

φυτορμόνες

Οι φυτορμόνες, ενδογενείς ρυθμιστικοί παράγοντες, ρυθμίζουν τις κυτταρικές λειτουργίες (διαίρεση, επιμήκυνση, διαφοροποίηση), τη μορφοποίηση, την οργανογένεση, την αναπαραγωγή, τον καθορισμό του φύλου και την απόκριση σε αβιοτικές και βιοτικές καταπονήσεις



Στόχοι της διάλεξης

- Ορισμός των φυτοορμονών ως ρυθμιστικοί παραγοντες της αναπτυξης και λειτουργίας των φυτών. Ποιες είναι οι σημαντικότερες
- Βασικά βιοσυνθετικά μονοπάτια, ομοιόσταση, παρουσία και μεταφορά στο φυτικό σώμα
- Ποιες είναι οι σημαντικότερες δράσεις ως ενεργά μόρια στη λειτουργία του κυττάρου και σε ολοκληρο το φυτό
- Ποια η εφαρμογή τους στην ερευνα και την καθημερινή ζωή

Τι είναι οι φυτοορμόνες;



Frits Went, 1903-1990

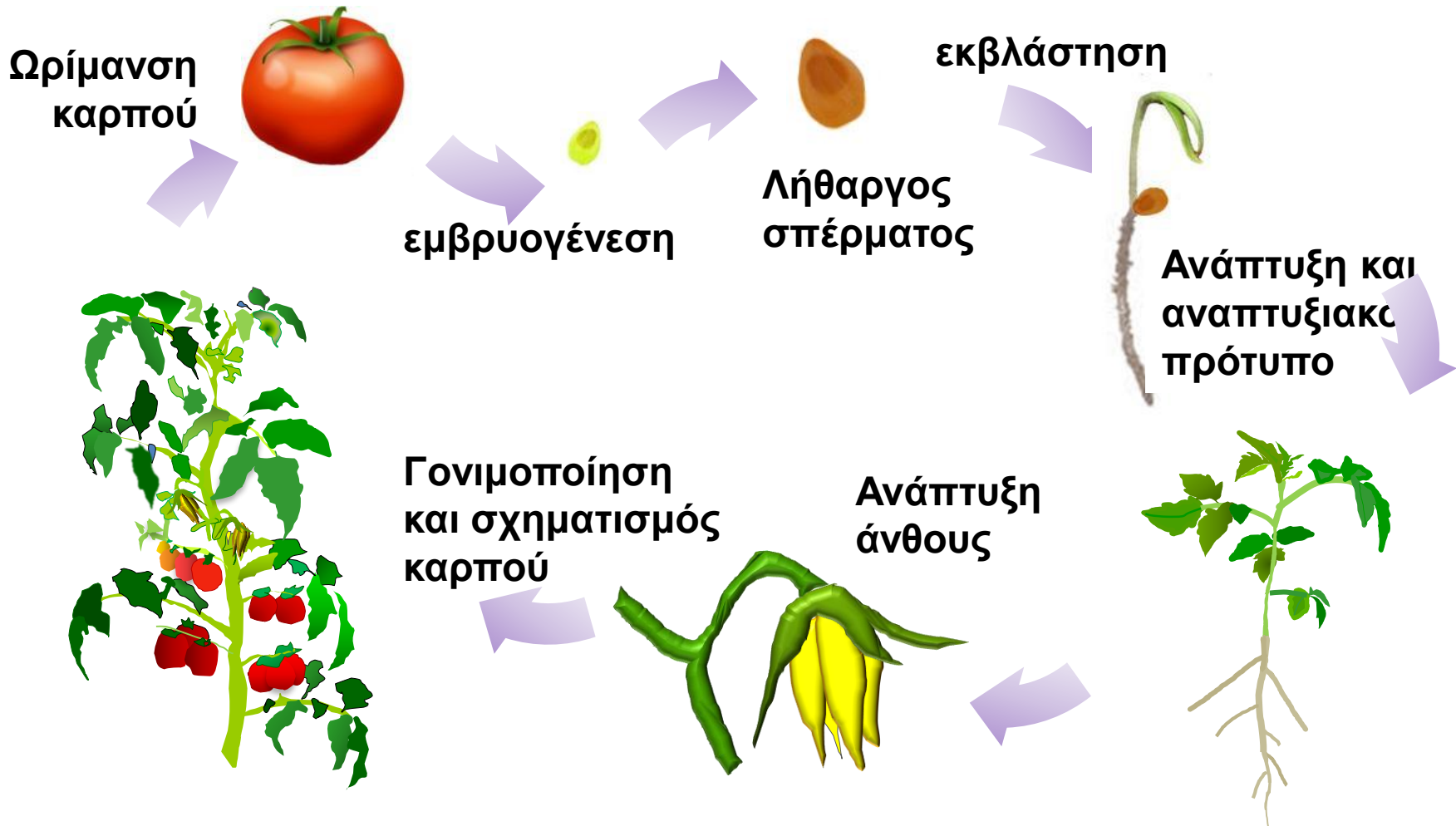
“.....characterized by the property of serving as chemical messengers, by which the activity of certain organs is coordinated with that of others”.

-Frits Went and Kenneth Thimann, 1937



Kenneth Thimann, 1904-1997

Ρυθμίζουν και ελέγχουν όλα τα στάδια του κύκλου ζωής του φυτού

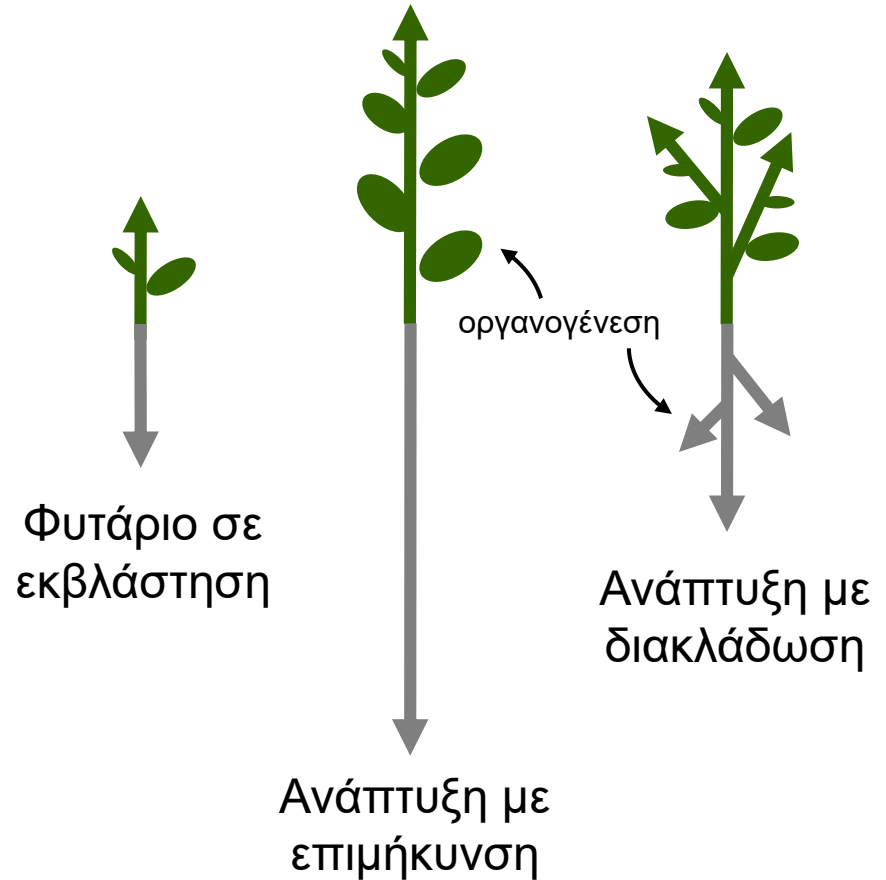


Ρυθμίζουν και ελέγχουν όλα τα στάδια του κύκλου ζωής του φυτού

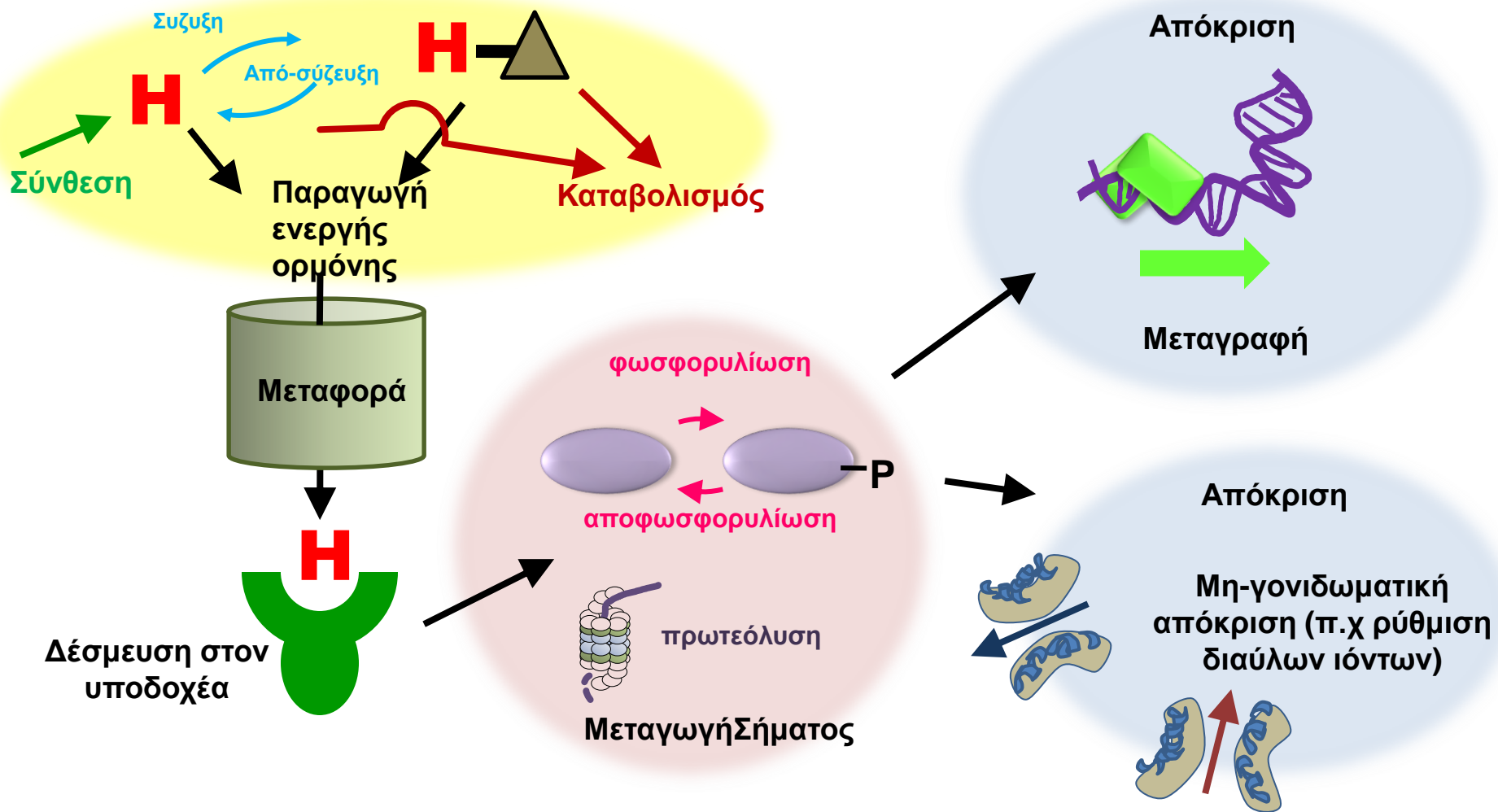


Βλαστητική Αύξηση και Ανάπτυξη: επιμήκυνση, διακλάδωση και οργανογένεση

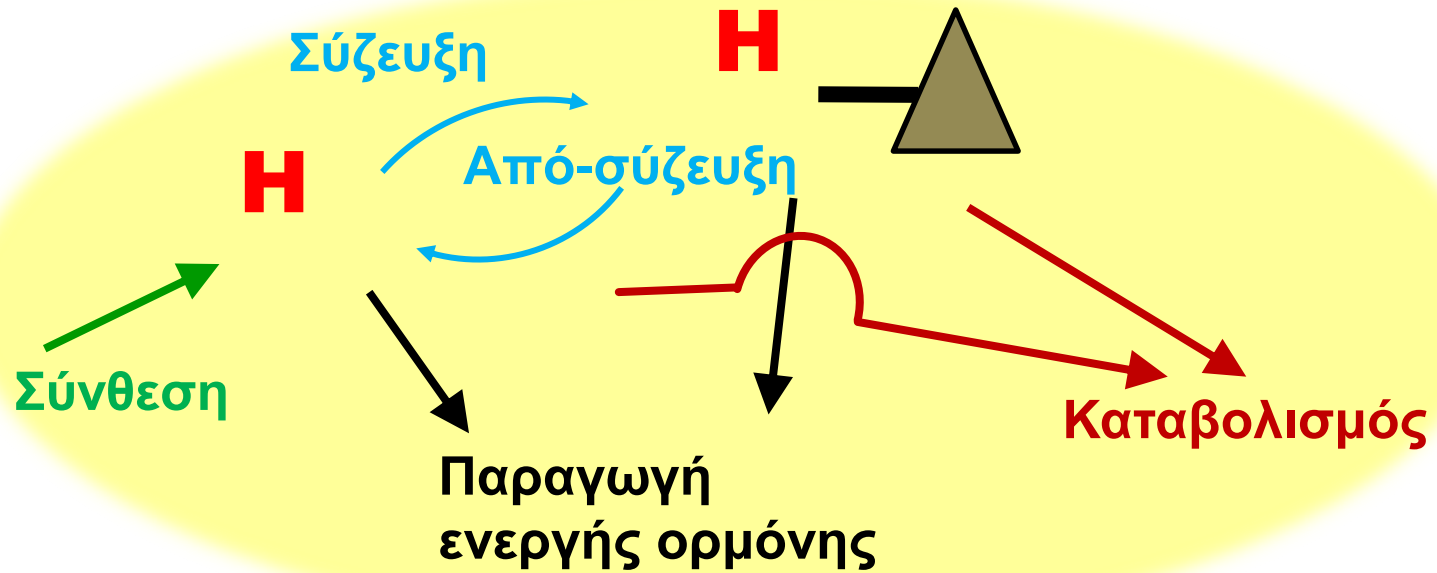
Επιμήκυνση στο βλαστό και
τη ρίζα



Σύνθεση, μεταφορά, αντίληψη, μεταφορά σήματος και απόκριση

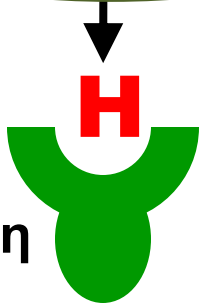


Σύνθεση



Μεταφορά

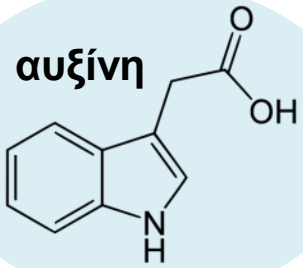
Παραγωγή
ενεργής
ορμόνης



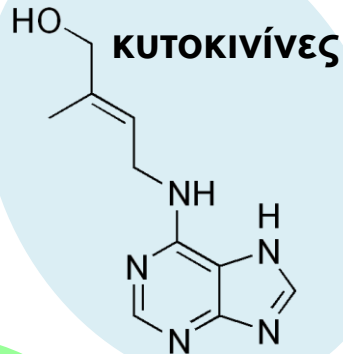
Οι ορμόνες μπορούν να μετακινηθούν:

- Μέσω του ξυλώματος και του φλοιώματος
- Μέσω των κυτταρικών μεμβρανών
- Μέσω ειδικών πρωτεϊνών-μεταφορέων

Φυτοορμόνες: παλιοί γνώριμοι και νέες αφίξεις

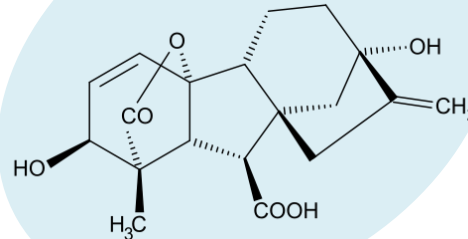


1926, F. Went

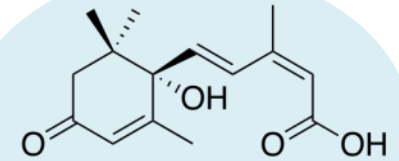


1950s, F. Skoog

γιββεριλλίνες

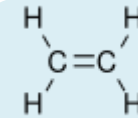


1926, E. Kurosawa



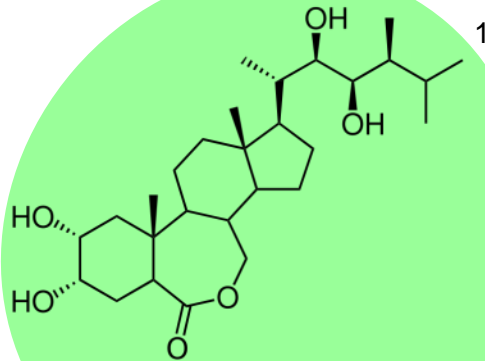
Αποκοπτικό οξύ

1950s, T. Bennett-Clark / N. Kefford

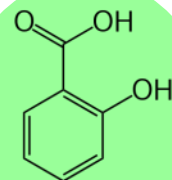


αιθυλένιο

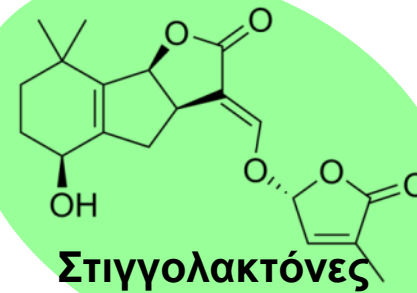
1901, D. Neljubow



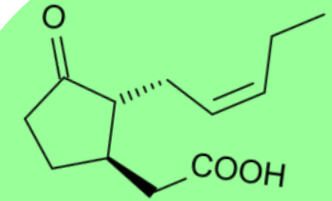
Βρασσινοστεροειδή



Σαλικυλικό οξύ



Στιγγολακτόνες

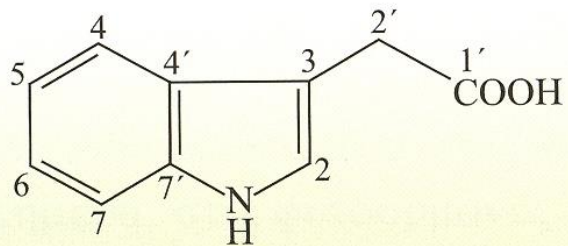


Γιασμονικό οξύ

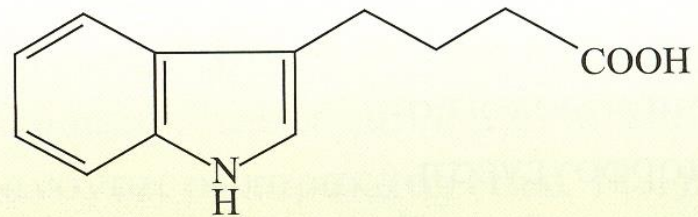
Φυτοορμόνες

- ❖ αυξίνες
 - ❖ γιββεριλλίνες
 - ❖ κυτοκινίνες
 - ❖ βρασσινοστεροειδή
 - ❖ Στριγγολακτόνες
-
- ❖ αιθυλένιο
 - ❖ αμπισικό ή αποπτωτικό οξύ
-
- ❖ γιασμονικό οξύ
 - ❖ σαλικυλικό οξύ
-
- ❖ ολιγοσακχαρίνες
 - ❖ πεπτίδια με ορμονική δραση
 - ❖ πολυαμίνες

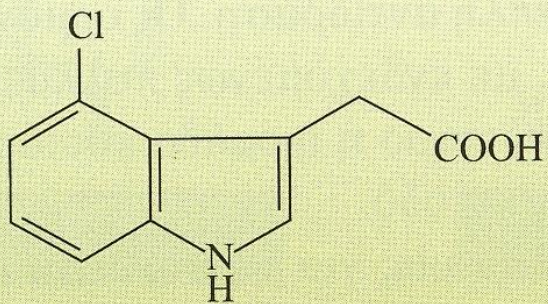
αυξίνες



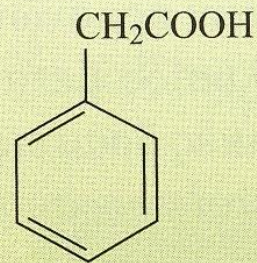
Ινδολ-3-οξικό οξύ



Ινδολ-3-βουτυρικό οξύ



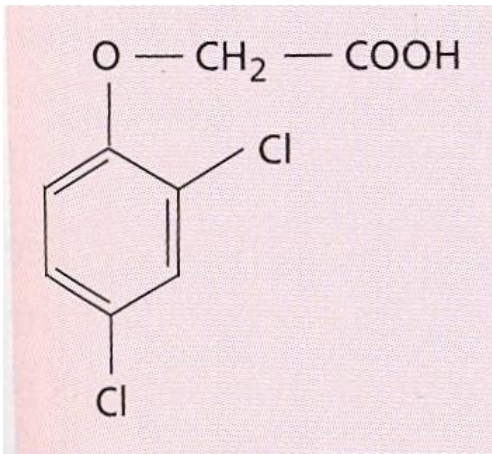
4-Χλωρο-ινδολ-3-οξικό οξύ



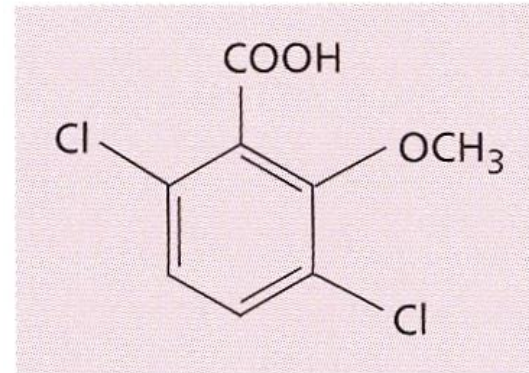
Φαινυλοξικό οξύ

Συνθετικές αυξίνες

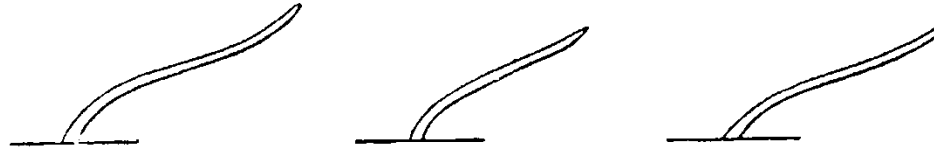
- Παράγωγα του ινδολίου
- Παράγωγα του ναφθαλινίου
- Παράγωγα του χλωροφαινοξοξικού
- Παράγωγα του βενζοϊκού



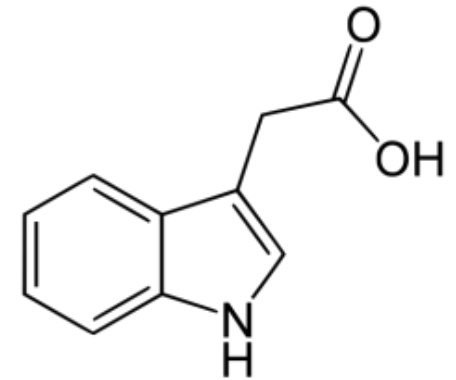
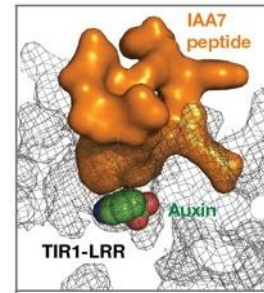
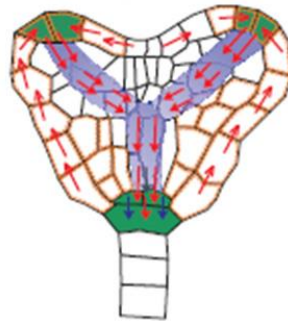
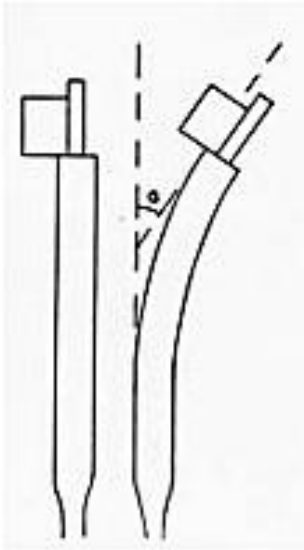
2,4-Dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D)

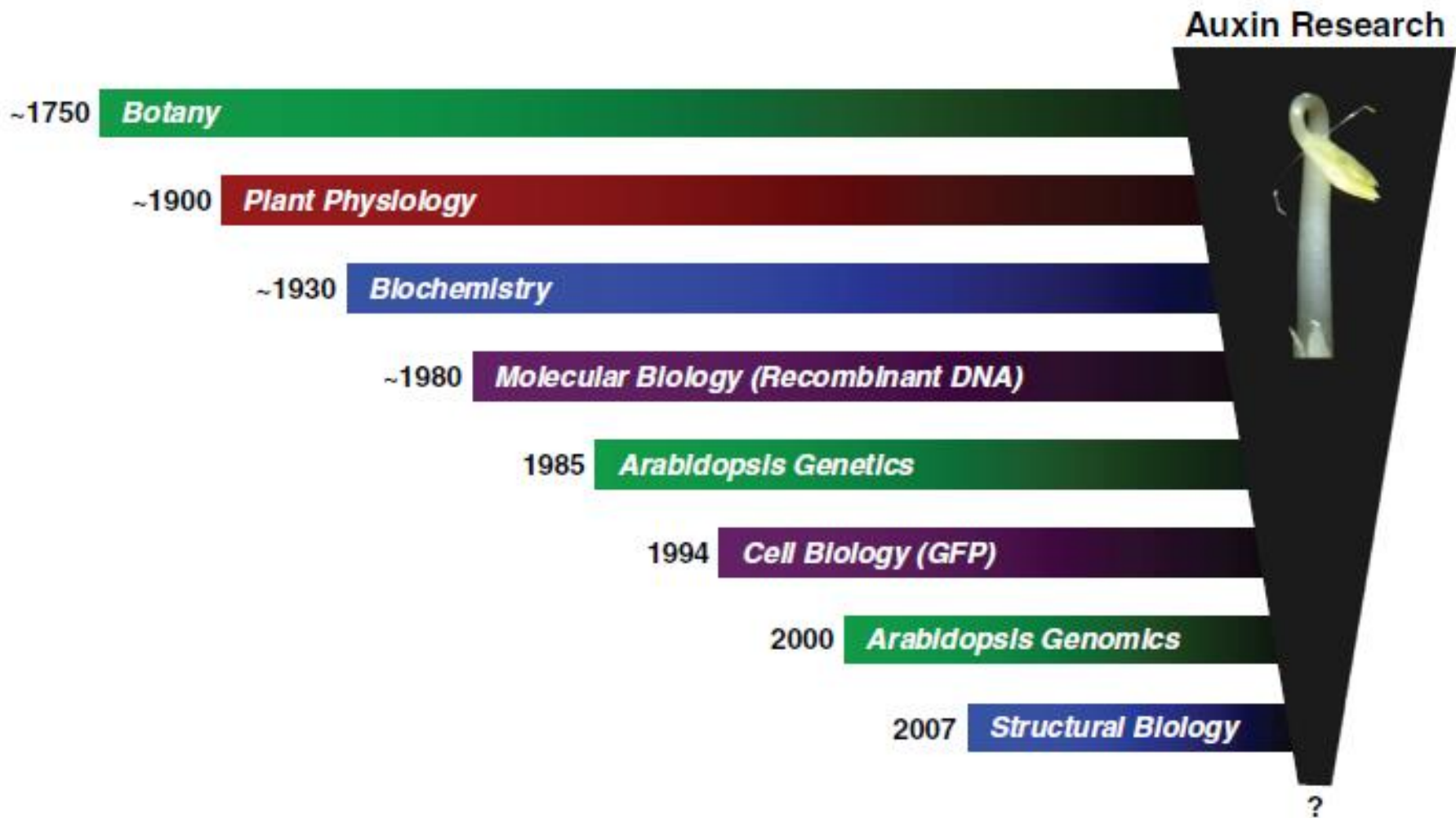


2-Methoxy-3,6-dichlorobenzoic acid (dicamba)

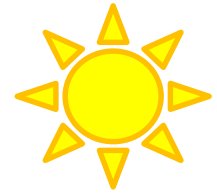


Η ιστορία της αυξίνης

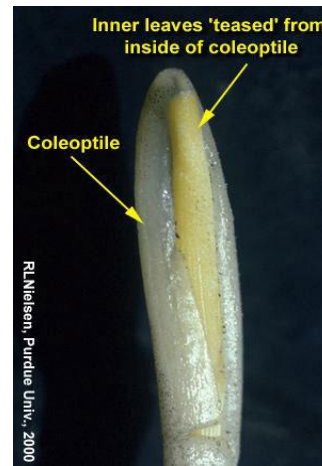
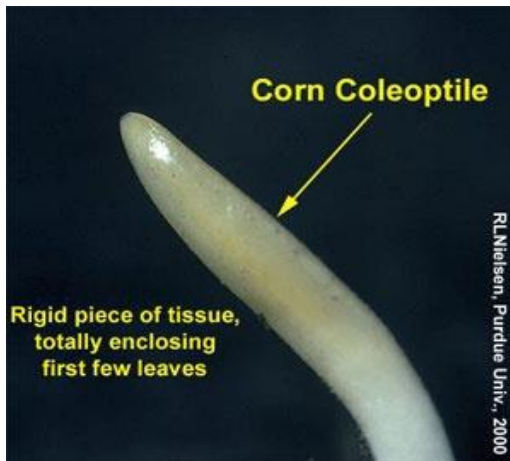




Darwin (1890s): φωτοτροπισμός–

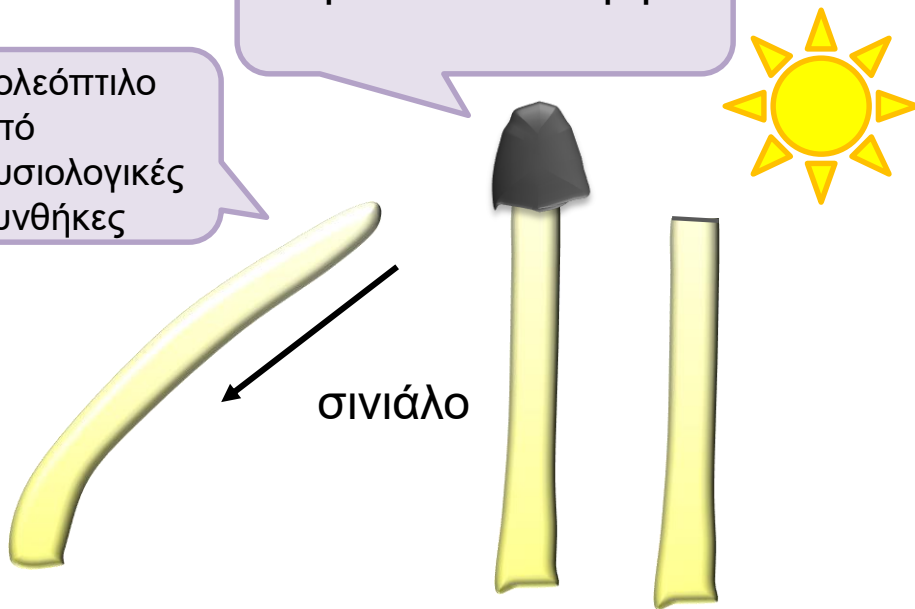


Phalaris Canariensis : cotyledons after exposure in a box open on one side in front of a south-west window during 8 h. Curvature towards the light accurately traced. The short horizontal lines show the level of the ground.



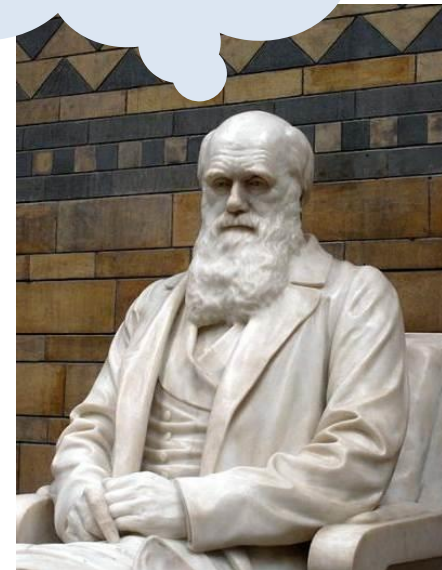
Κολεοπτίλο με το
άκρο υπό κάλυψη

Κολεόπτιλο
υπό
φυσιολογικές
συνθήκες



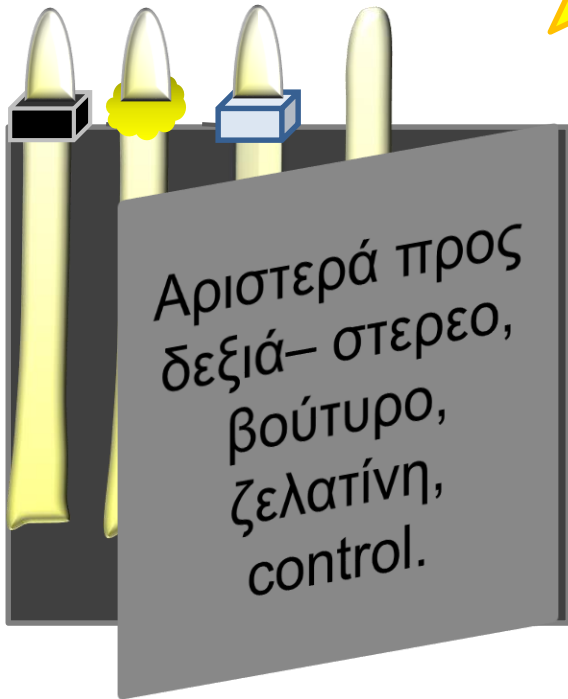
Το σινιάλο του «φωτός» γίνεται αντιληπτό στο
άκρο, παρόλο που η κλίση συμβαίνει στη βάση-
άρα κάποιο σήμα/ σινιάλο μεταφέρεται από το άκρο
στη βάση

“We must therefore conclude
that when seedlings are freely
exposed to a lateral light **some
influence** is transmitted from
the upper to the lower part,
causing the latter to bend.”

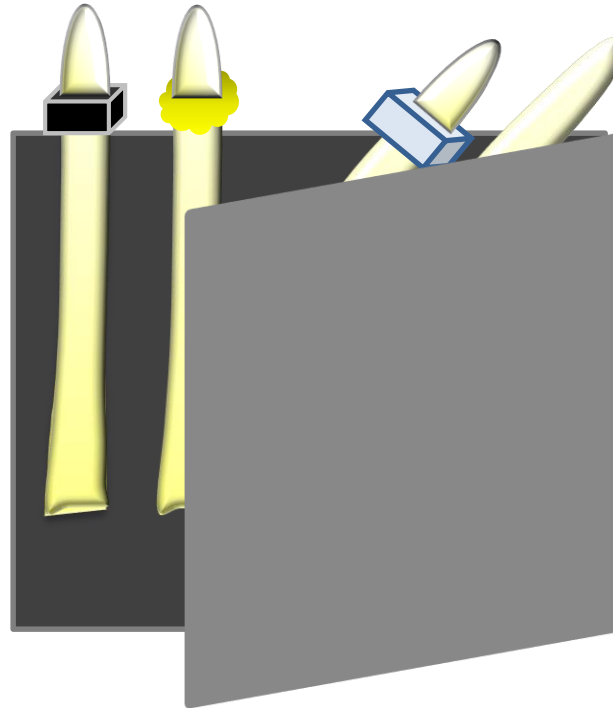


Boysen-Jensen (1913)

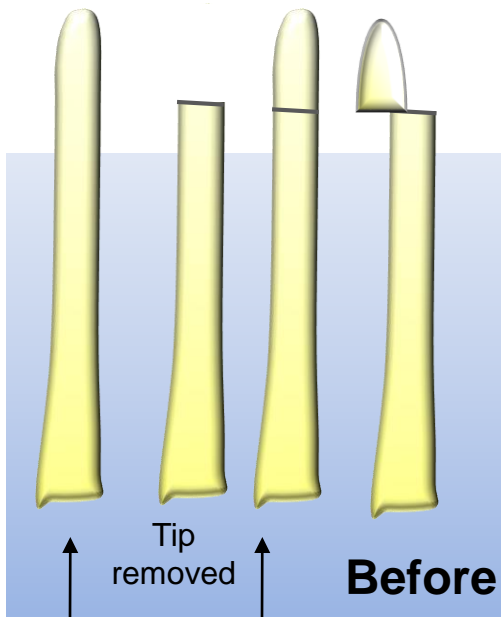
Πριν



Μετά

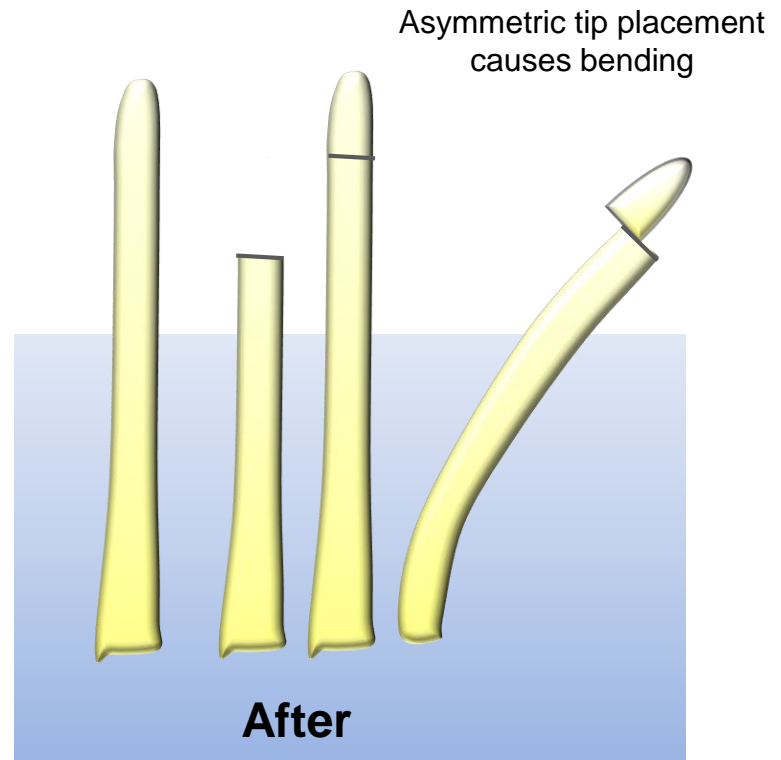


Το σήμα είναι
μία
υδατοδιαλυτή
ένωση



Control
Tip removed
Tip removed and replaced

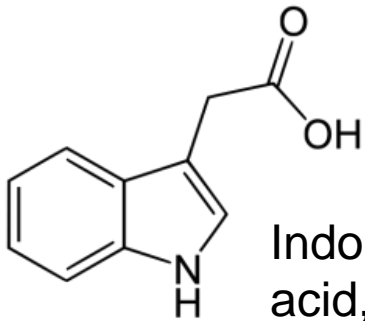
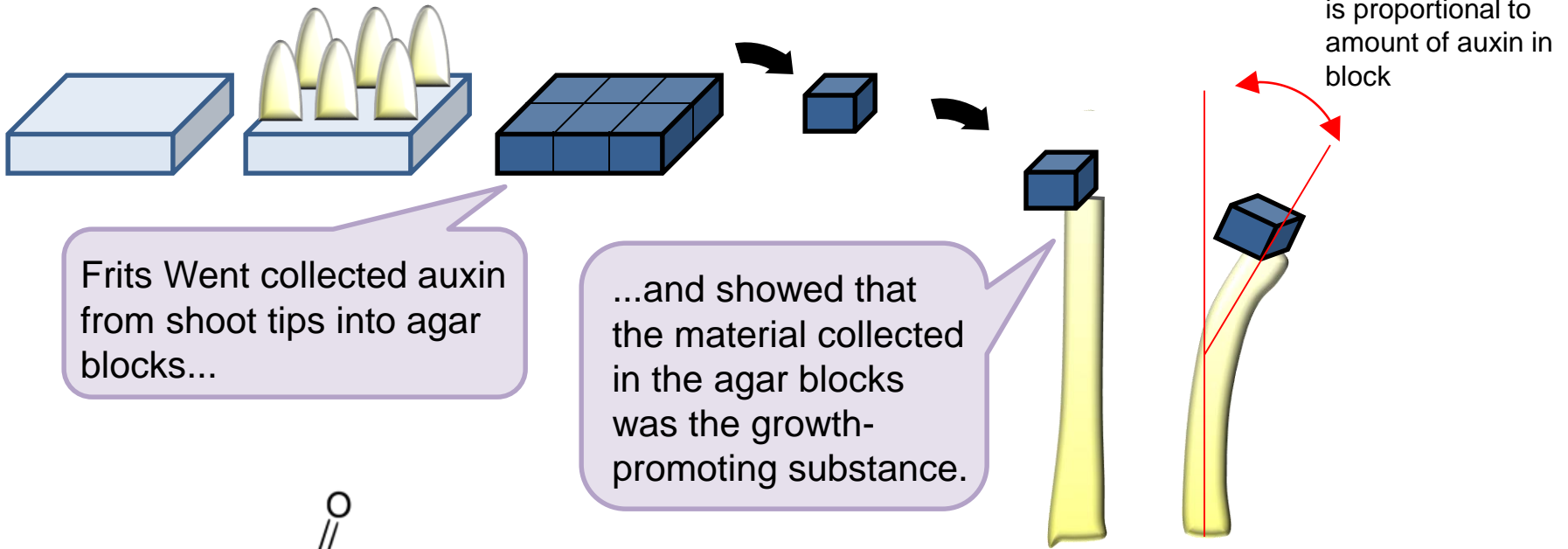
Paal (1919)



Asymmetric tip placement
causes bending

After

1930s: η αυξίνη απομονώνεται

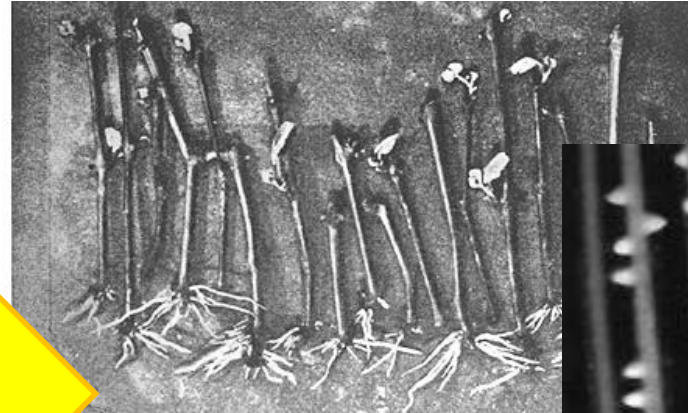


Indole-3-acetic acid, IAA

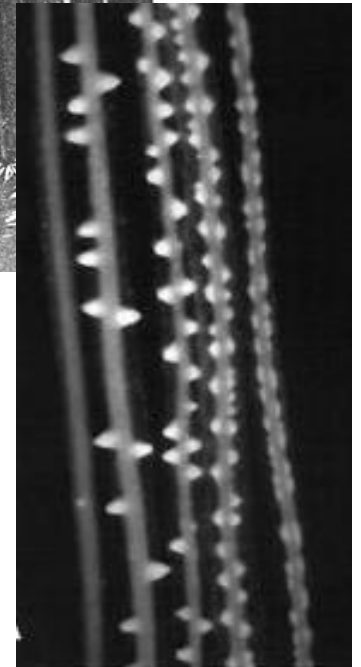
Η αυξίνη προάγει την ανάπτυξη της ρίζας



1938: Παράπλευρες ρίζες εκφύονται από βλαστούς αμπελιού με χρήση αυξίνης



2000: Πλάγιες ρίζες εκφύονται στη ρίζα ρεπανιού με συχνότητα ανάλογη της συγκέντρωσης αυξίνης



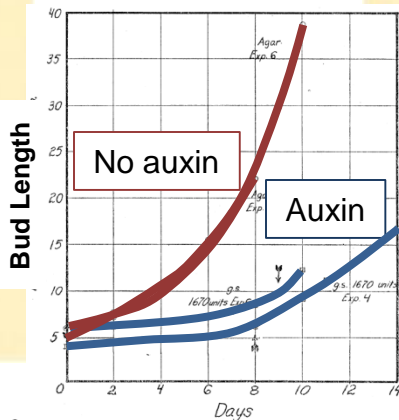
0 1 3 10 30 μM
IAA

Ο ρόλος της αυξίνης στην εμφάνιση επάκριας κυριαρχίας

Η αυξίνη αναστέλλει την εμφάνιση πλαγιων κλάδων

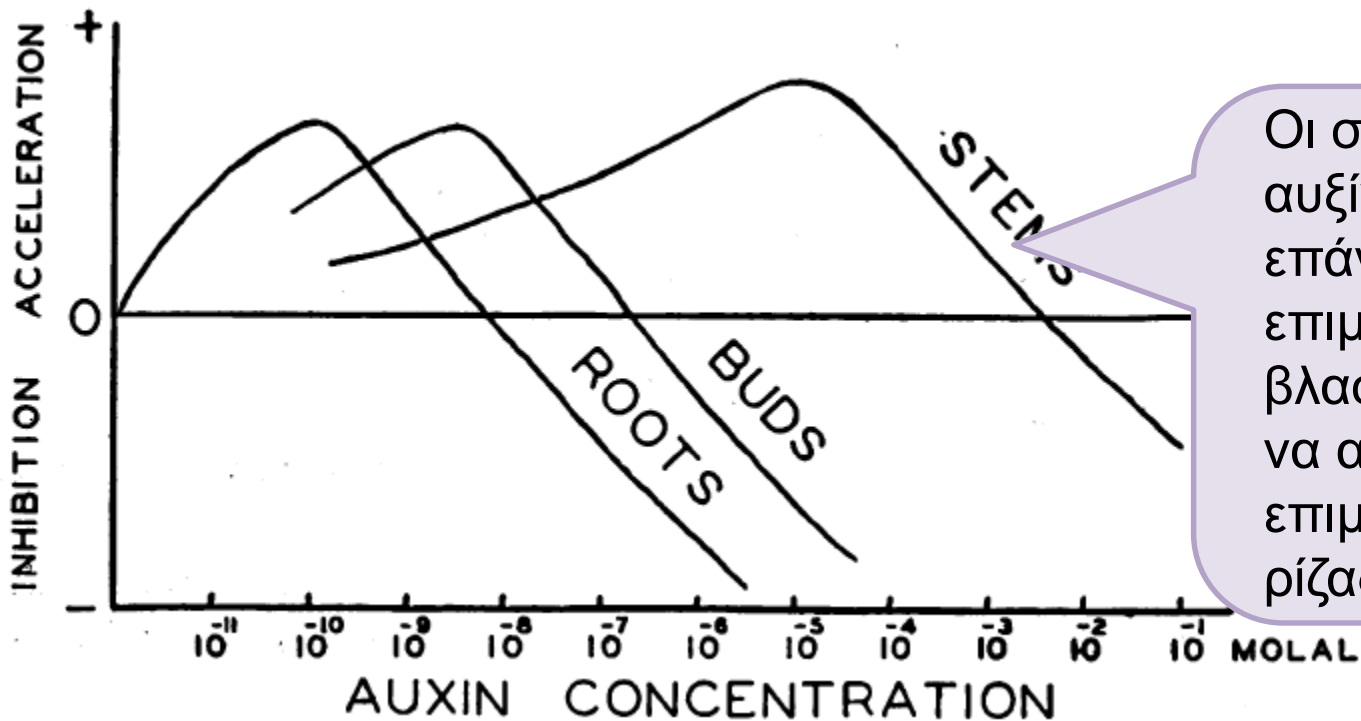
«αποκεφαλισμός»

Κύβος άγαρ με και χωρίς αυξίνη



Thimann, K.V., and Skoog, F. (1934). On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba*. Proceedings of the Royal Society of London B. 114: [317-339](#) with permission; Went, F.W. and Thimann, K.V. (1937) [Phytohormones](#). The Macmillan Company, New York.

