτότητας των ανθικών μεριστωμάτων. Τα άνθη επίσης δείχνουν διάφορες ανωμαλίες, προτείνοντας ότι το γονίδιο *EMF* είναι απαραίτητο για την κανονική ανάπτυξη των ταξιανθιών.

10.6. Ομοιοτικές μεταλλάξεις οδηγούν στην ταυτοποίηση των γονιδίων της ταυτότητας των ανθικών οργάνων.

Τα γονίδια που προκαθορίζουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων ανακαλύφθηκαν ως ανθικά ομοιοτικά μεταλλάγματα. Στην *Drosophila*, οι ομοιοτικές μεταλλάξεις οδήγησαν στην ταυτοποίηση μιας ομάδας ομοιοτικών γονιδίων που κωδικοποιούν μεταγραφικούς παράγοντες που προκαθορίζουν τις θέσεις (τόπους) στις οποίες αναπτύσσονται ειδικές δομές. Τέτοια γονίδια δρουν ως κύριοι αναπτυξιακοί διακόπτες που ενεργοποιούν το συνολικό γενετικό πρόγραμμα για μία συγκεκριμένη δομή. Συνεπώς, η έκφραση των ομοιοτικών γονιδίων δίνει στα όργανα την ταυτότητα τους.

Τα άνθη των δικότυλων αποτελούνται από διαδοχικές σπείρες (σπονδύλους) οργάνων που σχηματίζονται ως ένα αποτέλεσμα της δραστηριότητας των ανθικών μεριστωμάτων: Σέπαλα, πέταλα, στήμονες και καρπόφυλλα. Αυτά τα όργανα παράγονται οπότε και όπου είναι, εξαιτίας της διατεταγμένης, πρότυπης έκφρασης και των αλληλεπιδράσεων μιας μικρής ομάδας ομοιοτικών γονιδίων, τα οποία εξειδικεύουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων.

Τα γονίδια της ταυτότητας των ανθικών οργάνων ταυτοποιήθηκαν διαμέσου ομοιοτικών μεταλλάξεων που αλλάζουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων, έτσι ώστε μερικά από τα ανθικά όργανα εμφανίζονται στη λανθασμένη θέση (τόπο). Παραδείγματος χάρη, φυτά *Arabidopsis*, με μεταλλάξεις στο γονίδιο *APETALA2 (AP2)* παράγουν άνθη με καρπόφυλλα σε θέσεις όπου κανονικά θα έπρεπε να ήσαν τα σέπαλα και στήμονες σε θέσεις, όπου κανονικά θα εμφανίζονταν τα πέταλα.

Τα ομοιοτικά γονίδια που έχουν κλωνοποιηθεί, κωδικοποιούν μεταγραφικούς παράγοντες, δηλ. πρωτεΐνες που ελέγχουν την έκφραση άλλων γονιδίων. Τα περισσότερα φυτικά ομοιοτικά γονίδια ανήκουν σε μία κλάση συγγενών γονιδίων, γνωστών ως γονιδίων MADS πλαισίου. Ωστόσο, στα ζώα πολλά ομοιοτικά γονίδια, τα οποία ελέγχουν την ταυτότητα των μεταμεριδίων, ανήκουν σε μιαν κλάση γονιδίων που κωδικοποιούν μεταγραφικούς παράγοντες, γνωστών ως γονιδίων ομοιοτικού πλαισίου (ομοιοακολουθία).

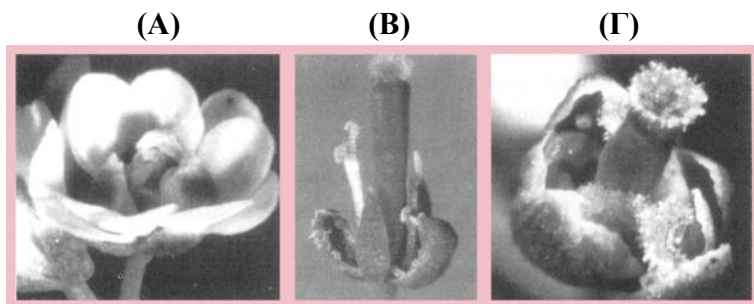
Τα φυτά έχουν επίσης γονίδια ομοιοτικού πλαισίου, αλλά σε αυτό το σημείο κανένα από αυτά τα γονίδια δεν είναι γνωστό να έχουν ομοιοτική λειτουργία. Παραδείγματος χάρη, αμφότερα τα γονίδια *KN1* και *STM* είναι γονίδια ομοιοτικού πλαισίου (ομοιοακολουθία). Παρόλο που αυτά είναι σημαντικά στη φυτική ανάπτυξη, πολλοί βιολόγοι φυτών δε θεωρούν ότι αυτά είναι ομοιοτικά γονίδια.

Πολλά από τα γονίδια που προκαθορίζουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων είναι γονίδια MADS πλαισίου, συμπεριλαμβανομένων του γονιδίου *DEFICIENS* του *Anthirrhinum* και των γονιδίων *AGAMOUS*, *APETALA1* και *APETALA3* του *Arabidopsis*. Αμφότερα, τα γονίδια ομοιοτικού πλαισίου και τα γονίδια MADS πλαισίου, κωδικοποιούν πρωτεΐνες που λειτουργούν ως μεταγραφικοί παράγοντες, αλλά αυτοί διαφέρουν στη δομή. Τα γονίδια του MADS πλαισίου μοιράζονται ένα κοινό χαρακτηριστικό, τη συντηρητική

ακολουθία νουκλεοτιδίων γνωστή ως ένα πλαίσιο MADS, η οποία κωδικοποιεί μία πρωτεϊνική δομή γνωστή ως MADS θέση (domain). Η θέση MADS εγγυάται ότι αυτοί οι μεταγραφικοί παράγοντες συνδέονται στο DNA, το οποίο έχει μία ειδική ακολουθία νουκλεοτιδίων.

10.7. Τρεις τύποι ομοιοτικών γονιδίων ελέγχουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων.

Πέντε διαφορετικά γονίδια είναι γνωστό ότι εξειδικεύουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων στο φυτό *ΑναHάορδτδ\ APETAIA1 (AP1), APETAIA2 (AP2), APETALA3 (AP3), PISTILLATA (PI)* και *AGAMOUS (AG)* (Bowman και συν. 1989). Τα γονίδια της ταυτότητας των οργάνων αρχικά είχαν ανιχνευθεί διαμέσου μεταλλάξεων που αλλάζουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων που παράγονται σε δύο γειτονικές σπείρες (σπονδύλους) (εικ. 11).



Εικόνα 11. Οι μεταλλάξεις στα γονίδια της ταυτότητας των ανθικών οργάνων μεταβάλλουν δραματικά τη δομή του άνθους. Α. Στα άνθη που σχηματίζονται στα φυτά που είναι ομόζυγα για μία μετάλλαξη *ap1* λείπουν τόσο οι στήμονες όσο και τα πέταλα. Β. Στα άνθη των φυτών με μετάλλαξη *ap2* λείπουν σέπαλα και πέταλα. Γ. Στα άνθη των φυτών με μετάλλαξη *ap3* λείπουν πέταλα και στήμονες (E. Meyerowitz).

Παραδείγματος χάρη, φυτά που φέρουν τις μεταλλάξεις *ap3* παράγουν σέπαλα αντί για πέταλα στη δεύτερη σπείρα και καρπόφυλλα αντί για στήμονες στην τρίτη σπείρα. Επειδή οι μεταλλάξεις σε αυτά τα γονίδια

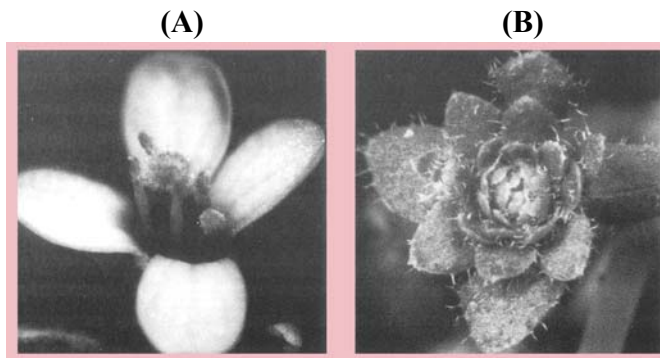
αλλάζουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων χωρίς να επηρεάζουν το σχηματισμό των ανθέων, αυτά είναι ομοιοτικά γονίδια. Αυτά τα ομοιοτικά γονίδια πέφτουν στους τύπους των τριών κλάσεων (τύποι A, B και C), προσδιορίζοντας τρία διαφορετικά είδη δραστηριοτήτων.

Η δραστηριότητα του τύπου A ελέγχει την ταυτότητα των οργάνων στον πρώτο και το δεύτερο σπόνδυλο. Απώλεια της δραστηριότητας τύπου A που κωδικοποιείται από τα γονίδια *AP1* και *AP2* καταλήγει στο σχηματισμό των καρπόφυλλων στον πρώτο σπόνδυλο αντί των πετάλων και των στημόνων στο δεύτερο σπόνδυλο αντί των πετάλων.

Η δραστηριότητα του τύπου B, που κωδικοποιείται από τα γονίδια *AP3* και *PI*, ελέγχει τον προκαθορισμό των οργάνων στο δεύτερο και τρίτο σπόνδυλο. Απώλεια της δραστηριότητας του τύπου B καταλήγει στο σχηματισμό των σέπαλων στο δεύτερο σπόνδυλο αντί των πετάλων και των καρπόφυλλων στον τρίτο σπόνδυλο αντί των στημόνων.

Ο τρίτος και τέταρτος σπόνδυλος ελέγχονται από τη δραστηριότητα του τύπου C, η οποία κωδικοποιείται από το γονίδιο *AG*. Απώλεια της δραστηριότητας του τύπου C καταλήγει στο σχηματισμό των πετάλων στον τρίτο σπόνδυλο αντί στημόνων και αντικατάσταση του τετάρτου σπονδύλου από ένα νέο άνθος, έτσι ώστε ο τέταρτος σπόνδυλος του άνθους του μεταλλάγματος *ag* καταλαμβάνεται από σέπαλα.

Ο ρόλος των γονιδίων της ταυτότητας των οργάνων στην ανθική ανάπτυξη απεικονίζεται δραματικά από ένα πείραμα, στο οποίο όλες οι τρεις δραστηριότητες εξαλείφονται από μεταλλάξεις απώλειας λειτουργίας. Μετά από την ανθική επαγωγή, αυτά με την τριπλή μετάλλαξη φυτά παράγουν ανθικά μεριστώματα που αναπτύσσονται σε πράσινες δομές σαν φύλλα, παρόλο που αυτά τα όργανα παράγονται με την σπειροειδή ταξιφυλλία (Εικ. 12).



Εικόνα. 12. Γενετική απόδειξη ότι τα ανθικά όργανα είναι τροποποιημένα φύλλα. Α. Το άνθος του άγριου τύπου του *Arabidopsis*. Β. Το άνθος του τριπλού μεταλλάγματος ABC (*apetala2*, *pistilata* και *agamous*) παράγει μόνο φύλλα. (Weigel και Meyerowitz, 1994).