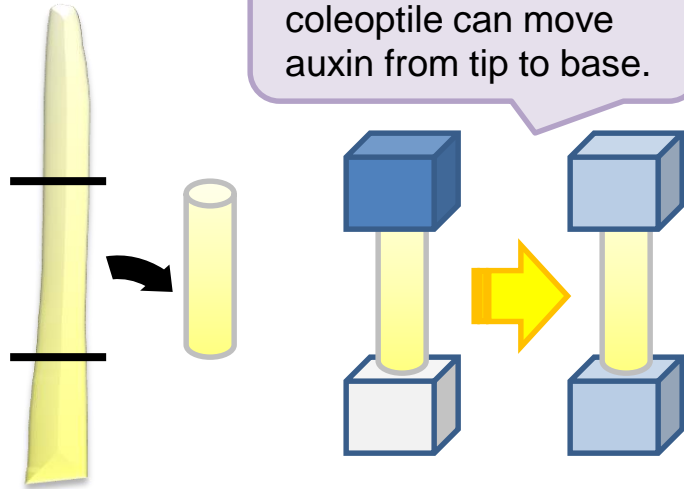
Διαφορετικοί ιστοί έχουν διαφορετική απόκριση σε ίδιες συγκεντρώσεις αυξίνης



Οι συγκεντρώσεις αυξίνης που επάγουν την επιμήκυνση του βλαστού, μπορούν να αναστείλουν την επιμήκυνση της ρίζας.

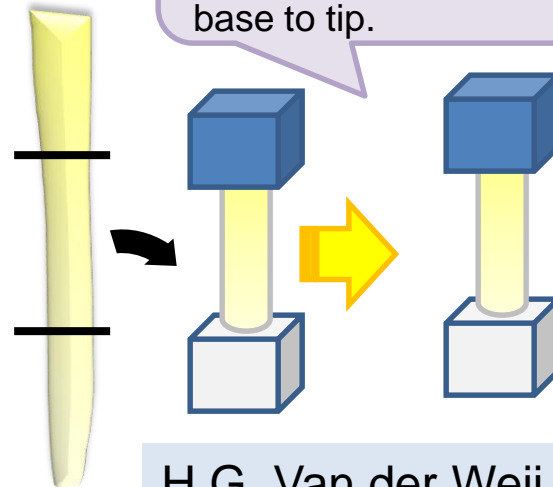
1930s: Η αυξίνη μεταφέρεται πολικά

A segment cut from a coleoptile can move auxin from tip to base.



The upper agar block was loaded with auxin, which the segment translocated to the lower block.

When the segment is inverted, it is unable to transport auxin from base to tip.



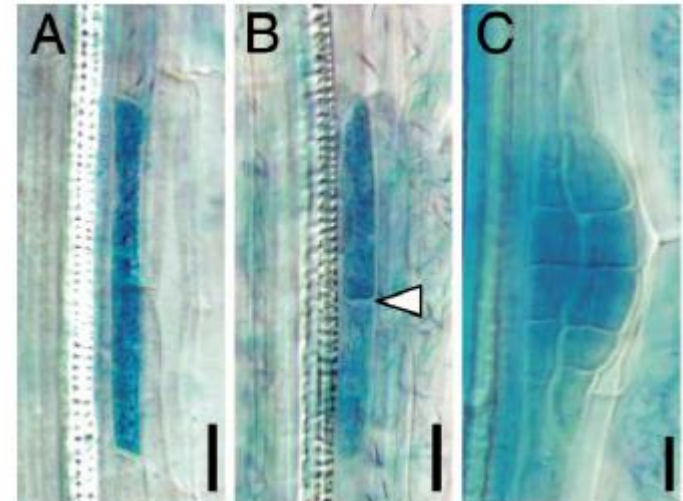
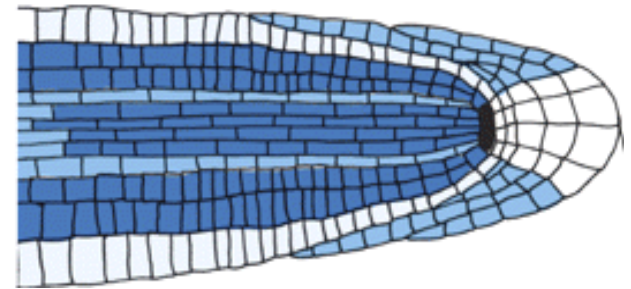
H.G. Van der Weij : η μεταφορά γίνεται από το άκρο του βλαστού προς τη βάση

Τι μάθαμε από τις κλασικές μελέτες

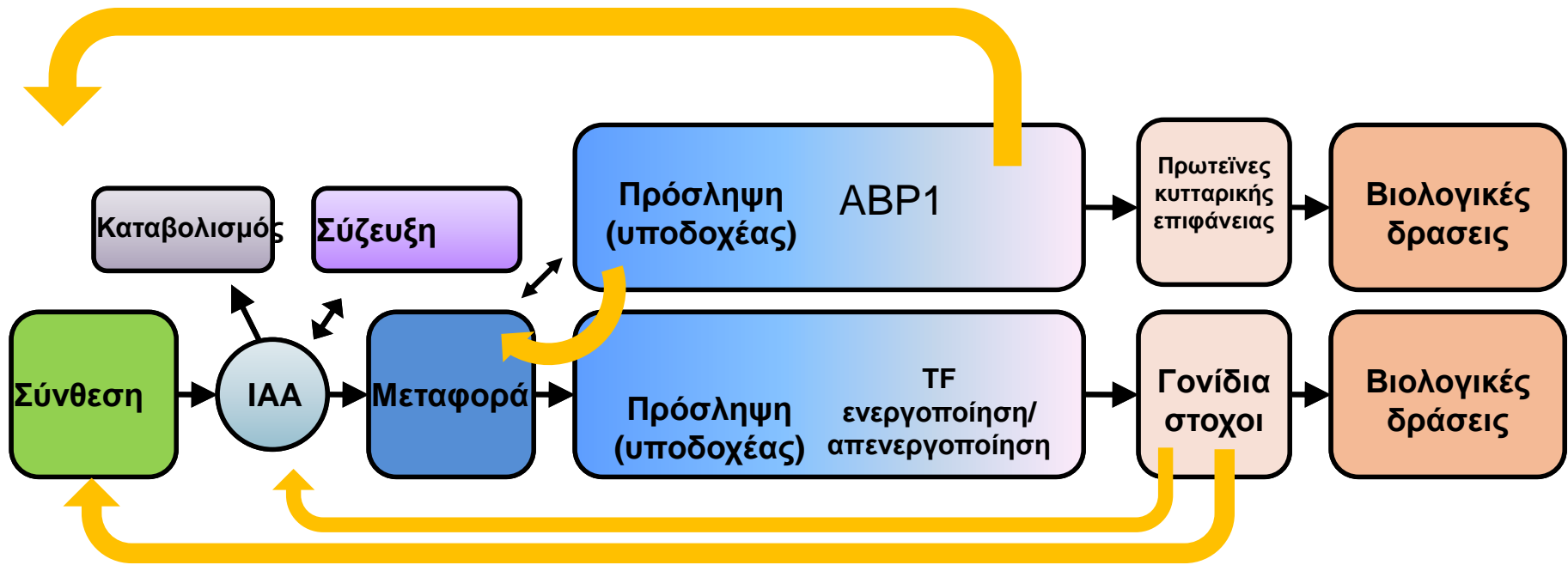
- Τη χημική δομή της αυξίνης
- Η αυξίνη προάγει τη δημιουργία ριζών και αναστέλλει την έκπτυξη των οφθαλμών
- Η αυξίνη μεταφέρεται από το άκρο του βλαστού προς τη βάση της ρίζας
- Οι διαφορετικοί ιστοί έχουν διαφορετική ευαισθησία στην αυξίνη

Η μελέτη της Αυξίνης σήμερα

- Ομοιοστασία αυξίνης
- Εργαλεία στη μελέτη της αυξίνης
- Πολική μεταφορά αύξίνης
- Αντίληψη και μεταφορά σήματος
- Η δράση της αυξίνης στις φυσιολογικές διεργασίες των κυττάρων και του φυτού
- Αλληλεπίδραση με άλλα σήματα

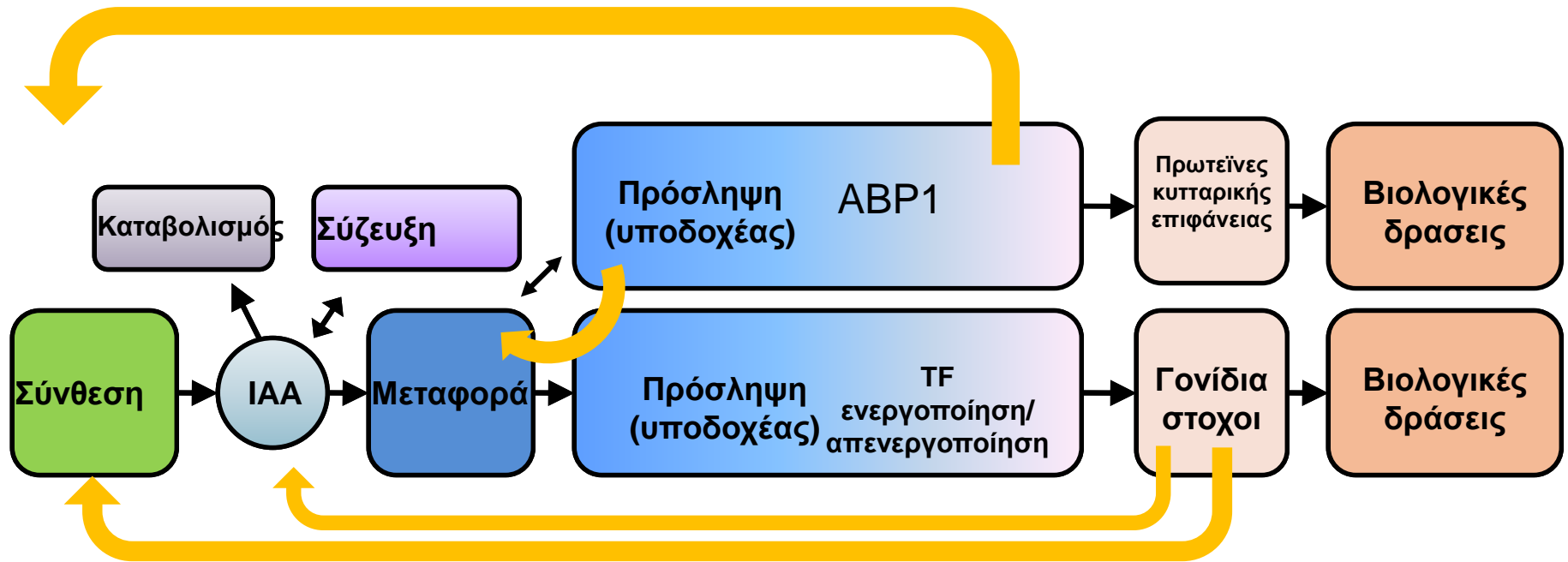


Το μονοπάτι απόκρισης στην αυξίνη – ανάδρομος έλεγχος



Η επίδραση της αυξίνης εξαρτάται από τη σύνθεση, τη μεταφορά, την πρόσληψη, τη μεταγωγή σήματος, και την απόκριση των γονιδίων –στόχων. Οι περισσότερες από αυτές τις δράσεις ελέγχονται από γονίδια με διαφορετική εξειδίκευση σε επίπεδο κυττάρου.

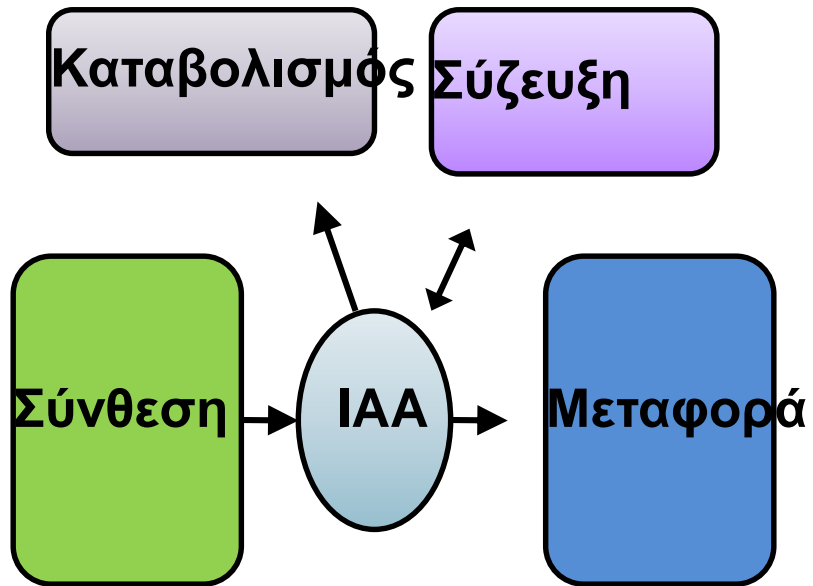
Το μονοπάτι απόκρισης στην αυξίνη- ανάδρομος έλεγχος



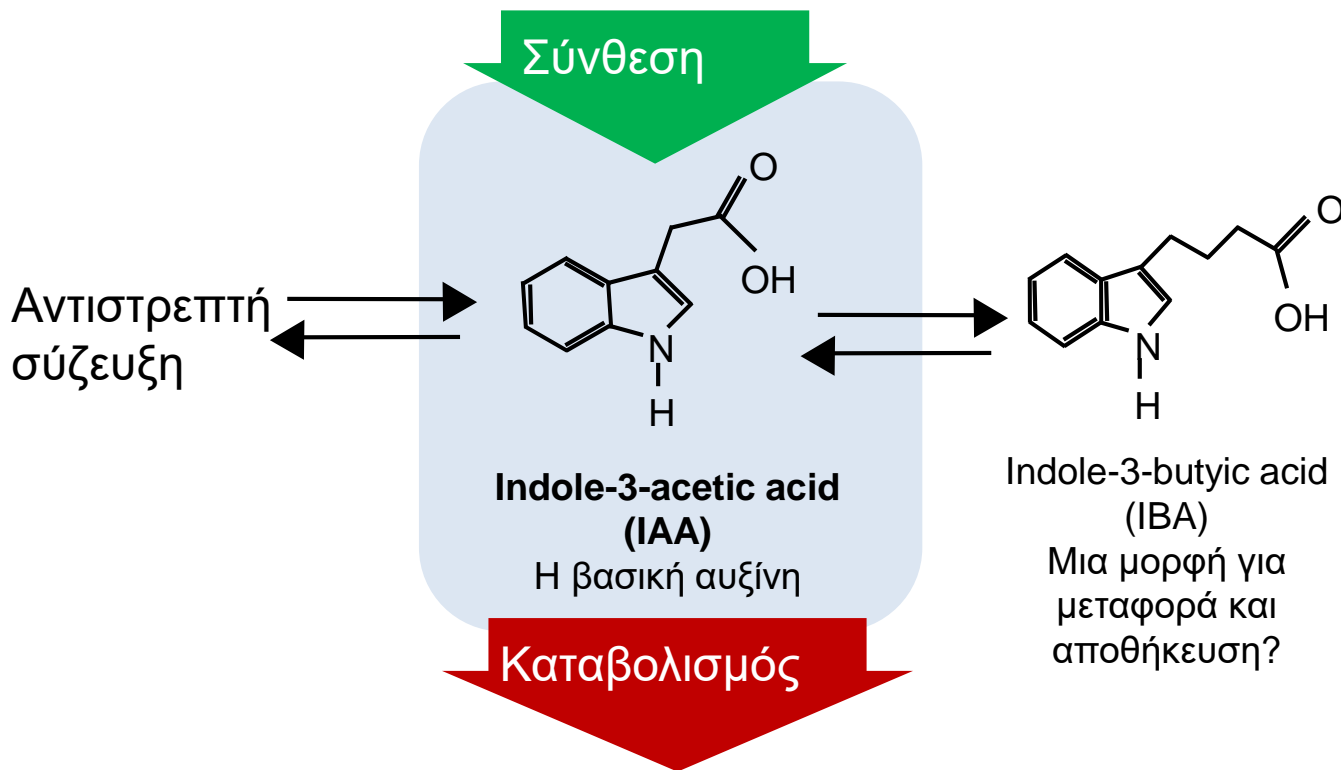
Το μονοπάτι αυτό-ρυθμίζεται εκτενώς μέσω θετικής και αρνητικής ανάδρομης ρύθμισης

Κατάσταση θρέψης, ιοντικό περιβάλλον, παθογόνα, βαρύτητα, φως (κατεύθυνση, ένταση, μήκος κύματος)

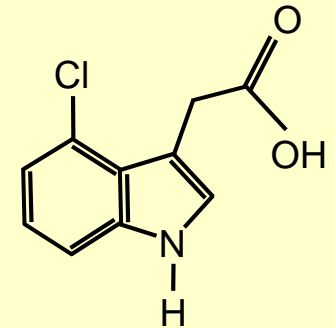
Ομοιόσταση αυξίνης



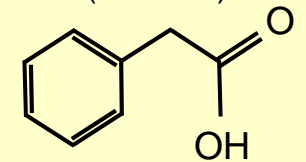
Όλες οι διαδικασίες ελέγχονται αυστηρά



Άλλες ενδογενείς αυξίνες



4-chloro-3-indole-3-acetic acid (4-Cl-IAA)

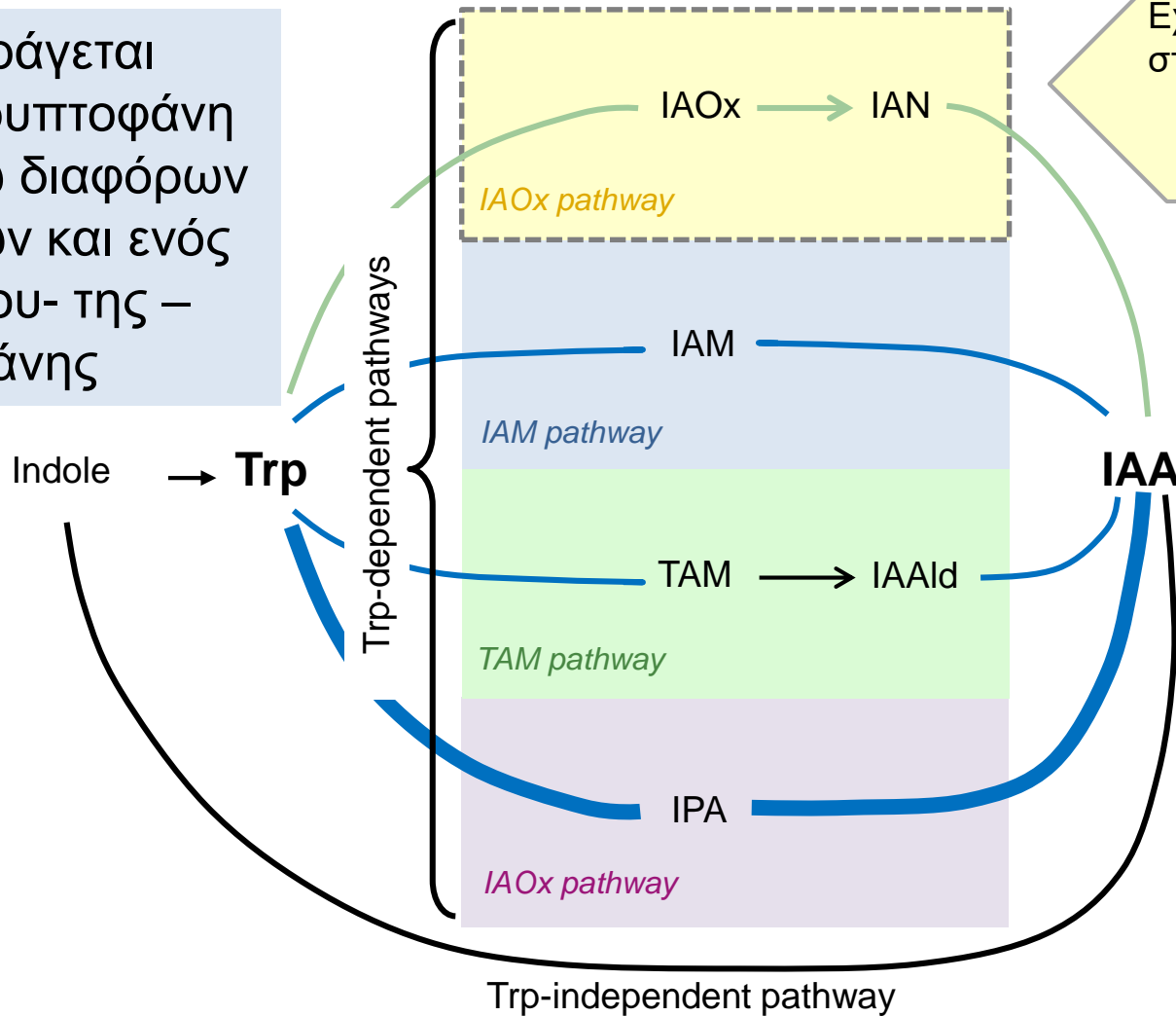


Phenyl acetic acid (PAA)

Κυρίως έχουμε δεδομένα για IAA

Βιοσύνθεση αυξινών

Το IAA παράγεται από την τρυπτοφάνη (Trp) μέσω διαφόρων μονοπατιών και ενός ανεξάρτητου- της - τρυπτοφάνης



Εχει αναφερθεί μόνο στην *Arabidopsis* και συγγενικά είδη

Βιοσύνθεση αυξινών

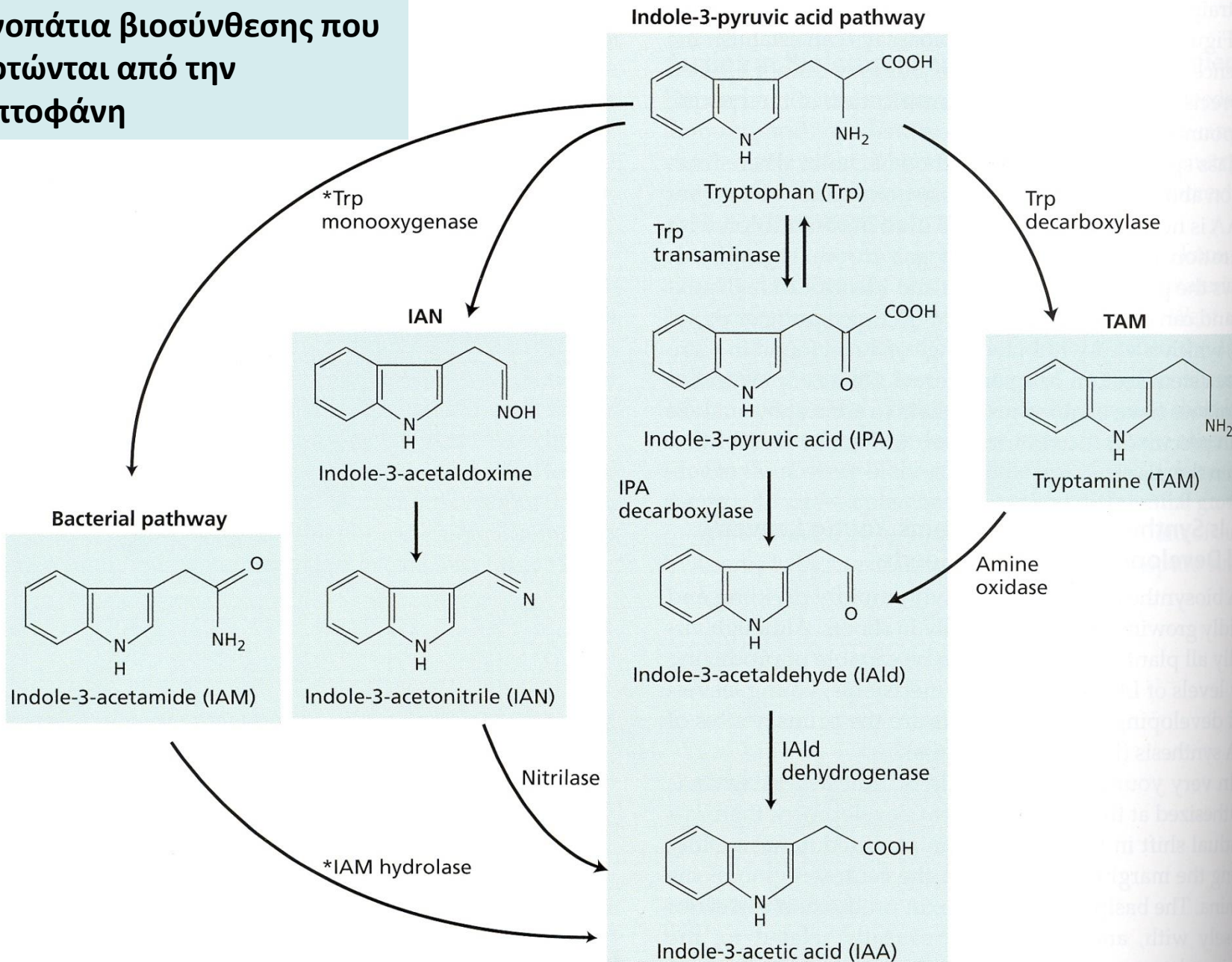
(A)

Μονοπάτια βιοσύνθεσης που εξαρτώνται από την τρυπτοφάνη

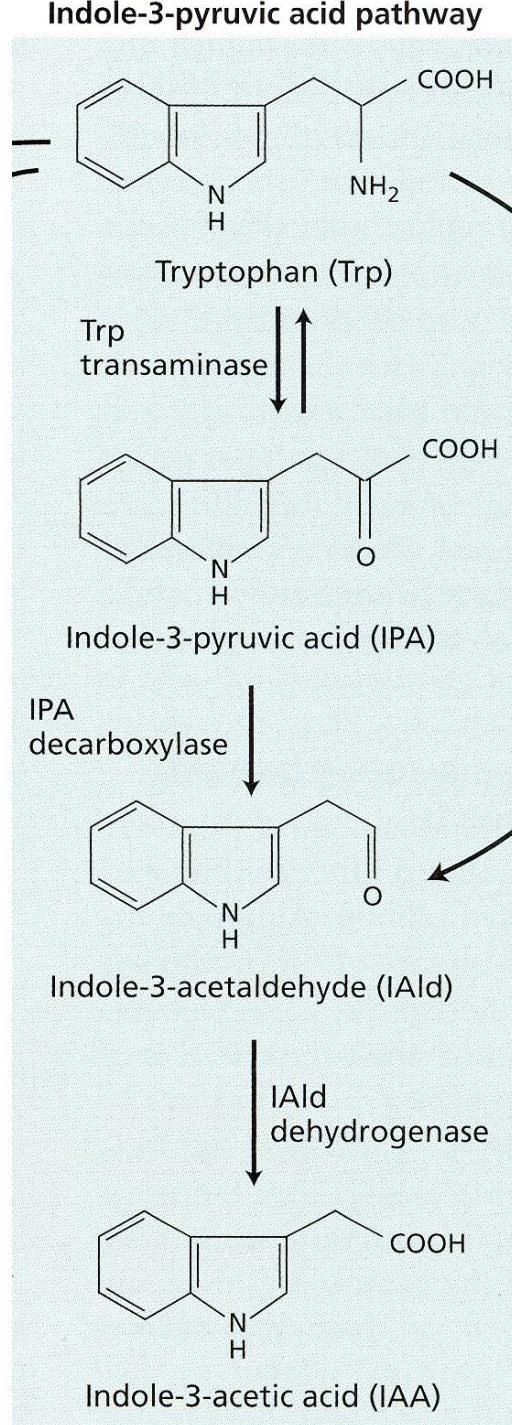
(B)

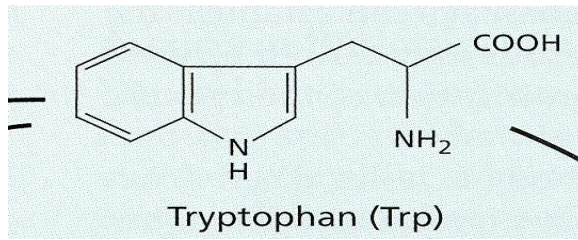
(C)

(D)



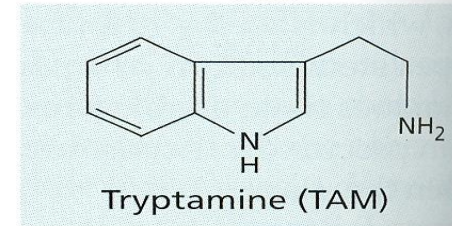
Το μονοπάτι IPA (ινδολ-3- πυροσταφυλικού)



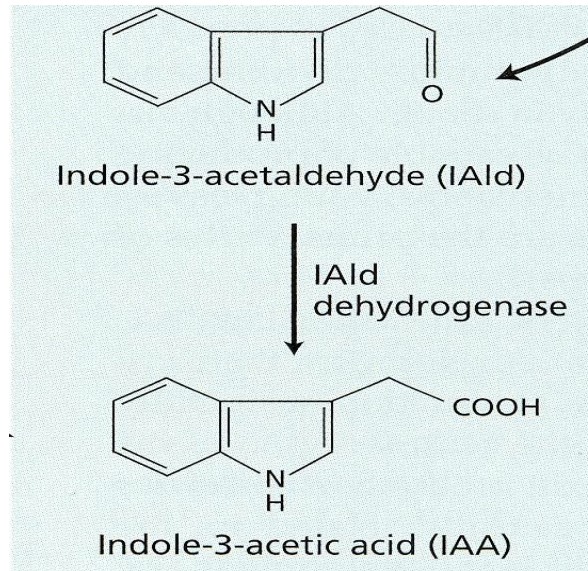


Trp
decarboxylase

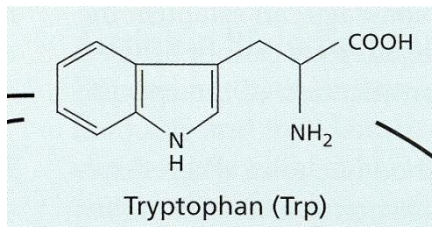
TAM



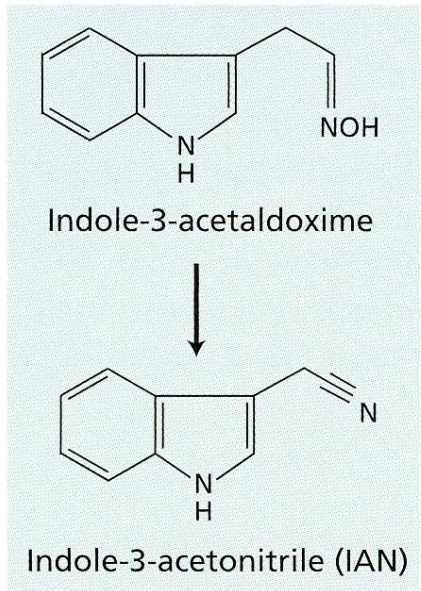
Amine
oxidase



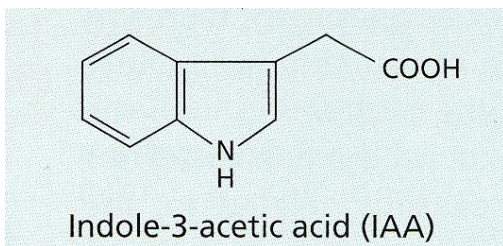
Το μονοπάτι TAM (τρυπταμίνης)



Το μονοπάτι IAN (ινδολ-ακετονιτριλίου)

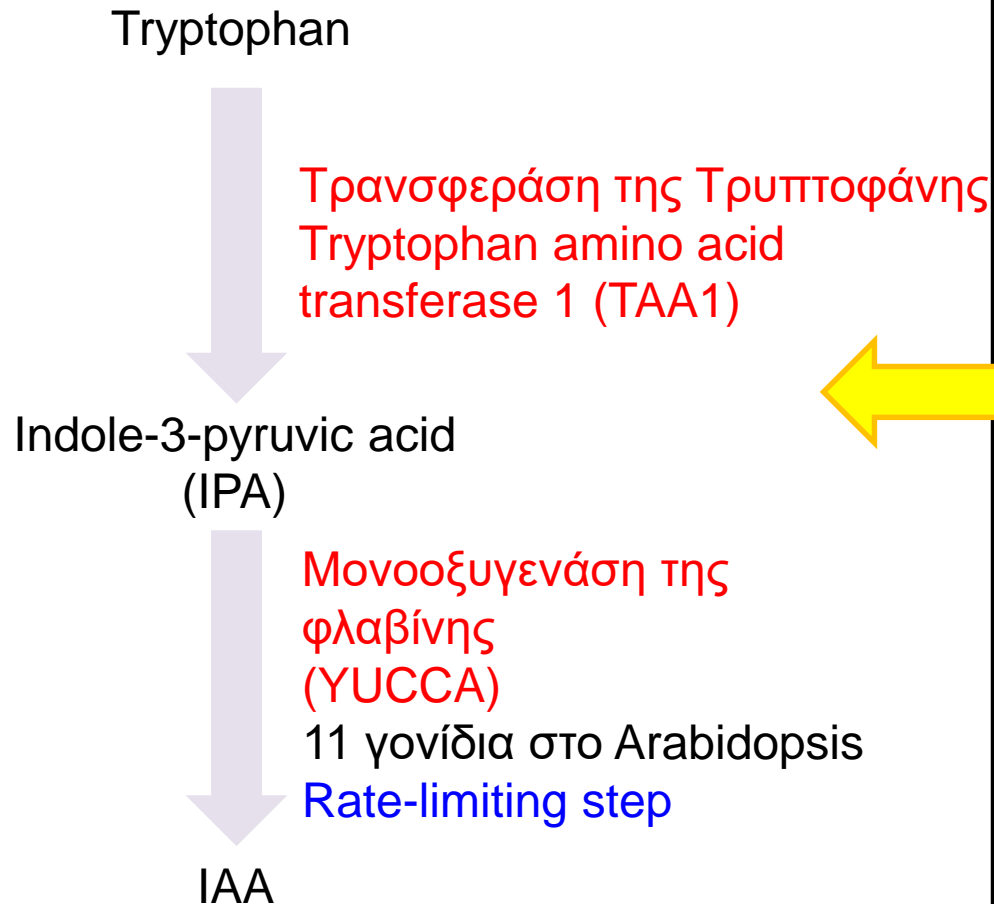


νιτριλάση (nitrilase)



Το βασικό μονοπάτι στα φυτά είναι το μονοπάτι του ινδολ-3-πυροσταφυλικού

Είναι ένα συντηρημένο μονοπάτι με δύο βασικά στάδια. Η ενεργότητα των δύο ενζύμων ρυθμίζεται με πολλούς διαφορετικούς τρόπους



Ποιότητα φωτός
σκίαση

θερμοκρασία

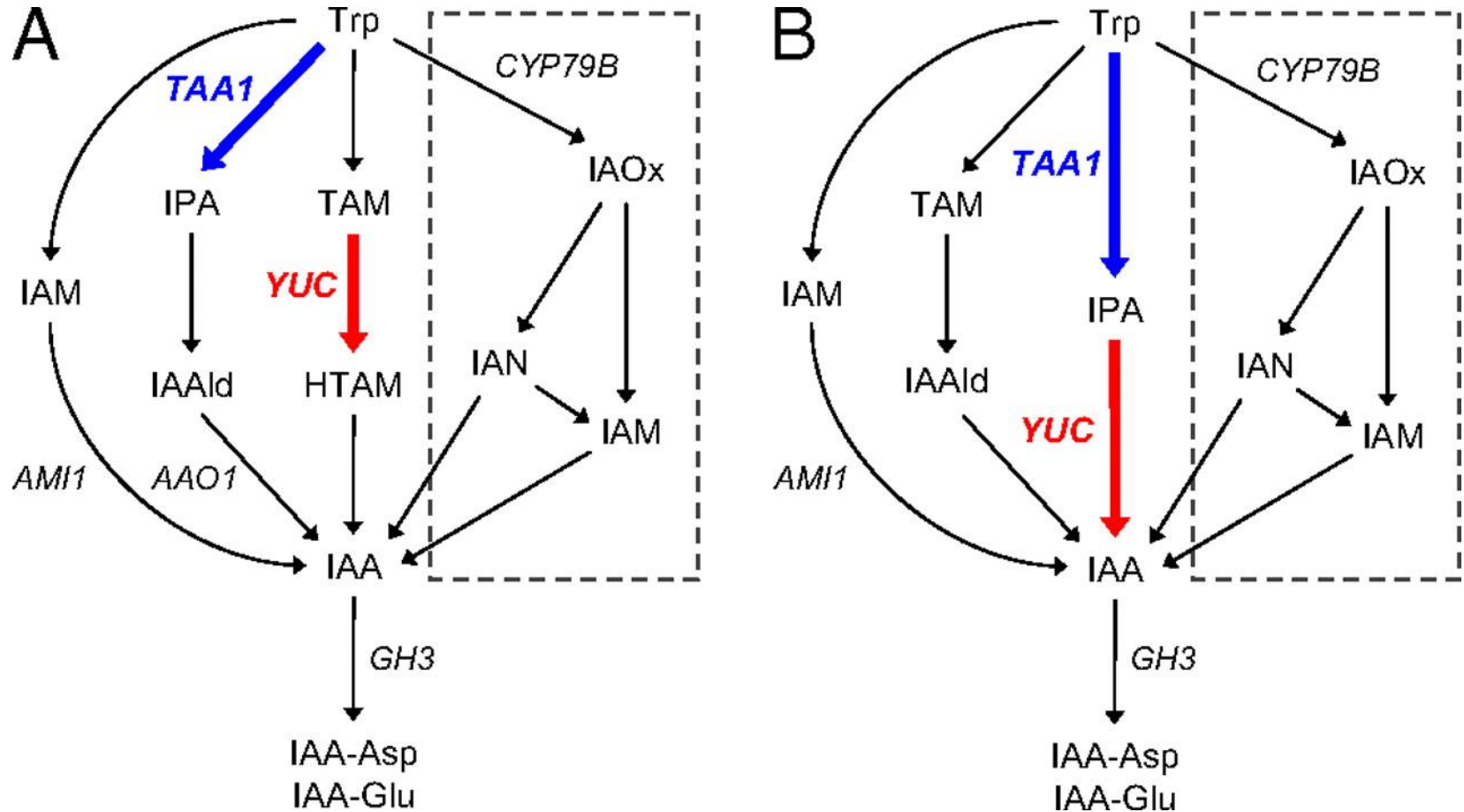
Κυτταρο-ειδική έκφραση

O[C@H]1O[C@@H](O)[C@H](O)[C@@H](O)[C@H]1O

Θρεπτικά

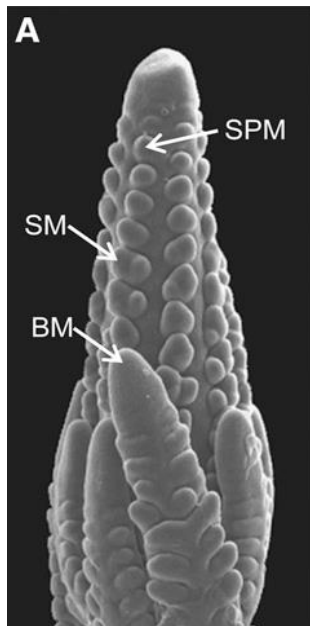
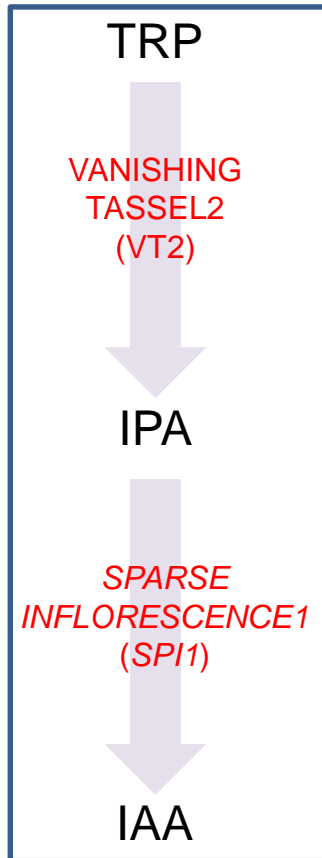
Cheng, Y., Dai, X. and Zhao, Y. (2007). Auxin synthesized by the YUCCA flavin monooxygenases is essential for embryogenesis and leaf formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19: [2430-2439](#).

Proposed IAA biosynthesis pathway in plants.