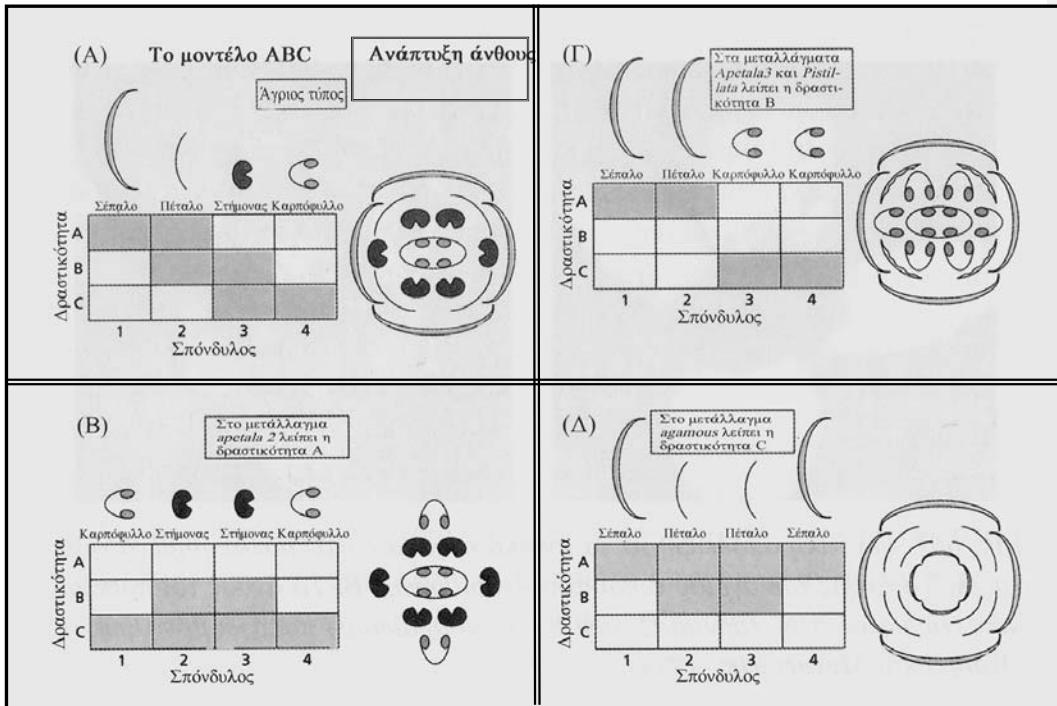
Παρόλο που ανθικά ομοιοτικά γονίδια ταυτοποιήθηκαν σε αρκετά άλλα φυτικά είδη, το ερευνητικό έργο του Enrico Coen και της Zsuzana Schwarz-Sommer που οδηγεί στην ταυτοποίηση των γονιδίων της ταυτότητας των ανθικών οργάνων είναι ιδιαίτερος σημαντικό για τη γενική μας κατανόηση της ανθοφορίας. Τέσσερα από τα πέντε γονίδια της ανθικής ταυτότητας στο *Arabidopsis* έχουν στενά ομόλογα στο *Anthirrhinum*, από την άποψη της δομής και της δραστηριότητας των γονιδίων.

10.8. Το μοντέλο ABC εξηγεί τον προκαθορισμό της ταυτότητας των ανθικών οργάνων

Το 1991, οι Elliot Meyerowitz και Enrico Coen πρότειναν ένα μοντέλο που ονομάστηκε **ABC-μοντέλο**, προκειμένου να εξηγηθεί πώς τα ομοιοτικά γονίδια ελέγχουν την ταυτότητα των οργάνων. Το ABC-μοντέλο προτείνει ότι η ταυτότητα των οργάνων σε κάθε σπείρα (σπόνδυλο) προκαθορίζεται από έναν μοναδικό συνδυασμό των γονιδιακών δραστηριοτήτων της ταυτότητας των οργάνων (Εικ. 13Α).

Η δραστικότητα του τύπου A μόνη της εξειδικεύει τα σέπαλα. Ο σχηματισμός των πετάλων χρειάζεται και τις δύο δραστικότητες A και B. Οι στήμονες σχηματίζονται από έναν συνδυασμό των δραστικότητων B και C, και η δραστικότητα C μόνη της εξειδικεύει τα καρπόφυλλα. Περαιτέρω το μοντέλο προτείνει ότι οι δραστικότητες A και C καταστέλλουν αμοιβαίως η μία την άλλη (εικ. 13 B και Γ)· δηλαδή τα γονίδια των A και C τύπων έχουν οροθετική λειτουργία (cadastral function) επιπρόσθετα προς τη λειτουργία τους να προκαθορίζουν την ταυτότητα των οργάνων.

Το πρότυπο του σχηματισμού των οργάνων στον άγριο τύπο και στους περισσότερους φαινότυπους των μεταλλαγμάτων προβλέπονται και εξηγούνται από αυτό το μοντέλο. Το μοντέλο δεν υποστηρίζεται μόνο από γενετικά δεδομένα, αλλά επίσης και από μελέτες *in situ* (επί τόπου) υβριδισμού που αποδεικνύουν ότι πολλά από τα γονίδια της ταυτότητας των οργάνων εκφράζονται σε περιοχές (ζώνες) που προβλέπονται από τον φαινότυπο των μεταλλαγμάτων τους. Η πρόκληση τώρα είναι να κατανοήσουμε πως η έκφραση αυτών των γονιδίων ταυτότητας των οργάνων, τα οποία κωδικοποιούν παράγοντες μεταγραφής, αλλάζουν το πρότυπο των εκφραζόμενων γονιδίων στο αναπτυσσόμενο όργανο, αλλά και πως επίσης αυτό το μεταβληθέν πρότυπο της γονιδιακής έκφρασης καταλήγει στην ανάπτυξη ενός εξειδικευμένου ανθικού οργάνου.



Εικ. 13. Το μοντέλο ABC προτάθηκε για να εξηγήσει την απόκτηση της ταυτότητας των ανθικών οργάνων κατά τη διάρκεια της αναπτύξεως του άνθους. Η δομή ενός ωρίμου άνθους του *Arabidopsis* παρίσταται διαγραμματικά (δεξιά), δείχνοντας τη διάταξη των ανθικών οργάνων σε τέσσερις διακριτές σπείρες (σπονδύλους). Ο πιο εξωτερικός σπόνδυλος περιέχει τέσσερα σέπαλα ο σπόνδυλος 2 αποτελείται από τέσσερα πέταλα. Υπάρχουν έξι στήμονες στον σπόνδυλο 3 και δύο συντηχθέντα καρπόφυλλα στον σπόνδυλο 4. Το μοντέλο ABC προτείνει ότι η ταυτότητα των ανθικών οργάνων προκαθορίζεται από τρεις διαφορετικές δραστηκότητες: A, B και C. **A.** Στον άγριο τύπο λαμβάνει χώρα μόνο η δραστηκότητα A στον πρώτο σπόνδυλο των οργάνων, καταλήγοντας στη διαφοροποίησή τους ως σέπαλων. Καθώς αρχίζει να σχηματίζεται ο δεύτερος σπόνδυλος των οργάνων, εκφράζονται γονίδια τόσο από τον τύπο A όσο και από τον τύπο B, καταλήγοντας στα πέταλα. Ο συνδυασμός των δραστηκωτήτων B και C στον τρίτο σπόνδυλο καταλήγει στο σχηματισμό των στήμονων, η δραστηκότητα C μόνη της εκφράζεται στον τέταρτο σπόνδυλο, εξειδικεύοντας καρπόφυλλα. Επιπρόσθετα, η δραστηκότητα A καταστέλλει τη δραστηκότητα C στους σπονδύλους 1 και 2, ενώ η C καταστέλλει την A στους σπονδύλους 3 και 4. **B.** Εξάλειψη της λειτουργίας A καταλήγει στη μεγέθυνση της λειτουργίας C διαμέσου του ανθικού μεριστώματος, μεταβάλλοντας την ταυτότητα των οργάνων που σχηματίζονται. **Γ.** Απόλεια της λειτουργίας B συντελεί ώστε να σχηματισθούν σέπαλα αντί πέταλα στο δεύτερο σπόνδυλο, και να σχηματισθούν καρπόφυλλα αντί στήμονες στον τρίτο σπόνδυλο. **Δ.** Εξάλειψη της λειτουργίας C καταλήγει στη μεγέθυνση της λειτουργίας A διαμέσου της κορυφής (*apex*), μεταβάλλοντας και πάλι την ταυτότητα των σχηματιζόμενων οργάνων. (Weiger και Meyerowitz, 1994).

ΜΕΡΟΣ Δ΄

Ο ΕΛΕΓΧΟΣ ΤΗΣ ΑΝΘΙΣΗΣ

Εκμεταλλευόμενοι τη γνώση που έχουμε όσον αφορά την αντίδραση των φυτών στα περιβαλλοντικά ερεθίσματα, μπορούμε να ρυθμίσουμε τις συνθήκες εξαναγκάζοντας τα φυτά να ανθίσουν ανάλογα με τις προθέσεις και τις ανάγκες μας.

Οι παράγοντες που βοηθούν στο φορτσάρισμα των φυτών είναι δυνατόν να δρουν μεμονωμένα ή όλοι μαζί. Στα χρυσάνθεμα Π.χ. εφαρμόζονται οι παράγοντες, κορφολόγημα. θερμοκρασία. φωτοπερίοδος για να πάρουμε άνθη στις προγραμματισμένες ημερομηνίες. Ας σημειωθεί ακόμη ότι οι συνθήκες και η τεχνική που χρησιμοποιείται παραλλάσσει όχι μόνο από είδος σε είδος αλλά και από ποικιλία σε ποικιλία.

Χρειάζονται λοιπόν μέσα, τεχνική και πείρα για να μπορέσουμε να εξαναγκάσουμε τα φυτά να παράγουν άνθη έξω από τη φυσιολογική τους ανθοφορία. Στο 4^ο μέρος αυτής της εργασίας περιγράφονται και δίδονται παραδείγματα τεχνικών που χρησιμοποιούνται στον έλεγχο της άνθισης.

11) ΤΕΧΝΗΤΗ ΜΕΤΑΒΑΣΗ ΑΠΟ ΤΟ ΣΤΑΔΙΟ ΝΕΑΝΙΚΟΤΗΤΑΣ ΣΤΑ ΕΠΟΜΕΝΑ ΑΝΑΠΤΥΞΙΑΚΑ ΣΤΑΔΙΑ.

11.1 Η παρουσία ή η απουσία φυτορρυθμιστικών ουσιών παίζει ρόλο στην διατήρηση του φυτού στη φάση της νεανικότητας.

Ο μηχανισμός της μετάβασης από το βλαστικό στάδιο ανάπτυξης στην άνθιση δεν είναι ακόμη πλήρως κατανοητός. Εκείνο που θεωρείται από όλους αποδεκτό είναι ότι ο σχηματισμός των ανθικών καταβολών είναι το πρώτο στάδιο της άνθισης. Ακολουθεί η εμφάνιση του ανθοφόρου οφθαλμού, η πλήρης ανάπτυξη του, η έκπτυξη του άνθους και το πλήρες άνοιγμα του, το οποίο χαρακτηρίζεται ως πλήρη άνθιση.