Kiyoshi Mashiguchi et al. PNAS 2011;108:18512-18517

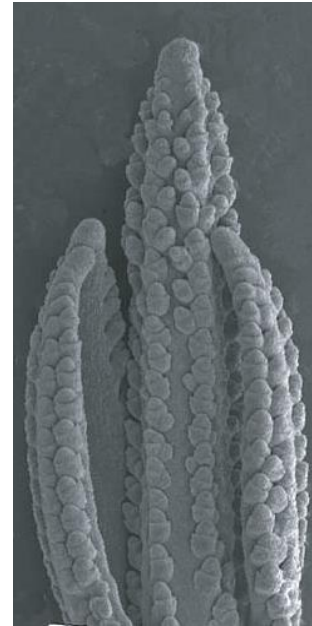
Το IPA μονοπάτι και τα ένζυμά του είναι συντηρημένα στα φυτά



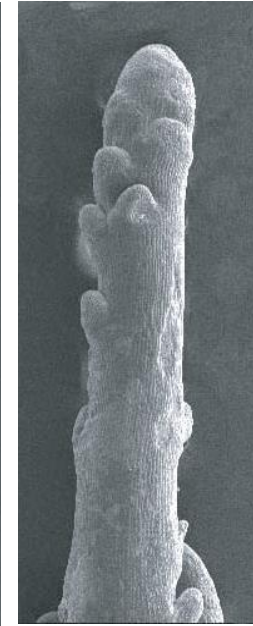
wild type



vt2



wild type



spi1

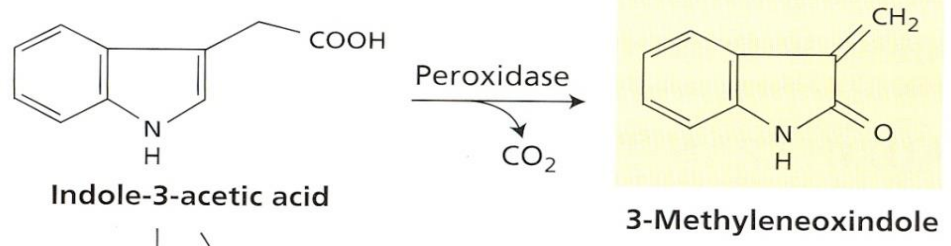
Στον αραβόσιτο, τα γονίδια *VT2* και *SPI1* είναι ορθόλογα των *TAA1* και *YUC*. Τα μεταλλάγματα απώλειας λειτουργίας *vt2* ή *spi1* έχουν τον ίδιο φαινότυπο στα άνθη

Οι ενδογενείς συγκεντρώσεις των αυξινών ρυθμίζονται

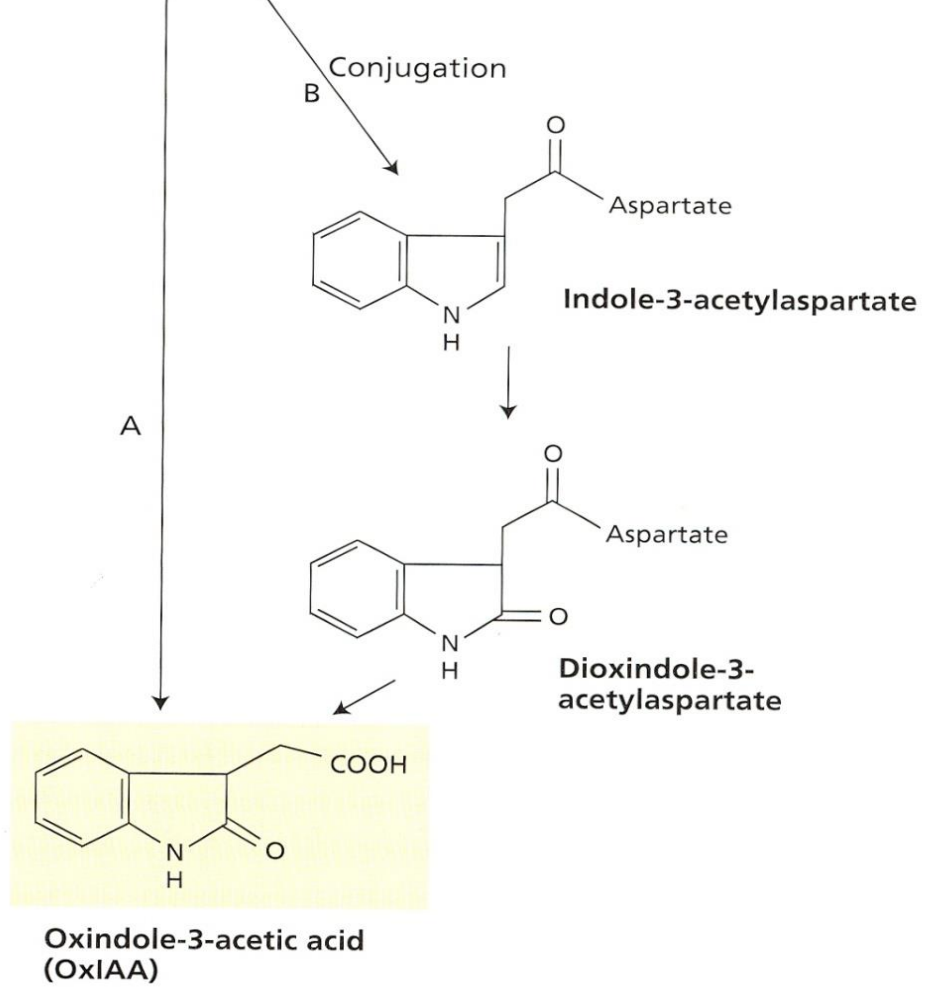
- Τροποποίηση της ταχύτητας σύνθεσης
της ταχύτητας καταβολισμού
- Σύζευξη με άλλα βιομόρια και απελευθέρωση από τις
συζευγμένες μορφές

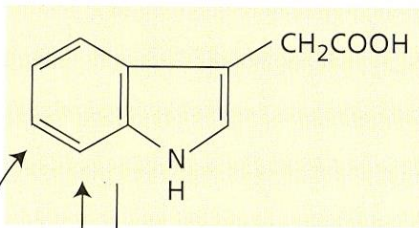
Καταβολισμός αυξινών

➔ (A) Decarboxylation: A minor pathway

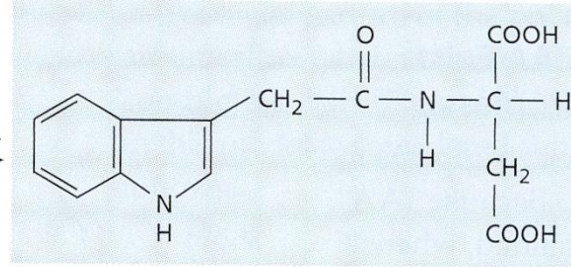


➔ (B) Nondecarboxylation pathways

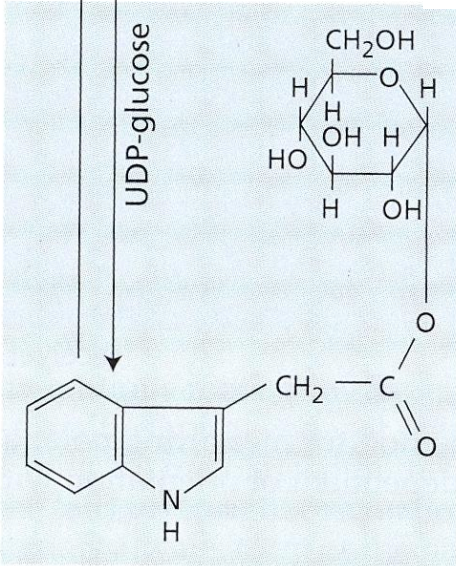
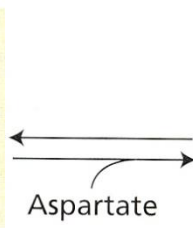




Indole-3-acetic acid

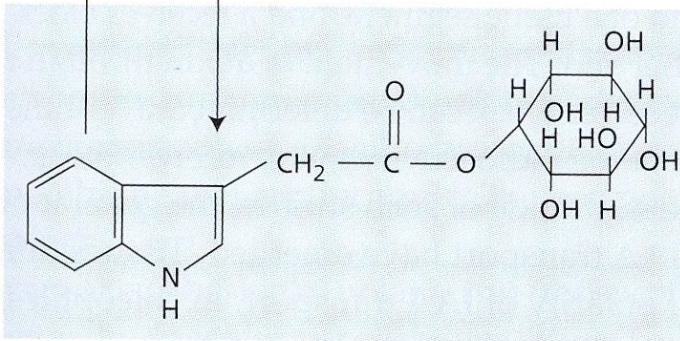
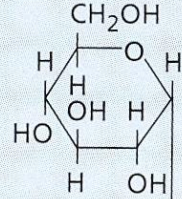


Indoleacetylaspartate



Indoleacetyl- β -D-glucose

UDP-glucose



Indoleacetyl-2-O-myo-inositol

myo-Inositol

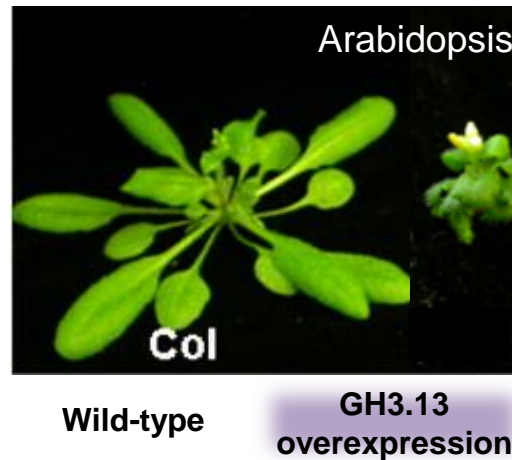
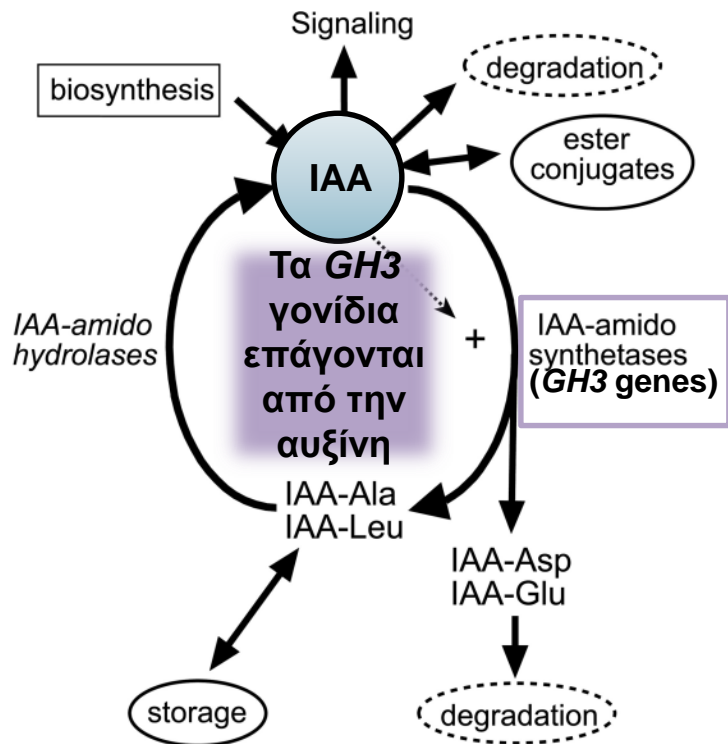
Σύζευξη με άλλα βιομόρια

- χαμηλού μοριακού βάρους (εστέρες με γλυκόζη ή myo-ινοσιτόλη, αμίδια)
- Υψηλού μοριακού βάρους (γλυκάνες: 7-50 γλυκόζες/ IAA, γλυκοπρωτεΐνες)

Τι εξυπηρετεί;

- μεταφορά (π.χ. IAA-myo-inositol από το ενδοσπέρμιο στο κολεόπτιλο (μέσω του ηθμού))
- καταβολισμός
- αποθήκευση

Η υπερέκφραση του ενζύμου σύζευξης της αυξίνης που κωδικοποιείται από το *GH3* γονίδιο μειώνει τα επίπεδα της αυξίνης στο φυτό και οδηγεί σε φαινότυπο νάνο

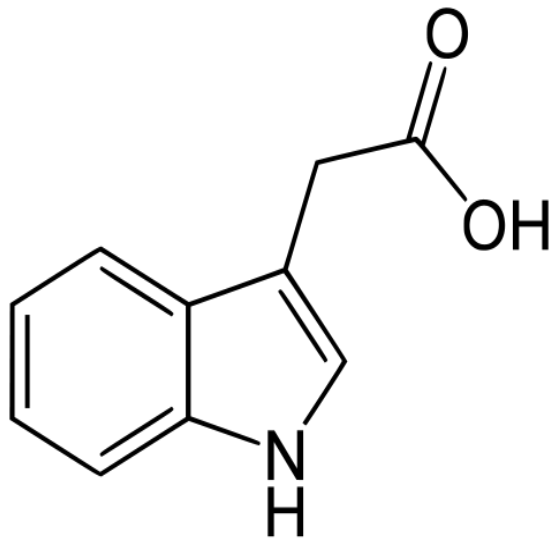


Zhang, S.-W., et al., (2009) Altered architecture and enhanced drought tolerance in rice via the down-regulation of indole-3-acetic acid by *TLD1/OsGH3.13* activation. *Plant Physiol.* 151: [1889-1901](#). Staswick, P.E., et al., (2005) Characterization of an Arabidopsis enzyme family that conjugates amino acids to indole-3-acetic acid. *Plant Cell* 17: [616-627](#). See also Ludwig-Müller, J. (2011) Auxin conjugates: their role for plant development and in the evolution of land plants. *J. Exp. Bot.* 62: [1757-1773](#).

Φυσιολογικές δράσεις αυξινών (σε επίπεδο κυττάρου)

- Κυτταρική διαίρεση (επαγωγή σύνθεσης CDC2)
- Κυτταρική αύξηση (επιμήκυνση κυτταρικών τοιχωμάτων)
(θεωρία όξινης αύξησης)
- Κυτταρική διαφοροποίηση (επαγωγή ξυλώματος και ηθμού από αυξημένες συγκεντρώσεις ή σύμφωνα με τη διαβάθμιση αυξίνης)

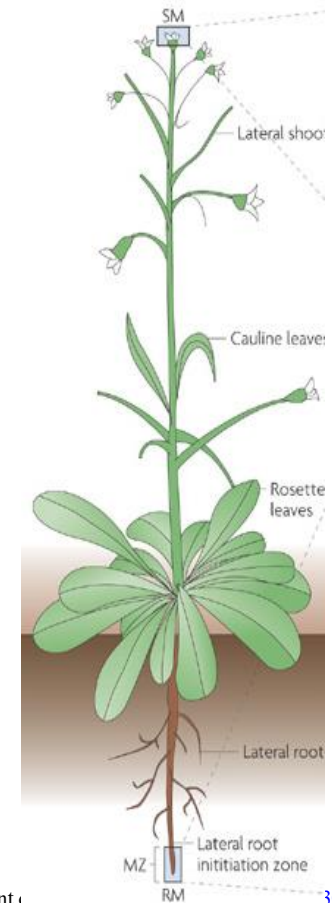
Οι δράσεις της αυξίνης διαμεσολαβώνται από μεταβολές στην έκφραση γονιδίων



Γονίδια που ελεγχουν την κυτταρική αύξηση

Γονίδια που εμπλεκονται σε μεταγωγή σήματος

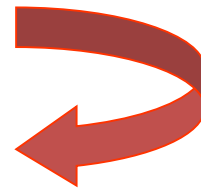
Γονίδια που συντονίζουν την απόκριση άλλων ορμονών



Φυσιολογικές δράσεις αυξινών

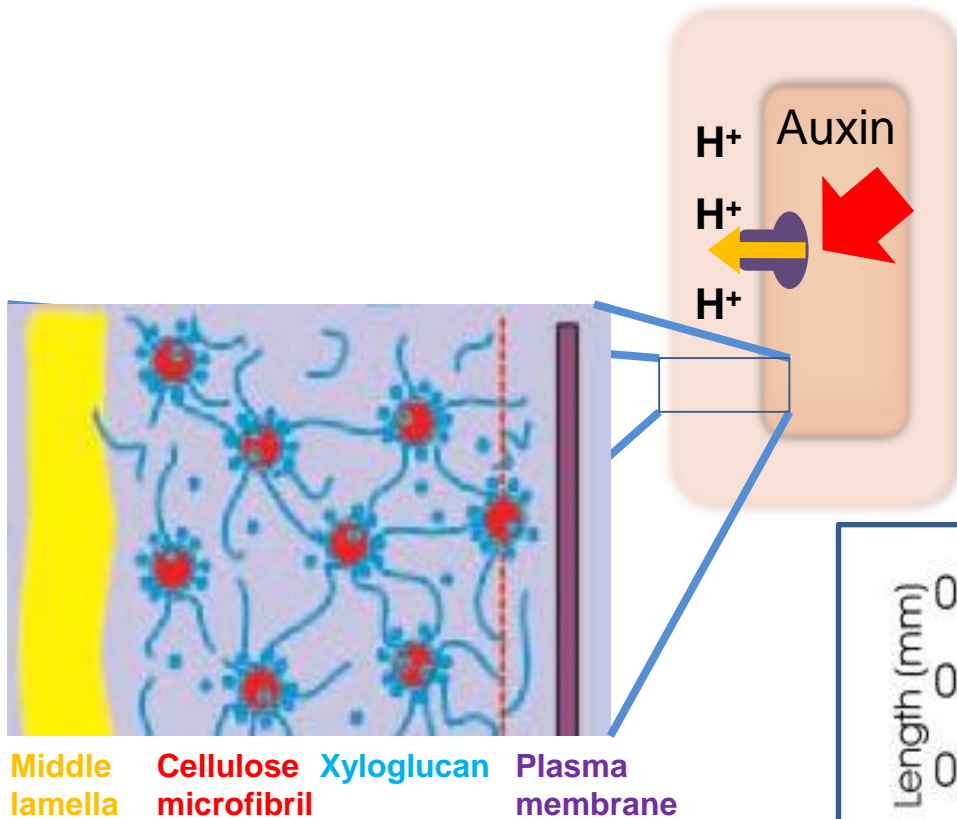
- Κυτταρική διαίρεση (επαγωγή σύνθεσης CDC2)
- Κυτταρική αύξηση (επιμήκυνση κυτταρικών τοιχωμάτων) (θεωρία όξινης αύξησης)
- Κυτταρική διαφοροποίηση (επαγωγή ξυλώματος και ηθμού από αυξημένες συγκεντρώσεις ή σύμφωνα με τη διαβάθμιση αυξίνης)

Θεωρία όξινης αύξησης

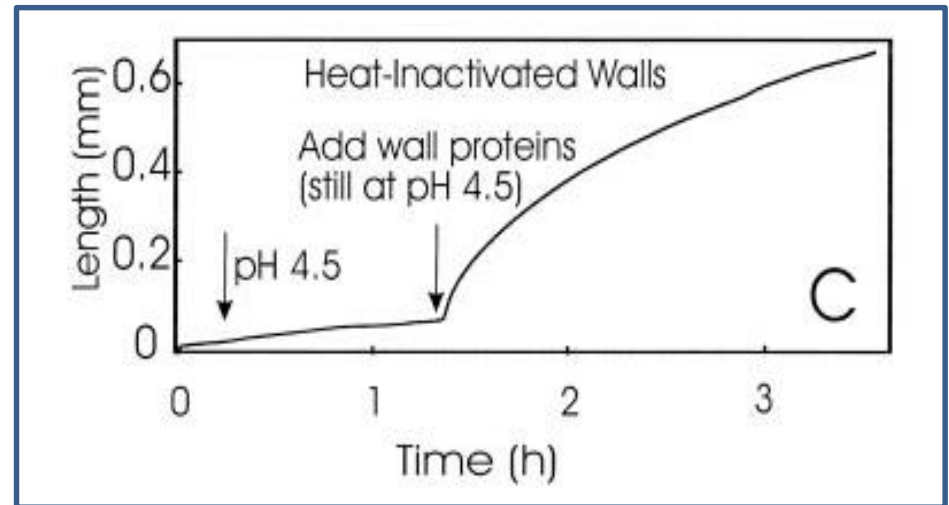


Ενεργοποίηση αντλίας πρωτονίων της πλασματικής μεμβράνης →
μείωση pH στον αποπλάστη →
ενεργοποίηση υδρολυτικών ενζύμων π.χ. εξπανσινών
(λύση δεσμών υδρογόνου μεταξύ κυτταρίνης και γλυκανών)

Μείωση του pH στο κυτταρικό τοίχωμα ενεργοποιεί εξπανσίνες



Το κυτταρικό τοίχωμα με πρωτεΐνες και σύνθετους πολυσακχαρίτες



Cosgrove, D.J. (1998) Cell wall loosening by expansins. *Plant Physiol.*118: 333–339; Cosgrove, D.J. (2001) Wall structure and wall loosening. A look backwards and forwards . *Plant Physiol.*125: 131–134.

Φυσιολογικές δράσεις αυξινών

Σε επίπεδο οργάνων και φυτικού οργανισμού

- δημιουργία και διατήρηση πολικής αύξησης
- επιμήκυνση βλαστού και κολεοπτίλων
- αναστολή επιμήκυνσης κύριας ρίζας (σε συγκεντρώσεις $> 10^{-8}$ M από IAA που προέρχεται από το ακραίο μερίστωμα της ρίζας, *arg1* & *aux1* μεταλλάγματα και μεταφέρεται βασιπεταλικά στα κύτταρα του παρεγχύματος ορισμένης ζώνης της ρίζας)
- τη ριζογένεση (πλαγίων ριζών από κυτταρικές διαιρέσεις στα κύτταρα του περικυκλίου)
- το έλεγχο της επάκριας κυριαρχίας
- αναστολή της γήρανσης των φύλλων
- την ανάπτυξη των ανθέων
- την καρπόδεση και την ανάπτυξη καρπών
- την ωρίμανση καρπών
- την εμφάνιση τροπισμών

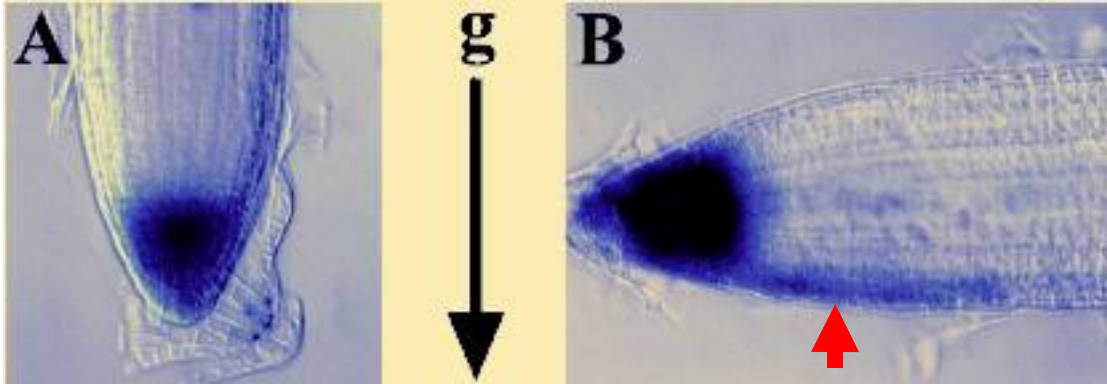
Φωτοτροπισμός

DR5:GUS κατασκευή

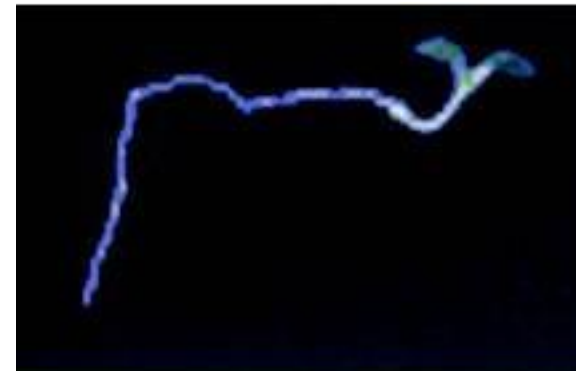
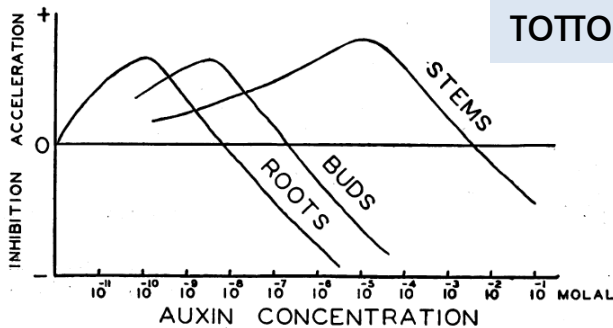


Πλευρική (lateral) διαβάθμιση συγκέντρωσης αυξίνης λόγω απόκρισης στο φως
Φωτουποδοχείς για το μονοπάτι σήματος μπλε-φωτός: *phototropins1* , *2*

Γεωτροπισμός



DR5::GUS έκφραση σε
ρίζες σε οριζόντια
τοποθέτηση

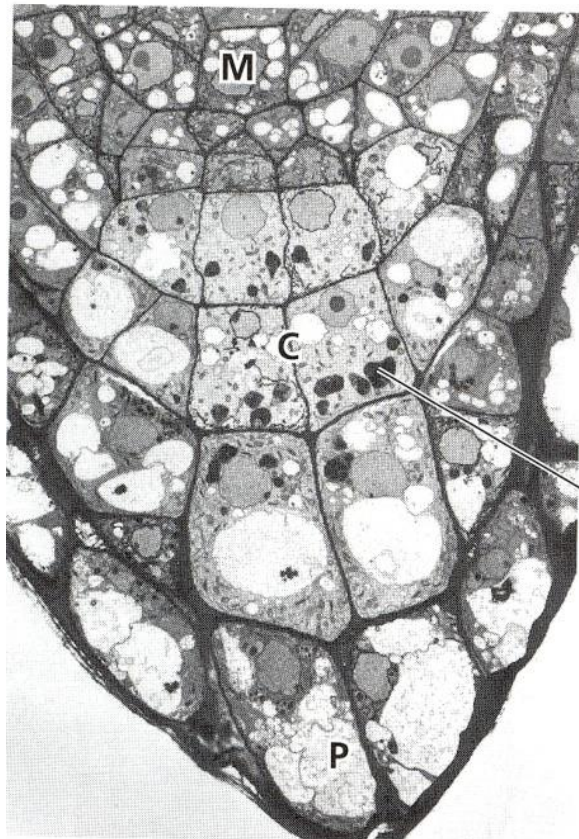


Η αύξηση της
συγκέντρωσης αυξίνης
στην κατω πλευρά της
ρίζας, αναστέλει την
επιμήκυνση των
κυττάρων

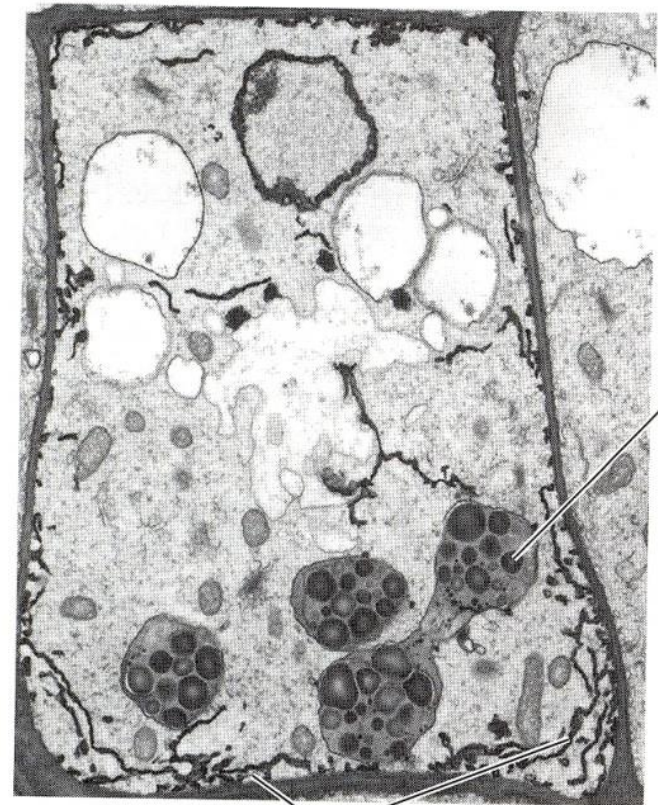
Rashotte, A.M., DeLong, A., and Gloria K. Muday, G.K. (2001) Genetic and chemical reductions in protein phosphatase activity alter auxin transport, gravity response, and lateral root growth. *Plant Cell* 13: [1683-1697](#); Thimann, K.V. (1938). Hormones and the analysis of growth. *Plant Physiol.* 13: [437-449](#); Luschnig, C., Gaxiola, R.A., Grisafi, P., and Fink, G.R. (1998) EIR1, a root-specific protein involved in auxin transport, is required for gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev.* 12: [2175-2187](#).

Γεωτροπισμός

- ❖ ταχύτατη συσσώρευση SAURs ασυμμετρικά
- ❖ αισθητήρες βαρύτητας : στατολιθοι και στατοκύτταρα



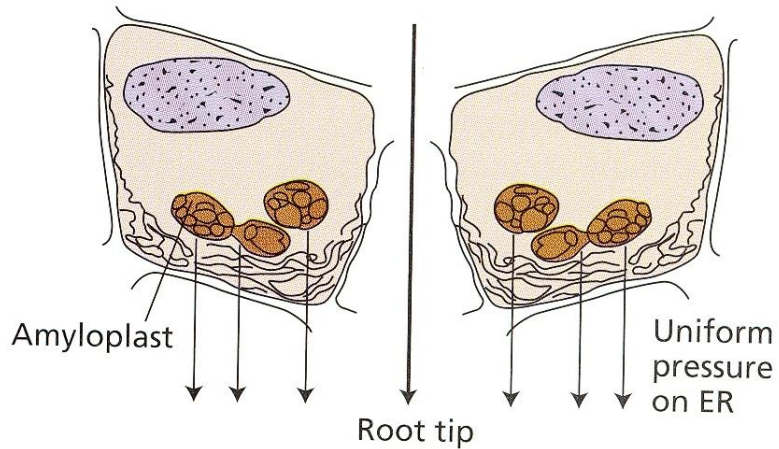
Statolith



Endoplasmic reticulum

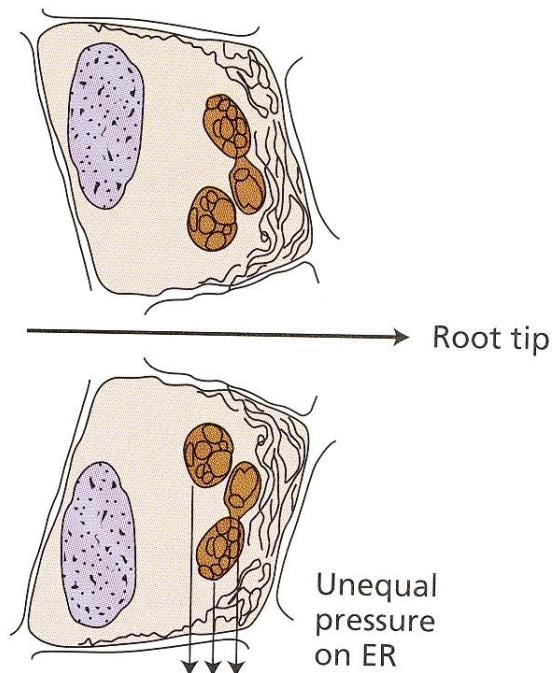
Μοντέλο αμύλου-στατολιθου

Vertical orientation



Amyloplasts tend to sediment in response to reorientation of the cell and to remain resting against the ER. When the root is oriented vertically, the pressure exerted by the amyloplasts on the ER is equally distributed.

Horizontal orientation

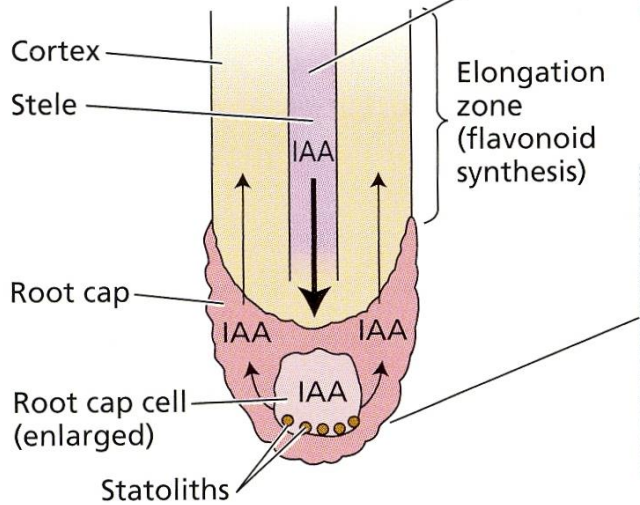


In a horizontal orientation the pressure on the ER is unequal on either side of the vertical axis of the root.

Αλλά και tensegrity model

Γεωτροπισμός και συγκέντρωση αυξίνης

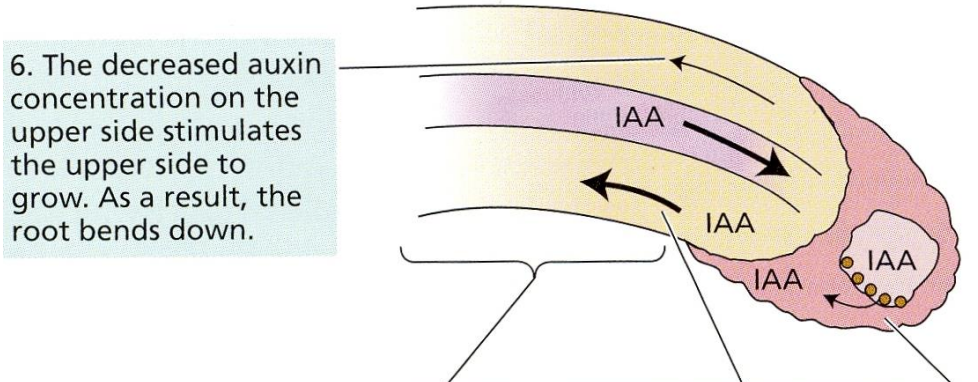
(A) Vertical orientation



1. IAA is synthesized in the shoot and transported to the root in the stele.

2. When the root is vertical, the statoliths in the cap settle to the basal ends of the cells. Auxin transported acropetally in the root via the stele is distributed equally on all sides of the root cap. The IAA is then transported basipetally within the cortex to the elongation zone, where it regulates cell elongation.

(B) Horizontal orientation



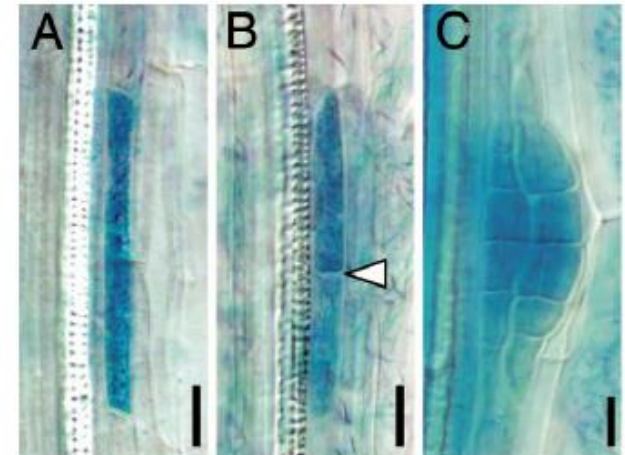
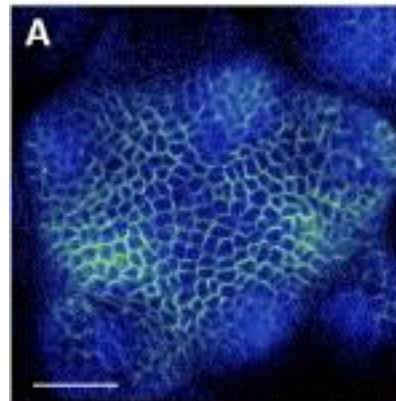
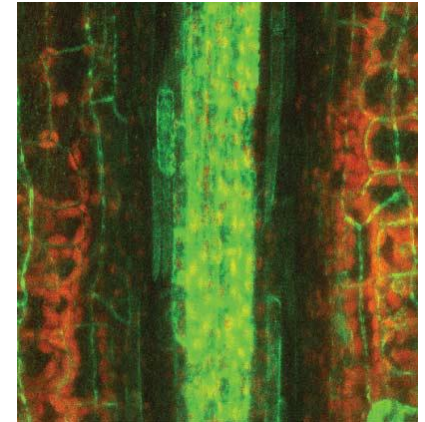
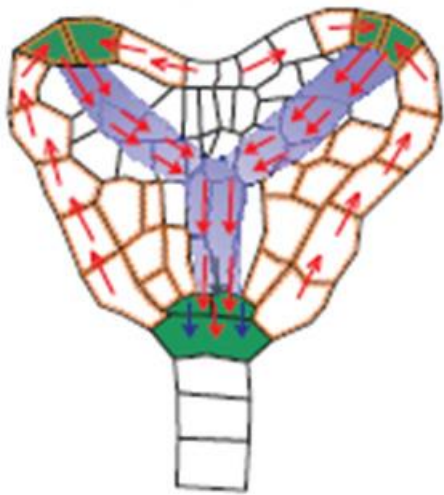
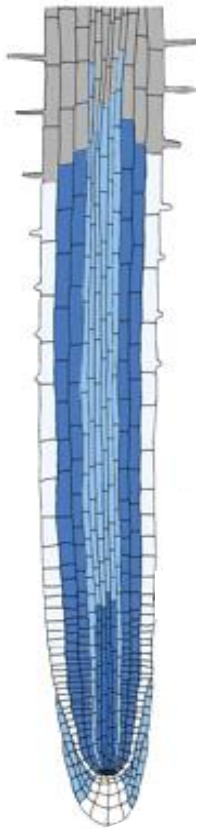
6. The decreased auxin concentration on the upper side stimulates the upper side to grow. As a result, the root bends down.

5. The high concentration of auxin on the lower side of the root inhibits growth.

4. The majority of the auxin in the cap is then transported basipetally in the cortex on the lower side of the root.

3. In a horizontal root the statoliths settle to the side of the cap cells, triggering polar transport of IAA to the lower side of the cap.

Η συγκέντρωση αυξίνης συνεισφέρει στη δημιουργία αναπτυξιακών προτύπων και στη διαφοροποίηση ΙΣΤΩΝ

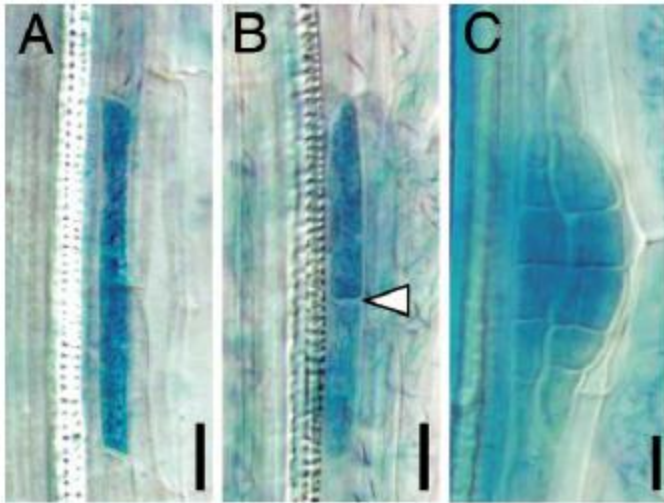




DR5:GUS

επαγωγή ξυλώματος και ηθμού σύμφωνα με τη διαβάθμιση αυξίνης

Αυξημένα επίπεδα αυξίνης σε ένα μοναδικό κύτταρο του περικυκλίου επαρκεί για την επαρχή πλάγιας ρίζας



DR5::GUS).

Dubrovsky, J.G., et al., (2008) Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells. Proc. Natl. Acad. Sci. 105: [8790-8794](#), copyright © by the National Academy of Sciences.

Μεταφορά αυξίνης

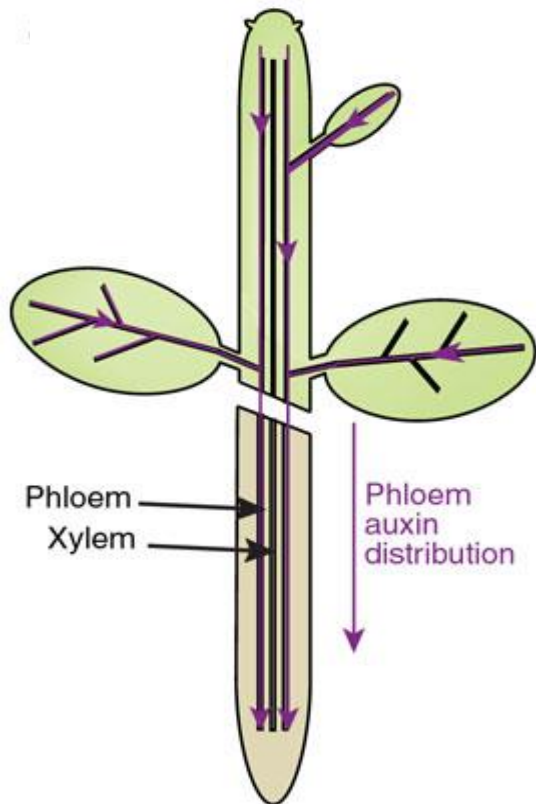
- ✓ Πολική μεταφορά
 - ❖ διακυτταρικά και όχι από τον συμπλάστη
 - ❖ μόνο για ενεργές μορφές αυξινών
- ✓ Βασιπεταλικά (από την κορυφή προς τη βάση)
 - ❖ με ταχύτητα 5-20 mm/h
 - ❖ μέσω του παρεγχύματος του αγωγού ιστού
 - ❖ απαιτείται ενέργεια
 - ❖ ανεξάρτητη της βαρύτητας
- ✓ Ακροπεταλικά (προς την κορυφή- άκρο της ρίζας)
 - ❖ μέσω του ηθμού (μη πολική)

Αλλά και

- ✓ Βασιπεταλική μεταφορά από το κορυφαίο ριζικό μερίστωμα στη ρίζα (καθορισμός γεωτροπισμού)

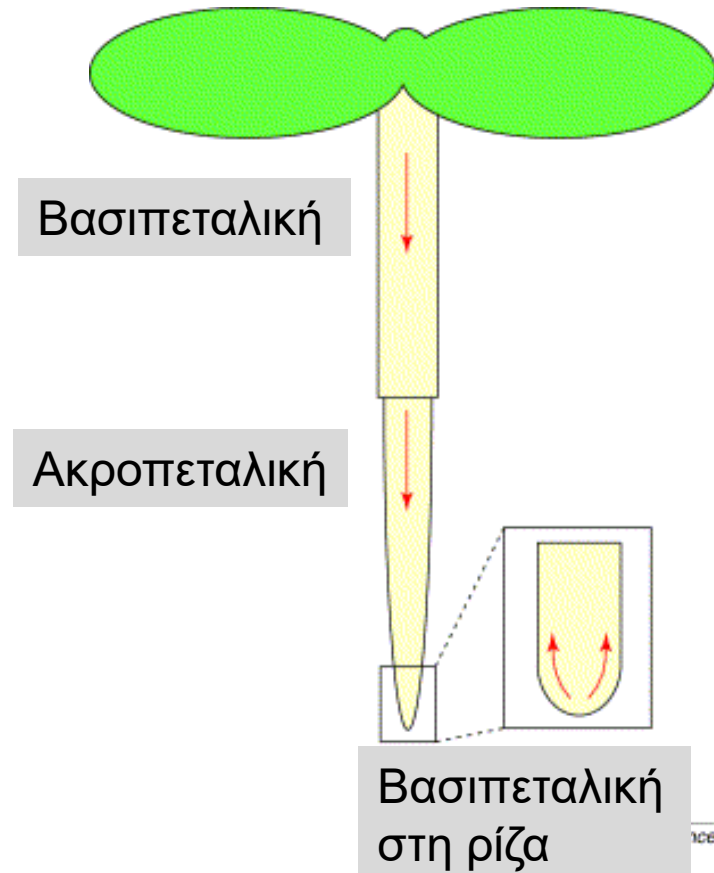
Μετάβαση από μη πολική μεταφορά σε πολική

Πολική μεταφορά αυξίνης



Η αυξίνη μετακινείται σε μεγάλες αποστάσεις μέσω του φλοιώματος.

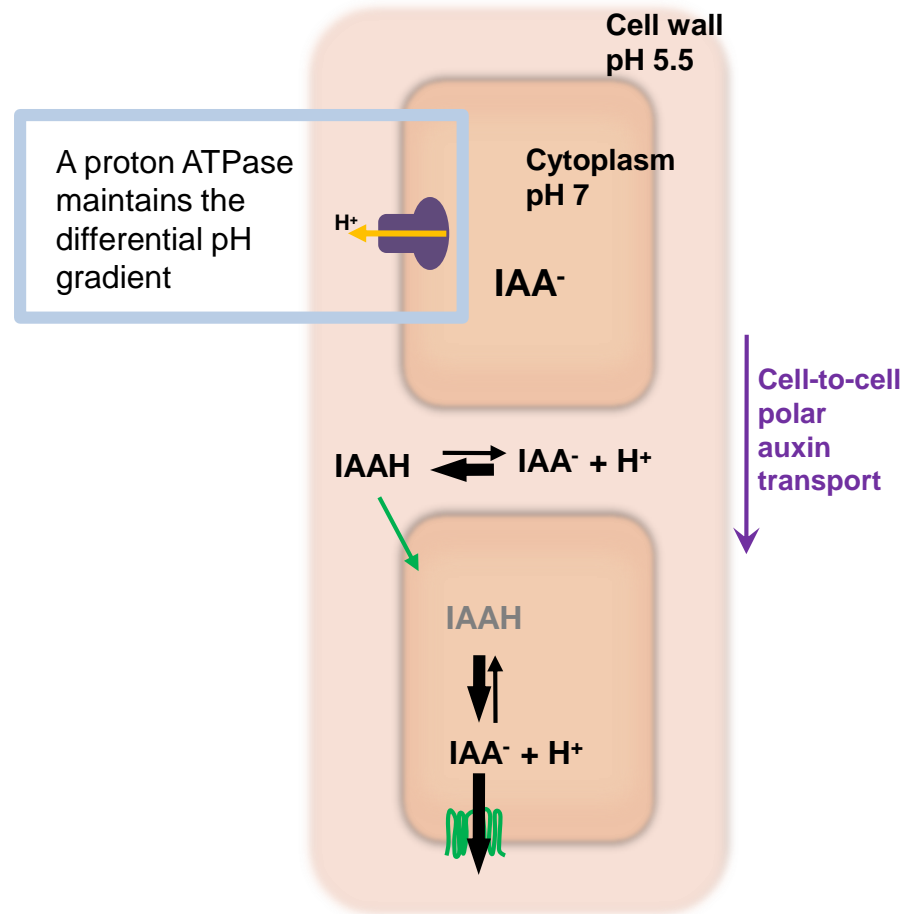
Και μέσω εξειδικευμένων μεταφορέων.



Χημειωσμωτικό μοντέλο βασίπεταλικής μεταφοράς αυξίνης

Indole-3-acetic acid is a charged anion (IAA^-) in the cytoplasm (pH 7).

In the more acidic cell wall (pH 5.5) some is uncharged (IAAH). The uncharged form crosses the plasma membrane into the cell where it is deprotonated and unable to exit other than through specific transporters.



Χημειοσωματικό μοντέλο βασιπεταλικής μεταφοράς αυξίνης

επηρεάζει το γεωτροπισμό

Το κυτταρικό τοίχωμα έχει όξινο pH

Η είσοδος της αυξίνης γίνεται

- Με παθητική διάχυση της πρωτονιωμένης μορφής IAAH
- Με ενεργή μεταφορά από συμεταφορέα H⁺

Το κυτόπλασμα έχει ουδέτερο pH και η αυξίνη είναι με μορφή ανιόντος

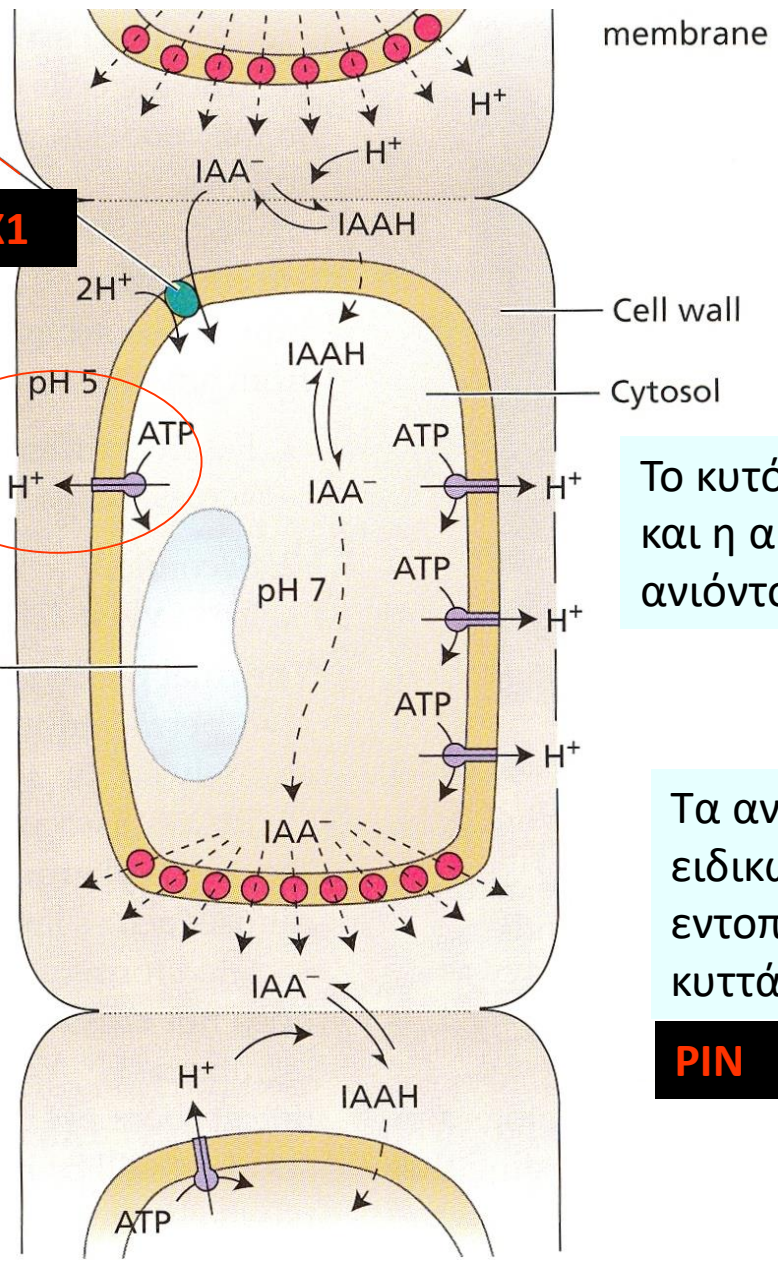
Τα ανιόντα εξέρχονται μέσω ειδικών πρωτεϊνών εξόδου, που εντοπίζεται στη βάση του κυττάρου

Apex

AUX1

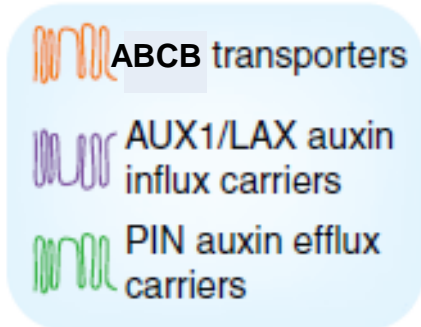
Vacuole

Base

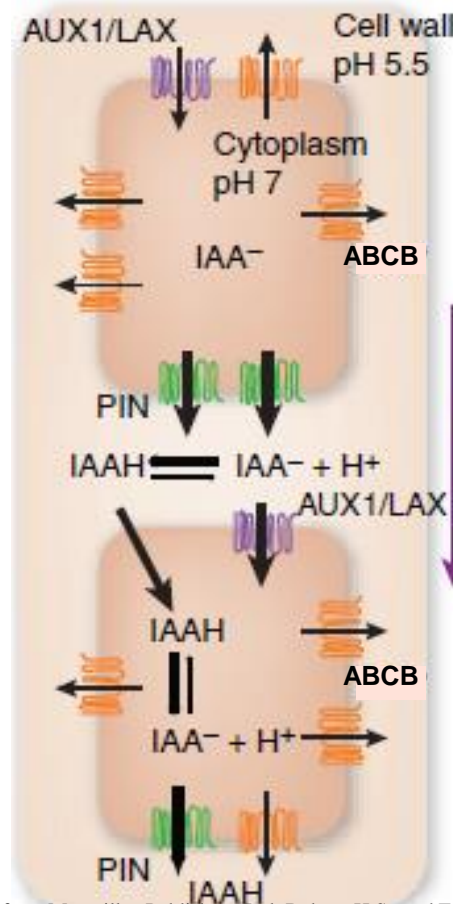


PIN

Η αυξίνη μετακινείται με μεταφορείς εισόδου και εξόδου



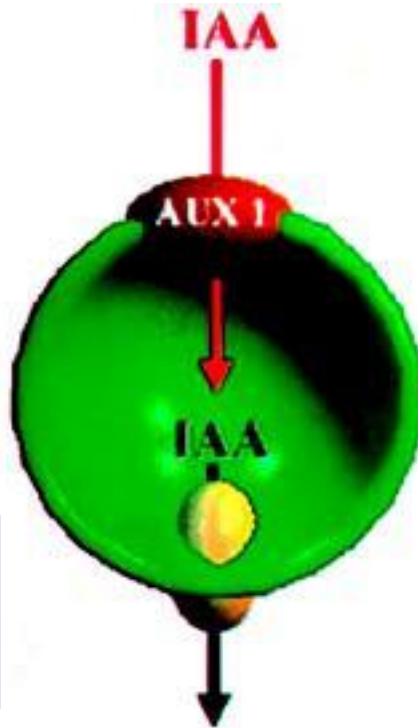
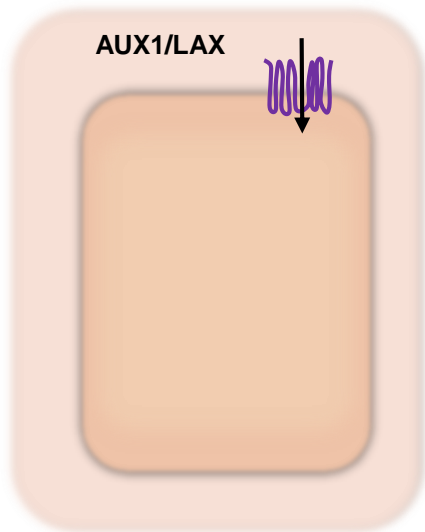
Οι AUX1/LAX μεταφορείς εισόδου μεταφέρουν το IAAH μέσα στο κυτόπλασμα.