Τα περισσότερα πολυετή φυτά δεν ανθίζουν ακόμη και αν υφίστανται οι κατάλληλες συνθήκες άνθισης αν δεν αποκτήσουν ένα ορισμένο ύψος ή μια ορισμένη ηλικία. Αυτή η αρχική περίοδος βλαστικής ανάπτυξης των φυτών καλείται φάση νεανικότητας. Η ύπαρξη αυτής της φάσης ανάπτυξης στα φυτά φαίνεται ότι είναι το αποτέλεσμα της απουσίας ορισμένων φυσικών φυτορρυθμιστικών ουσιών, οι οποίες όταν αρχίσουν να συντίθενται δρουν σε συνδυασμό μεταξύ τους με αποτέλεσμα να διεγείρουν την άνθιση. Παράλληλα με την ύπαρξη φυσικών φυτορρυθμιστικών ουσιών που διεγείρουν την άνθιση, υφίστανται και άλλες που την παρεμποδίζουν (παρεμποδιστές της άνθισης).

Ο ρόλος των φυτορρυθμιστικών ουσιών στη μεταβατική φάση μεταξύ νεανικότητας και ωριμότητας δεν είναι πλήρως αποσαφηνισμένος, φαίνεται όμως ότι στις διεργασίες αυτές συμμετάσχουν μεταξύ άλλων οι γιβεριλλίνες. Η διατήρηση του φυτού στη φάση της νεανικότητας φαίνεται να είναι το

αποτέλεσμα της παρουσίας αλλά μάλλον της απουσίας κάποιας ή κάποιων συγκεκριμένων φυσικών φυτορρυθμιστικών ουσιών. Σε όσα φυτά ισχύει αυτό, η φάση της νεανικότητας μπορεί να αρθεί νωρίτερα από το φυσιολογικό αναμενόμενο χρόνο μέσω της εξωτερικής εφαρμογή κάποιας ή κάποιου συνδυασμού φυτορρυθμιστικών ουσιών. Επομένως, μέσω μιας τέτοιας επέμβασης τα φυτά εξωθούνται να ανθίσουν πιο πρώιμα. Με τον ίδιο τρόπο, είναι εφικτή η επίτευξη πιο πλούσιας ανθοφορίας σε ορισμένα φυτά, αν τα ενδογενή επίπεδα των ορμονών που διεγείρουν το σχηματισμό των ανθέων αυξηθούν τεχνητά μέσω της εξωτερικής εφαρμογής τους.

11.2. Παραδείγματα εφαρμογής χημικών ρυθμιστών αύξησης

Παρακάτω δίδονται ορισμένα παραδείγματα εφαρμογής χημικών ρυθμιστών αύξησης με στόχο την επιτάχυνση της ανθοφορίας και την αύξηση του αριθμού και του μεγέθους των ανθοφόρων οφθαλμών σε καλλιεργούμενα ανθοκομικά φυτά.

11.2.1 Αζαλέα-Ροδόδεντρο.

Για να ανθίσει η αζαλέα θα πρέπει κανονικά να εκτεθεί σε βραχεία φωτοπερίοδο για 6 εβδομάδες και αμέσως μετά σε χαμηλές θερμοκρασίες (7° C) για 5 εβδομάδες. Η χρήση γιβεριλλινικού οξέως μπορεί να υποκαταστήσει την ψυχρή μεταχείριση στην αζαλέα και να



προκαλέσει την άνθηση των φυτών. Αυτό επιτυγχάνεται με πέντε διαδοχικούς ψεκασμούς με διάλυμα γιββεριλλίνης συγκέντρωσης 1.000 ppm σε GA, καθένας από τους οποίους υποκαθιστά μία εβδομάδα έκθεσης σε χαμηλές θερμοκρασίες (Larson and Snyder, 1971). Η

άνθηση της αζαλέας μπορεί να λάβει χώρα και σε πιο πρώιμο στάδιο ανάπτυξης, αν πριν την ψυχρή μεταχείριση ή τους ψεκασμούς με γιββεριλλίνη τα φυτά ψεκασθούν με daminozide σε δοσολογία 2,5-3,5 g L⁻¹. Ο ψεκασμός των φυτών συνιστάται να γίνεται 4-6 εβδομάδες μετά το τελικό τσίμπημα, όταν οι νέοι βλαστοί έχουν μήκος 2,5-5 cm. Εναλλακτικά προς το daminozide μπορεί επίσης να χρησιμοποιηθεί το chlormequat chloride.

11.2.2. Ίρις.

Χρησιμοποιείται γιββεριλλινικό οξύ σε δοσολογία 100 mg L⁻¹. Η εφαρμογή γίνεται με εμβάπτιση των βολβών για 20 ώρες στο διάλυμα της φυτορρυθμιστικής ουσίας μετά από διατήρηση σε θερμοκρασία 8- 13°C για 45 ημέρες. ενώ αμέσως μετά πρέπει να επακολουθεί η φύτευση (Πασπάτης. 1998). Το γιββεριλλινικό οξύ μπορεί να εφαρμοστεί και με ψεκασμό στη δόση των 1000 mg L⁻¹ μετά την έκπτυξη των φύλλων, χρειάζεται όμως η προσθήκη προσκολλητικού στην περίπτωση που δεν περιέχεται το σκεύασμα. Η επέμβαση αυτή προωμίζει κατά 15 ημέρες περίπου άνθηση των φυτών .



11.2.3. Κάλλια



Η εμβάπτιση των βολβών σε διάλυμα γιββεριλλινικού οξέως ή ο ψεκασμός τους με αυτό προωμίζει άνθηση και αυξάνει τον αριθμό των ανθέων ανά φυτό (Copp Widmer, 1987).

11.2.4. Καμέλια

Χρησιμοποιείται το chlormequat chloride σε δοσολογία 3 g L^{-1} καθώς και το paclobutrazol με στόχο την αύξηση του αριθμού των ανθοφόρων οφθαλμών ανά φυτό. Η επέμβαση με τους παραπάνω χημικούς ρυθμιστές αύξησης θα πρέπει να γίνεται στο στάδιο της έντονης βλαστικής ανάπτυξης των φυτών μόλις αρχίσει η διαφοροποίηση των ανθοφόρων οφθαλμών. Η επέμβαση με chlormequat chloride στην καμέλια θα πρέπει να συνδυάζεται με καλή αζωτούχο λίπανση.



11.2.5. Κυκλάμινο

Χρησιμοποιείται γιββεριλλινικό οξύ σε δοσολογία $10-25 \text{ mg L}^{-1}$ με στόχο την προώθηση της άνθησης και το σχηματισμό μεγαλύτερων και πιο ομοιόμορφων ανθέων. Ο ψεκασμός θα πρέπει να γίνεται κάτω από την κόμη των φύλλων μόλις οι πρώτοι ανθοφόροι οφθαλμοί αρχίσουν να είναι ορατοί περίπου 8 εβδομάδες πριν από την επιθυμητή ημερομηνία άνθησης.



11.2.6. Ορτανσία.

Υπό φυσικές συνθήκες η ορτανσία σχηματίζει ανθικές καταβολές κατά το τέλος του φθινοπώρου, όταν δηλαδή επικρατούν συνθήκες βραχείας φωτοπεριόδου και χαμηλές θερμοκρασίες. Ο ψεκασμός των φυτών (με γιββεριλλινικό οξύ GA₃ σε δοσολογία 5-50 ppm) μπορεί να υποκαταστήσει είτε την έκθεση σε χαμηλές θερμοκρασίες (Bailey and Weiler, 1984) είτε τη βραχεία φωτοπερίοδο (Stuart and Cathey, 1962) .



11.2.7. Σαιντπωλία ή αφρικάνικη βιολέτα.

Για προώθηση της ανθοφορίας χρησιμοποιείται γιββεριλλινικό οξύ μέσω ψεκασμού των φυτών με διάλυμα συγκέντρωσης 30 mg L⁻¹ GA (Πασπάτης, 1998). Ο ψεκασμός θα πρέπει να γίνεται όταν οι πρώτοι ανθοφόροι οφθαλμοί αρχίζουν να γίνονται ορατοί.



Μορφοποιήθηκε

12. ΕΞΑΝΑΓΚΑΣΜΟΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΣΕ ΑΝΘΙΣΗ ΜΕ ΕΛΕΓΧΟ ΤΗΣ ΘΕΡΜΟΤΗΤΑΣ.

Πολλά φυτά για να ανθίσουν χρειάζονται χαμηλές θερμοκρασίες οι οποίες αν συνεχισθούν και όταν τα φυτά δεν τις έχουν ανάγκη υπάρχει περίπτωση παρατάσεως της ενάρξεως της βλαστήσεως και συνεπώς και της ανθοφορίας τους.

Για παράδειγμα, στην καλλιέργεια της γυσοφίλης, η παρατεταμένη έκθεση των φυτών κατά το στάδιο της βλάστησης σε θερμοκρασίες χαμηλότερες από τις ιδανικές, προκαλεί καθυστέρηση της ανθοφορίας ακόμα και εάν μετέπειτα εκτεθούν σε ιδανικές συνθήκες. Ο ρυθμός της βλαστικής ανάπτυξης



σε αυτό το στάδιο καθυστερεί τις διαδικασίες της ανθοφορίας και για αυτό στην πράξη πρέπει να αφαιρέσουμε όλα τα υπάρχοντα κλαδιά αρκετά χαμηλά και να βοηθήσουμε τα νέα υποκατάστατα βλαστάρια τους τα οποία και θα παράγουν άνθη νωρίτερα από ότι τα παλαιότερα που αφαιρέσαμε και δέχτηκαν τις χαμηλές θερμοκρασίες. (<http://www.agrool.gr/files/gypsoph.pdf>)



Όσον αφορά τον έλεγχο της θερμοκρασίας για τα φυτά, ειδικά για τα βολβώδη, έχει αναπτυχθεί στην Ολλανδία και στις Η.Π.Α. ολόκληρη τεχνική για επίσπευση ή επιβράδυνση της ανθήσεως. Οι βολβοί της τουλίπας π.χ. δέχονται για 5-7 εβδομάδες την επίδραση θερμοκρασίας 4°C πριν τοποθετηθούν στα δοχεία (γλάστρες.

ζαρντινιέρες κλπ.). Στη συνέχεια τοποθετούνται στα δοχεία και η θερμοκρασία διατηρείται σταθερή στους 8°C για 3-5 εβδομάδες ώσπου

να ριζοβολήσουν. Σ' αυτό το σημείο μπορούμε να κατεβάσουμε τη θερμοκρασία στους 4°C μέχρι το χρόνο που επιθυμούμε να αρχίσει το φορτσάρισμα. Η θερμοκρασία φορτσαρίσματος είναι 18° – 20° C τη νύκτα και όχι πάνω από 21° C την ημέρα.

Οι βολβοί του νάρκισσου ψύχονται για 6-7 εβδομάδες σε θερμοκρασία 8°C πριν τοποθετηθούν στη γλάστρα. Στη συνέχεια τοποθετούνται στη γλάστρα για ριζοβόληση σε θερμοκρασία 8°C για τρεις ή περισσότερες εβδομάδες μέχρι να ριζοβολήσουν. Σ' αυτή την κατάσταση μπορούν να διατηρηθούν (το Δεκέμβριο) και σε θερμοκρασία 5°C για 4 εβδομάδες μέχρι το χρόνο του φορτσαρίσματος που εμείς θα επιλέξουμε. Η θερμοκρασία φορτσαρίσματος είναι 16°C και σ' ένα μήνα περίπου δίνουν και τα άνθη .