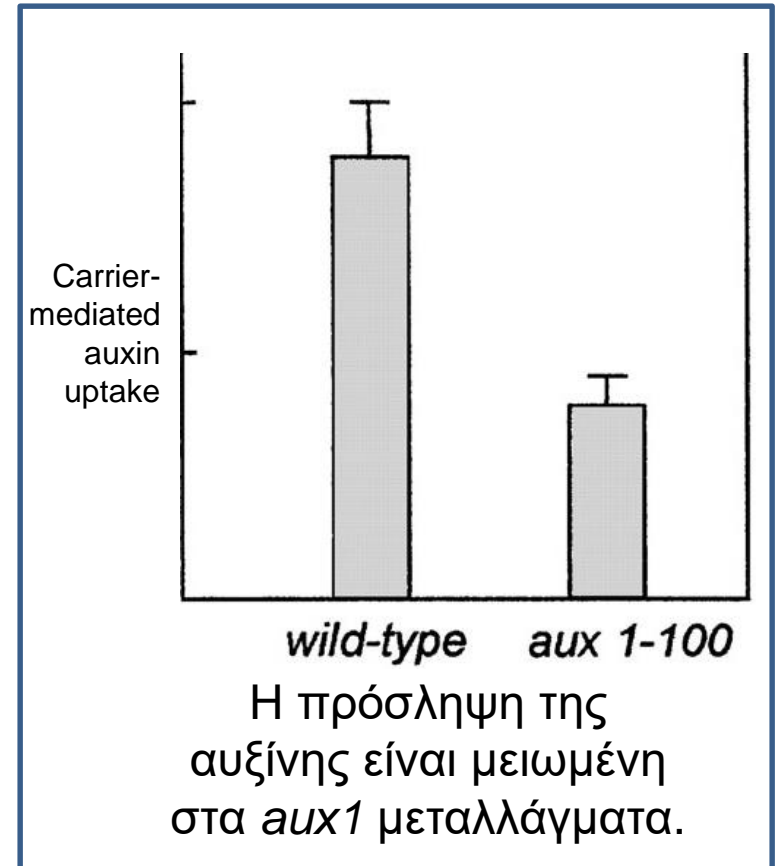
Η οικογένεια PIN πρωτεϊνών οδηγεί το IAA έξω από το κύτταρο

Οι ABCB μεταφορείς (MDR ή PGP) μεταφέρουν αυξίνη προς διάφορες κατευθύνσεις

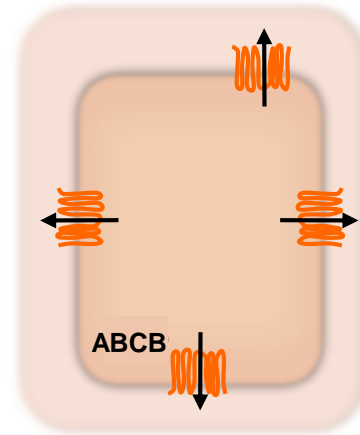
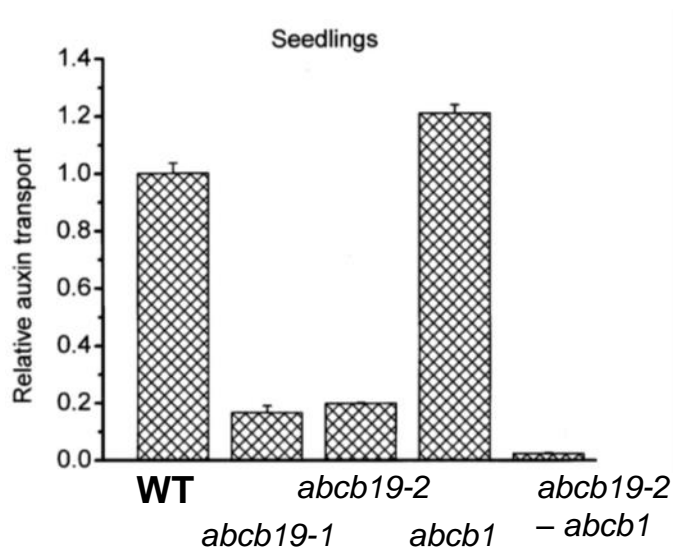
Η AUX1 μεταφέρει την αυξίνη μέσα στο κύτταρο



Πρωτεΐνες όπως η AUX1 ονομάζονται LAX (Like AUX1).



The **ABCB** proteins are important for auxin transport



WT *abcb19-1*

Στο *Arabidopsis* υπάρχουν 21 ABCB πρωτεΐνες

Loss-of-function of some *ABCB* genes causes diverse phenotypes including dwarfism and altered tropisms.

Wu, G., Lewis, D.R., and Spalding, E.P. (2007) Mutations in *Arabidopsis* multidrug resistance-like ABC transporters separate the roles of acropetal and basipetal auxin transport in lateral root development. *Plant Cell* 19: [1826-1837](#). Noh, B., Murphy, A.S., and Spalding, E.P. (2001) *Multidrug Resistance*-like genes of *Arabidopsis* required for auxin transport and auxin-mediated development. *Plant Cell* 13: [2441-2454](#).

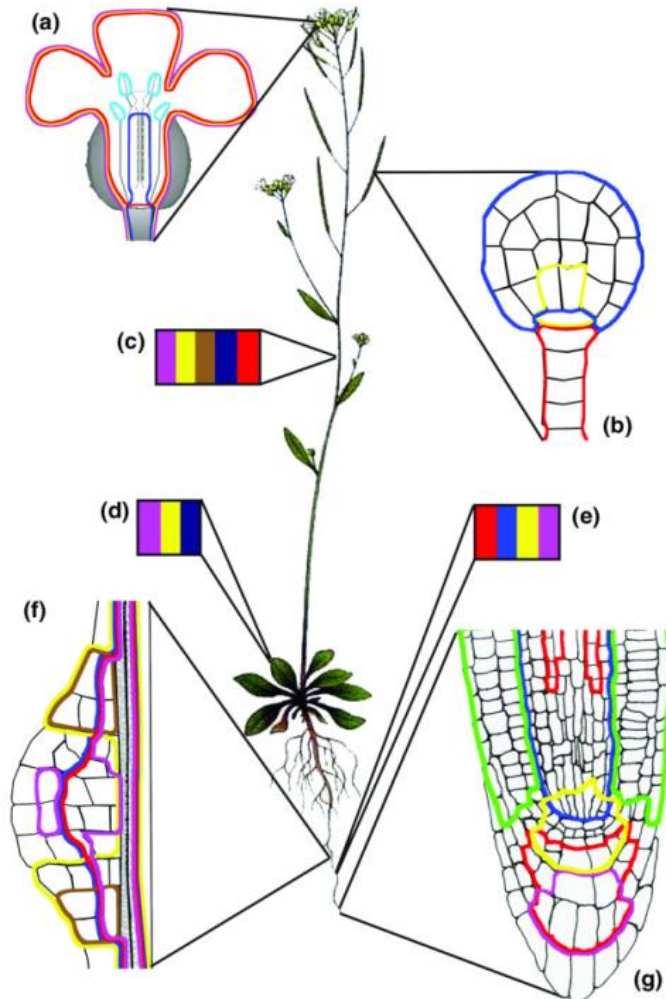
Οι **PIN** πρωτεΐνες πήραν το ονόμα τους από το *pin-formed* μετάλλαγμα

pin-formed, με μετάλλαξη στο *PIN1* γονίδιο: ανώμαλα φύλλα και απουσία άνθους



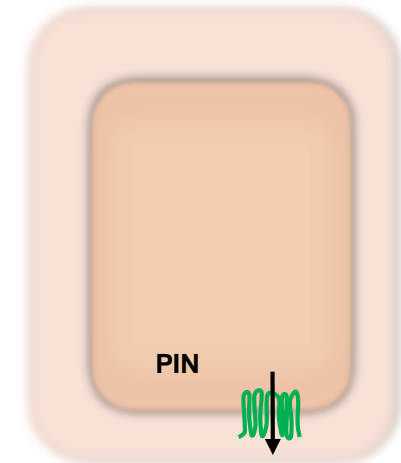
Galweiler, L., Guan, C., Muller, A., Wisman, E., Mendgen, K., Yephremov, A., and Palme, K. (1998). Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in Arabidopsis vascular tissue. *Science* 282: [2226–2230](#), reprinted with permission from AAAS.

Οι PIN μεταφορείς εξόδου της αυξίνης κωδικοποιούνται από γονίδια που εκφράζονται διαφορεικά

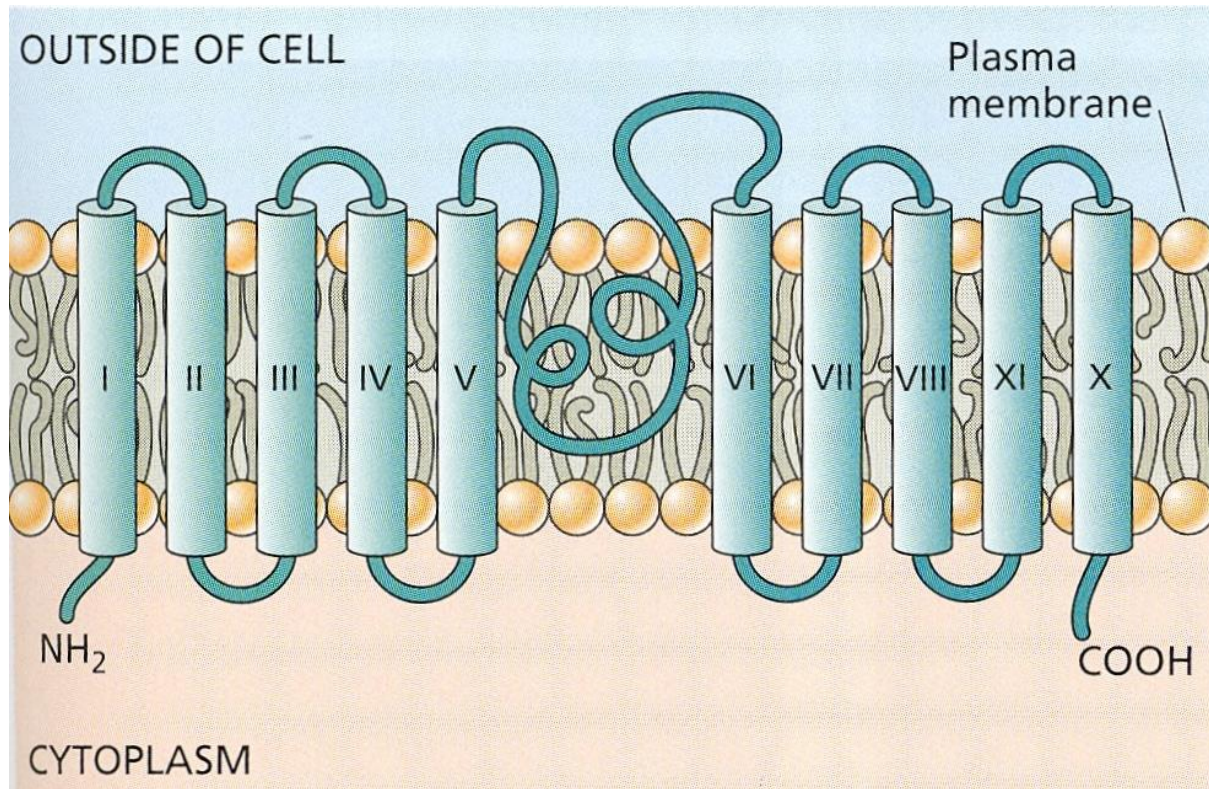


Key:

PIN1	PIN2
PIN3	PIN4
PIN6	PIN7
PIN8	

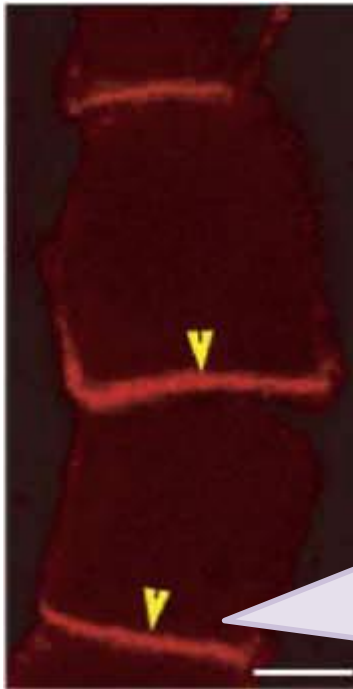


Křeček, P., Skůpa, P., Libus, J., Naramoto, S., Tejos, R., Friml J., and Zažímalová, E. (2009) The PIN-FORMED (PIN) protein family of auxin transporters. *Genome Biology* 10: [249](#).



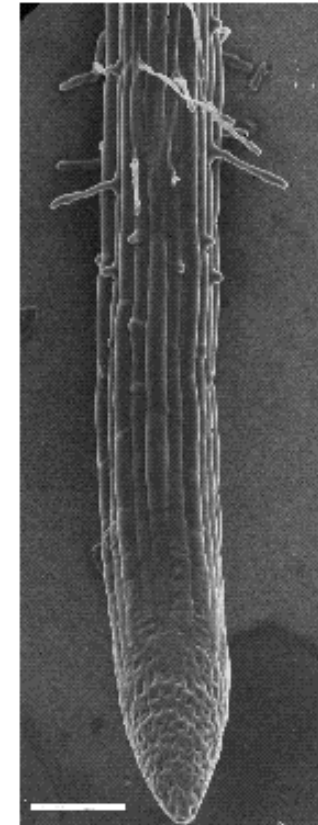
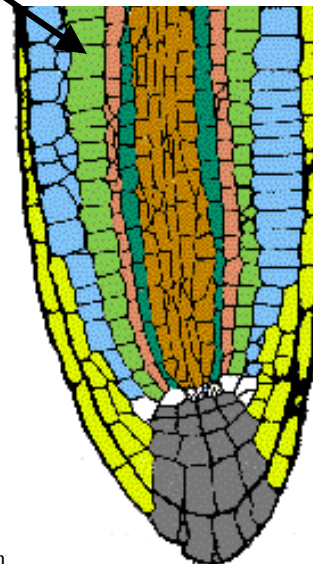
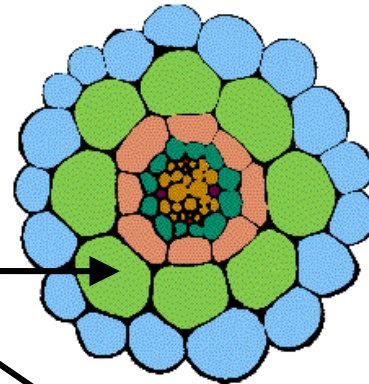
Τοπολογική παράσταση PIN μεταφορέων

Οι PIN πρωτεΐνες τοποθετούνται ασυμμετρικά στα φυτικά κύτταρα



PIN1 εντοπίζεται στην κάτω επιφάνεια των κυττάρων της ρίζας

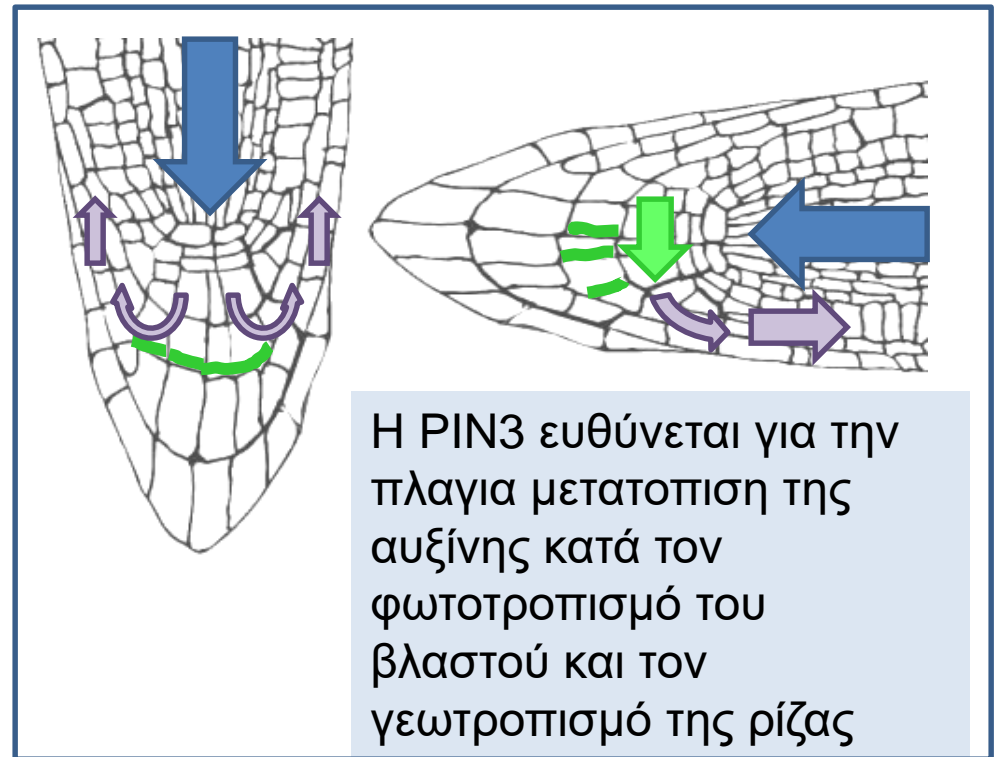
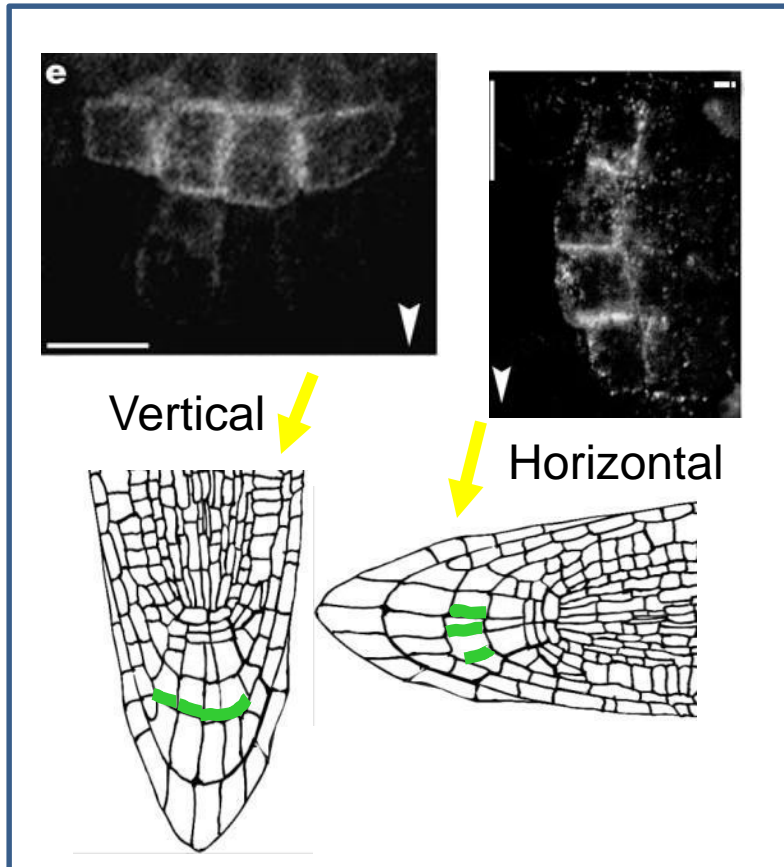
Η PIN1 είναι υπεύθυνη για τη ροή της αυξίνης από το ακραίο μερίστωμα στο ριζικό ακραίο μερίστωμα



Βαση ρίζας

Ακρο ρίζας

Η PIN3 αλλάζει πολικότητα σε απόκριση στην βαρύτητα

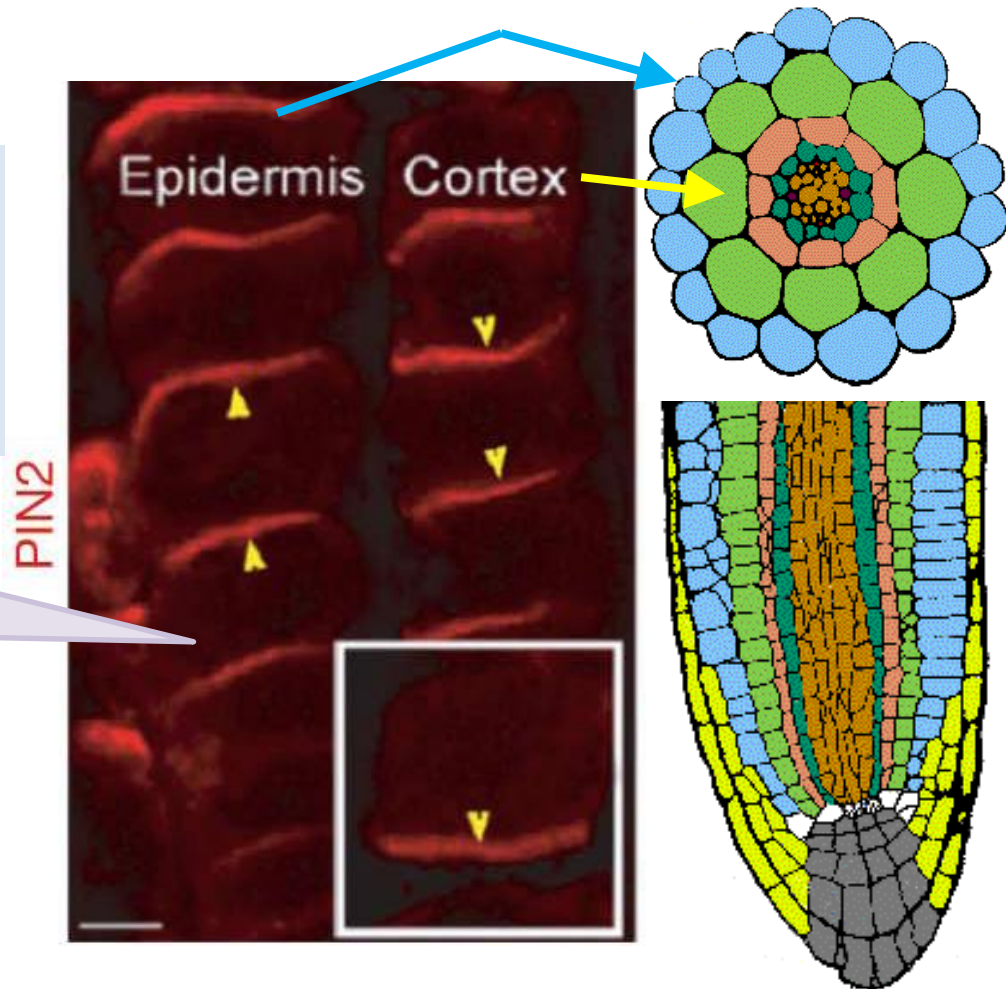


Reprinted by permission from Macmillan Publishers, Ltd. Friml, J., Wisniewska, J., Benkova, E., Mendgen, K., and Palme, K. (2002). Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in Arabidopsis. *Nature* 415: [806-809](#). Adapted from Tanaka, H., Dhonukshe, P., Brewer, P. & Friml, J. (2006) Spatiotemporal asymmetric auxin distribution: a means to coordinate plant development. *Cell. Mol. Life Sci.* 63: [2738-2754](#).

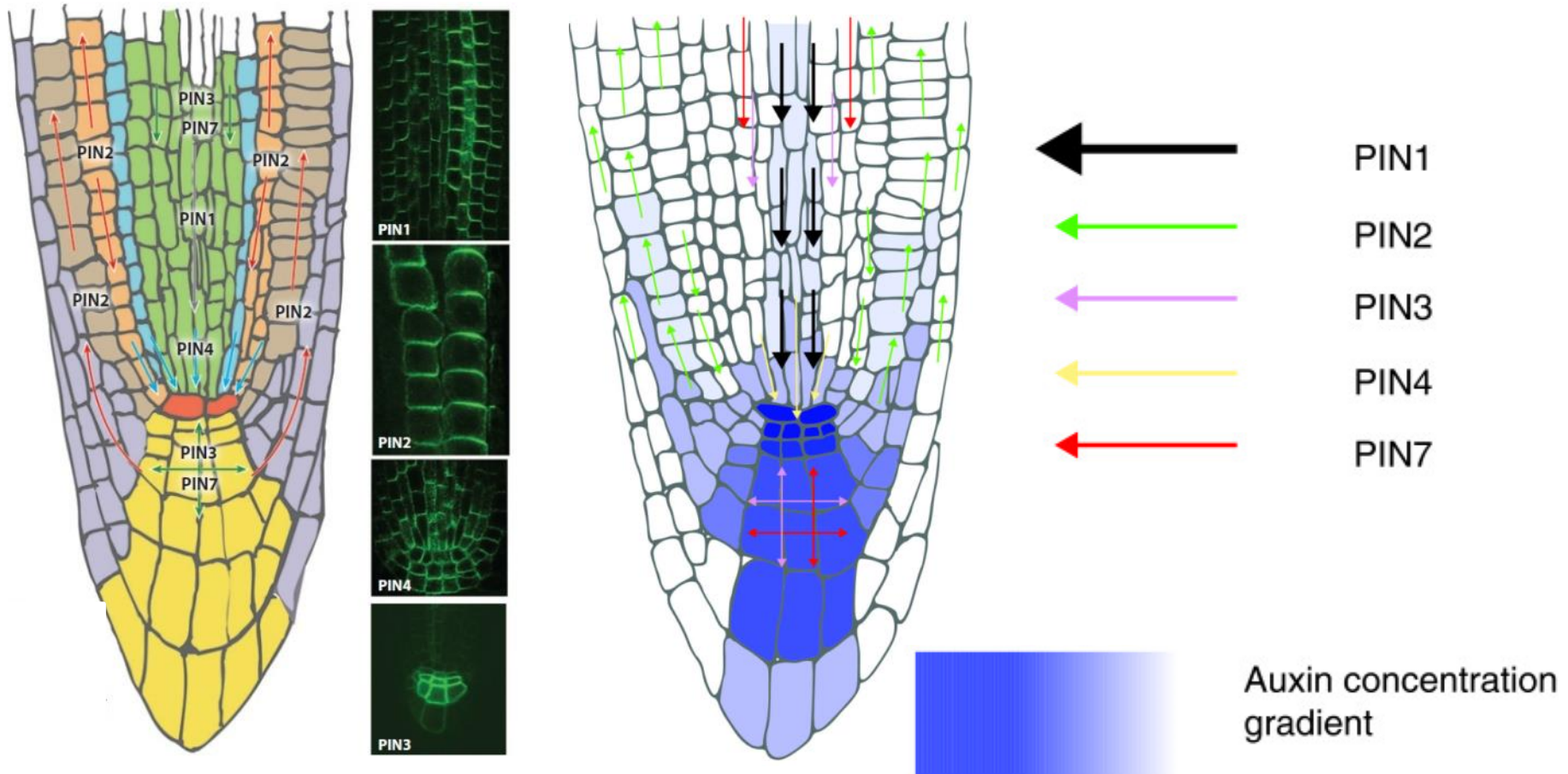
Διαφορετικές PIN πρωτείνες τοποθετούνται σε διαφορετικές θέσεις στα κύτταρα

Η PIN2 εντοπίζεται στην κάτω επιφάνεια στα κύτταρα του φλοιού της ρίζας και στην πάνω επιφάνεια των επιδερμικών κυττάρων

Η PIN2 δρα κυρίως για την επα-διανομή της αυξίνης κατά τον γεωτροπισμό

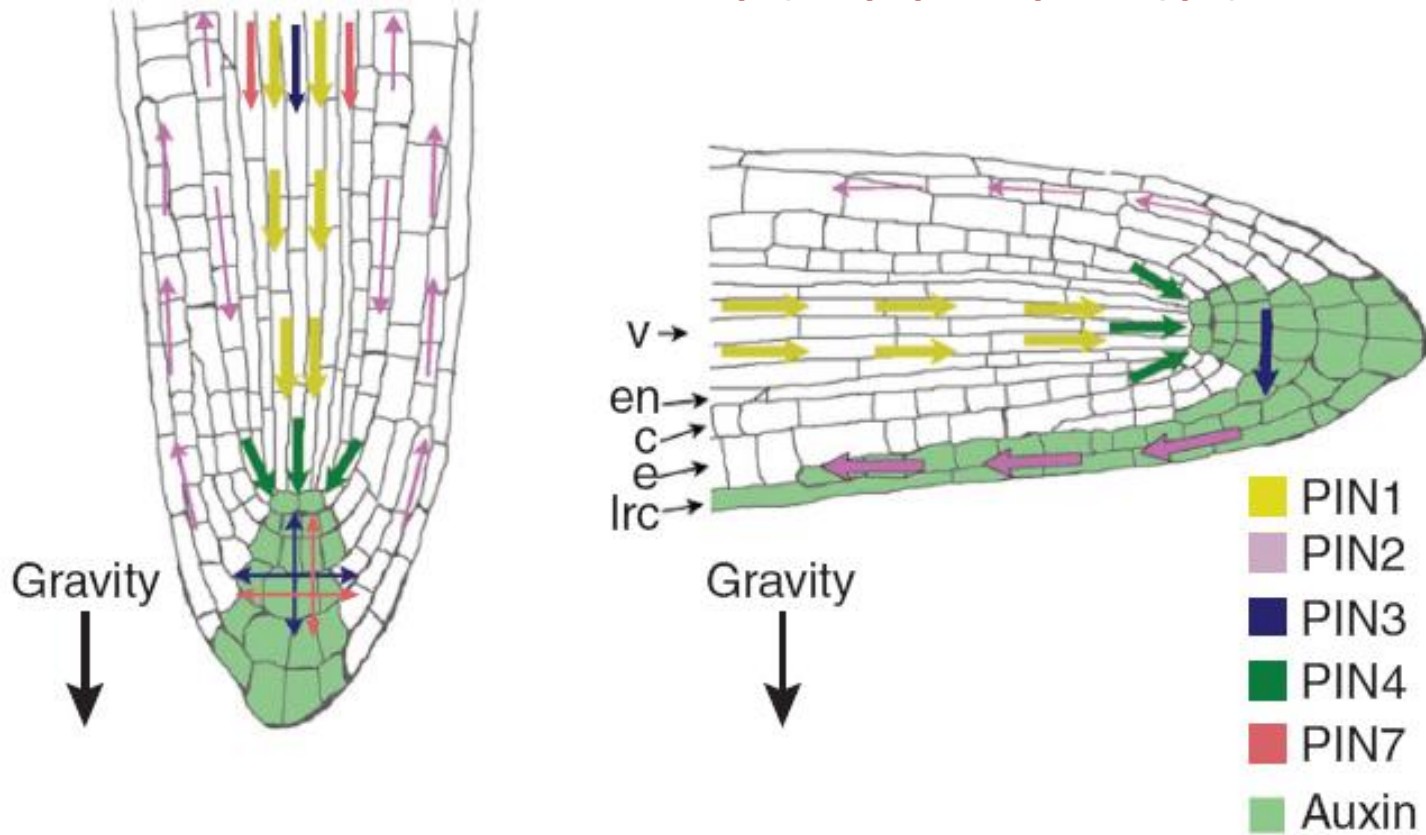


Η κατανομή των PIN πρωτεϊνών συνεισφέρει στη δημιουργία διαβάθμισης αυξίνης gradients



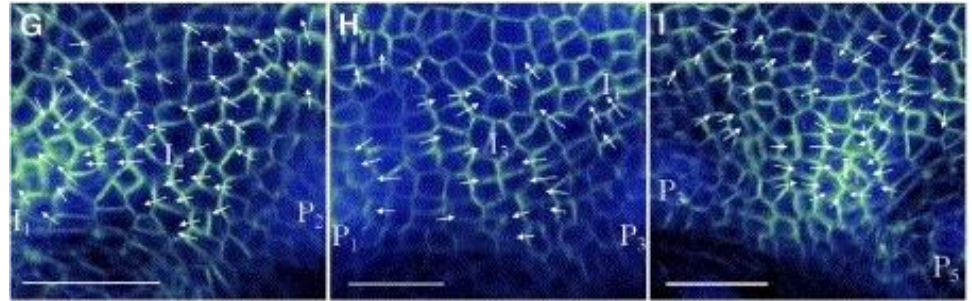
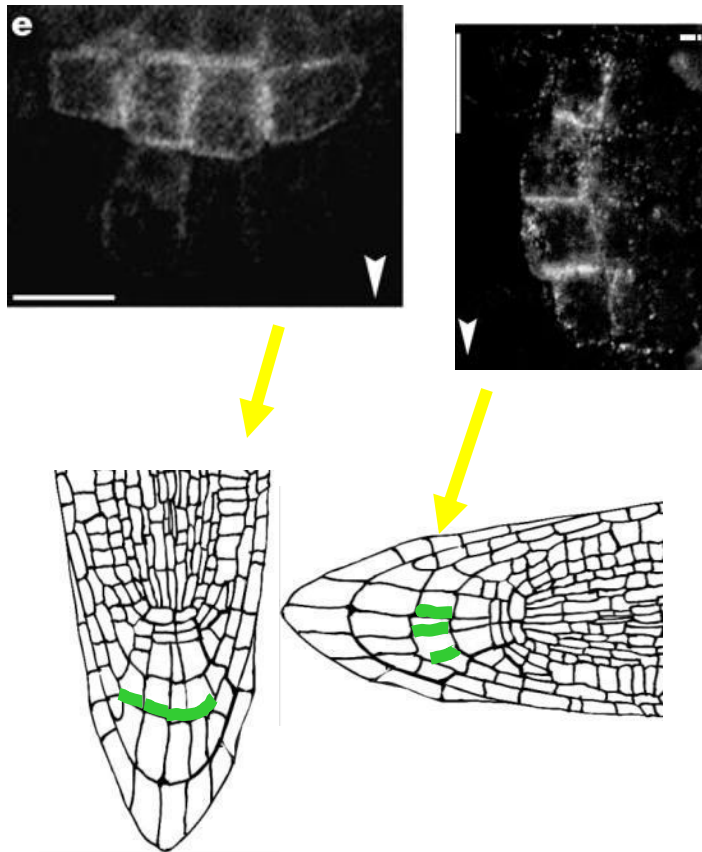
Ακροπεταλικά (προς την κορυφή- άκρο της ρίζας)

Βασιπεταλική μεταφορά από το κορυφαίο ριζικό μερίστωμα στη ρίζα



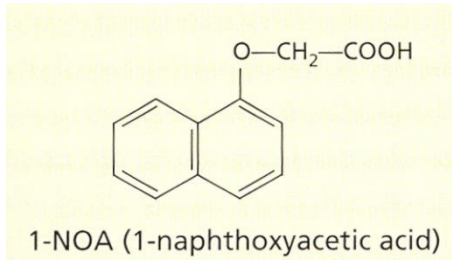
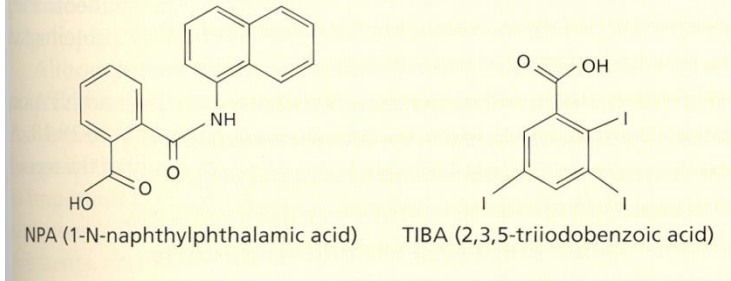
Βασιπεταλικά (από την κορυφή προς τη βάση)

Οι PIN πρωτεΐνες μετακινούνται μέσα στα κύτταρα και τους ιστούς

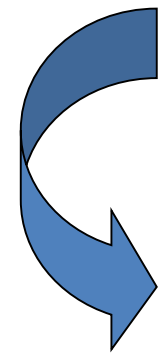
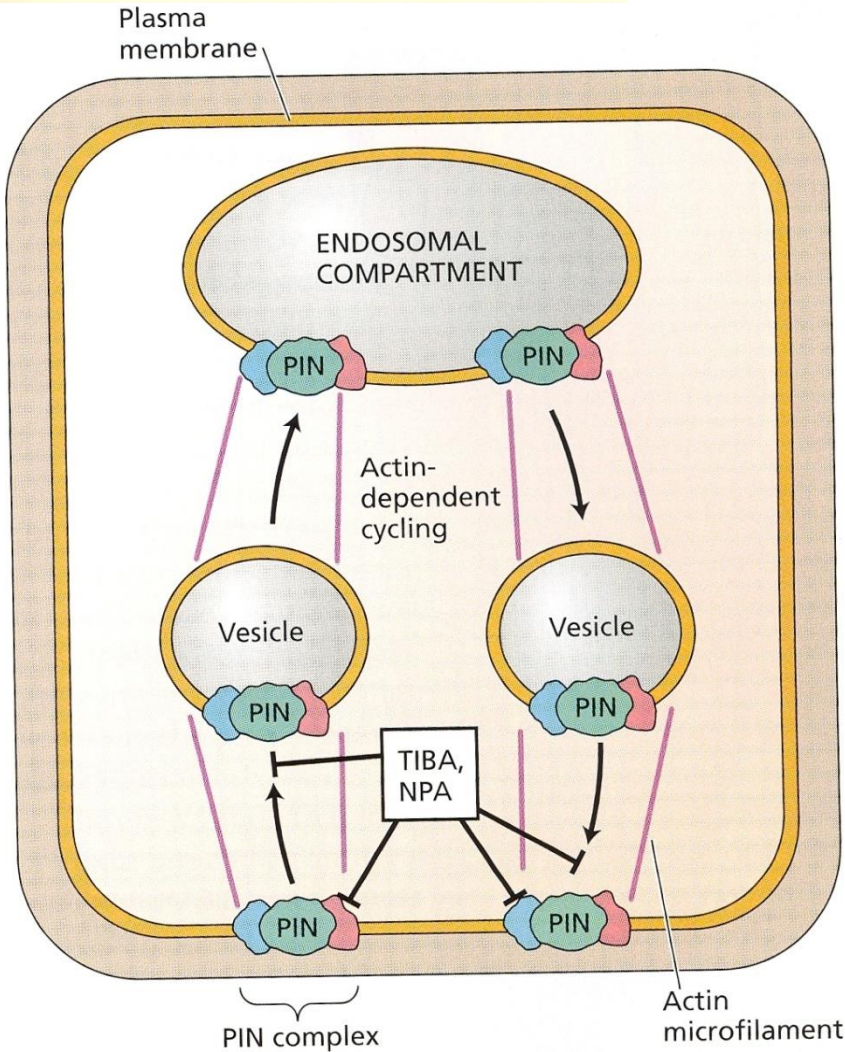
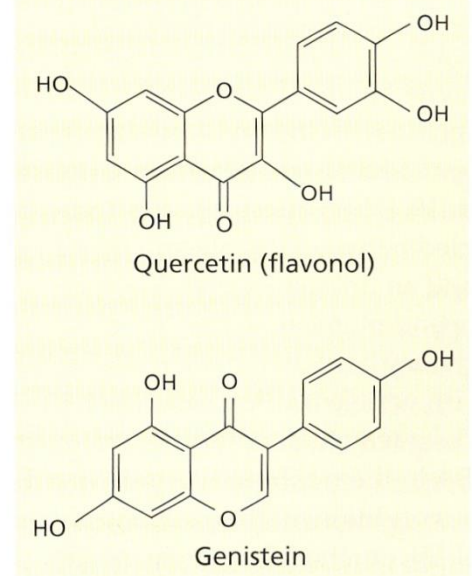


ΣΕ αντίθεση με τις ABCB πρωτεΐνες, οι PIN μπορούν να αλλάξουν ταχυστα τη θέση τους μέσα στο κύτταρο

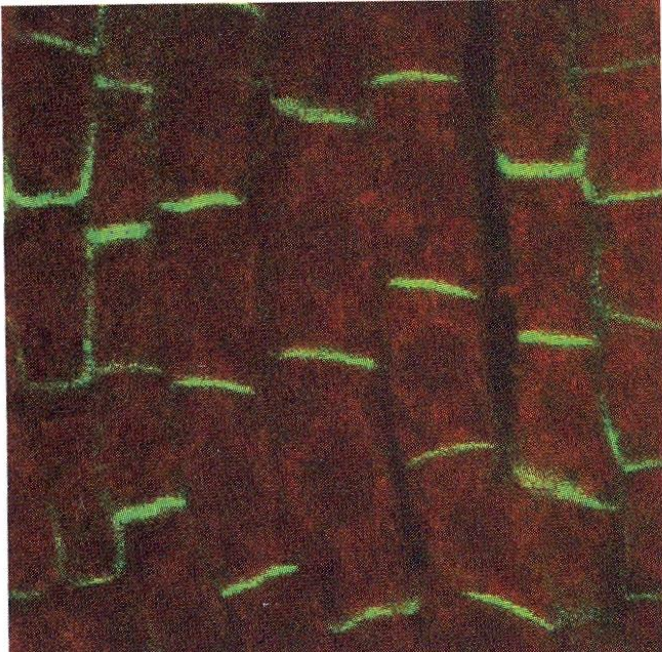
Auxin transport inhibitors not found in plants



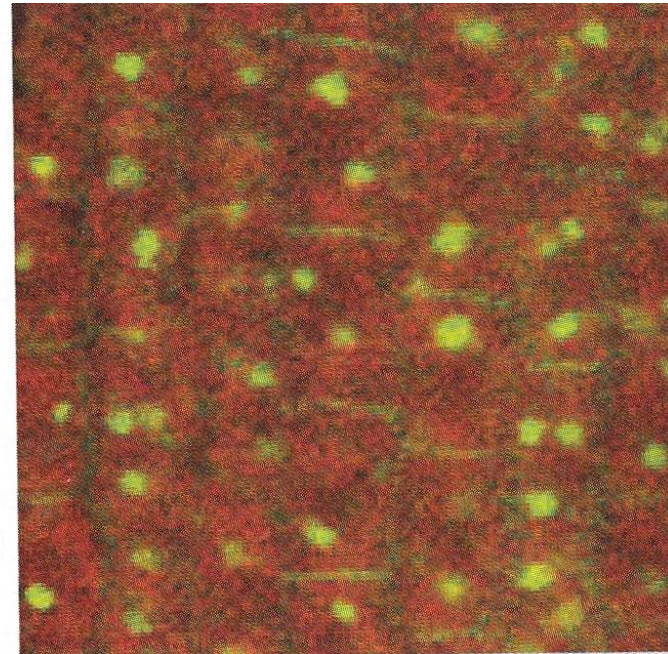
Naturally occurring auxin transport inhibitors



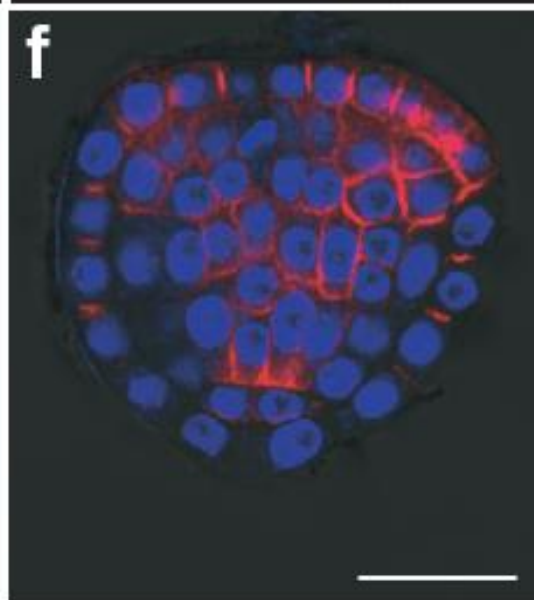
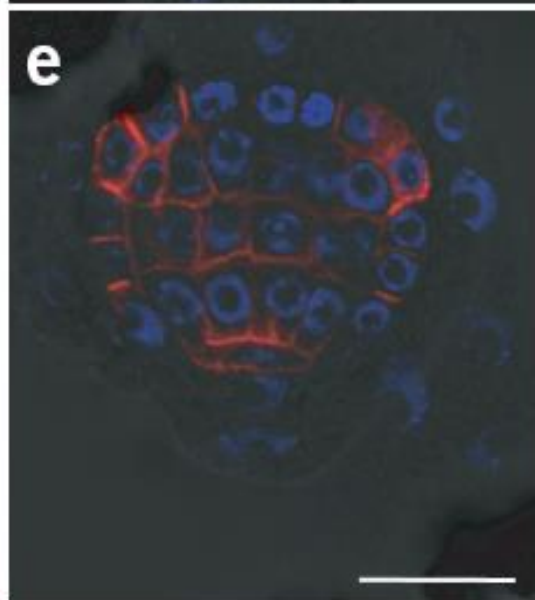
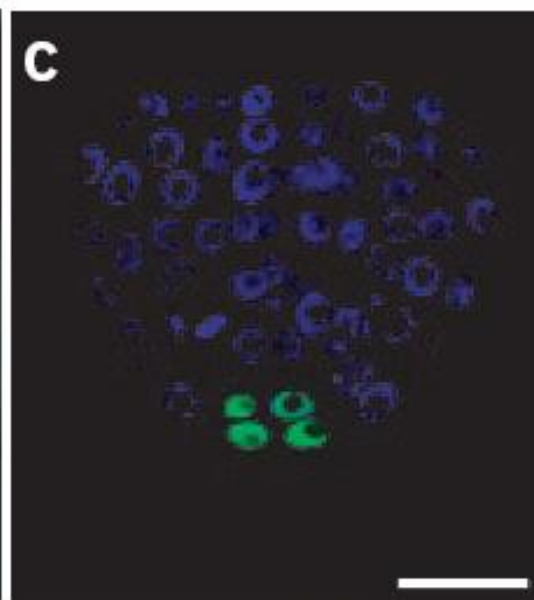
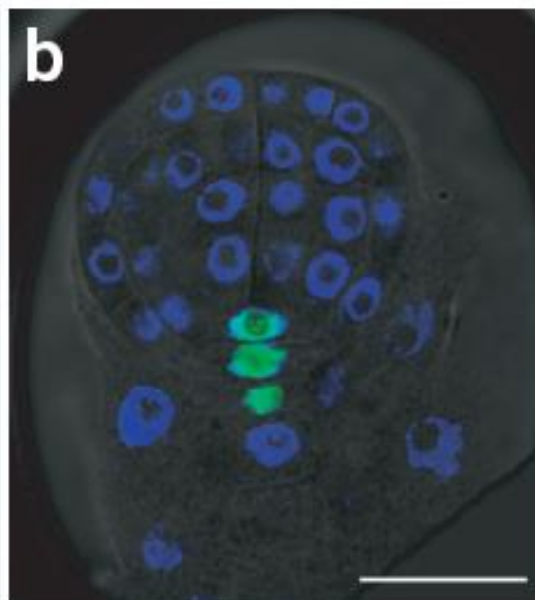
Τα φλαβονοειδή δρούν ως ενδογενείς αναστολείς της μεταφοράς αυξίνης (αναστολείς φωσφατασών και κινασών)



Εντοπισμός της PIN1
ασυμμετρικά στο κύτταρο



Αναστολείς της μεταφοράς αυξίνης
προκαλούν τη μεταφορά της PIN στην
πλασματική μεμβράνη

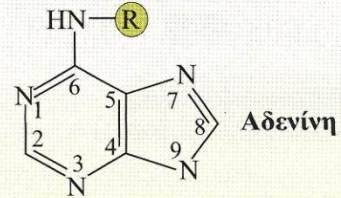
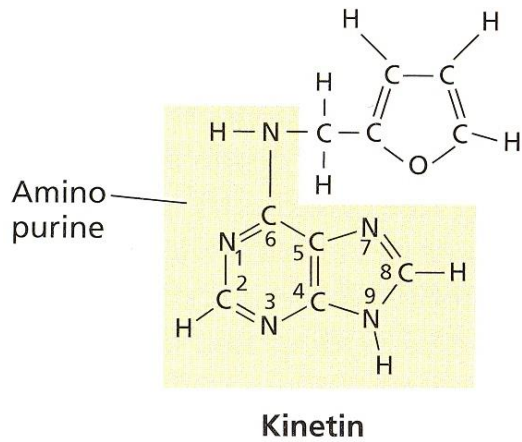


Χημειωσμοτικό μοντέλο βασιπεταλικής μεταφοράς αυξίνης



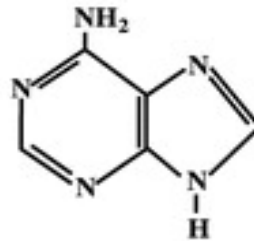
η πολική μεταφορά αυξίνης καθορίζεται από το βήμα εξόδου από το κύτταρο

ΚΥΤΟΚΛΙΝΕΣ



R	Ονομασία	Σύντμηση
	N⁶-(Δ²-Ισοπεντενυλ)αδενίνη	iP
	trans-Zεατίνη	t-Z
	cis-Zεατίνη	c-Z
	Διυδροζεατίνη	(diH)Z

N⁶-υποκατάστατα-αδενίνης



adenine

Isopentenyl adenine

trans-zeatin

dihydrozeatin

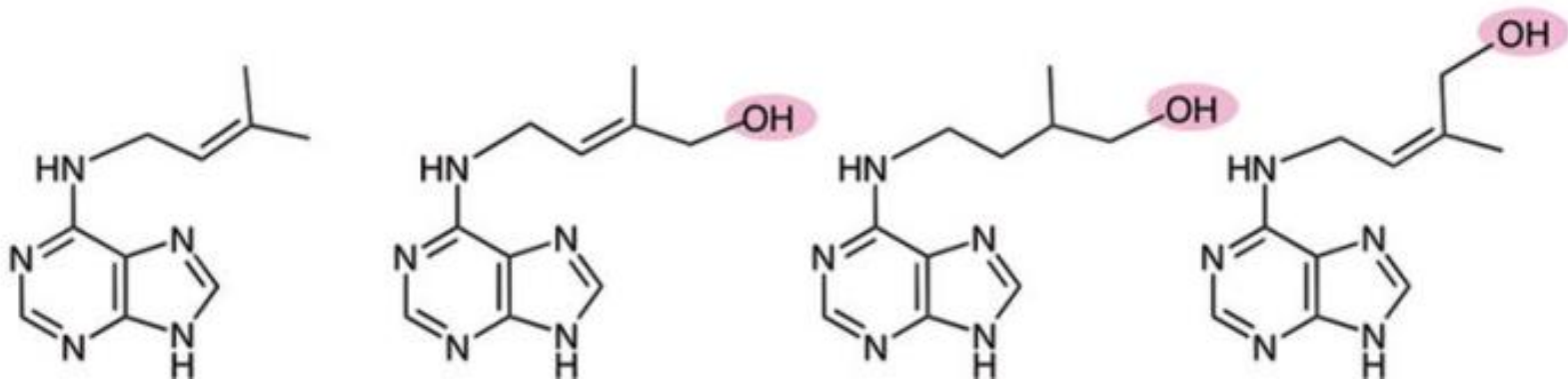
cis-zeatin

iP

tZ

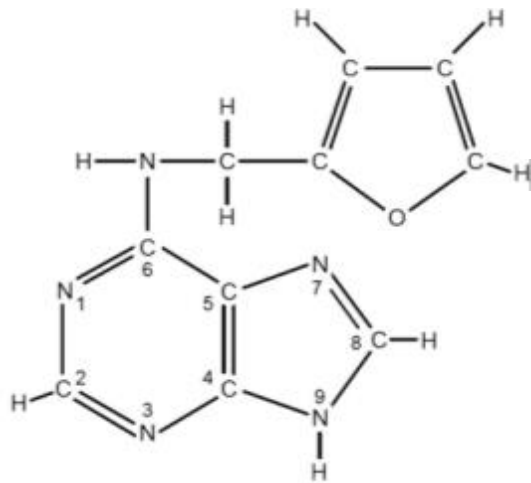
DZ

cZ

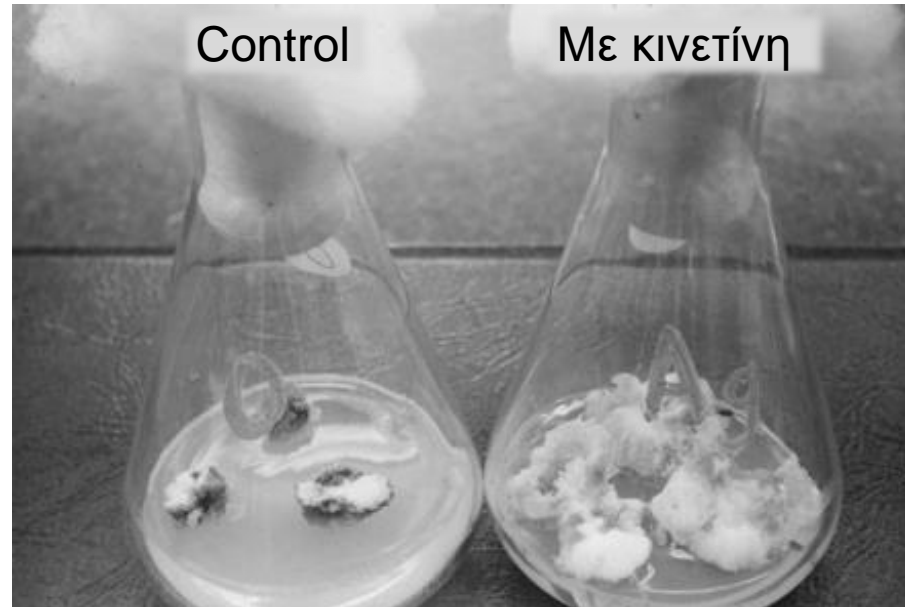


Hirose, N., Takei, K., Kuroha, T., Kamada-Nobusada, T., Hayashi, H., and Sakakibara, H. (2008). Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation. *J. Exp. Bot.* 59: [75–83](#).

Η ανακάλυψη της κυτοκινίνης

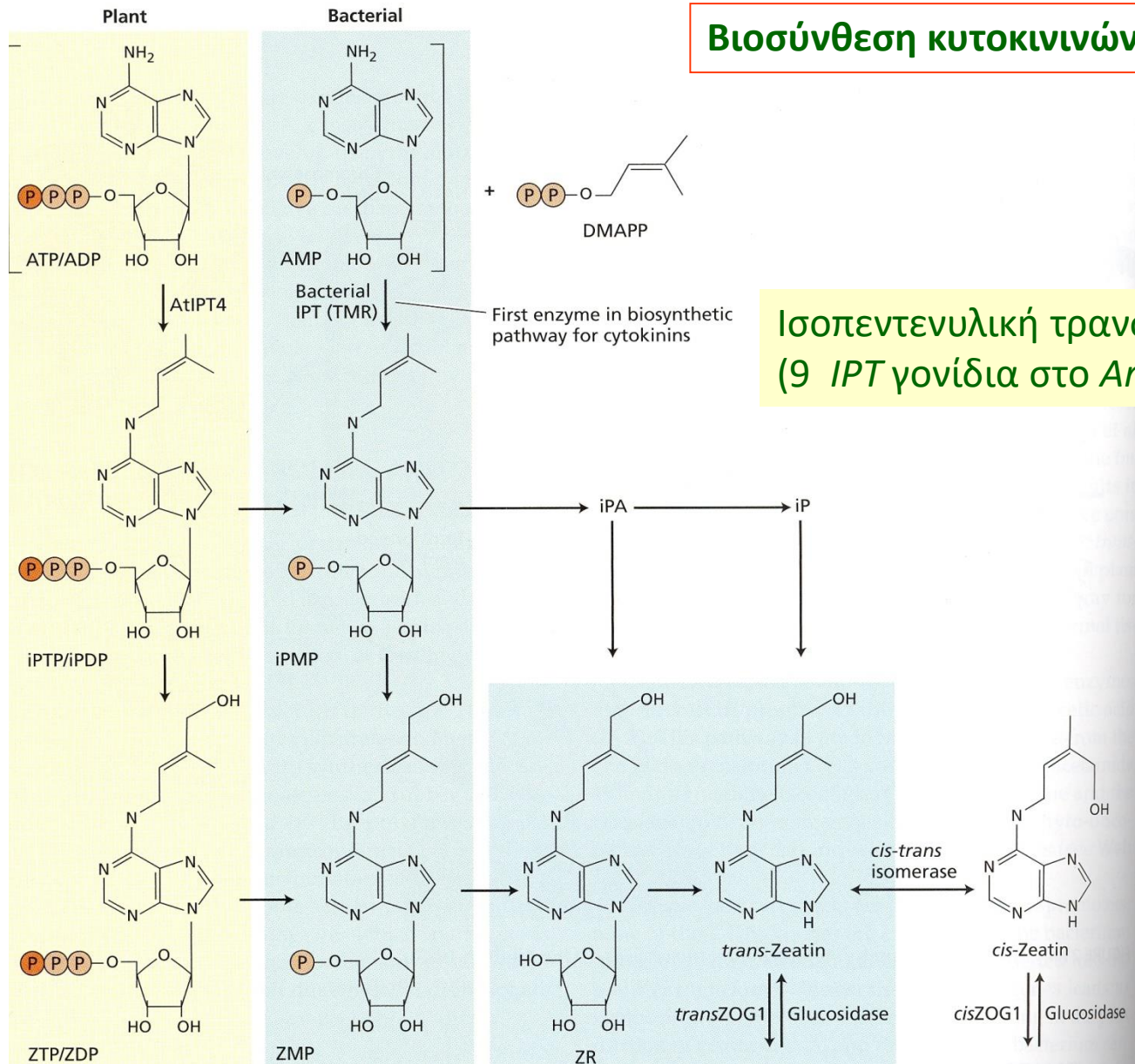


kinetin
(6-furfurylaminopurine)

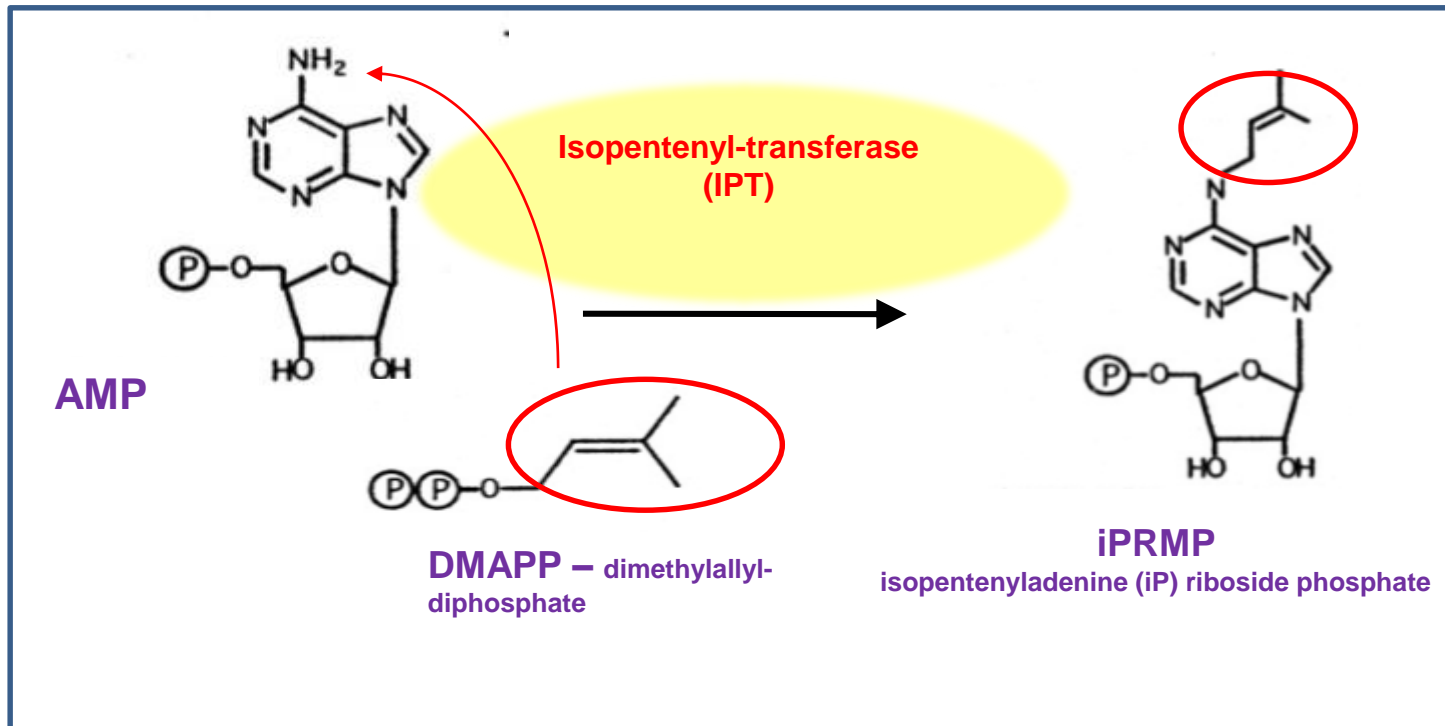


Κινετίνη, συνθετική κυτοκινίνη,
(Folke Skoog, 1950)

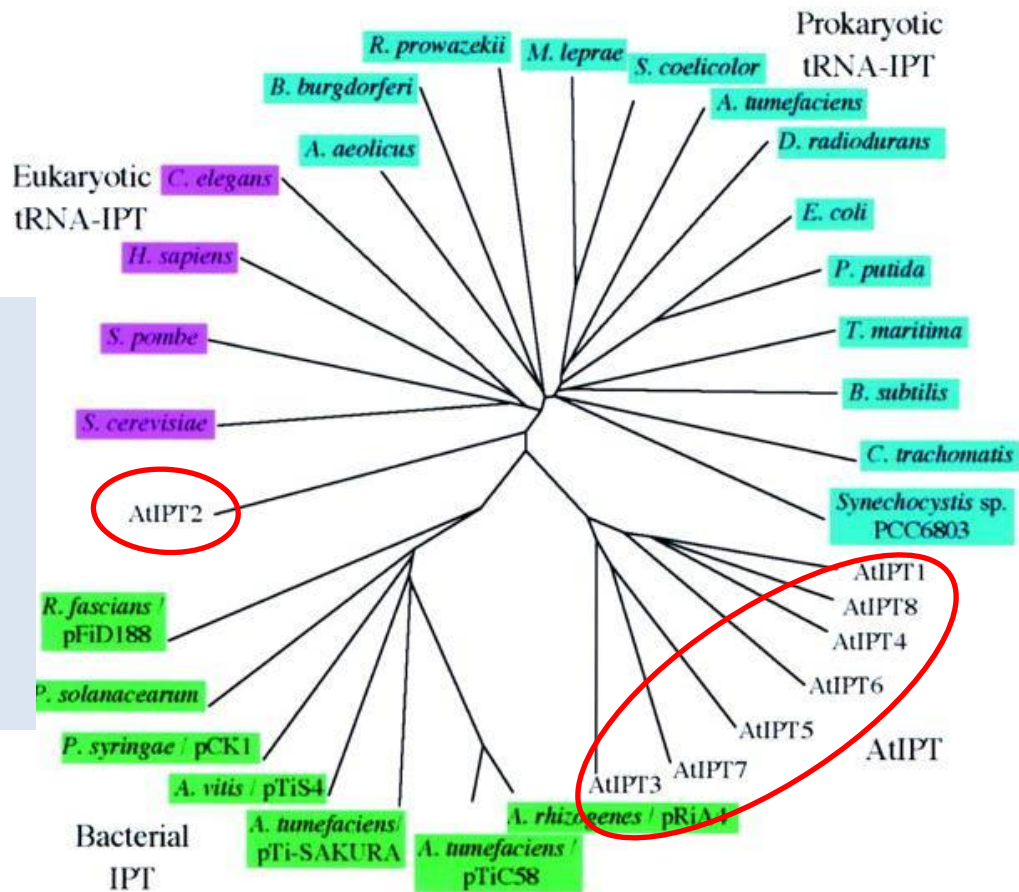
Βιοσύνθεση κυτοκινινών



Ισοπεντενυλική τρανσφεράση
(9 *IPT* γονίδια στο *Arabidopsis*)



Τα βακτηριακά *IPT* γονίδια χρησιμοποιούν ως υπόστρωμα AMP ενώ τα φυτικά *IPT* γονίδια ADP ή ATP

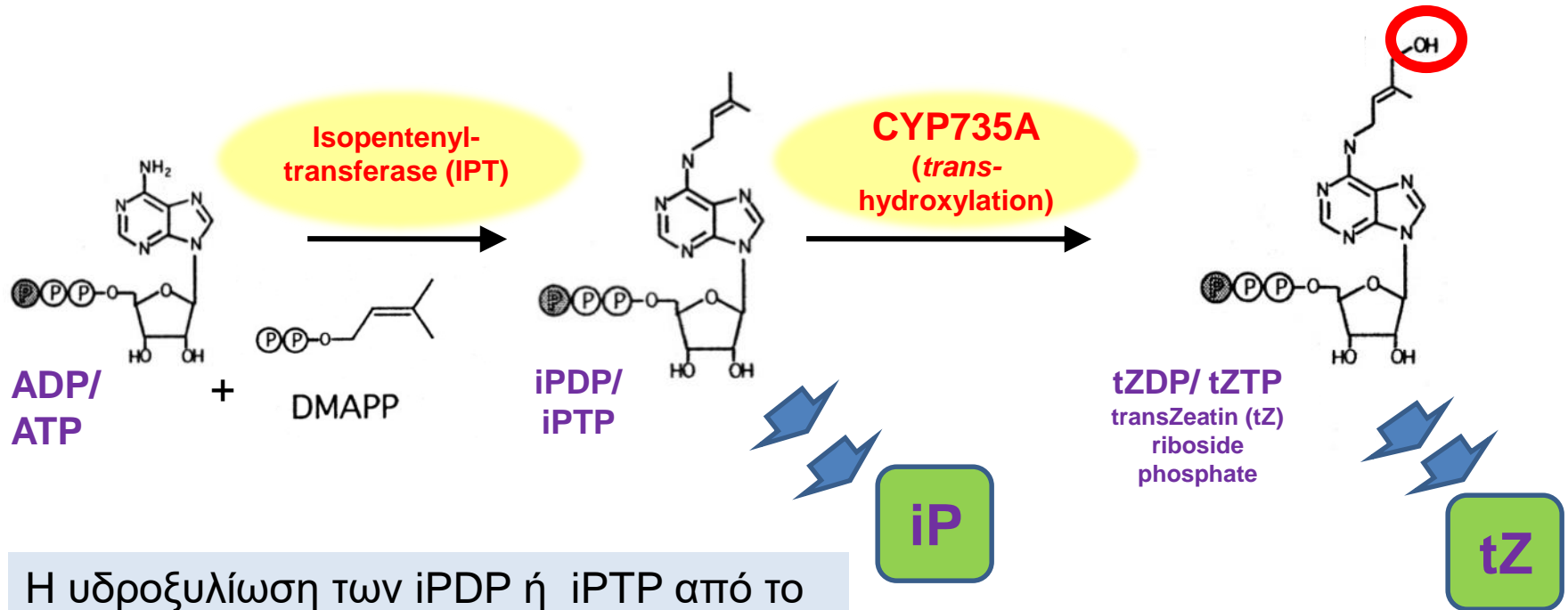


Τα AtIPT2 και AtIPT9 κωδικοποιούν για tRNA-IPT ένζυμα που χρησιμοποιούν tRNA ως υπόστρωμα

Το Arabidopsis και το ρύζι κωδικοποιούν για 7 και 8 IPTs αντιστοίχως

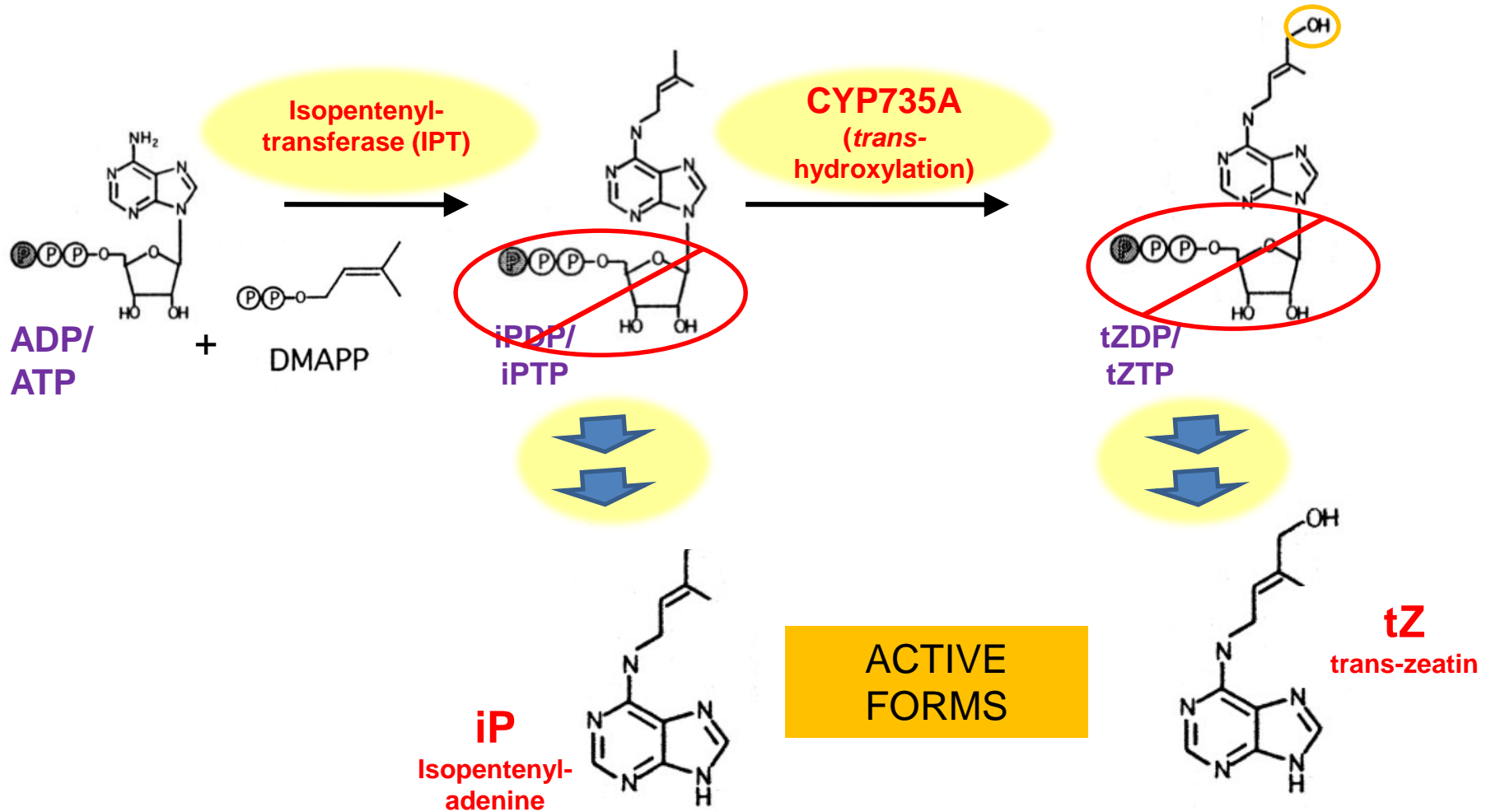
Takei, K., Sakakibara, H., and Sugiyama, T. (2001) Identification of genes encoding adenylate isopentenyltransferase, a cytokinin biosynthesis enzyme, in *Arabidopsis thaliana*. J. Biol. Chem. 276: [26405-26410](https://doi.org/10.1074/jbc.M011111200).

Η βιοσύνθεση της *trans*-zeatin

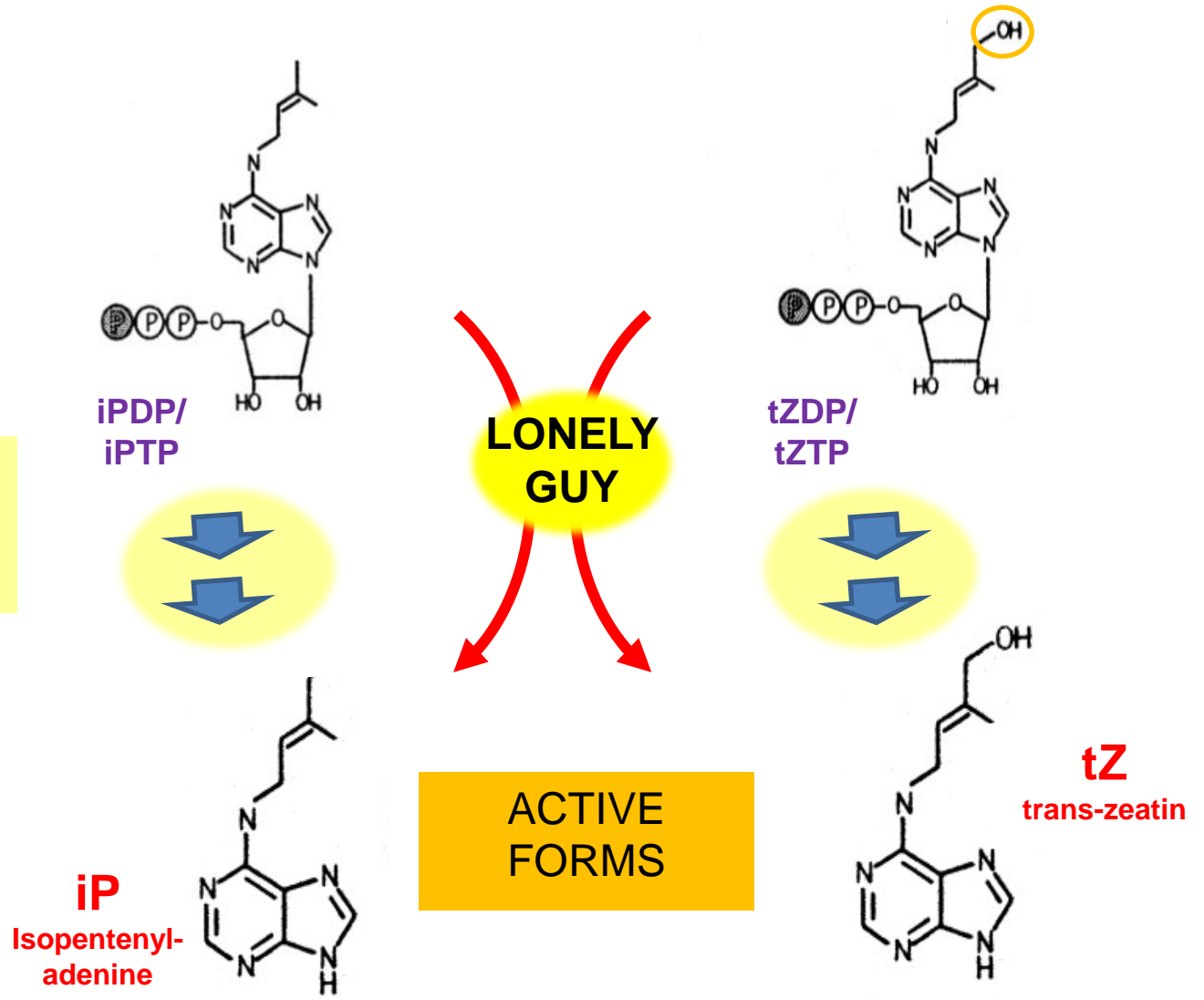


Η υδροξυλίωση των iPDP ή iPTP από το ένζυμο CYP735A παράγει τα tZDP ή tZTP, πρόδρομα μόρια της tZ

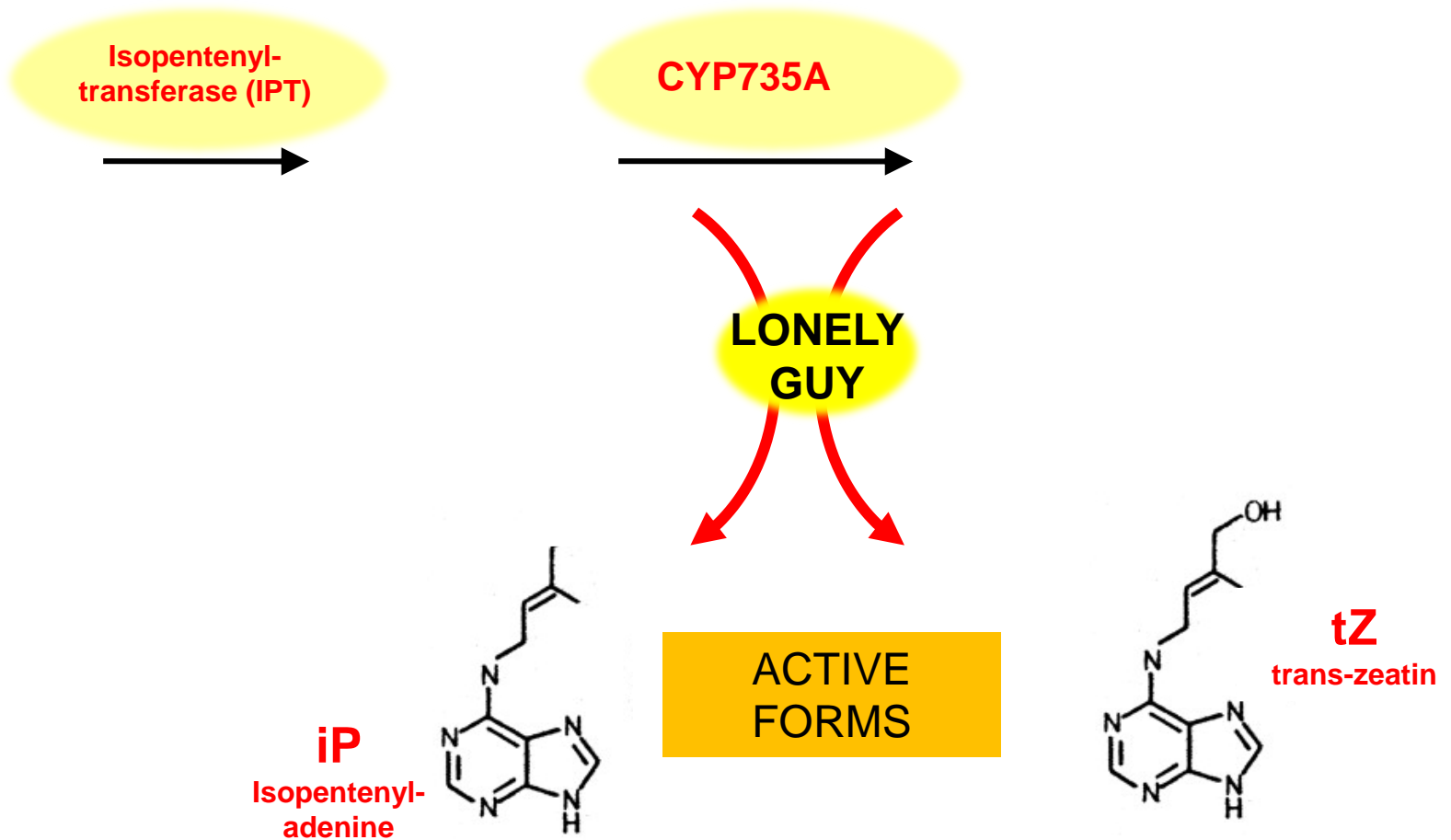
Βιοσύνθεση ενεργών CKs



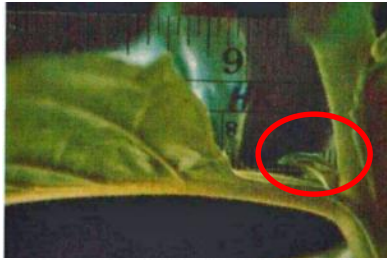
Αυτό γίνεται μεσω
ενός ή δύο ενζυμικών
βημάτων



Τροποποίηση των βιοσυνθετικών ενζύμων επηρεάζει την ανάπτυξη των φυτών ...

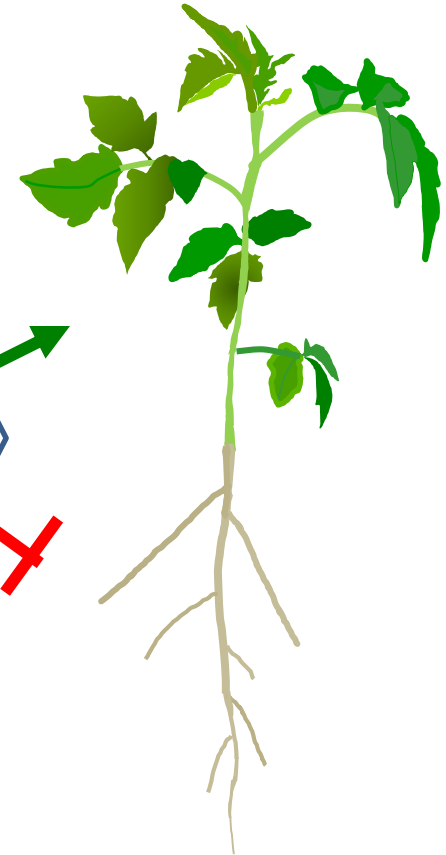
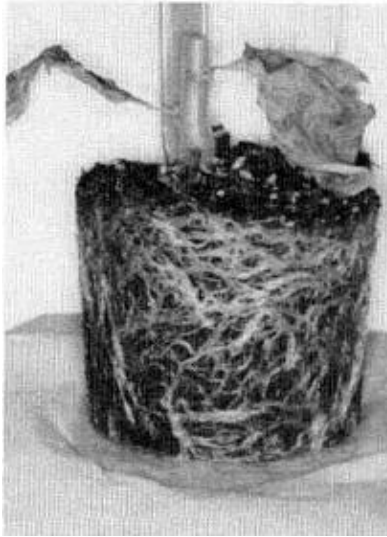


Η υπερέκφραση *IPT* μειώνει την επάκρια κυριαρχία, την ανάπτυξη της ρίζας και καθυστερεί τη γήρανση των φύλλων



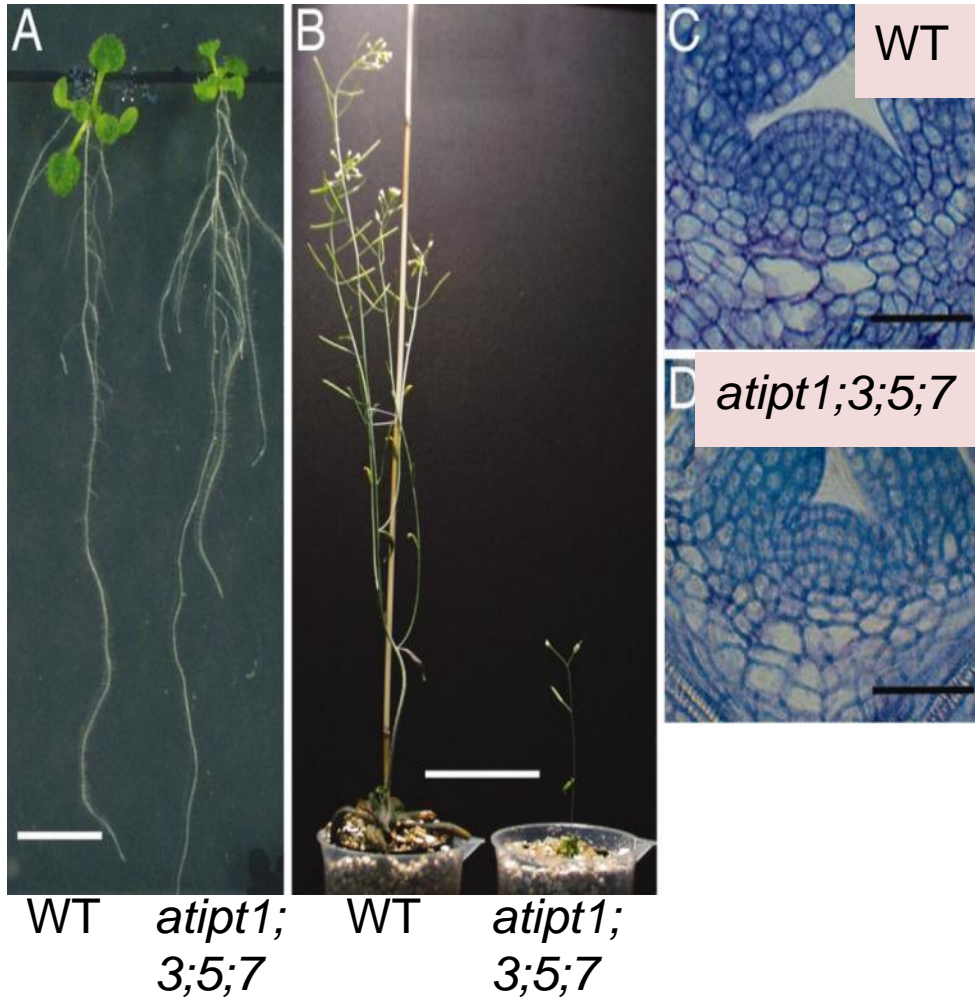
Επάγει την ανάπτυξη οφθαλμών

Επάγει την ανάπτυξη βλαστών και μειώνει την ανάπτυξη της ρίζας



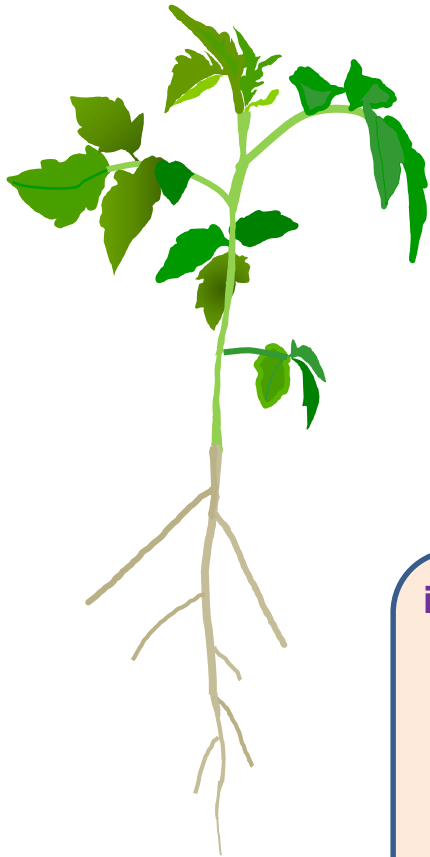
Wild type

IPT overexpression

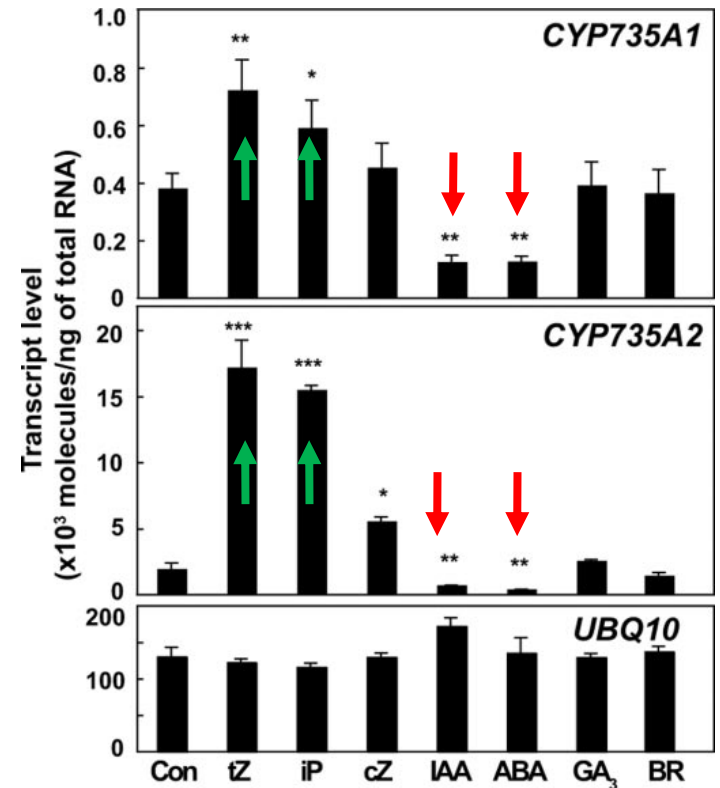
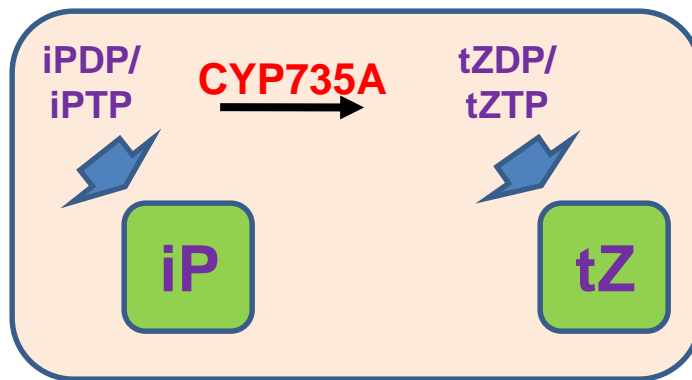


Τετραπλό *ipt* μετάλλαγμα απώλειας δράσης (<20% επίπεδα CK σε σχέση με τα φυτά αγρίου τυπου)

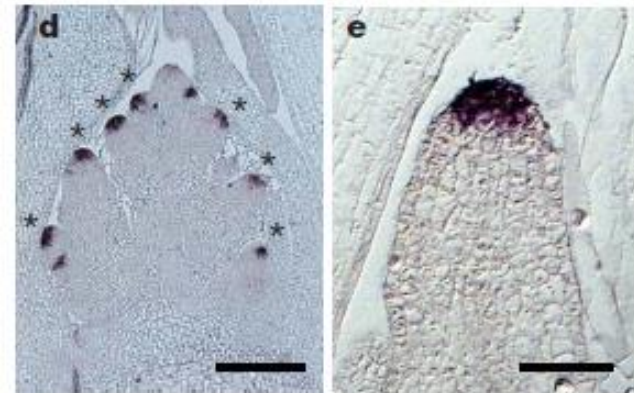
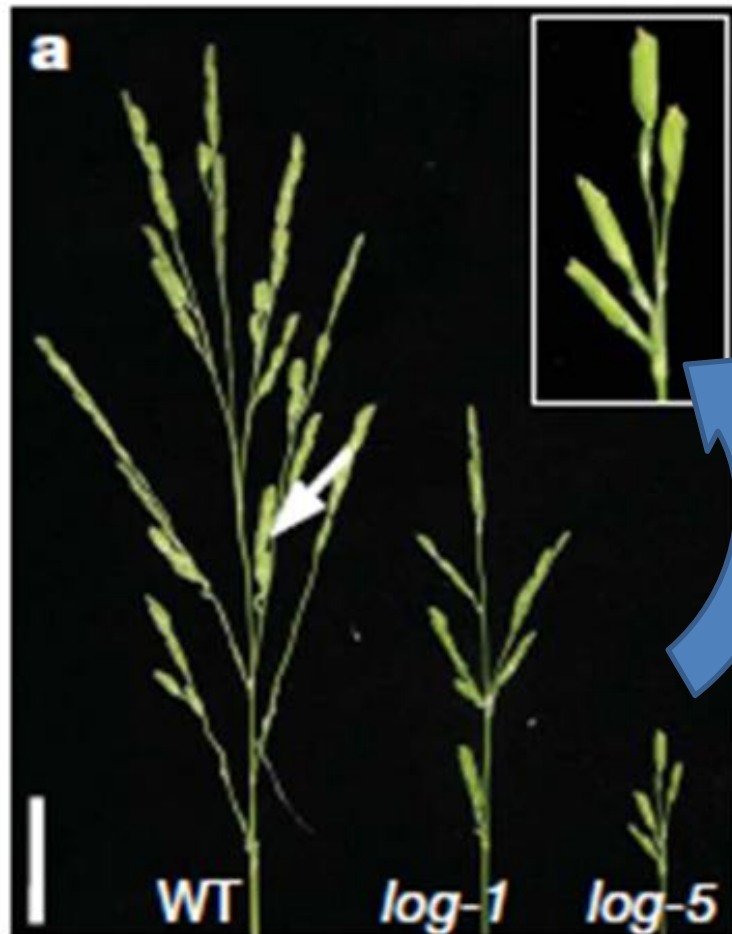
Η έκφραση του *CYP735A* (και η παραγωγή tZ) ελέγχεται αυστηρά



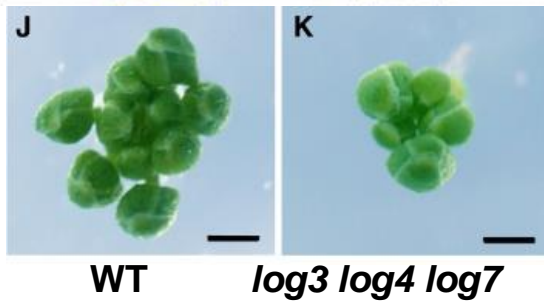
Τα *CYP735A* γονίδια είναι ριζοειδικά, επάγονται από τις κυτοκινίνες και καταστέλλονται από την αυξίνη και το ABA



τα *log* μεταλλάγματα απώλειας λειτουργίας δεν μπορούν να διατηρήσουν το ακραίο μερίστωμα



Εντοπισμός του *LONELY GUY* (*LOG*) mRNA στο ακραίο μερίστωμα του βλαστού. Τα μεταλλάγματα έχουν λιγότερες διακλαδώσεις και ανώμαλα άνθη

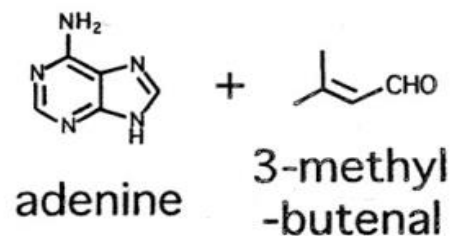


Στο *Arabidopsis* τα *log* μεταλλάγματα έχουν μικρότερα άνθη και λιγότερα σπέρματα

Σύζευξη και καταβολισμός

Τα CKX γονίδια είναι σημαντικοί ρυθμιστές των επιπέδων ενεργής κυτοκινίνης

Irreversible Degradation



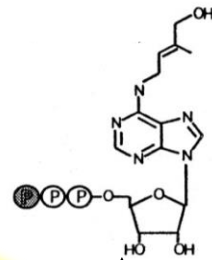
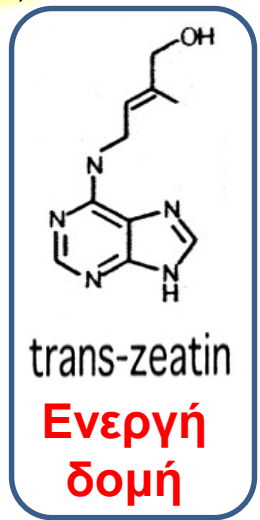
Τα CKX γονίδια επάγονται από CK

Οξειδάση της κυτοκινίνης (CKX)

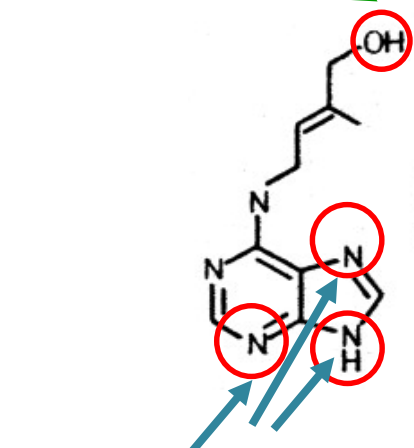
Adenine Phosphoribosyl Transferase 1 (APT1)

LOG

Σύζευξη



Ο-γλυκοσυλίωση ή Ο-ακετυλίωση



Θέσεις γλυκοσυλίωσης

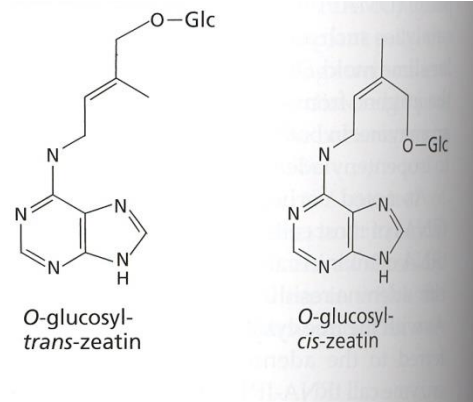
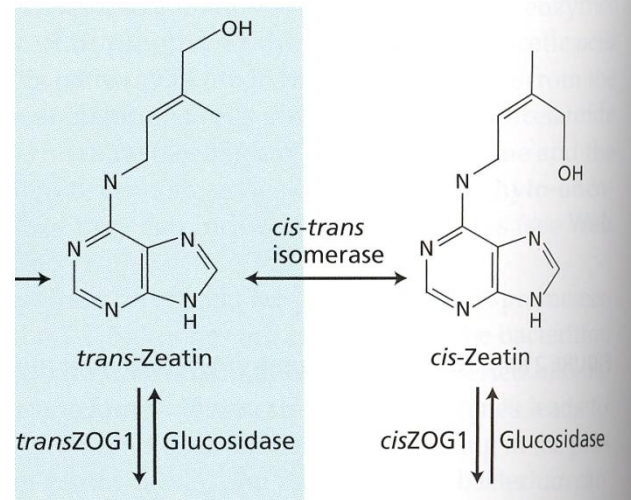
Kieber, J.J. (2002) Cytokinins: March 27, 2002. The Arabidopsis Book. Rockville, MD: American Society of Plant Biologists. doi: 10.1199/tab.0063 See also Bajguz, A. and Piotrowska, A. (2009) Conjugates of auxin and cytokinin. Phytochemistry 70: 957-969.