Με τον έλεγχο της θερμοκρασίας μπορούμε να πάρουμε ανθισμένα



φυτά στο χρόνο που επιθυμούμε. Είναι δυνατόν π.χ. να έχουμε ανθισμένα φυτά σε δοχεία πολύ νωρίς, δηλαδή τα Χριστούγεννα. Με την ίδια τακτική του ελέγχου της θερμοκρασίας μπορούμε να

κρατήσουμε τους βολβούς για συντήρηση σε θερμοκρασία 2 - 5°C και να τους φυτεύσουμε αργότερα. Στην Ολλανδία και στις Η.Π.Α. υπάρχουν στο εμπόριο «βολβοί προπαρασκευασμένοι» για φορτσάρισμα, ώστε, όταν τους αγοράσουμε, τους φυτεύουμε αμέσως για να πάρουμε άνθη.

13. ΕΞΑΝΑΓΚΑΣΜΟΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΣΕ ΑΝΘΙΣΗ ΜΕ ΕΛΕΓΧΟ ΤΗΣ ΥΓΡΑΣΙΑΣ.

Έχει παρατηρηθεί ότι δένδρα και ανθοφόροι θάμνοι που πέρασαν το καλοκαίρι περίοδο ξηρασίας, ανθίζουν την άνοιξη νωρίτερα απ' ό,τι αν η υγρασία στο έδαφος ήταν κανονική. Τους βολβούς π.χ. στο στάδιο της προπαρασκευής δεν τους ποτίζουμε καθόλου. ενώ μόλις μπουν στο στάδιο του φορτσαρίσματος ποτίζονται καθημερινά. Οι τριανταφυλλιές που προορίζονται για φορτσάρισμα δεν ποτίζονται το καλοκαίρι. για να δώσουν άνθη από το φθινόπωρο και μετά. Οι ορτανσίες δεν ποτίζονται το φθινόπωρο, για να αρχίσει γρήγορα την άνοιξη η ανθοφορία τους.

13. ΕΞΑΝΑΓΚΑΣΜΟΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΣΕ ΑΝΘΙΣΗ ΜΕ ΕΛΕΓΧΟ ΤΗΣ ΦΩΤΟΠΕΡΙΟΔΟΥ.

Η θερμοκρασία και η φωτοπερίοδος είναι από τις σπουδαιότερες συνθήκες τις οποίες αν ελέγξουμε και τροποποιήσουμε μπορούμε να ρυθμίσουμε και την ανθοφορία των φυτών. Γενικά. αν ένα φυτό είναι μακροήμερο και αυξήσουμε την άνοιξη ή το φθινόπωρο τη διάρκεια της ημέρας με τεχνητό φωτισμό τότε το φυτό θα αρχίσει να ανθοφορεί. Το αντίθετο πρέπει να κάνουμε για φυτά μακροήμερα. Θα πρέπει δηλαδή να περιορίσουμε τη διάρκεια της ημέρας το καλοκαίρι καλύπτοντας το φυτό με μαύρο ύφασμα

Κλασσικό παράδειγμα για την παραγωγή ανθέων με τη ρύθμιση της φωτοπεριόδου είναι το χρυσάνθεμο. Το φυτό αυτό κανονικά και με τις φυσικές συνθήκες παράγει άνθη το φθινόπωρο, που η διάρκεια της ημέρας είναι μικρότερη απ' ό,τι το καλοκαίρι. Για να πάρουμε άνθη το

καλοκαίρι, πρέπει να μικρύνουμε τεχνητά τη διάρκεια της ημέρας σκεπάζοντας τα φυτά με μαύρα πανιά. Για να πάρουμε όμως άνθη το χειμώνα, πρέπει να αυξήσουμε τη διάρκεια της ημέρας με φωτισμό. Για παράδειγμα, το Σεπτέμβριο ανάβουμε τα φώτα δύο ώρες, τον



Οκτώβριο τρεις ώρες, το Νοέμβριο τέσσερις, το Δεκέμβριο πέντε, τον Ιανουάριο έξι, το Φεβρουάριο τέσσερις, το Μάρτιο τρεις. Από το Μάιο και μετά αρχίζει η σκίαση των φυτών. Με βάση τα παραπάνω καταρτίζεται πρόγραμμα σκιάσεων-φωτισμού ανάλογα και με το γεωγραφικό πλάτος του τόπου, ώστε τελικά να παράγουμε άνθη στις προγραμματισμένες ημερομηνίες. Μπορούμε επίσης καλύπτοντας τα φυτά με μαύρο πανί, να τα αναγκάσουμε να περάσουν στην «περίοδο αναπαύσεως» και να δώσουν στη συνέχεια άνθη στο χρόνο που επιθυμούμε. Τις γαρδένιες π.χ. μετά την 20η Ιουλίου τις σκιάζουμε για 20 ημέρες για να αυξηθεί η παραγωγή των ανθέων τις ημέρες των Χριστουγέννων.

13. ΕΞΑΝΑΓΚΑΣΜΟΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΣΕ ΑΝΘΙΣΗ ΜΕ ΚΛΑΔΕΜΑ ΚΑΙ ΚΟΡΦΟΛΟΓΗΜΑ.

Με το κορφολόγημα χάνεται η κυριαρχία της κορυφής σ' ένα φυτό και ως συνέπεια έχει τη βλάστηση πλάγιων κλαδίσκων. Ο χρόνος που απαιτείται για να αναπτυχθούν οι νέοι βλαστοί και στη συνέχεια τα άνθη που θα δώσουν, μας επιτρέπει, αν μας είναι φυσικά από την αρχή γνωστός, να επέμβουμε ανάλογα και να ρυθμίσουμε το χρόνο ανθοφορίας των φυτών. Σαν παράδειγμα αναφέρουμε την τριανταφυλλιά που καλλιεργείται στα θερμοκήπια για κομμένα άνθη.