Σύζευξη με άλλα βιομόρια

- Γλυκοσυλίωση (N στις θέσεις 3,7,9)
- Με αλανίνη

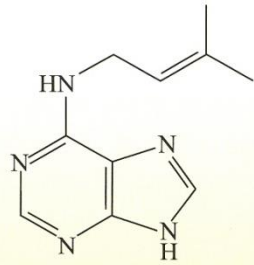
} αδρανοποίηση

- Ο-γλυκοσυλίωση

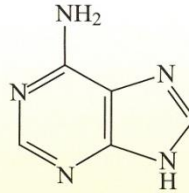


- εξειδικευμένη σύνθεση
- μεταβολικά ανενεργή μορφή
- αποθήκευση
- ομοιοστατικός έλεγχος ενδογενών συγκεντρώσεων

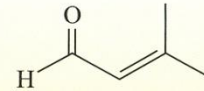
Καταβολισμός κυτοκινινών



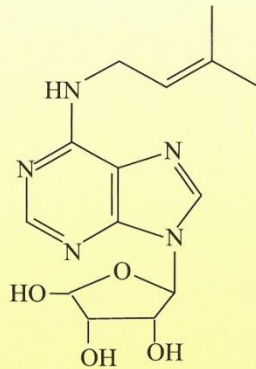
**N⁶-(Δ²-Ισοπεντενυλ)αδερίνη
(iP)**



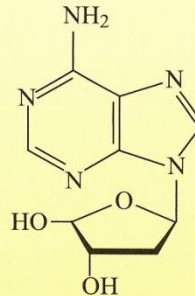
Αδερίνη



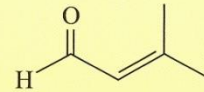
3-Μεθυλ-2-μπουτενάλη



**N⁶-(Δ²-Ισοπεντενυλ)αδενοσίνη
([9R]iP)**

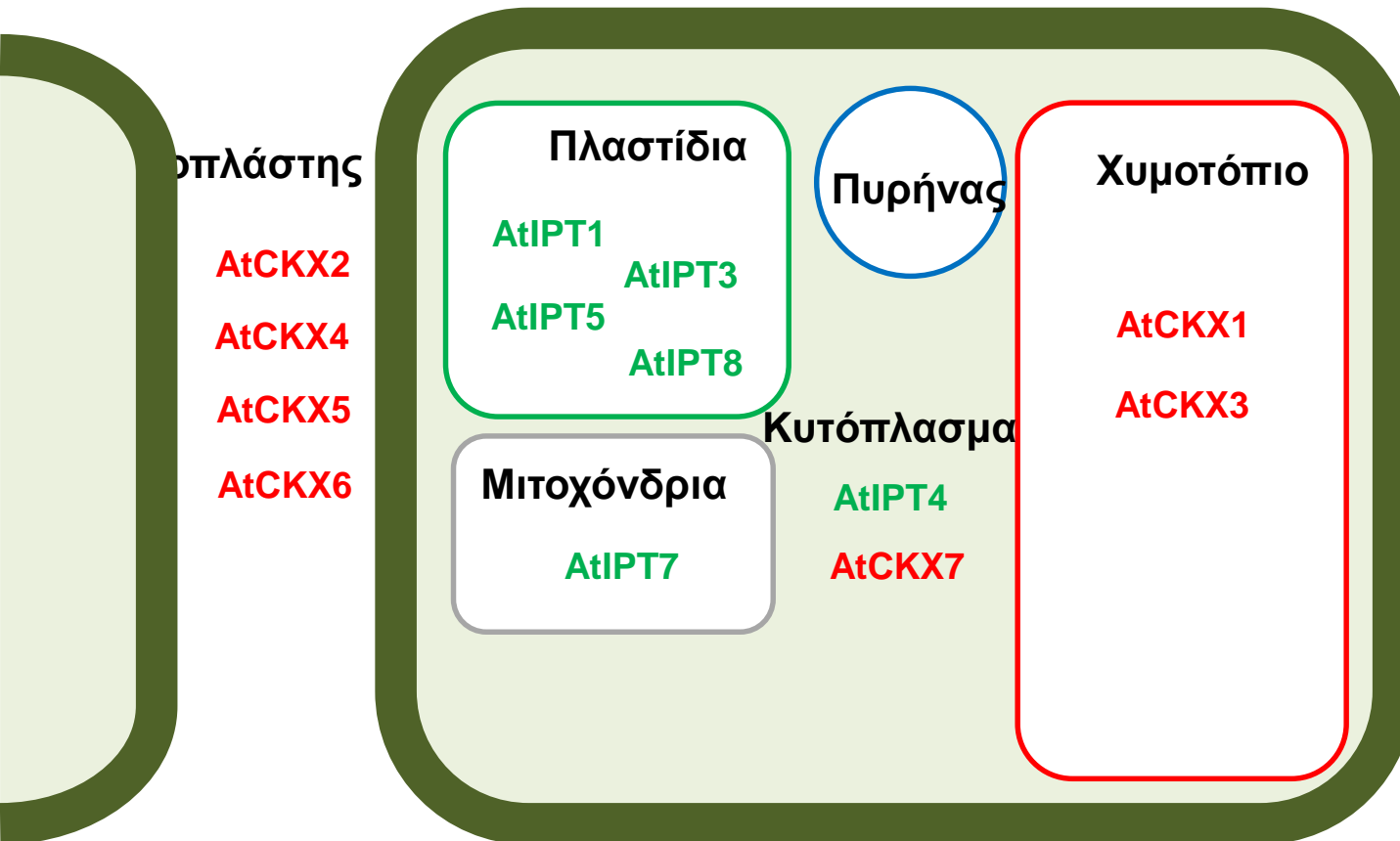


Αδενοσίνη



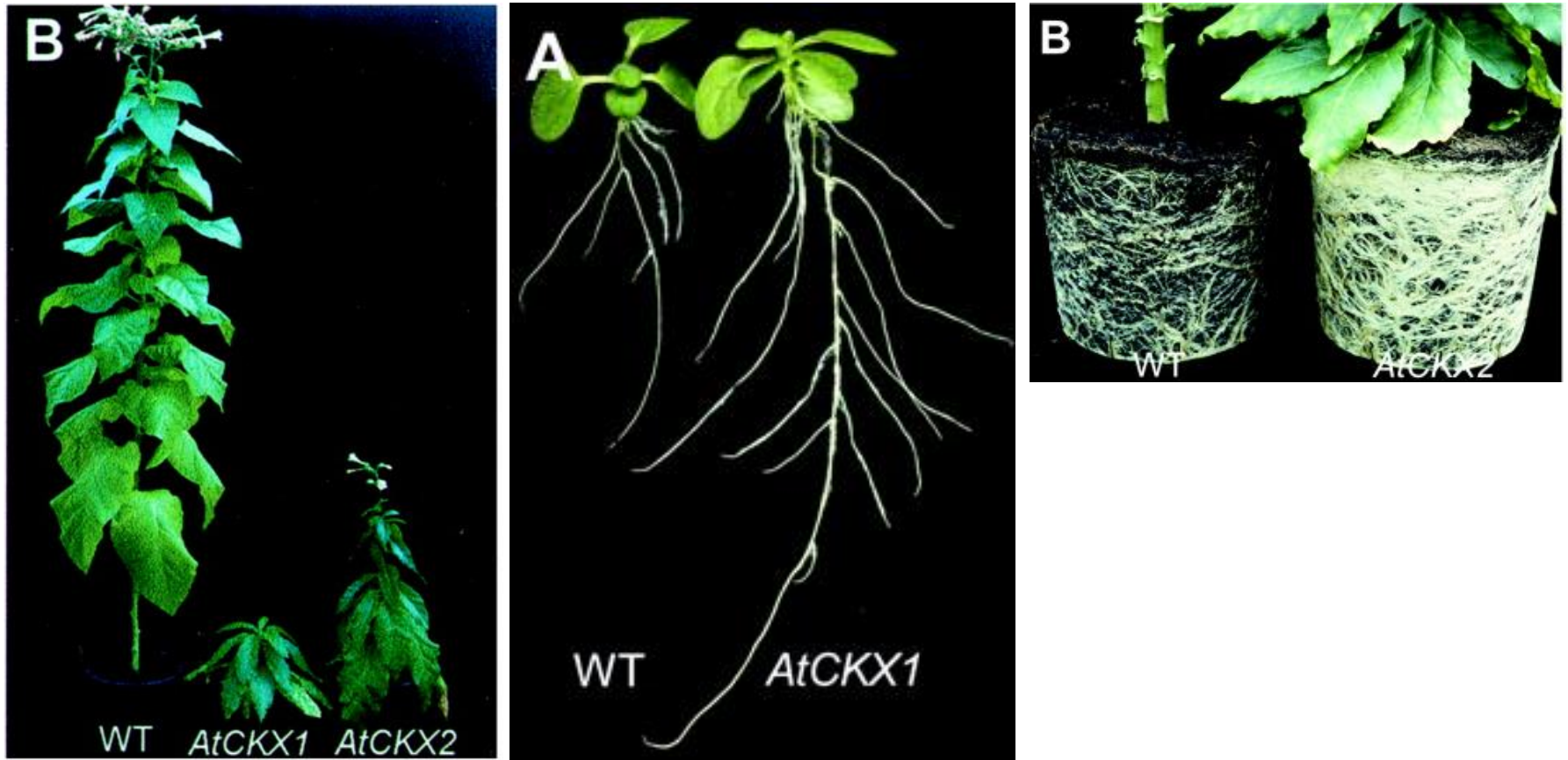
3-Μεθυλ-2-μπουτενάλη

Η βιοσύνθεση CK και ο καταβολισμός είναι διαμερισματοποιημένες διαδικασίες

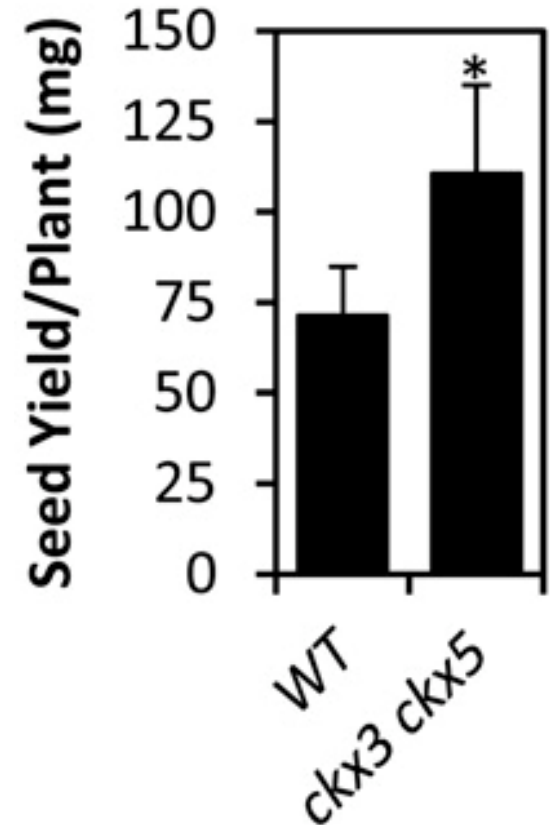
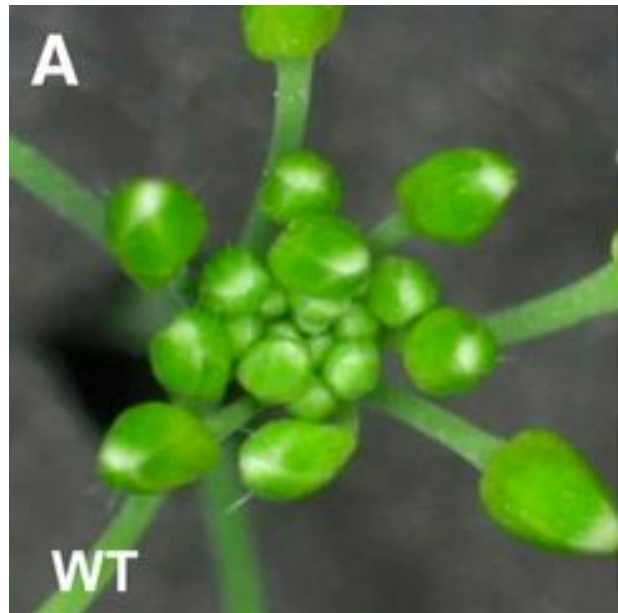


Adapted from Frébort, I., Kowalska, M., Hluska, T., Frébortová, J., and Galuszka, P. (2011). Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *J. Exp. Bot.* 62: [2431–2452](#).

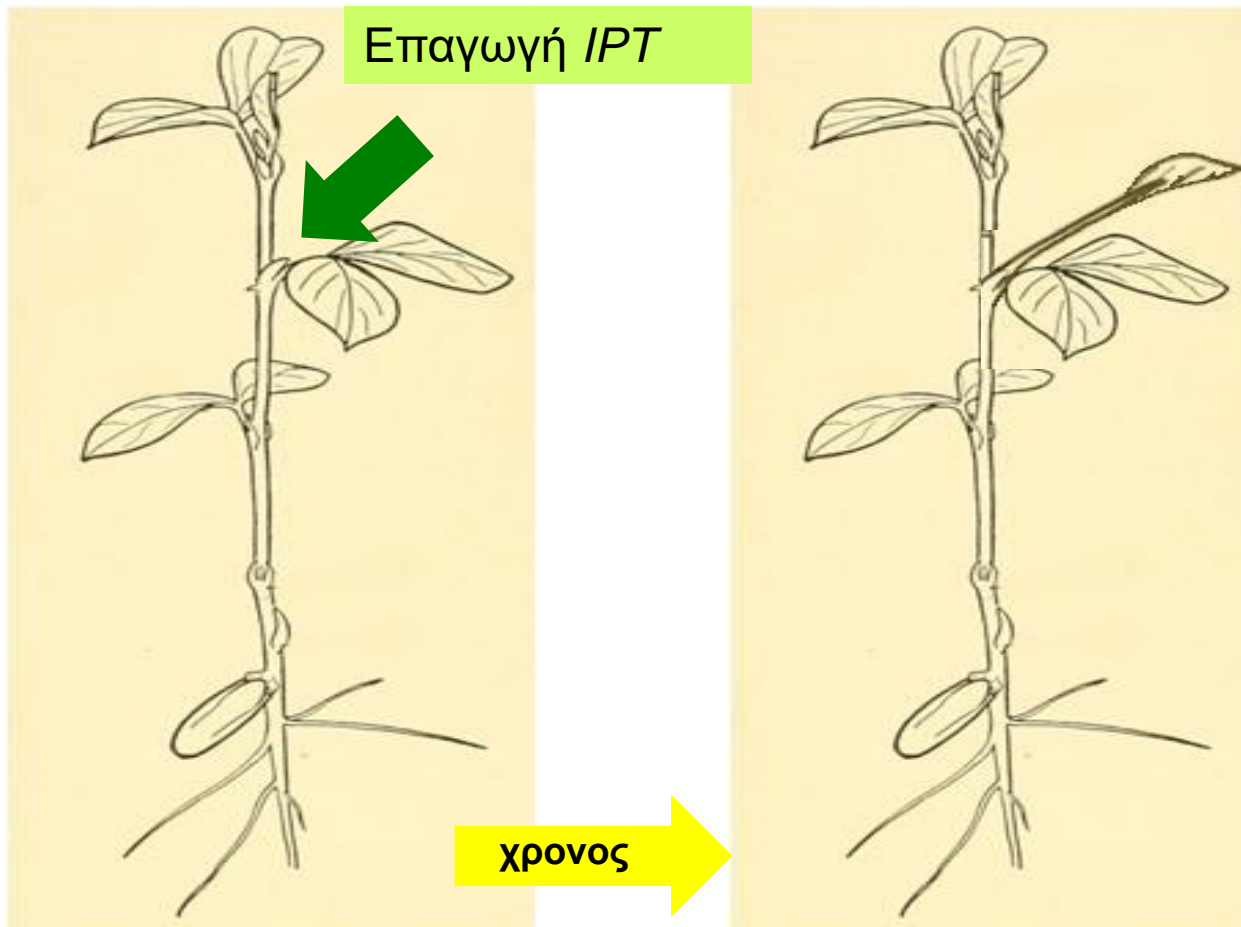
Η υπερέκφραση *CKX* ενισχύει την ανάπτυξη ρίζας και αναστέλει την ανάπτυξη βλαστού



Σε *ckx* knock-outs αυξάνεται η παραγωγή σπερμάτων



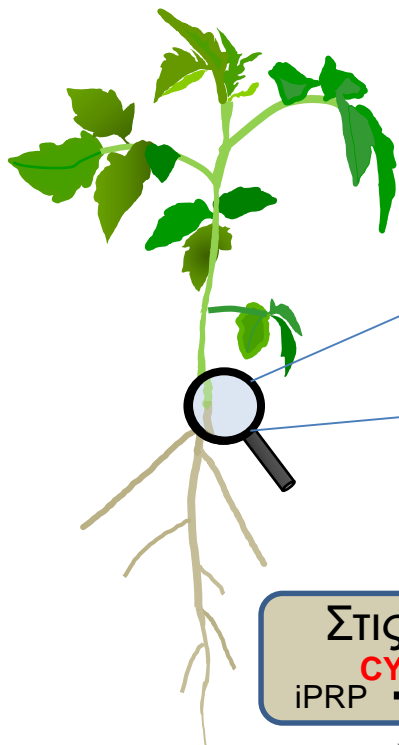
Η CK δρα ως σήμα τοπικά και σε μεγάλη απόσταση



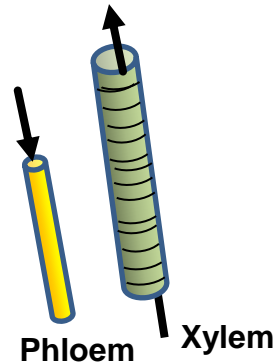
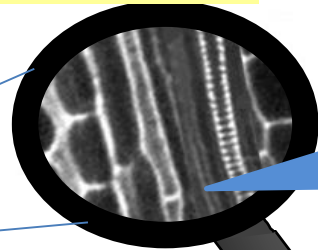
From Faiss, M., Zalubilová, J., Strnad, M., and Schmülling, T. (1997). Conditional transgenic expression of the *ipt* gene indicates a function for cytokinins in paracrine signaling in whole tobacco plants. *Plant J.* 12: [401-415](#).

Μετακίνηση μέσω του ξυλώματος και φλοιώματος

Διαφορετικές κυτοκινίνες μεταφέρονται με διαφορετικό τρόπο στο φυτό

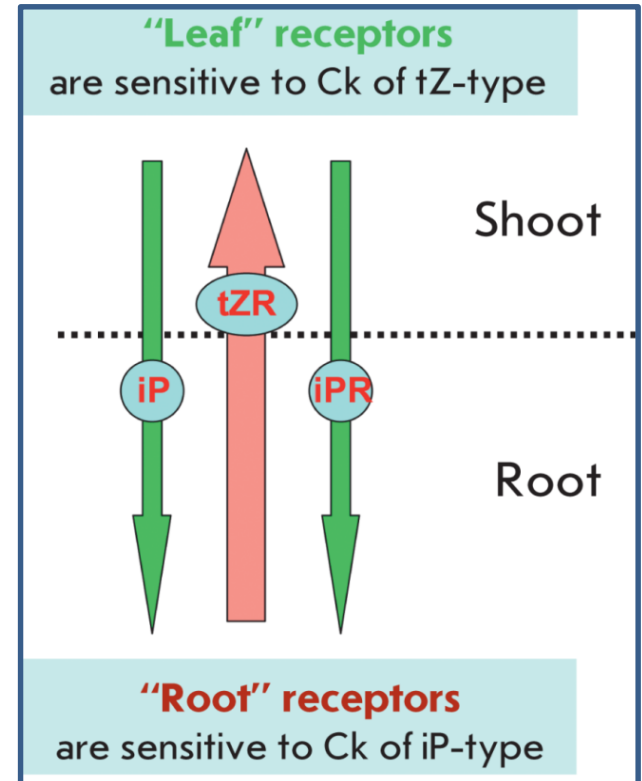


Ο χυμός του φλοιώματος περιέχει iP και tZ

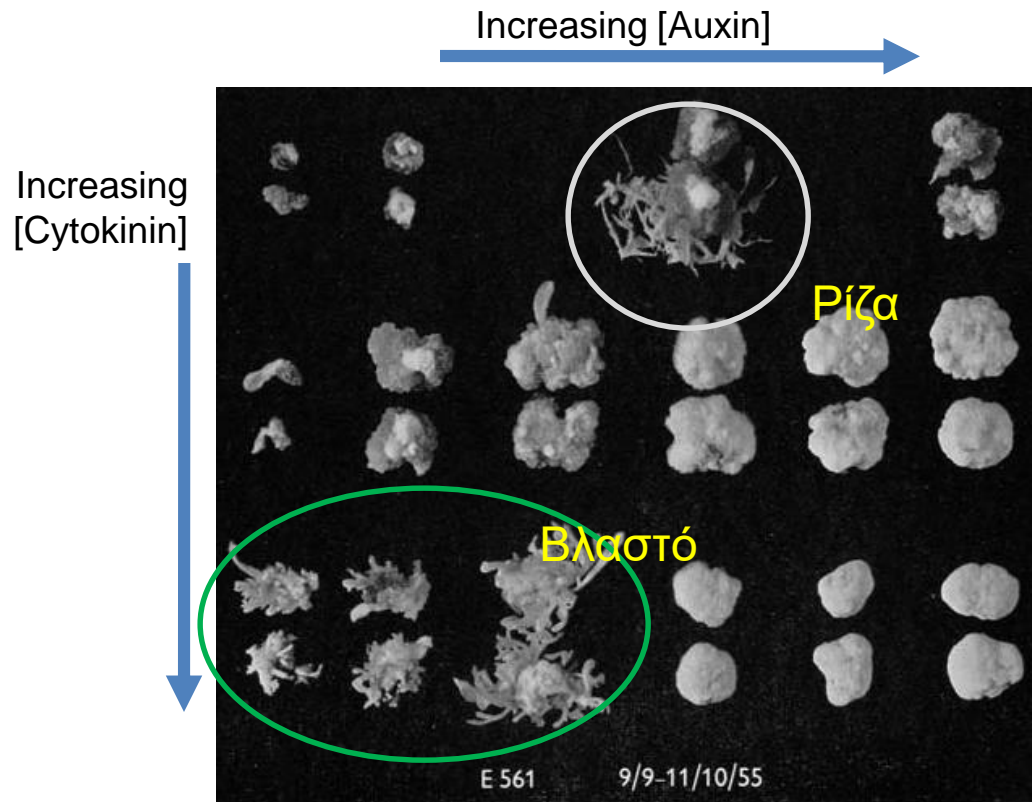


ΣΤΙΣ ρίζες
CYP735A
iPRP → tZRP

Ο χυμός του ξυλώματος περιέχει κυρίως tZ και tZ riboside που συντίθενται σε υψηλά επίπεδα στη ρίζα



Η CK προάγει την ανάπτυξη βλαστών



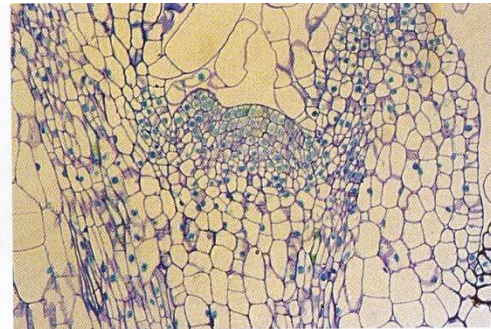
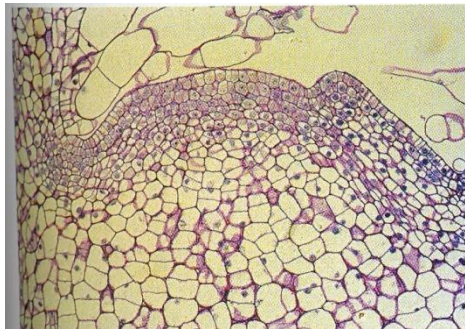
Η αυξίνη δρα ανταγωνιστικά και η αναλογία τους καθορίζει το τελικό αποτέλεσμα

Φυσιολογική δράση κυτοκινινών

- Κυτταρική διαίρεση, σε συνέργεια με τις αυξίνες μέσω ενεργοποίησης των κυκλινών μέσω αύξησης της έκφρασης *CYCD3- D-type* κυκλίνη
- Κυτταρική αύξηση (χαλάρωση κυτταρικού τοιχώματος σε κοτυληδόνες)

Σε επίπεδο οργάνων και φυτικού οργανισμού

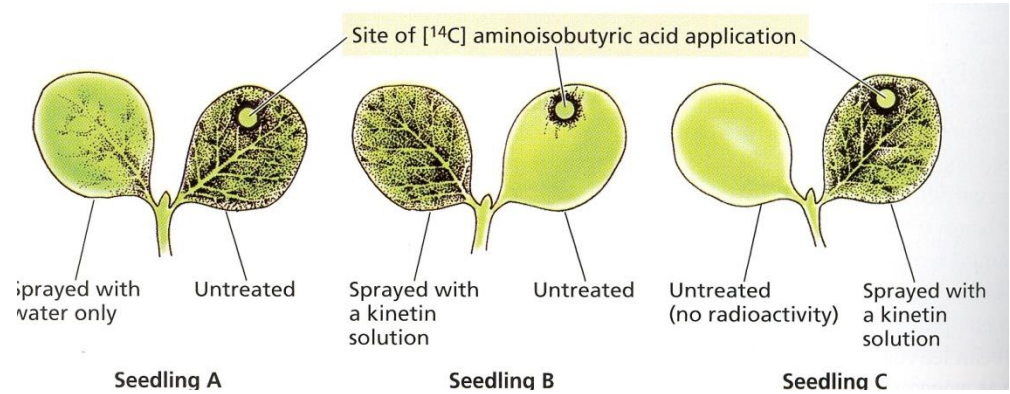
- Ρύθμιση κυτταρικών διαιρέσεων σε μεριστώματα βλαστού και ρίζας



- Τροποποίηση επάκριας κυριαρχίας και επαγωγή αύξησης πλευρικών μεριστωμάτων
- Ρυθμίζουν τη δραση και την κατανομή αυξίνης
- Αναστολή της διαδικασίας γήρανσης των φύλλων
- Αύξηση της μεταφοράς μεταβολιτών προς τα σημεία με αυξημένα επίπεδα κυτοκινινών
- Επαγωγή της ανάπτυξης χλωροπλαστών (υποκατάσταση της δράσης του φωτός)

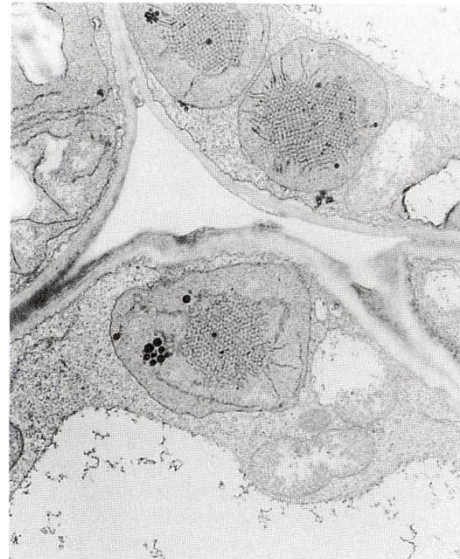


Αναστολή της διαδικασίας γήρανσης των φύλλων



Αύξηση της μεταφοράς μεταβολιτών προς τα σημεία με αυξημένα επίπεδα κυτοκινινών

(A)



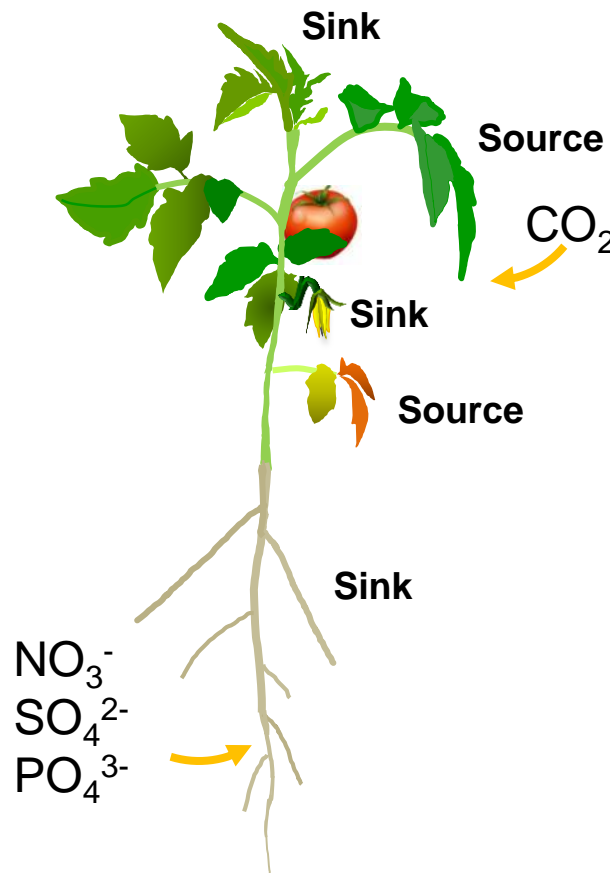
(B)



Επαγωγή της ανάπτυξης χλωροπλαστών

Οι CKs συμβάλουν στην πρόσληψη θρεπτικών και στην κατανομή τους

Στο υπεργείο τμήμα σακχαρα και βασικοί μεταβολίτες παράγονται και μεταφέρονται στους αποδέκτες



Αυξημένα επίπεδα CK αυξάνει την έκφραση των φωτοσυνθετικών ενζύμων και καθυστερούν τη γήρανση των φύλλων

Το ριζικό σύστημα προσλαμβάνει θρεπτικά στοιχεία όπως άζωτο, θείο και φωσφορο



SAG12:Cin1

W 38

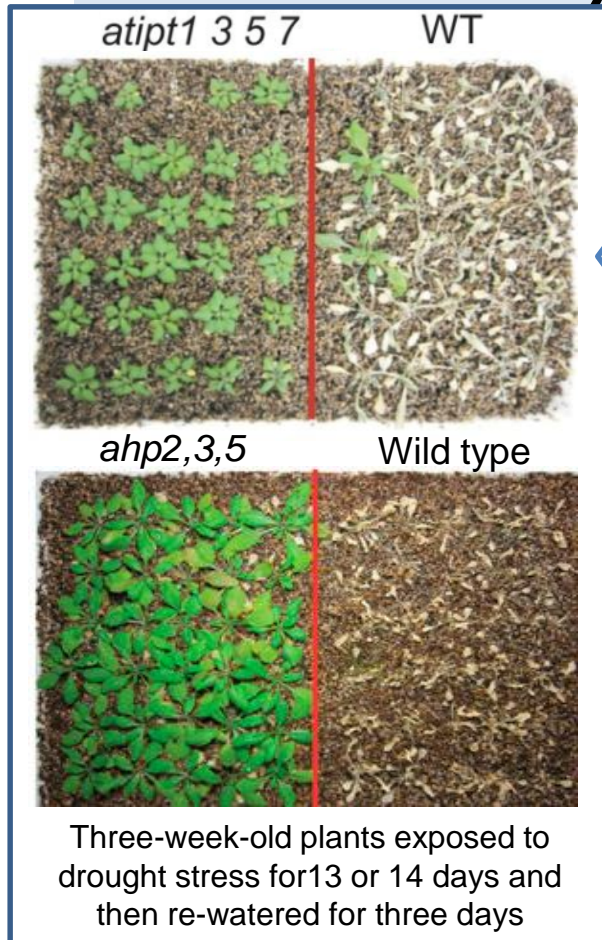


SAG12:Cin1

W 38

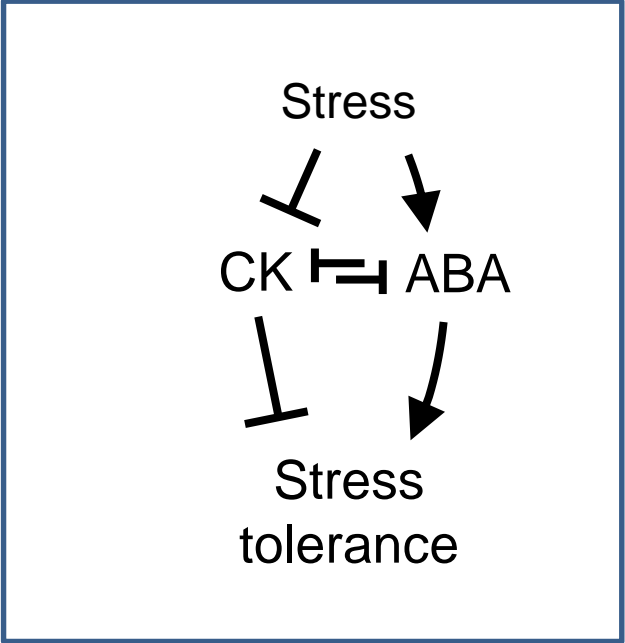
Lara, M.E.B., et al. (2004). Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence. *Plant Cell* 16: [1276-1287](https://doi.org/10.1105/PC.100704).

Οι CKs είναι αρνητικοί ρυθμιστές της αντοχής σε καταπονήσεις



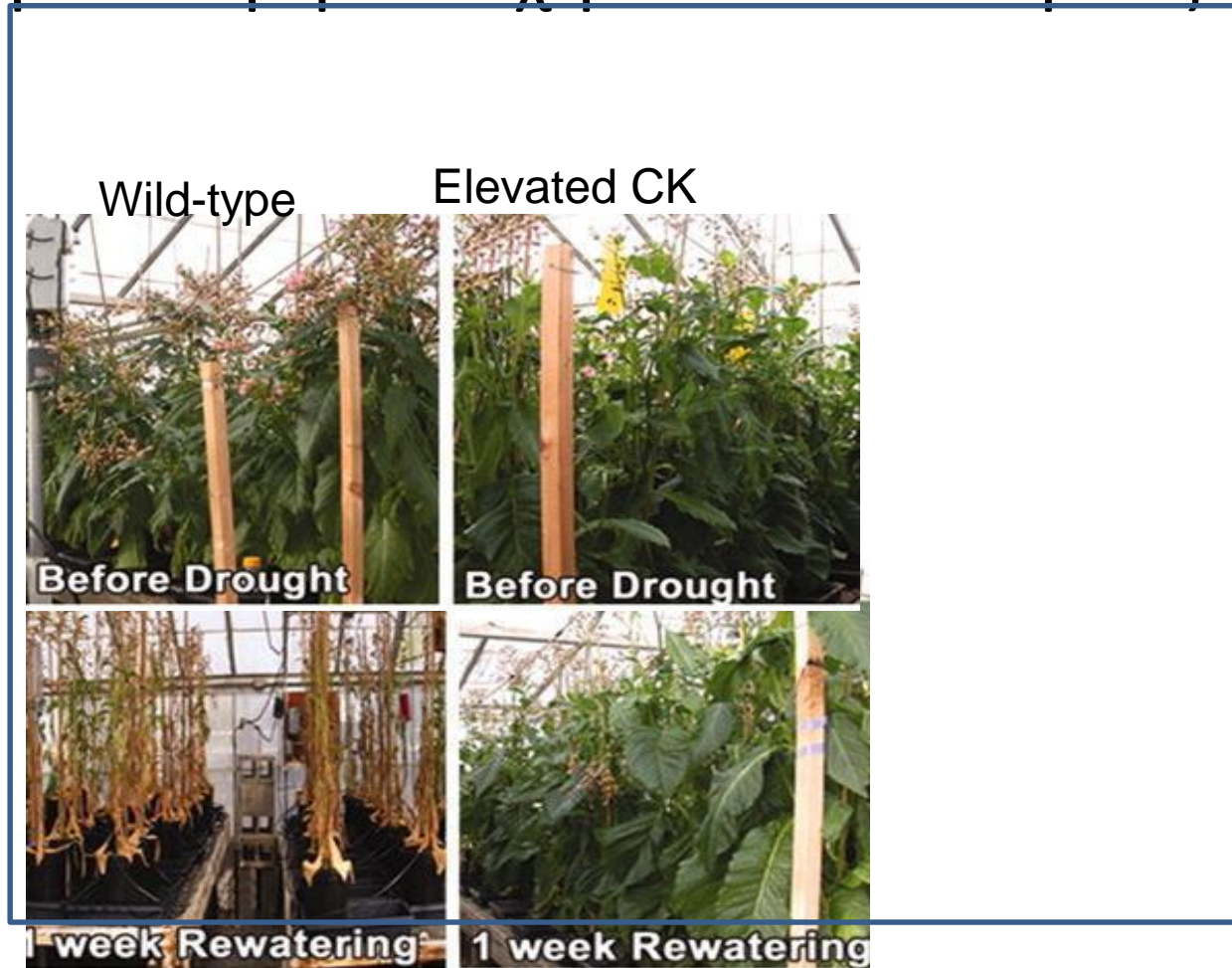
Μεταλλάγματα απωλειας λειτουργίας για βιοσυνθετικά γονίδια ΚΥΤΟΚΙΝΙΝΩΝ

Οι CK μειώνουν την απόκριση σε ABA



Nishiyama, R., et al., (2011) Analysis of cytokinin mutants and regulation of cytokinin metabolic genes reveals important regulatory roles of cytokinins in drought, salt and abscisic acid responses, and abscisic acid biosynthesis. *Plant Cell*. 23 : [2169-2183](#). Nishiyama, R., Watanabe, Y., Leyva-Gonzalez, M.A., Ha, C.V., Fujita, Y., Tanaka, M., Seki, M., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., Herrera-Estrella, L., Tran, L.S. (2013) Arabidopsis AHP2, AHP3, and AHP5 histidine phosphotransfer proteins function as redundant negative regulators of drought stress response. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2013 110: [4840-4845](#).

Αλλά η αναστολή της γήρανσης οδηγεί και σε μεγαλύτερη αντοχή σε καταπονήσεις



Οι CKs συνεισφέρουν στην άμυνα του φυτού αλλά συγχρόνως αποτελούν μόρια εκμεταλλευσης από παθογόνα και εχθρούς



Leafy gall produced by the bacterium *Rhodococcus fascians*



Crown gall produced by *Agrobacterium tumefaciens*



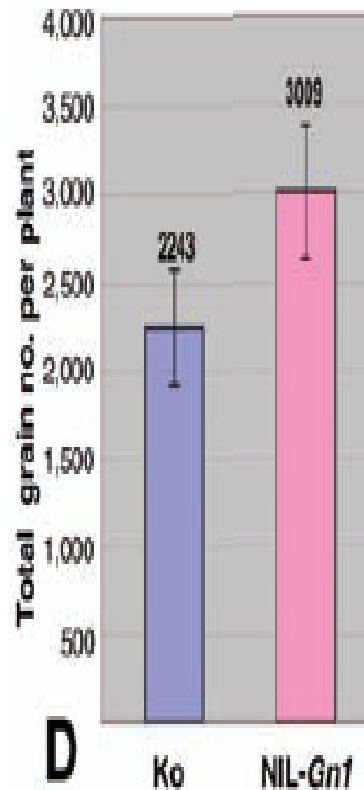
Giron, D., Kaiser, W., Imbault, N. and Casas, J. (2007). Cytokinin-mediated leaf manipulation by a leafminer caterpillar. *Biol.Lett.* 3: [340-343](#). Kaiser, W., Huguet, E., Casas, J., Commin, C. and Giron, D. (2010). Plant green-island phenotype induced by leaf-miners is mediated by bacterial symbionts. *Proc. Roy. Soc. B.* 277: [2311-2319](#). Mapes, C.C. and Davies, P.J. (2001). Cytokinins in the ball gall of *Solidago altissima* and in the gall forming larvae of *Eurosta solidaginis*. *New Phytologist.* 151: [203-212](#). See also Stirks, W.A. and Staden, J. (2010). Flow of cytokinins through the environment. *Plant Growth Regulation.* 62: [101-116](#). Photo credit: [SriMesh](#)

Οι CKs επιδρούν στην αρχιτεκτονική του άνθους και αυξάνουν την παραγωγή σπερμάτων



Koshihikari

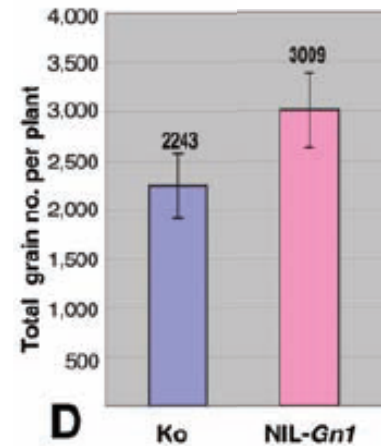
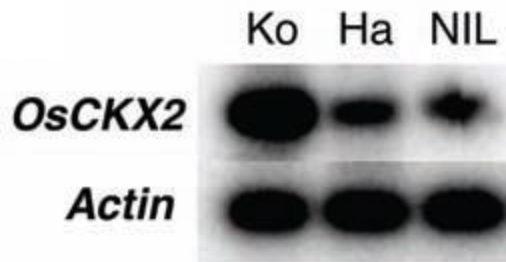
NIL-Gn1



Περισσότερη CK στα NIL-Gn1, αλλαγές στην αρχιτεκτονική του άνθους, περισσότερα σπερματα

Φυσική ποικιλότητα στην έκφραση των *CKX* στο ρύζι

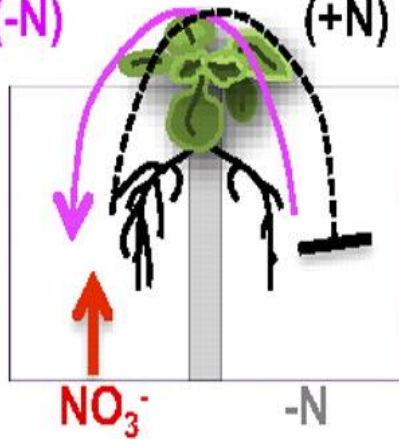
near- inbred-line (NIL)



Περισσότερη CK στα NIL-Gn1, αλλαγές στην αρχιτεκτονική του άνθους, περισσότερα σπέρματα

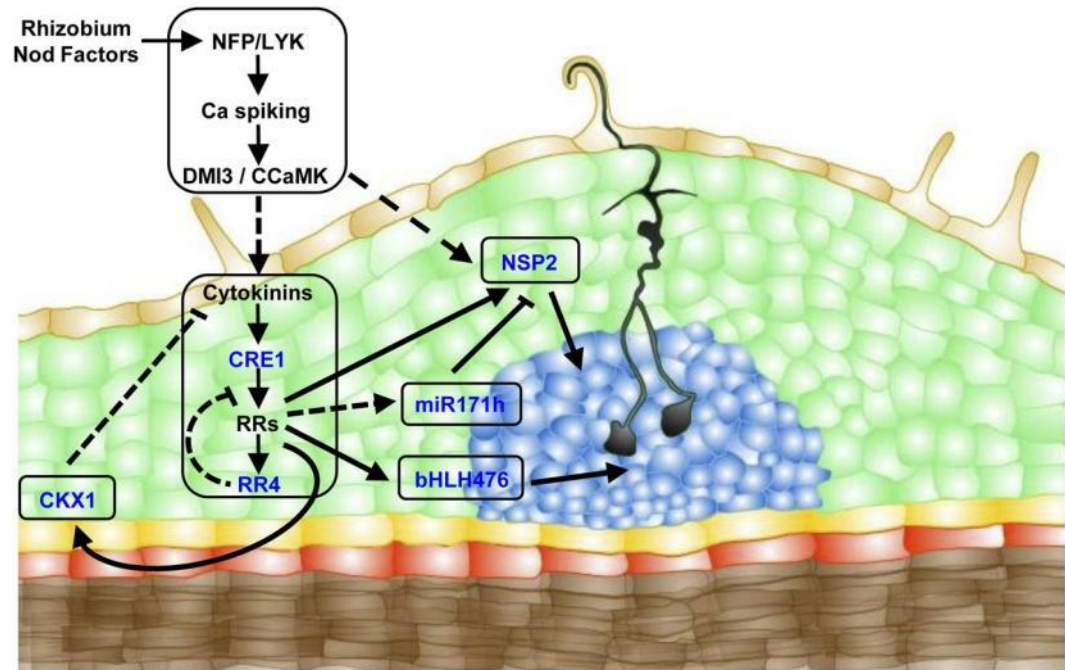
Οι CKs προάγουν την αφομοίωση του αζώτου από τη ρίζα

CK dependent
N-demand (-N) N-supply (+N)



Αύξηση του ριζικού συστήματος

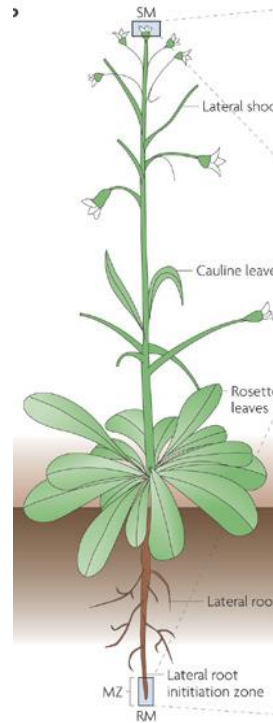
Βασικό ρόλο στη δημιουργία φυματίων



Ariel, F., Brault-Hernandez, M., Laffont, C., Huault, E., Brault, M., Plet, J., Moison, M., Blanchet, S., Ichanté, J.L., Chabaud, M., Carrere, S., Crespi, M., Chan, R.L. and Frugier, F. (2012). Two direct targets of cytokinin signaling regulate symbiotic nodulation in *Medicago truncatula*. *Plant Cell*. 24: [3838-3852](#); Ruffell, S., Krouk, G., Ristova, D., Shasha, D., Birnbaum, K.D. and Coruzzi, G.M. (2011). Nitrogen economics of root foraging: Transitive closure of the nitrate-cytokinin relay and distinct systemic signaling for N supply vs. demand. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108: [18524-18529](#).

Οι κυτοκινίνες συνεισφέρουν στο αναπτυξιακό πρότυπο και στη λειτουργία των μεριστωμάτων

Οι CKs προάγουν την κυτταρική διαίρεση και στο ακραίο μερίστωμα του βλαστού



Παρεμποδίζουν την ανάπτυξη του μεριστώματος στη ρίζα και προάγουν την κυτταρική διαφοροποίηση στο ριζικό μερίστωμα

Οι CKs ελέγχουν τη μορφολογία των φύλλων

Tomato

Leaf 6

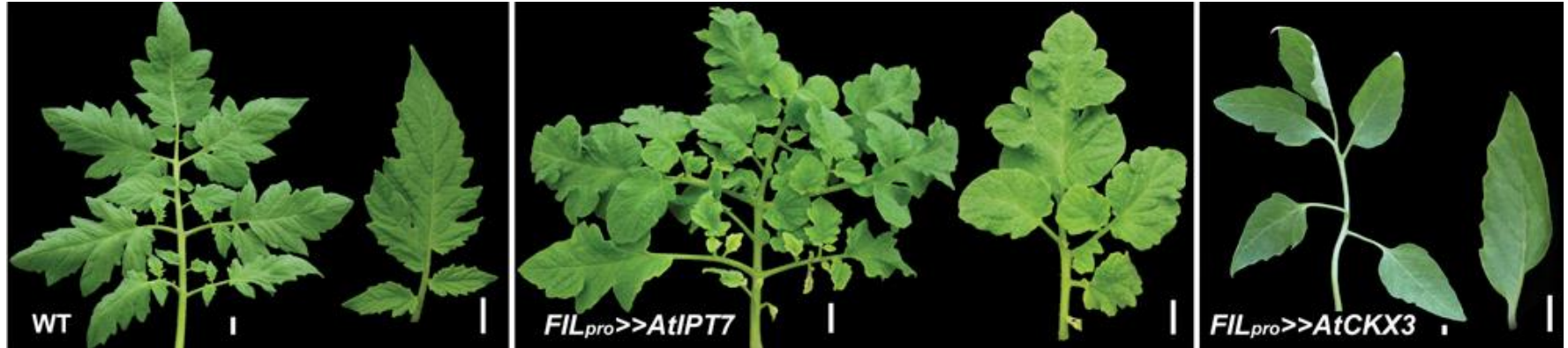
Leaflet

Leaf 6

Leaflet

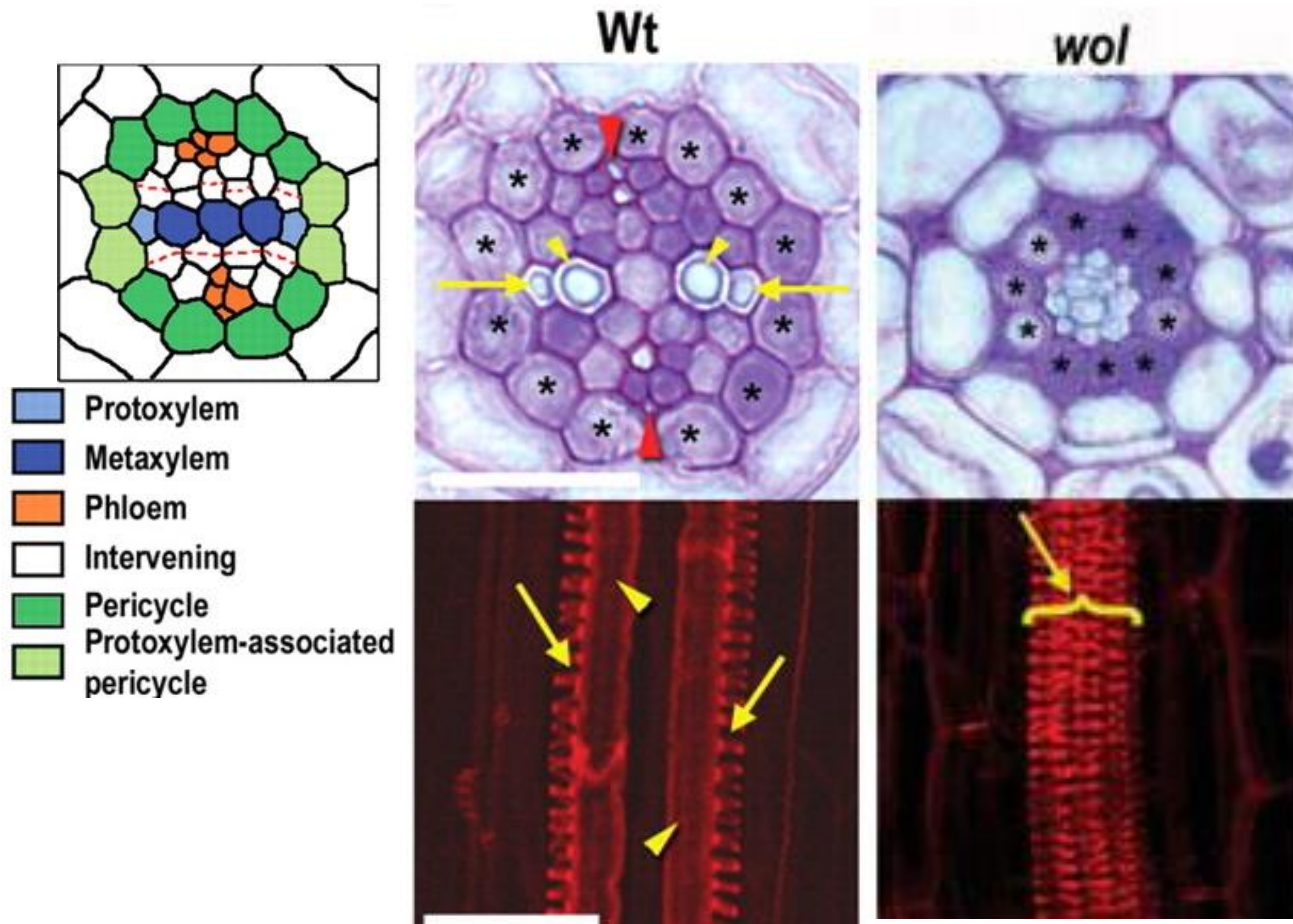
Leaf 6

Leaflet



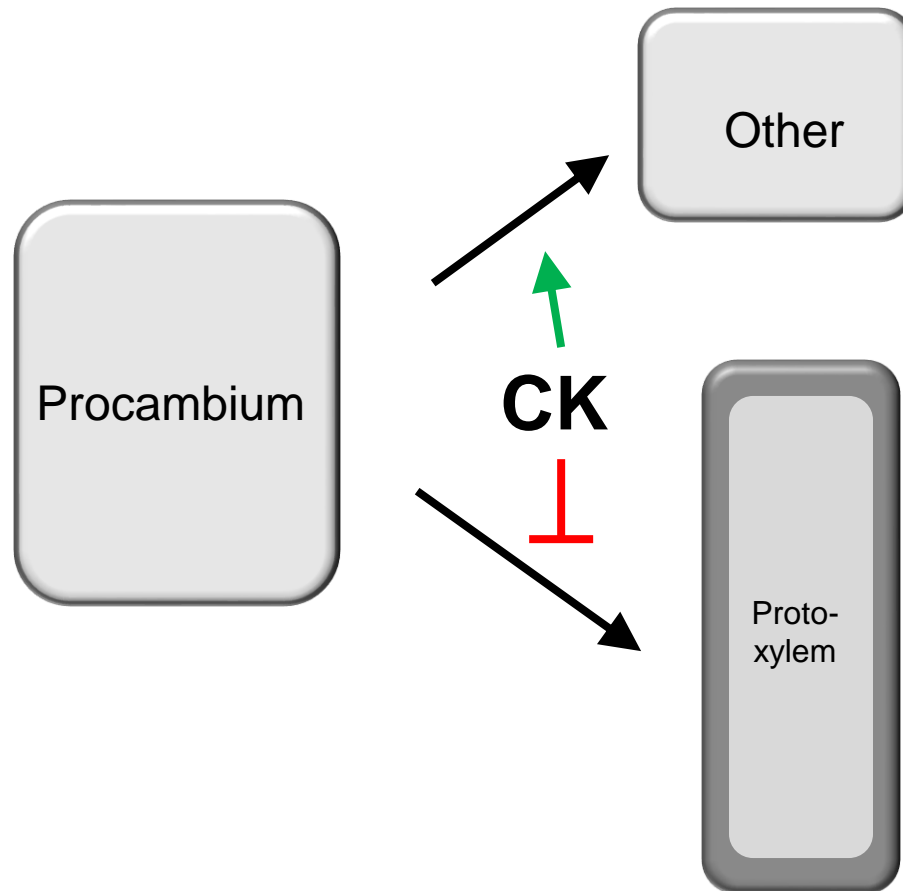
Αυξημένα επίπεδα CK στα περιθώρια του φύλλου αυξάνει την πολυπλοκότητα των φύλλων

ΟΙ CKs ελέγχουν την ανάπτυξη του αγωγού συστήματος της ρίζας

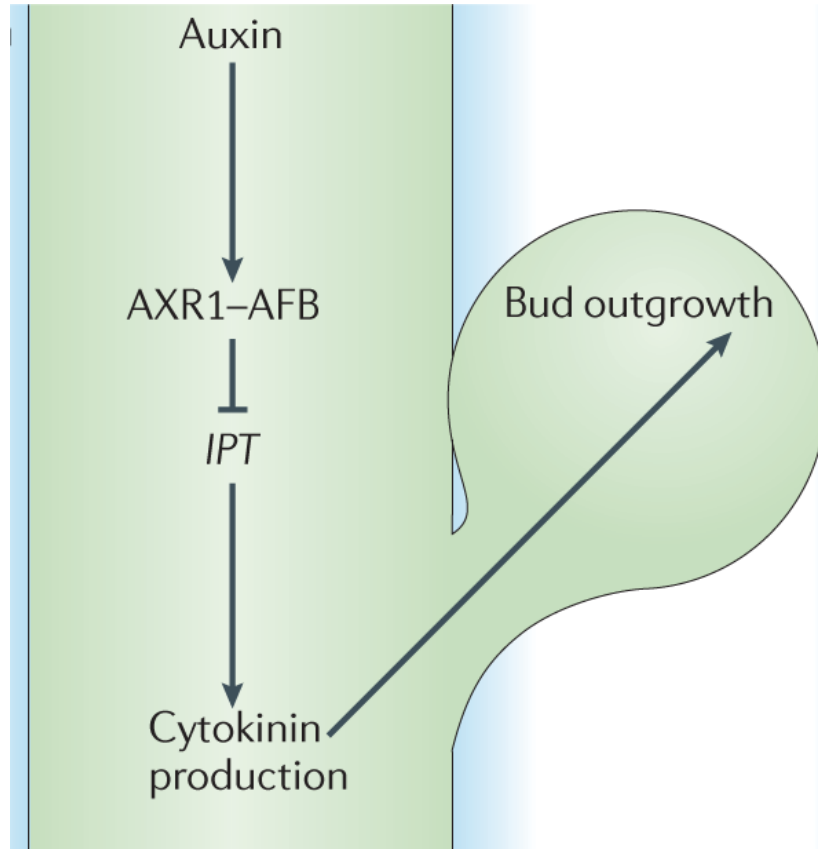


Στο μετάλλαγμα *wooden leg* (*wol*) όλα τα κύτταρα διαφοροποιούνται σε πρωτοξύλωμα

Η CK εμποδίζει τα κύτταρα να διαφοροποιηθούν σε πρωτοξύλωμα

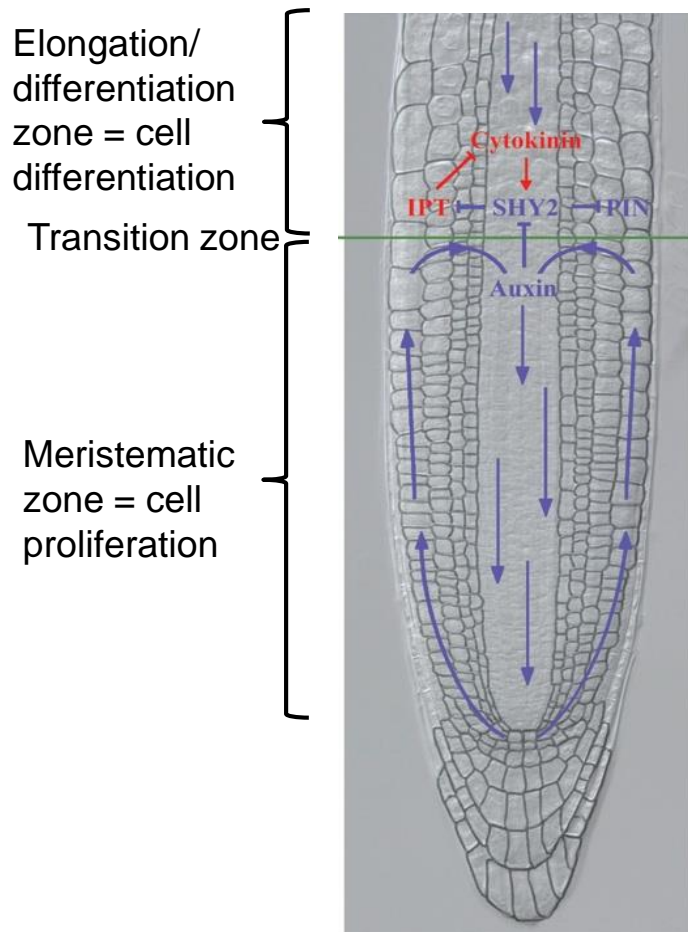


Οι κυτοκινίνες ενεργοποιούν την έκπτυξη των πλάγιων οφθαλμών



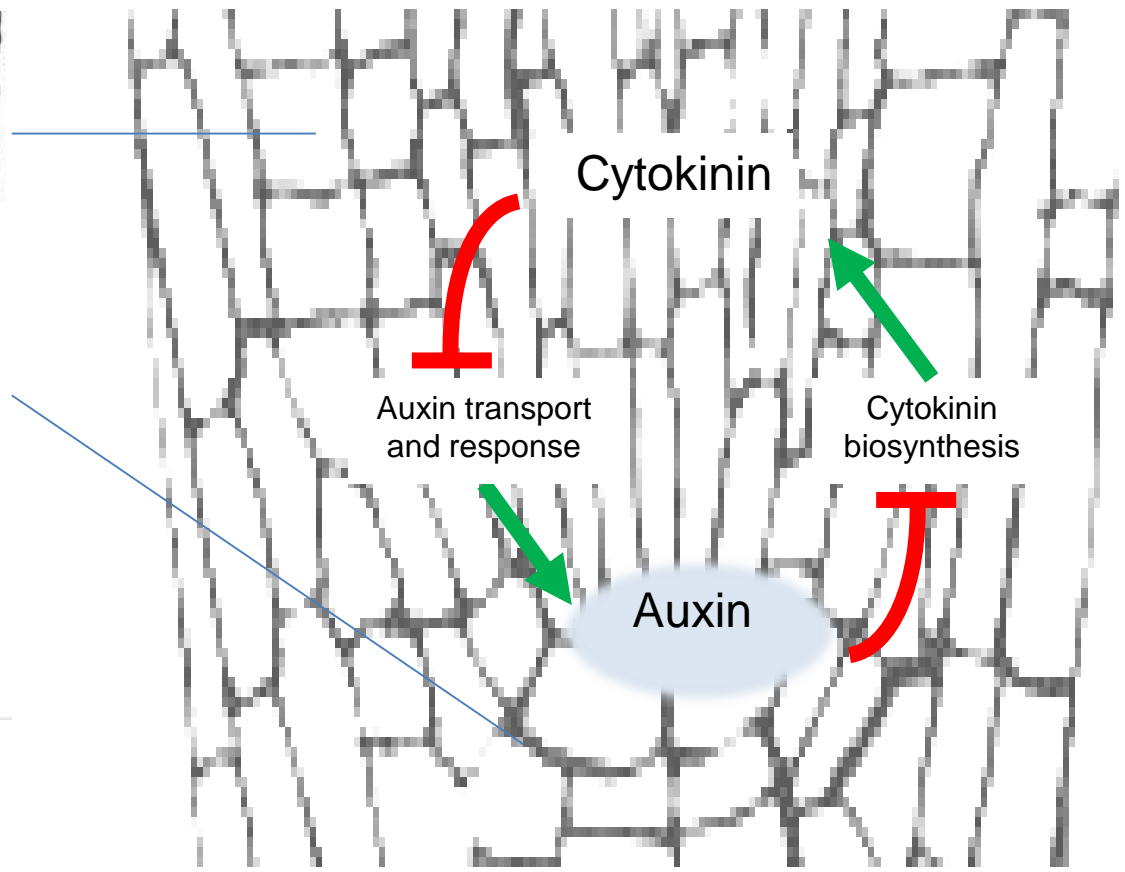
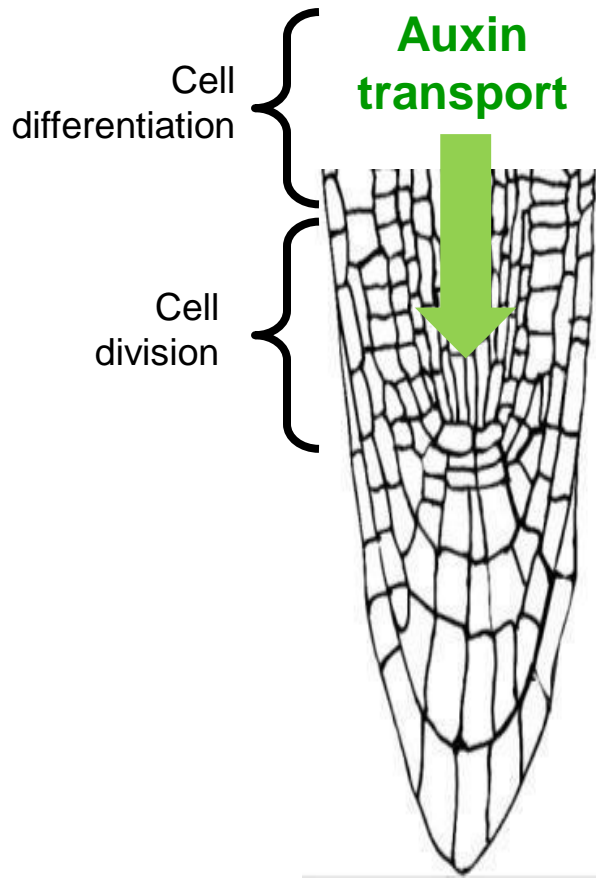
Οι αυξίνες καταστέλλουν την έκπτυξη μέσω καταστολής της βιοσύνθεσης κυτοκινίνης στο σημείο της έκπτυξης.

Η αυξίνη και κυτοκινίνη ελέγχουν από κοινού τη λειτουργία του ακραίου μεριστώματος της ρίζας

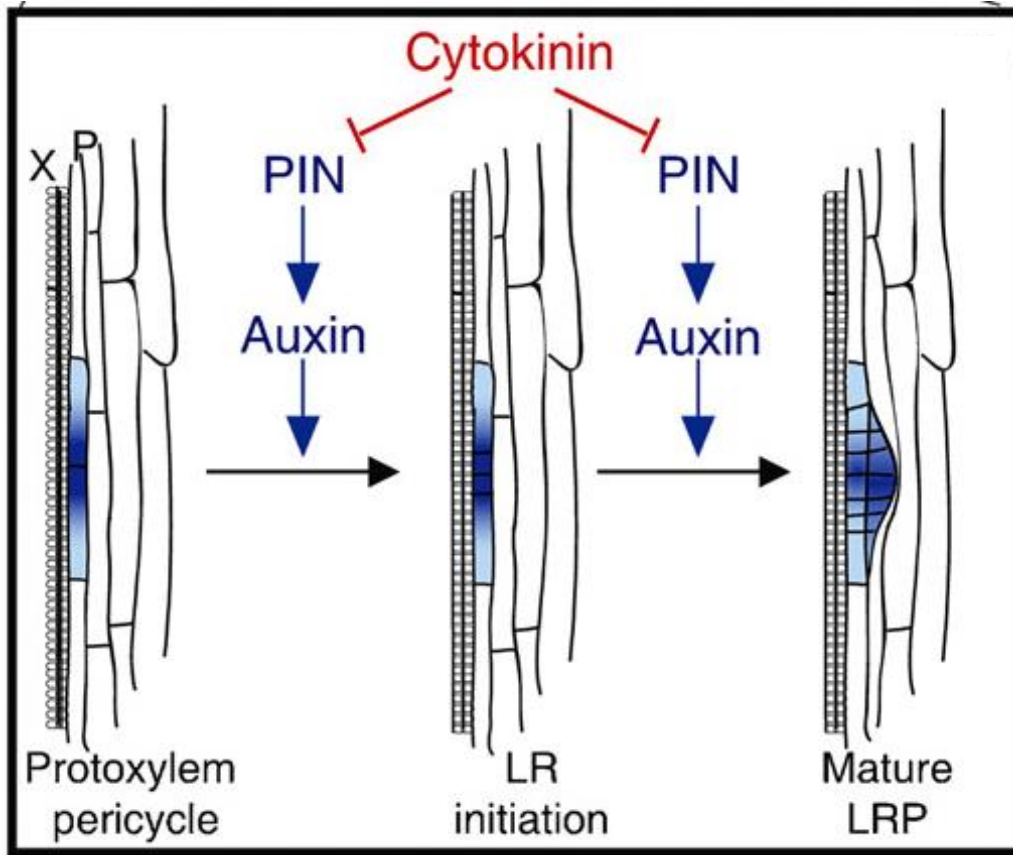


Καθορισμός της μεταβατικής ζώνης (κυτταρική διαίρεση/κυτταρική διαφοροποίηση)

- Η κυτοκινίνη προάγει την κυτταρική διαφοροποίηση αναστέλλοντας της μεταφορα και αποκριση αυξίνης
- Η αυξίνης προάγει την κυτταρική διαίρεση αναστέλλοντας τη βιοσύνθεση κυτοκινίνης
- Ελεγχος του μεγέθους του μεριστώματος της ρίζας και του πολλαπλασιασμού και διαφοροποίησης των κυττάρων

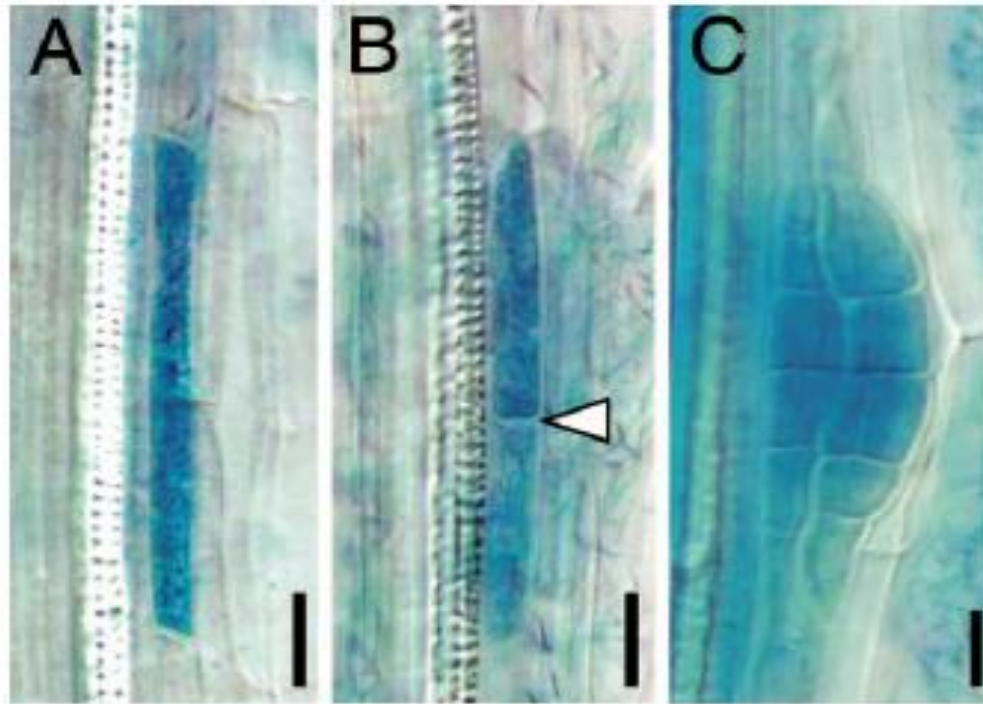


Η κυτοκινίνη και αυξίνη αλληλεπιδρούν για τη ρύθμιση της δημιουργίας πλαγίων ριζών



Η κυτοκινίνη καταστέλλει την έκφραση των *PIN1* γονιδίων στα κύτταρα του περικυκλίου που γειτνιάζουν των κυτταρων της καταβολής της πλάγιας ρίζας και έτσι δημιουργείται μια βαθμίδωση και σημείο μέγιστης συγκέντρωσης αυξίνης στα κύτταρα της καταβολής

Αυξημένα επίπεδα αυξίνης σε ένα μοναδικό κύτταρο του περικυκλίου επαρκεί για την επαρχή πλάγιας ρίζας



DR5::GUS).

Dubrovsky, J.G., et al., (2008) Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells. Proc. Natl. Acad. Sci. 105: [8790-8794](#), copyright © by the National Academy of Sciences.

Οι κυτοκινίνες και οι αυξίνες δρουν ανταγωνιστικά

CK

Προάγει τη διατήρηση της κυτταρικής ταυτότητας στο ακραίο μερίστωμα του βλαστού

Auxin

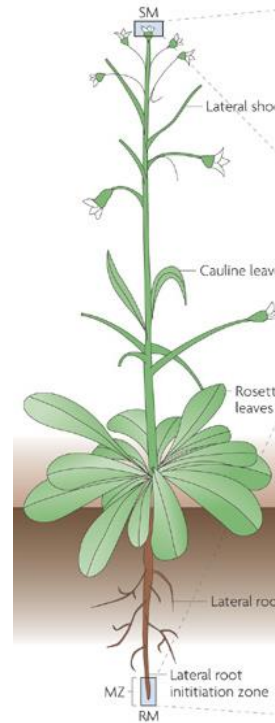
Προάγει την επαρχή οργάνων στο ακραίο μερίστωμα του βλαστού apical meristem

Προάγει τη διακλάδωση στο βλαστό

Αναστέλλει τη διακλάδωση του βλαστού

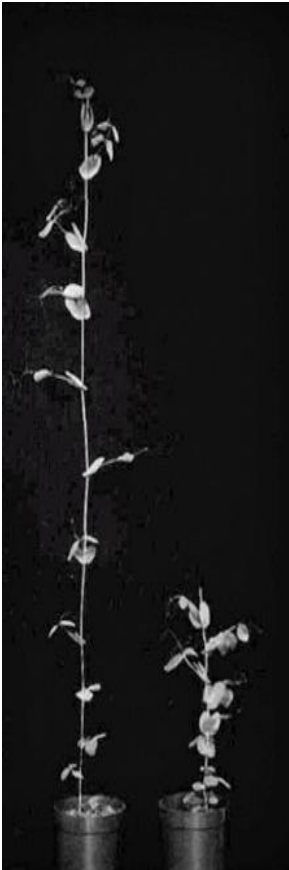
Αναστέλλει τη διακλάδωση της ρίζας

Προάγει τη διακλάδωση στη ρίζα

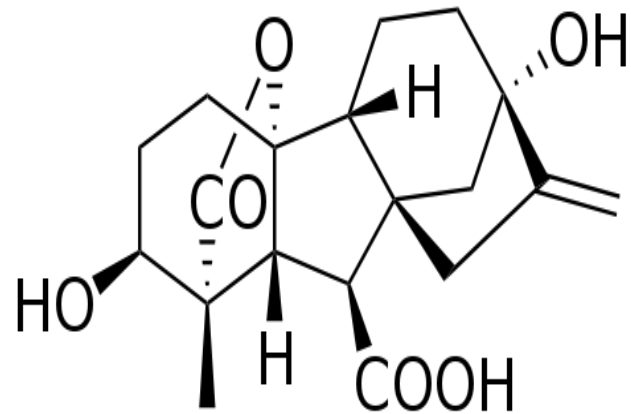


Προάγει τη διαφοροποίηση στο ακραίο μερίστωμα της ρίζας

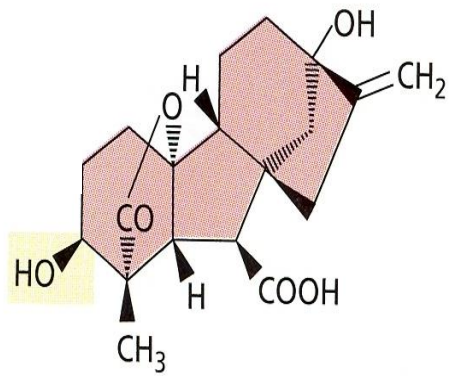
Διατηρεί την κυτταρική ταυτότητα στο ακραίο μερίστωμα της ρίζας



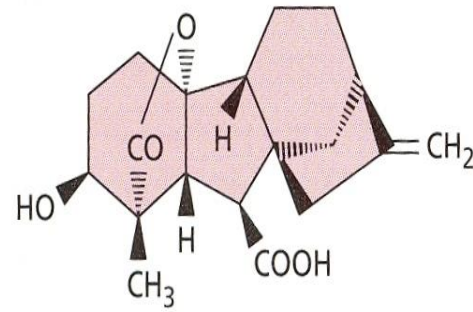
Γιββερελλίνες



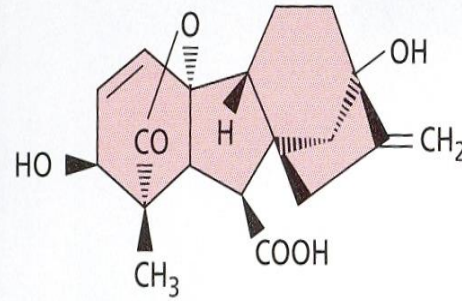
Γιββερελλίνες



GA₁



Gibberellin A₄ (GA₄)



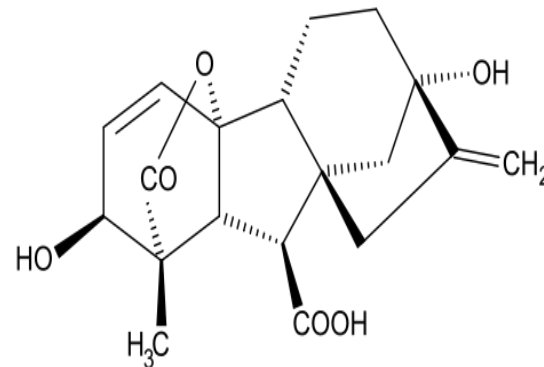
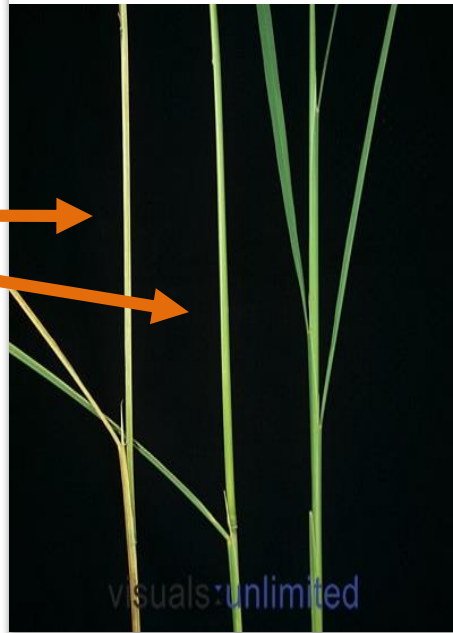
Gibberellic acid (GA₃)

Προάγουν την επιμήκυνση των φυτών

Ασθένεια
Bakanae
(*Gibberella fujikuroi*)

«τρελού
φυταρίου»

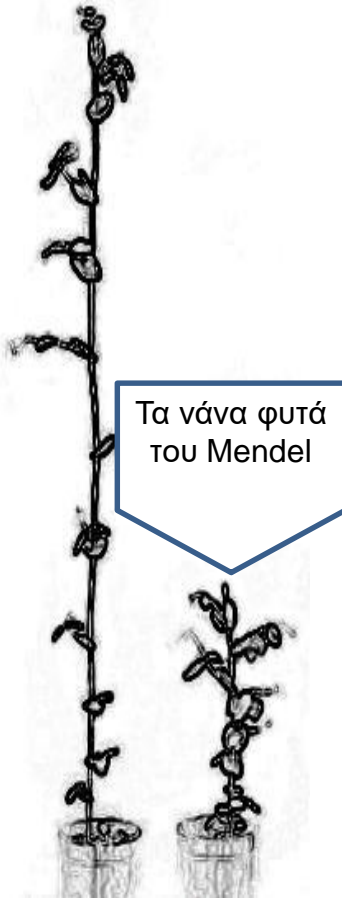
Μολυσ
μένα
φυτα



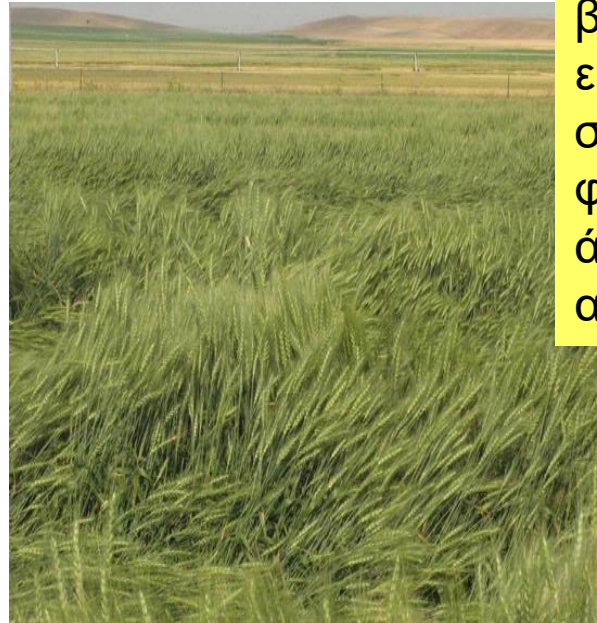
A Gibberellin
(GA₃)

Photo source: [Nigel Cattlin](#), Visuals Unlimited, Inc.

Ενδογενείς παράγοντες αύξησης



Τα νάνα φυτά του Mendel



Προάγουν την επιμήκυνση του βλαστού και την εκβλάστηση των σπερμάτων. Σε κάποια φυτά προάγουν την άνθιση και την ανάπτυξη των καρπών



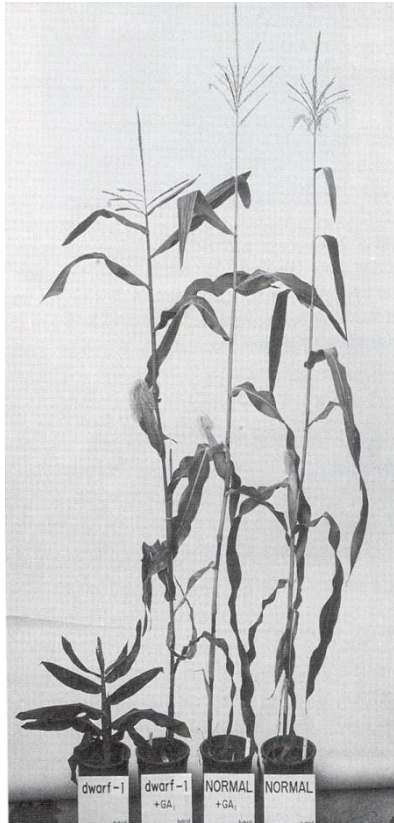
Ανάπτυξη καρπων χωρίς σπέρματα με εφαρμογή GA

Φυσιολογικές δράσεις γιββερελλινών

- Κυτταρική διαίρεση (μεριστωμάτων –κάμβιο, μασχαλαία/ ενδιάμεσα)
- Κυτταρική αύξηση (επιμήκυνση και χαλάρωση κυτταρικών τοιχωμάτων)
- Αύξηση pH, ενδοκυτταρικής συγκέντρωσης Ca^{+2} , καλμοδουλίνης, κυκλικού GMP
- Αύξηση α-αμυλάσης, RNασης κτ.λ

Σε επίπεδο οργάνων και φυτών

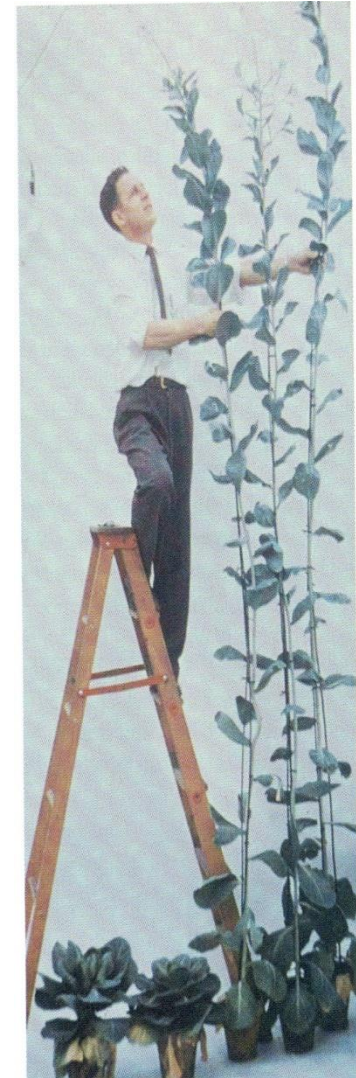
- Εκβλάστηση σπόρων (διακοπή ληθάργου)
- Παρθενοκαρπια
- Προαγωγή της άνθισης
- Απόκριση σε καταπονήσεις
- Αναστολή δημιουργίας κονδύλων



• Επιμήκυνση μεσογονατίων



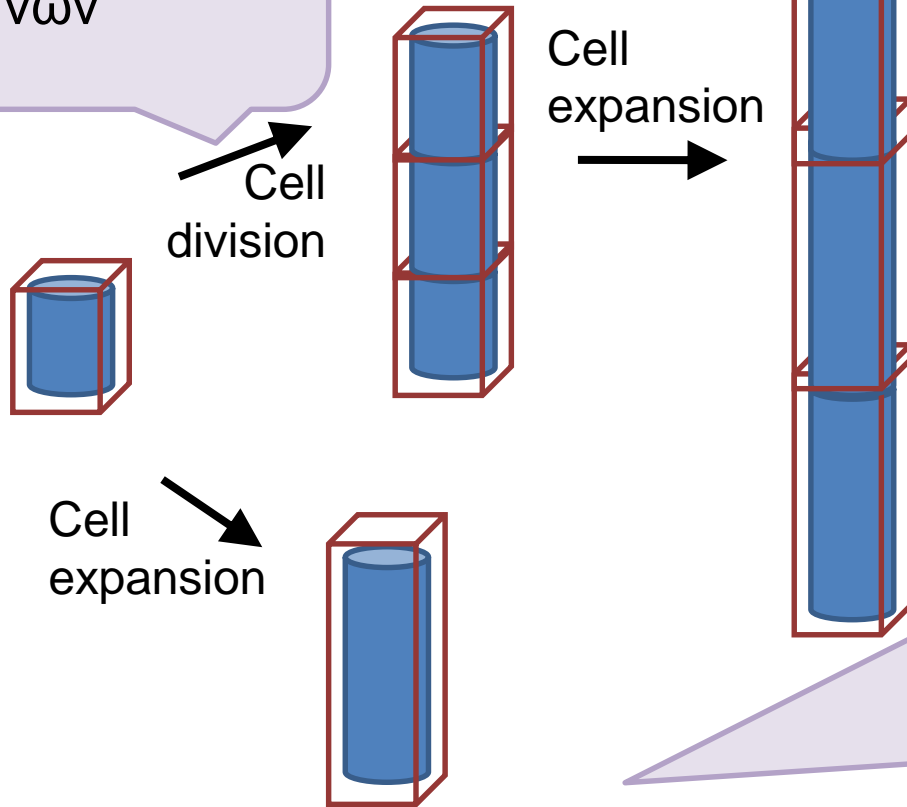
• Καθορισμός
φύλου



• Ανθογένεση και
αυξηση του χρόνου
άνθισης

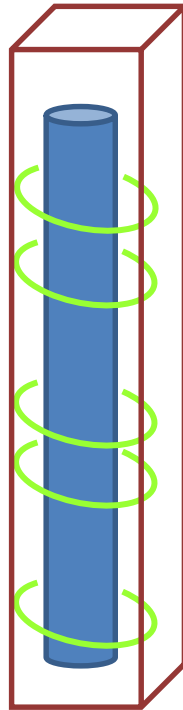
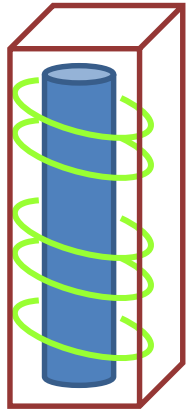
Κυτταρική αύξηση και διαίρεση

Οι GAs επάγουν την εκφραση κυκλινών

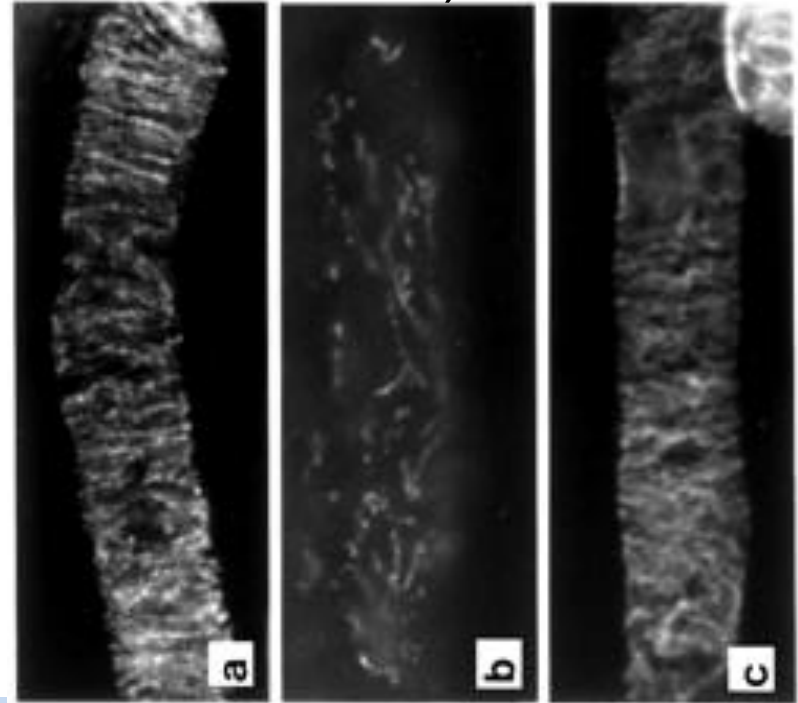


Οι GAs προάγουν την επιμήκυνση των κυττάρων με χαλάρωση των κυτταρικών τοιχωμάτων μέσω της σταθεροποίησης των μικροσωληνίσκων