Αν θέλουμε να πάρουμε τριαντάφυλλα τα Χριστούγεννα, τότε το κορφολόγημα γίνεται ελαφρό στις 17 - 21 Οκτωβρίου και αν βρισκόμαστε σε θερμότερες περιοχές γίνεται λίγο πιο βαθύ στις 21 - 25 Οκτωβρίου. Δυσκολίες έχουμε το Πάσχα γιατί όπως μας είναι γνωστό είναι κινητή γιορτή. Για να επιτύχουμε το σκοπό μας σ' αυτή την περίπτωση υπολογίζουμε 7 - 7^{1/2} εβδομάδες νωρίτερα και κάνουμε το κορφολόγημα.

Περισσότερο πολύπλοκα και συχνότερα είναι τα κορφολογήματα στη γαριφαλιά. Απαιτείται καλύτερη τεχνική και μεγάλη καλλιεργητική πείρα για να επιτύχουμε την ανθοφορία της τις προγραμματισμένες ημερομηνίες. Παρόμοια κορφολογήματα γίνονται στα χρυσάνθεμα, στις γαρδένιες, στα σκυλάκια και σε άλλα φυτά που καλλιεργούνται για κομμένα άνθη (εμπορική χρήση).

14. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Ξενογλώσση βιβλιογραφία

- Bailey, D.A., Weiler, T.C., 1984. Control of floral initiation in florists hydrangea. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, 109, 785-791.
- Bernier, G., 1988. The control of floral evocation and morphogenesis. *Annu.Rev. Pant. Physiol. Plant Mol.Biol.* 39:175-219
- Blazquez, M. A., and Weigel, D., 2000. Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis*. *Nature* 404: 889-892.
- Bowman, J.L., Smyth, D. R, and Meyerowitz, E. M., 1989. Genes directing flower development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 1: 37-52.
- Coen, E. S., and Carpenter, R., 1993. The metamorphosis of flowers. *Plant Cell* 5: 1175-1181
- Corr, B.E., Widmer, R.E., 1987 Giberillic Acid increases flower number in *Zantedeschia elliotiana* and *Z.rehmanii*. *Horticulture*, 22, 605-607.
- Deitzer, G. F., Hayes, R., and Jabben, M., 1979. Kinetics and time dependence of the effect of far red light on the photoperiodic induction of flowering in Wintex barley. *Plant Physiol.* 64:1015-1021
- Gasser, C. S., and Robinson-Beers, K., 1993. Pistil development. *Plant cell* 5: 1231-1239.
- Lang, A., 1965. Physiology of flower initiation. In: *Encyclopedia of Plant Physiology* (old series), Ruhland, W., ed., Vol. 15, pp. 1380-1535. Springer-Verlag, Berlin.
- Larson, R.A., and Snyder, T.D., 1971. Azalea flower bud development and dormancy as influenced by temperature and

gibberilic acid. *Journal of the American society for Horticulture Science* ,96, 786-788.

- Lumsden, P. J., Vince-Prue, D., and Furuya, M., 1986. Phase-shifting of the photoperiodic flowering response rhythm in *Pharbitis nil* by red-light pulses. *Physiol. Plant.* 67:604-607.
- Longman, K. A., 1976. Some experimental approaches to the problem of phase change in forest trees. *Acta Hortic.* 56:81-90.
- Pharis, R. P., Evans, L. T., King, R. W., and Mander, L.N., 1987. Gibberellins, endogenous and applied, in relation to flower induction in the long-day plant *Lolium temulentum*. *Plant Physiol.* 84:1132-1138.
- Poethig, R. S., 1990. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. *Science* 250: 923-930.
- Stuart, N.W., Cathey, H.M., 1962. Control of growth and flowering of *Chrysanthemum morifolium* and *Hydrangea macrophylla* by gibberillin. *Proceedings of the International Horticultural Congress*, 15, 391-399.
- Taiz, L., Zeiger, E., 1998. *Plant physiology*. 2nd edition. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Vince-Prue, D., and Lumsden, P.J., 1987. Inductive events in the leaves: Time measurement and photoperception in the short-day plant, *Pharbitis nil*. In : *Manipulation of Flowering*, Atherton, J., ed., pp. 255-269. Butterworths, London
- Wellensiek, S. J., 1985. *Campanula medium*. In: *Handbook of Flowering*, Halevy, A. H., ed., Vol. II, pp. 123-126. CRC Press, Boca Raton, Fla.
- Wilson, R. A., Heckman, J. W., and Sommerville, C. R., 1992. Gibberellin is required for flowering in *Arabidopsis Thaliana* under short days. *Plant Physiol.* 100: 403-408.

- Zeevaart, J.A.D., and Boyer, G. L.,1987. Photoperiodic induction and the floral stimulus in Perilla. In Manipulation of flowering, J.G. Atherton, ed., Butterworths, London, pp. 269-277.

Ελληνική Βιβλιογραφία

- Γιατράκης, Γ., Κέκης, Γ., 1985. Ανθοκηπευτικές Καλλιέργειες (τόμος Β'). Εκδόσεις Ευγενίδιου Ιδρύματος. Αθήνα.
- Πασπάτης, Ε., 1998. Φυτορρυθμιστικές ουσίες. Εκδόσεις Αγρότυπος Αθήνα.
- Σάββας, Δ., 2003. Γενική Ανθοκομία, Εκδόσεις Έμβρυο. Αιγάλεω.
- Τσέκος, Ι., 2003. Φυσιολογία Φυτών. Εκδοτικός οίκος Αδελφών Κυριακίδη α.ε. (τόμος ΙΙ). Θεσσαλονίκη.

Πηγές από διαδίκτυο

- <http://www.agrool.gr/files/gypsoph.pdf>
- <http://www.alexandra.di.uoa.gr/Dienst/Repository/2.0/Body/uoa.sci>.
- http://www.aua.gr/gr/dep/bio/lab/morfol/karabourniotis_res_files/genikibotani10.pdf
- <http://www.biology.uoa.gr/~cthanos/PlantPhysiology/8.doc>