Περιφερειακή
οργανωση των
μικροσωληνίσκων
επαγει την
επιμήκυνση

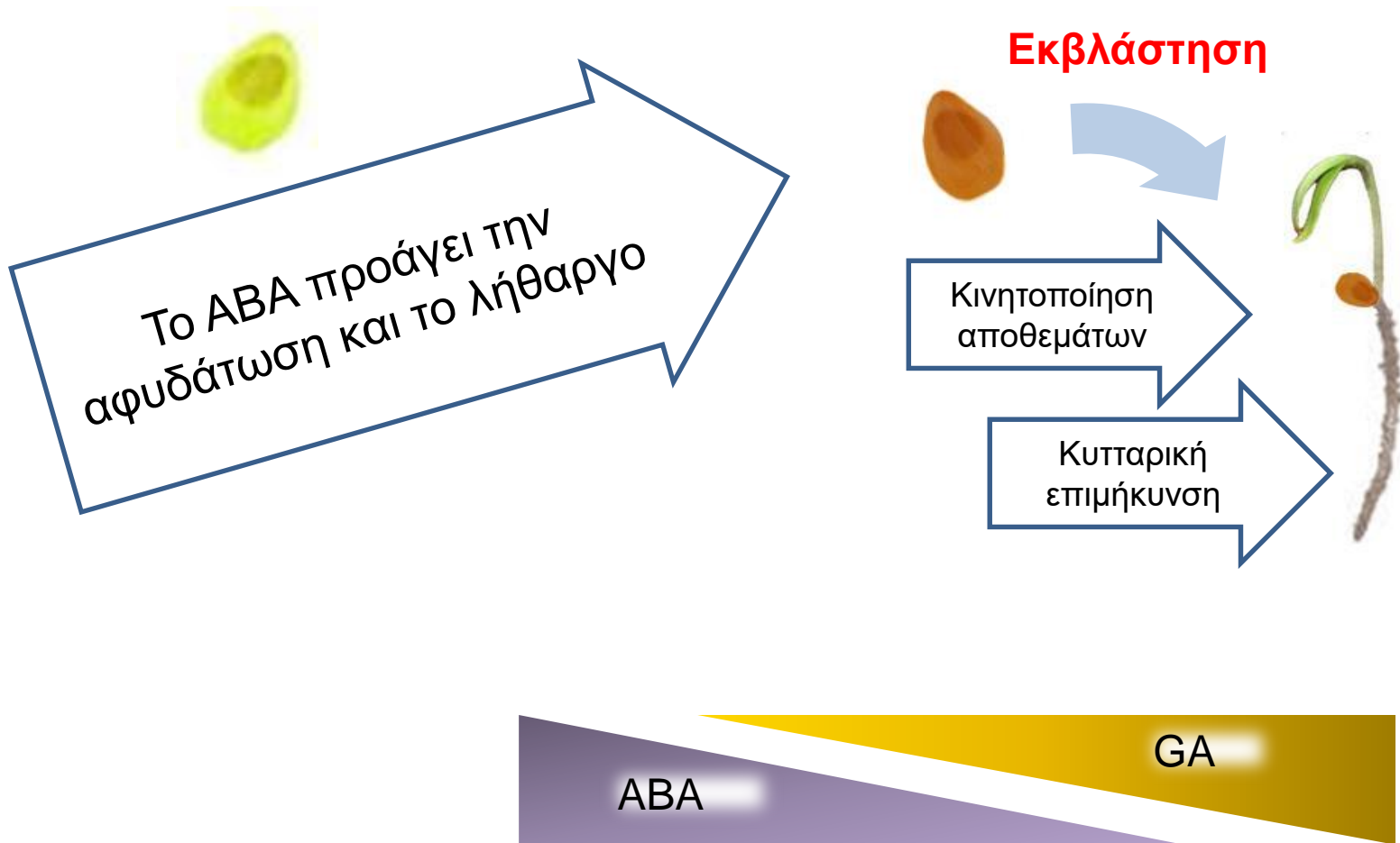


Uniconazole
(GA synthesis inhibitor)
Control
Uniconazole
+ GA

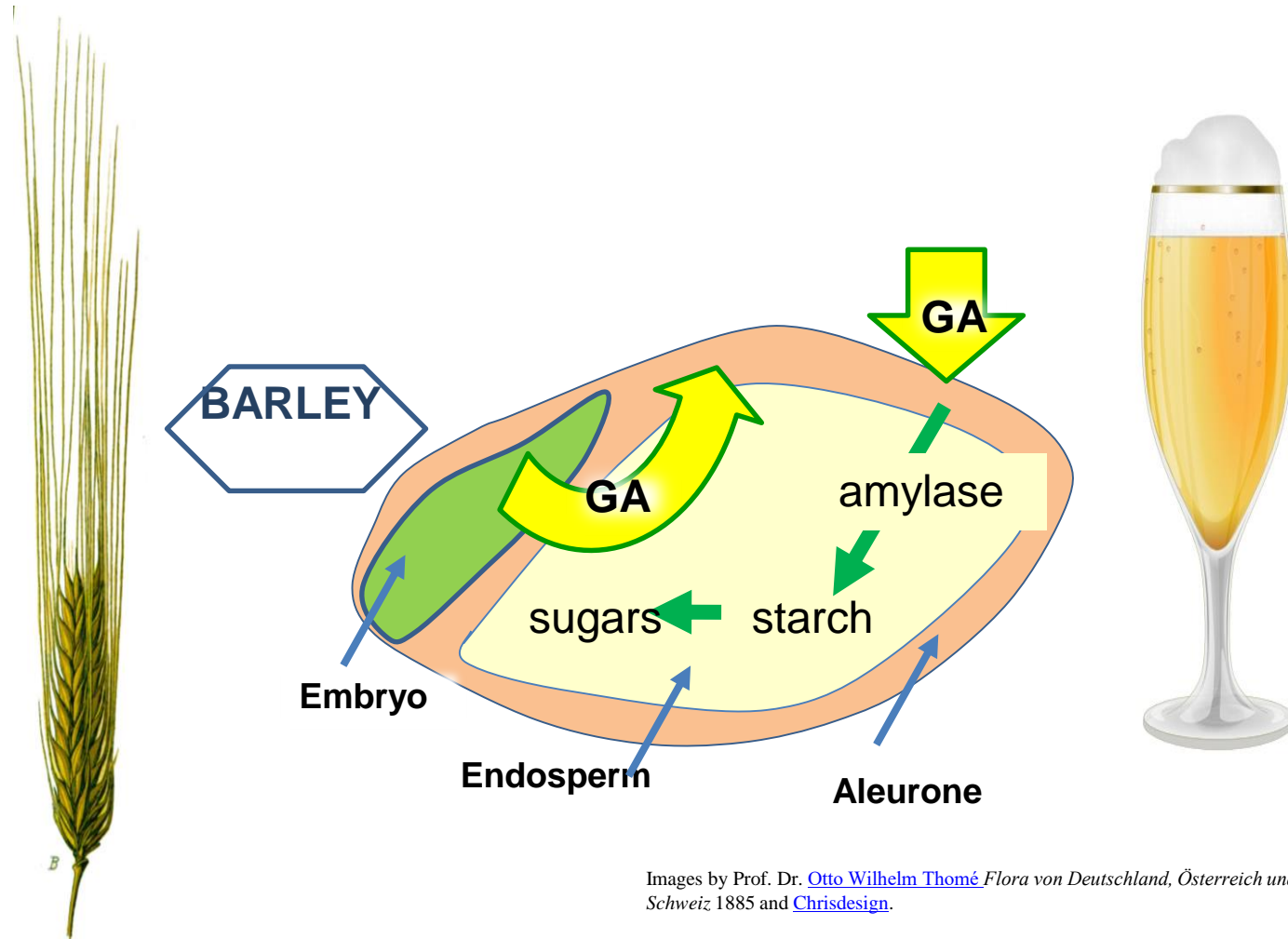


Η παρεμπόδιση της σύνθεσης
GA διαταράσσει την οργανωση
των μικροσωληνίσκων

Οι GA και το ABA δρουν ανταγωνιστικά στη ρύθμιση της εκβλάστησης των σπερμάτων

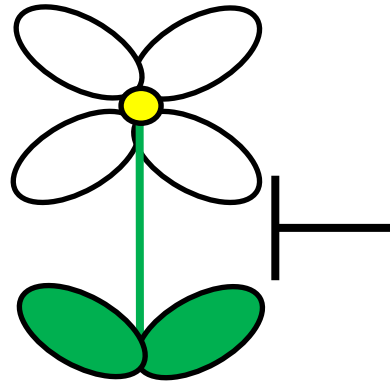


Κατά την εκβλάστηση, οι GA προάγουν την έκφραση ενζύμων που κινητοποιούν θρεπτικά



Σε μερικά φυτά, οι GAs συνεισφέρουν στον έλεγχο της άνθισης

**Επαγωγή
άνθισης**
Φωτοπερίοδος
GA



**Αναστολή
άνθισης**
Αιθυλένιο
Καταπνοηση
DELLA πρωτεΐνες



Lolium temulentum
Annual temperate grass
Yes



Beta vulgaris
Biennial
Yes

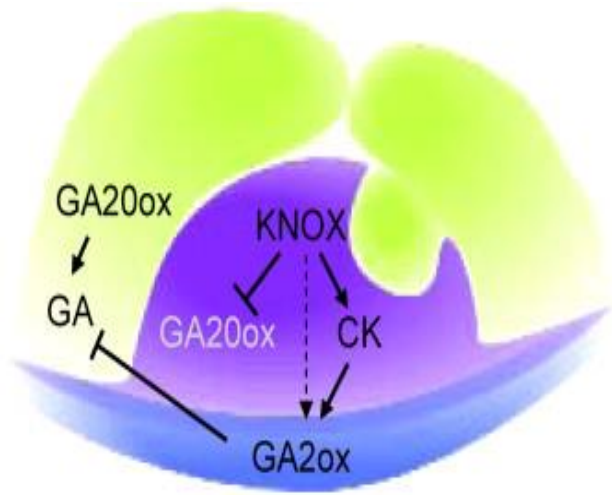


Malus domestica
Perennial
No

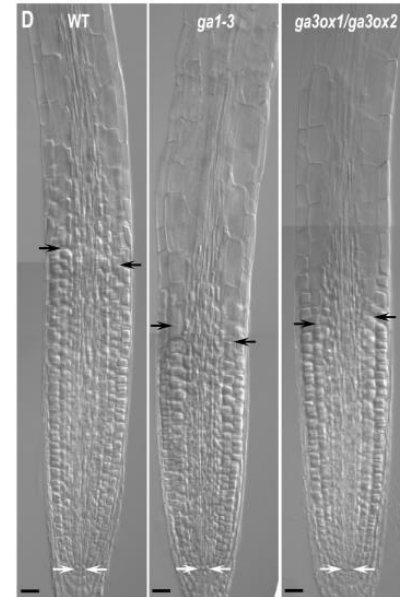
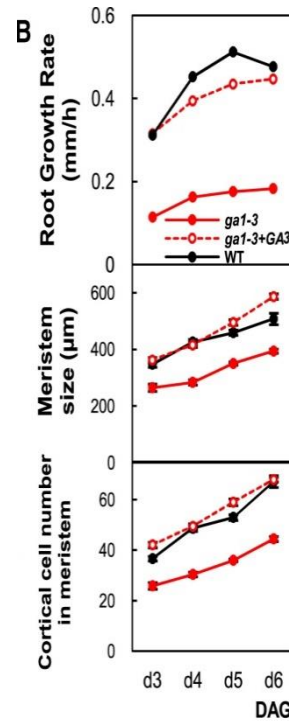


Arabidopsis thaliana
Annual
Short Days **Yes** Long Days **No**

Οι GAs έχουν ρόλο στα ακραία μεριστώματα του βλαστού και της ρίζας

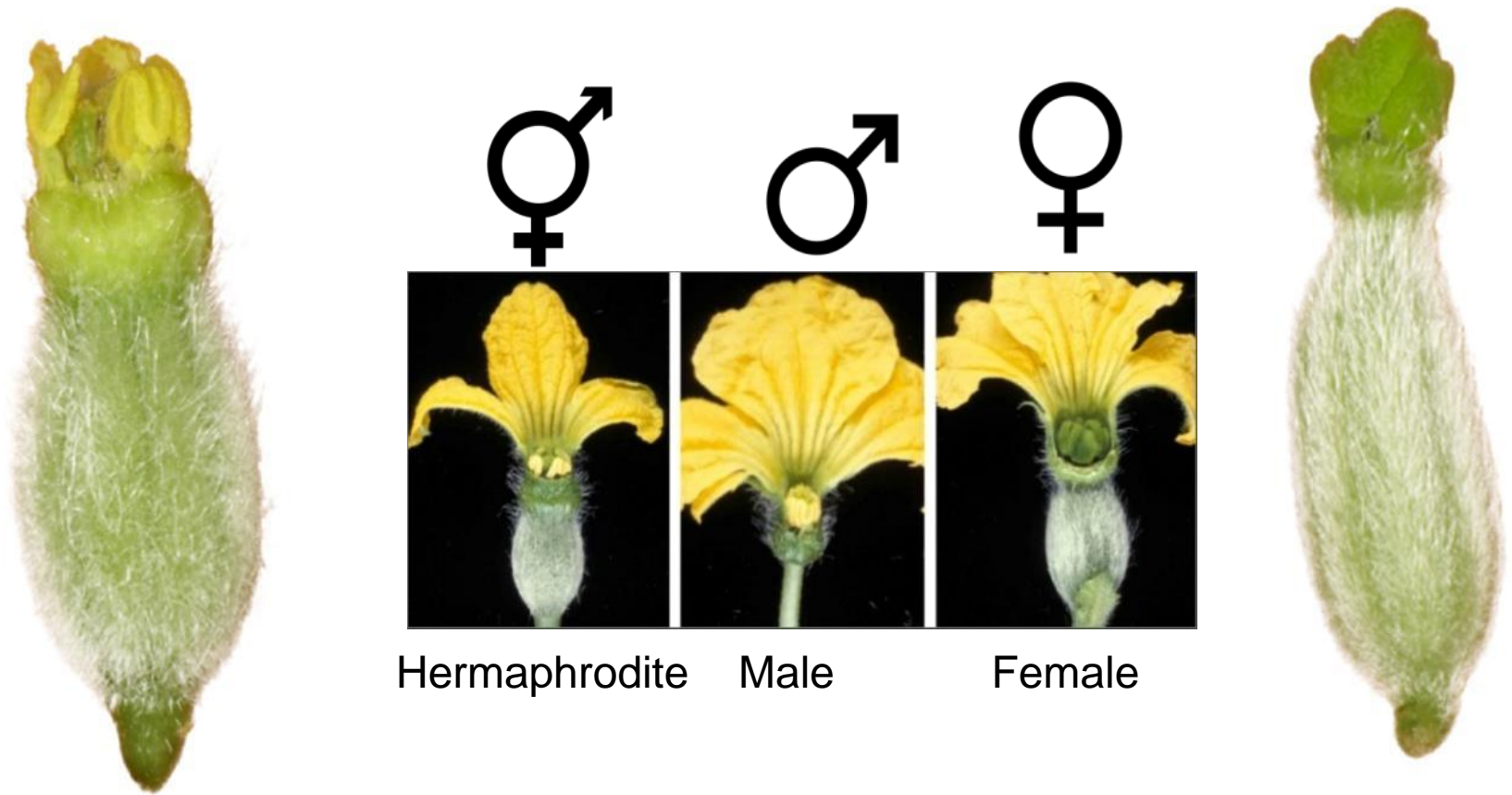


Η βιοσύνθεση GA καταστέλλεται στο ακραίο μερίστωμα του βλαστού αλλά προάγεται στις καταβολές των φύλλων



Οι GA στο μερίστωμα της ρίζας ρυθμίζει το μέγεθος του

Οι GAs καθορίζουν το φύλο (μαζί με το αιθυλενιο)



Η αυξίνη και οι GAs επάγουν την κυτταρική διαίρεση και ανάπτυξη των καρπών

Παραγωγή
άσπερμων
καρπών με
εφαρμογή GA
ή/και αυξίνης



Auxin + GA



GA



Auxin



Η μεταχείριση των επιπέδων GA έχει μεγάλη σημασία στην αγροτική παραγωγή

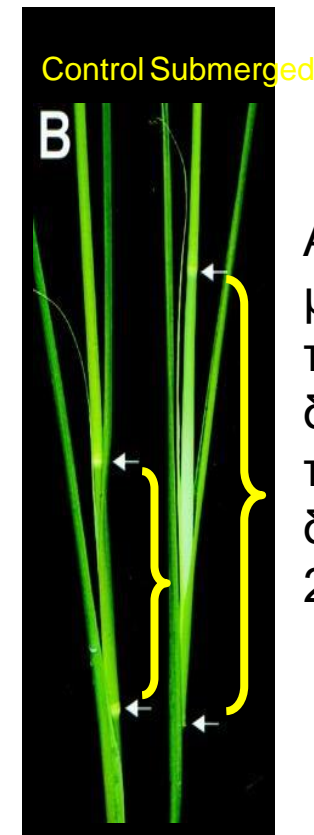
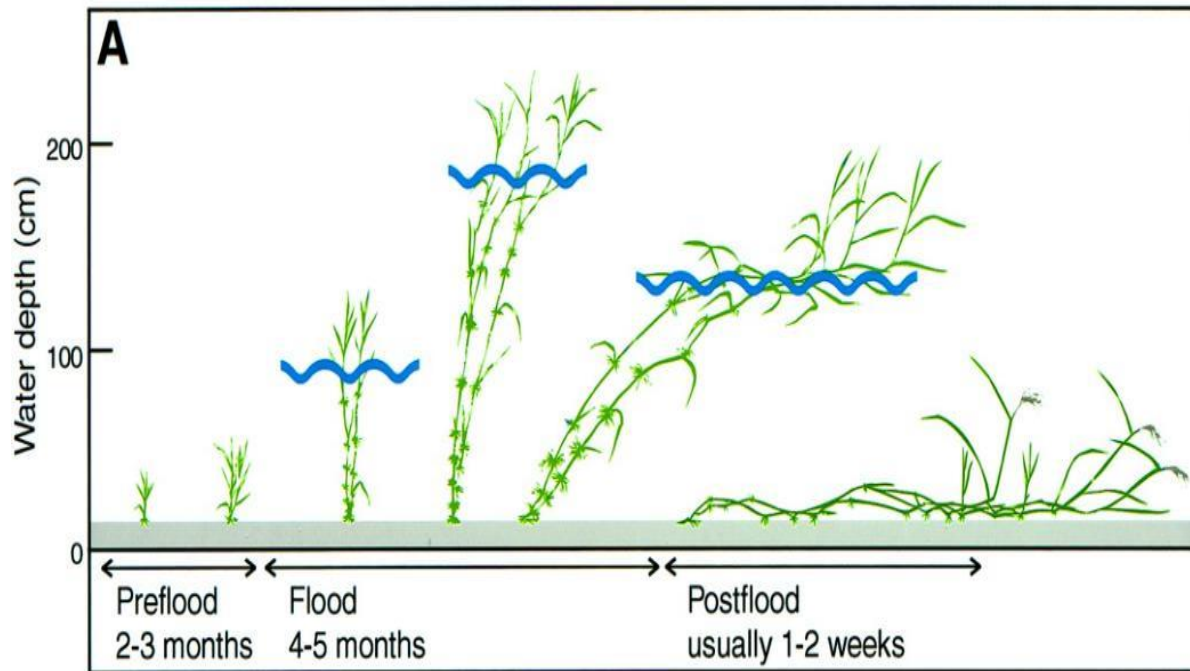


Ανάπτυξη ημι-νάνων
ποικιλιών με ελλείψεις
στη βιοσύνθεση και
την απόκριση σε GA

Nobel Laureate
[Norman Borlaug](#) 1914-2009

Photos courtesy of S. Harrison, [LSU Ag center](#) and [The World Food Prize](#).

Αποφυγή της κατάκλισης στο νερό κατά την καλλιέργεια του ρυζιού



Βιοσύνθεση GA και ομοιόσταση

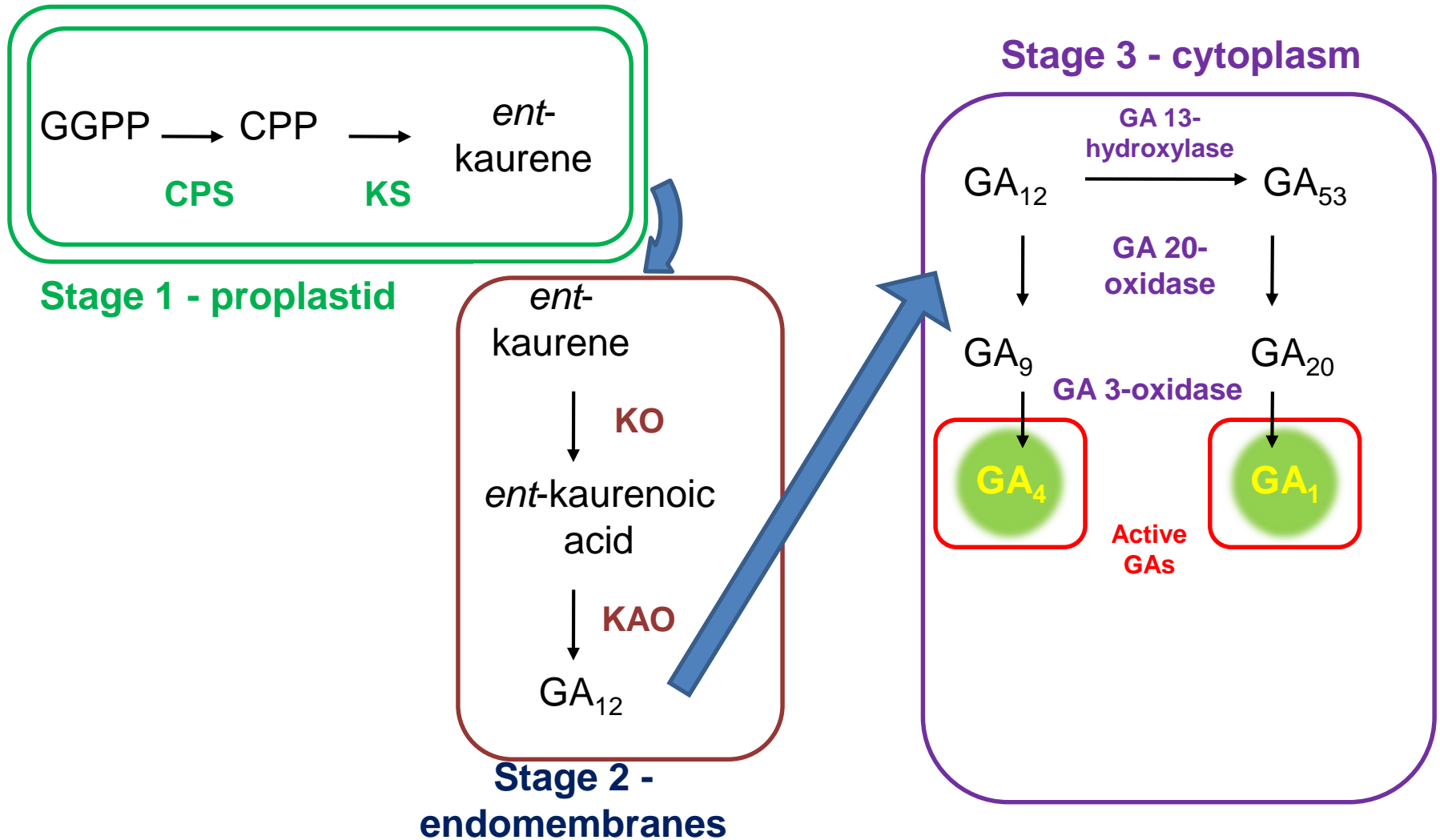


Wild type Wild type + GA dwarf-1 dwarf-1 + GA

Η εφαρμογή GA μπορεί να «διασωσει» νάνα μεταλλάγματα *Zea mays* (B.O. Phinney, 1956)

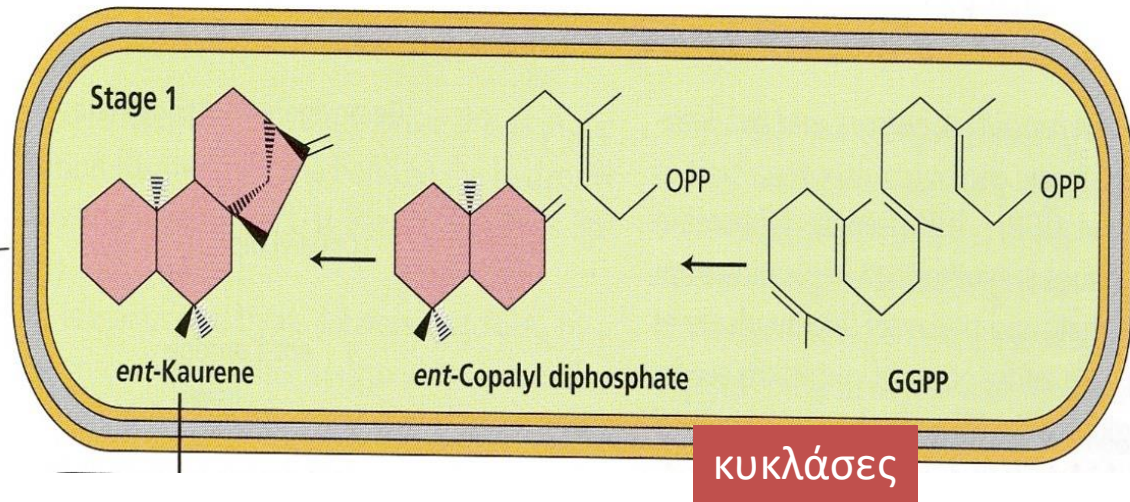
Ο καθορισμός του βιοσυνθετικού μονοπατιού του GA στα φυτά έγινε μέσω τετοιων νάνων φυτών

Βιοσυνθετικό μονοπάτι GA



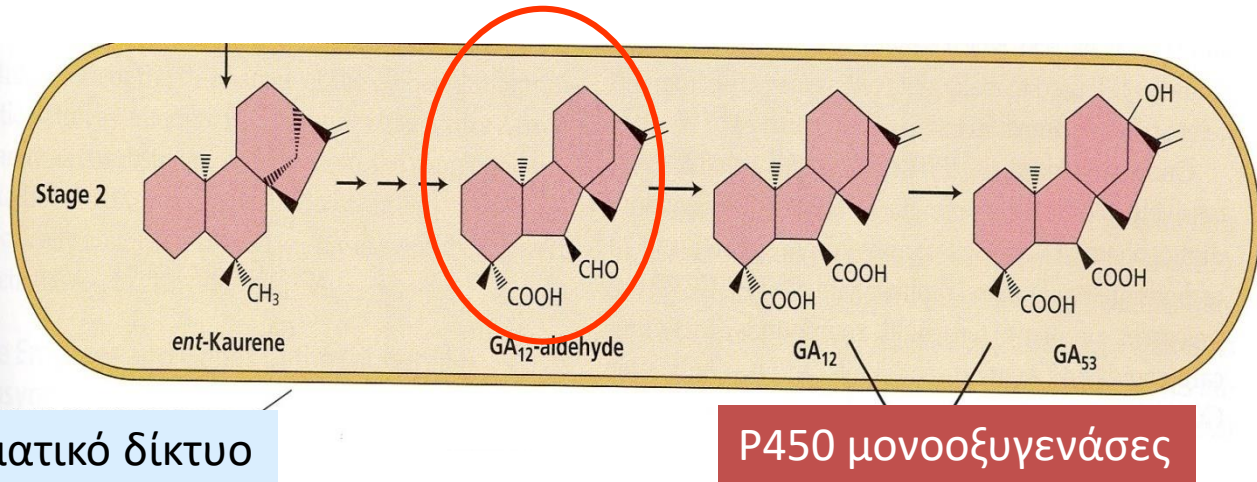
1ο

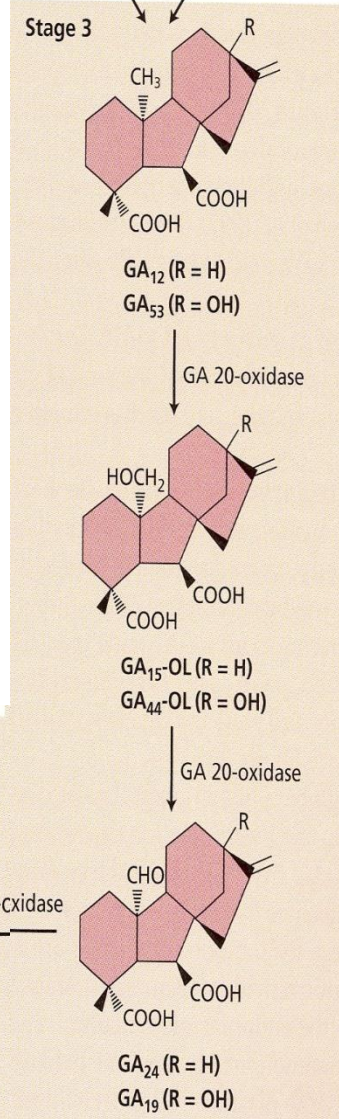
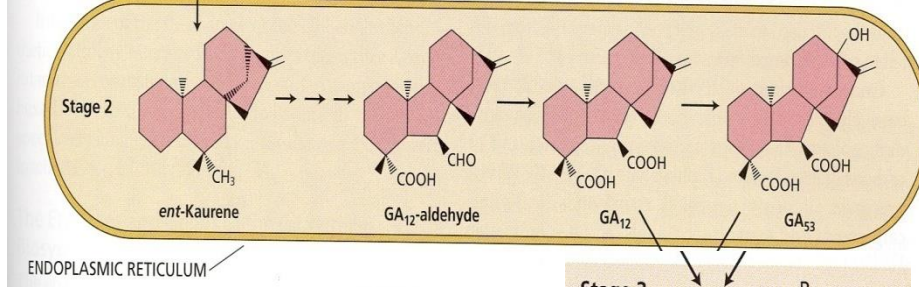
Προπλαστίδια
μεριστωματικού
ιστού βλαστού



2ο

Ενδοπλασματικό δίκτυο

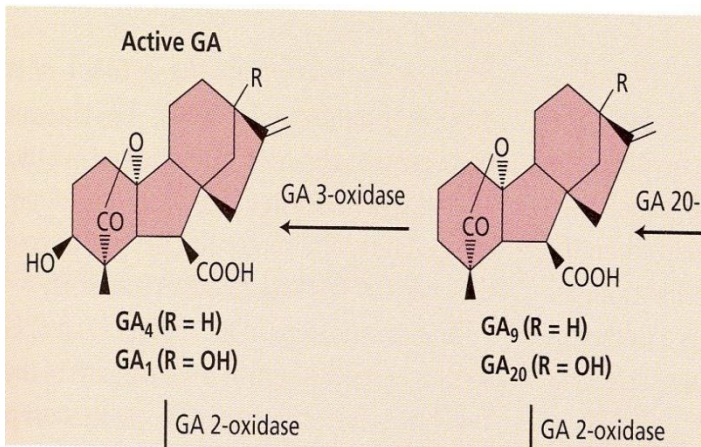




30

Οι τροποποιήσεις διαφέρουν στα είδη και στα όργανα του είδους

κυτόπλασμα



διοξυγενάσες

Απαιτούν οξογλουταρικό και Fe⁺² και ασκορβικό

Μεταλλάγματα απώλειας λειτουργίας για CPS ή KS είναι νάνα

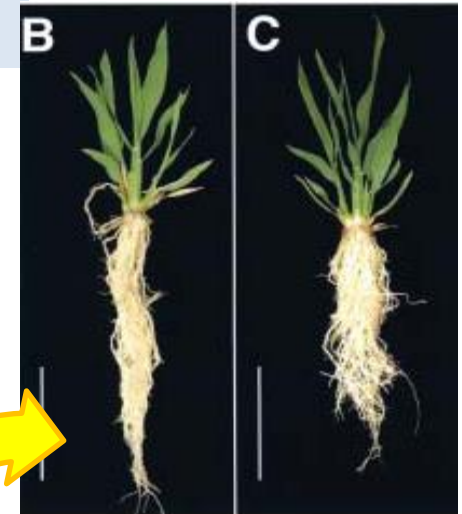


Τα ένζυμα αυτά κωδικοποιούνται από ένα ή λιγα αντίγραφα γονιδίων

Wild-type and dwarf mutant rice

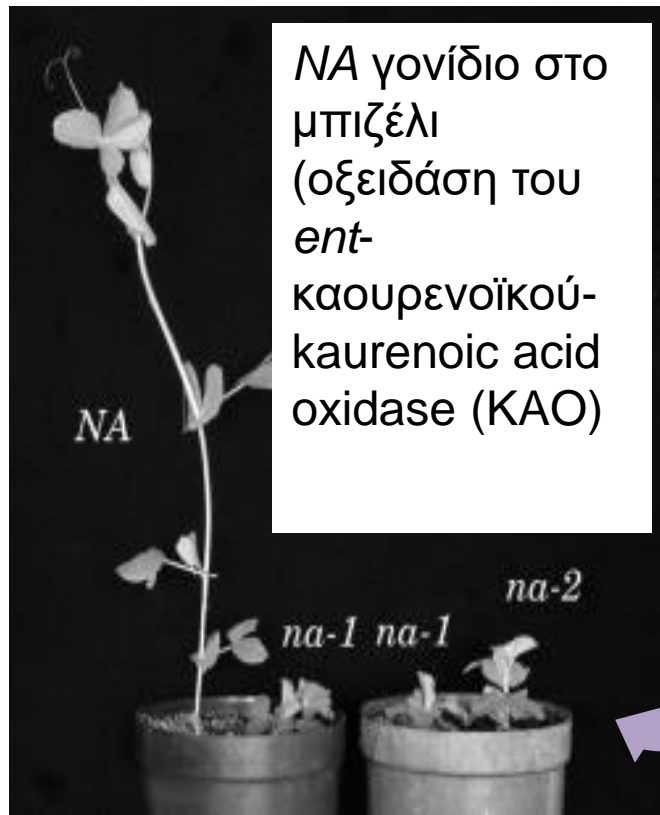


WT *oscps-1* *osks-1*



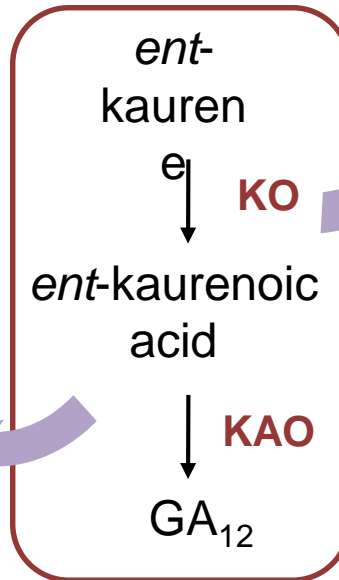
oscps-1 *osks-1*

Ομοίως για τα μεταλλάγματα των ΚΑΟ και ΚΟ



NA γονίδιο στο
μπιζέλι
(οξειδάση του
ent-
καουρενοϊκού-
kaurenoic acid
oxidase (KAO))

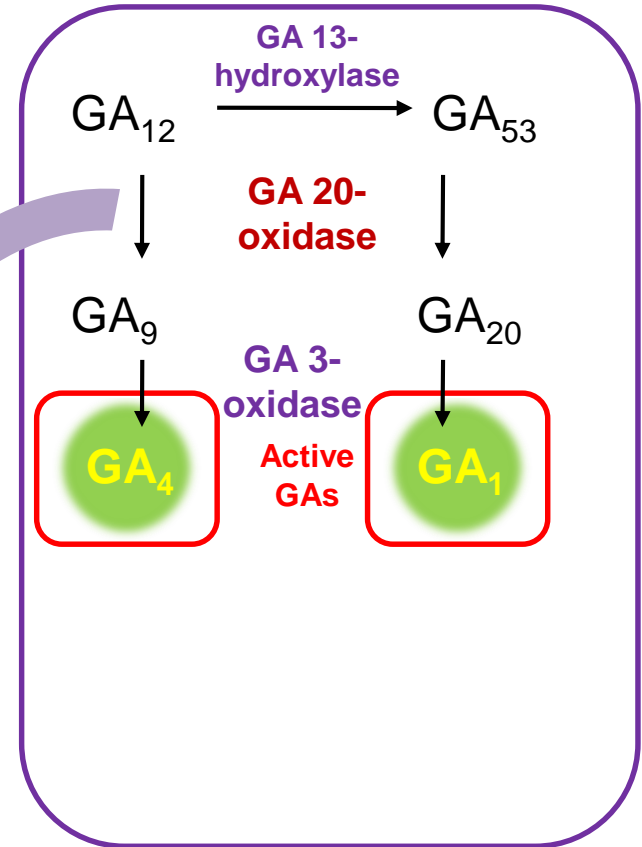
LH γονίδιο του
μπιζελιού
(οξειδάση του
ent-καουρενίου
-kaurene
oxidase (KO))



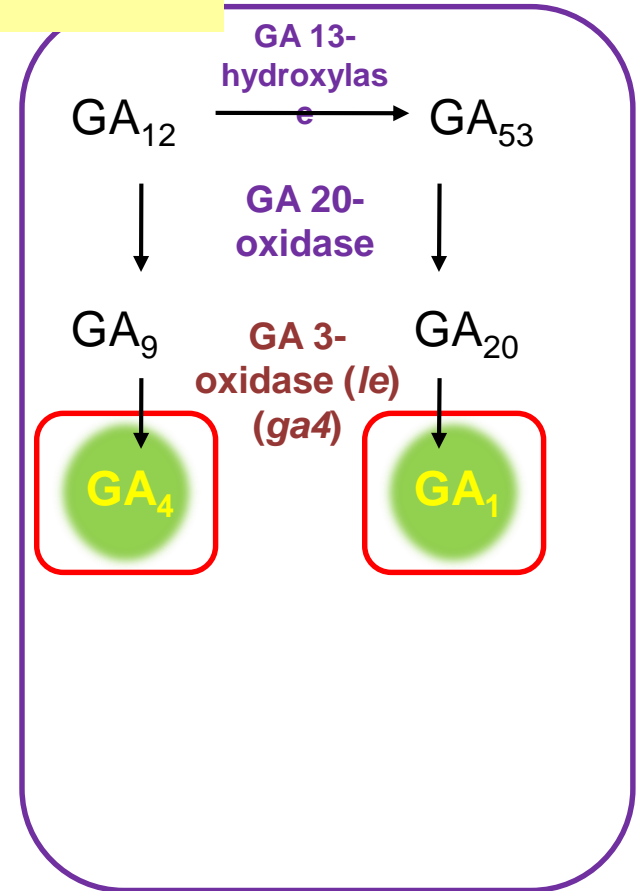
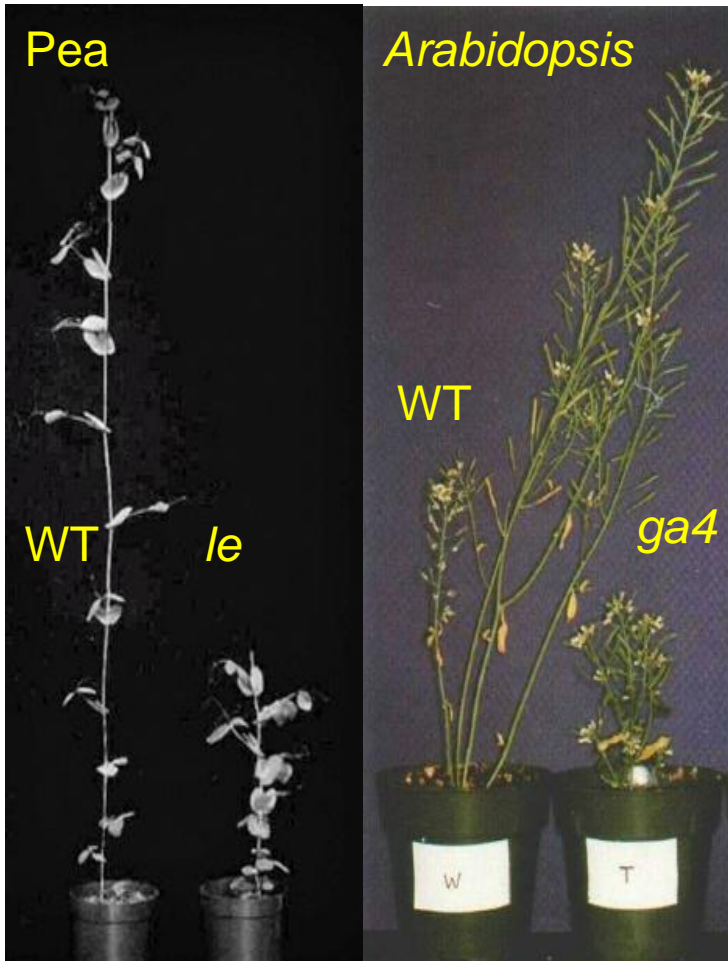
Davidson, S.E., Elliott, R.C., Hemwen, C.A., Poole, A.T., and Reid, J.B. (2003). The pea gene *NA* encodes *ent*-kaurenoic acid oxidase. *Plant Physiol.* 131: [335-344](#). Davidson, S.E., Smith, J.J., Helliwell, C.A., Poole, A.T., and Reid, J.B. (2004). The pea gene *LH* encodes *ent*-kaurene oxidase. *Plant Physiol.* 134: [1123-1134](#).

Για ένζυμα στα πιο τελευταία βήματα του μονοπατιού κωδικοποιούνται από πολλαπλά γονίδια με διαφορεικά πρότυπα έκφρασης

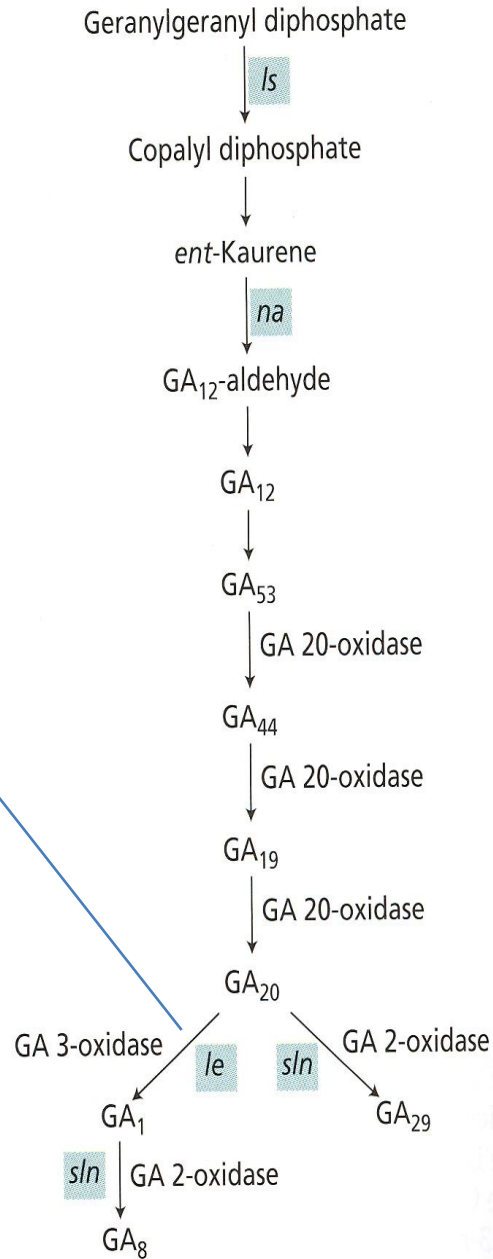
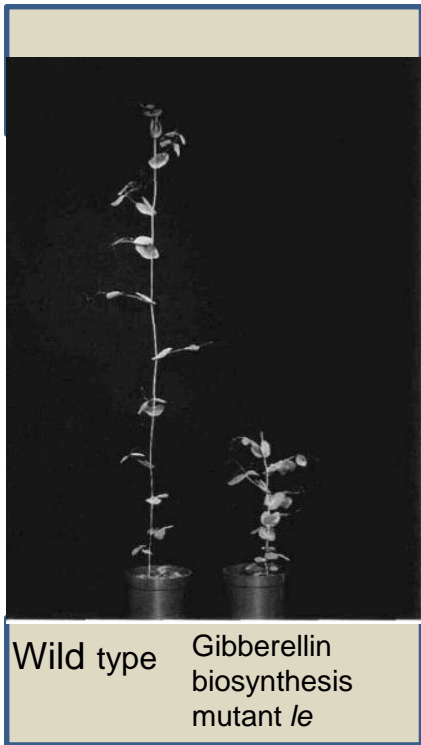
Η ποικιλία ρυζιού *semidwarf1* της «πράσινης επανάστασης» έχει μετάλλαξη σε μία *GA20ox* που εκφράζεται στο βλαστό αλλά όχι στους αναπαραγωγικούς ιστούς



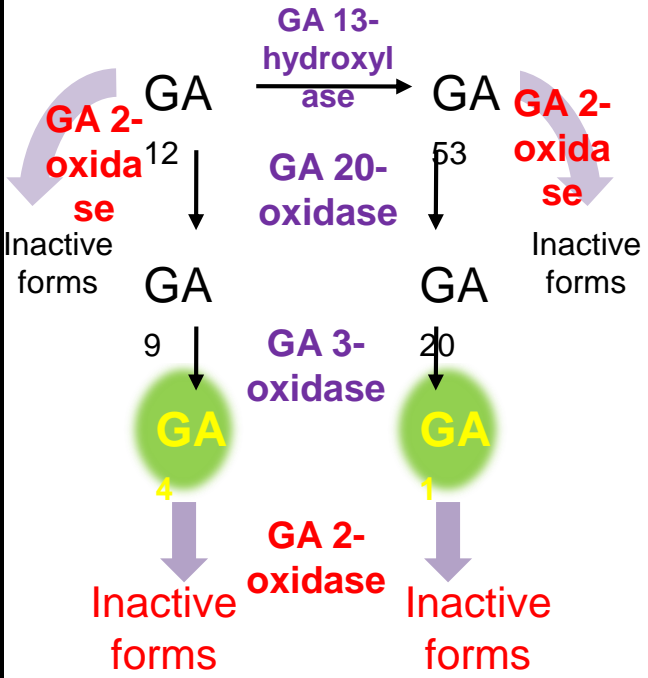
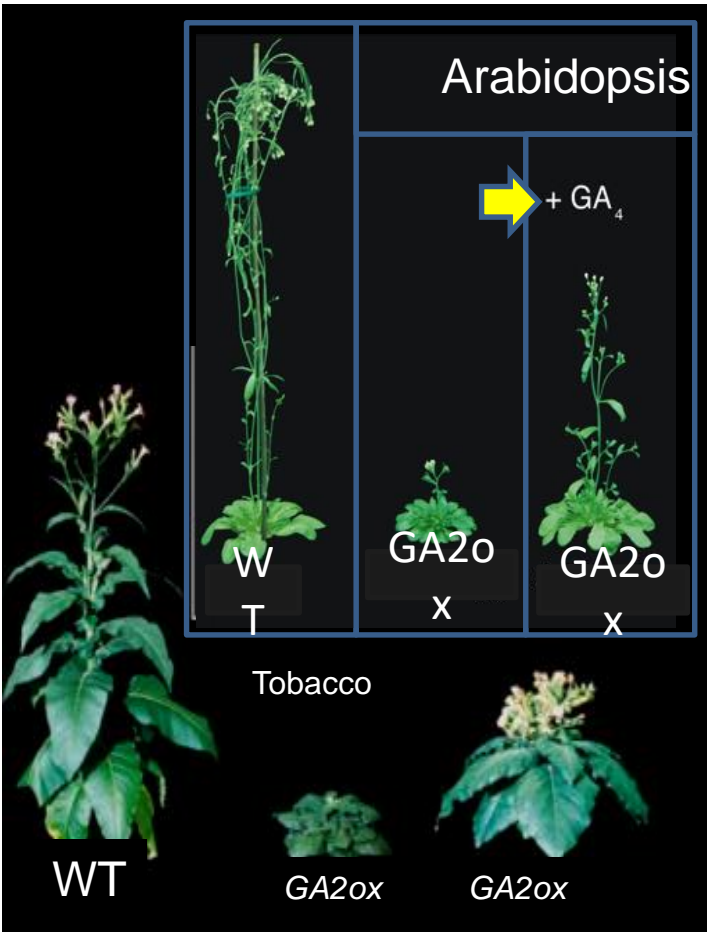
Το *le* μετάλλαγμα του Mendel αφορά ένα γονίδιο, GA 3-οξειδάσης



Lester, D.R., Ross, J.J., Davies, P.J., and Reid, J.B. (1997) Mendel's stem length gene (*Le*) encodes a gibberellin 3[beta]-hydroxylase. *Plant Cell* 9: [1435-1443](#). Chiang, H.H., Hwang, I., and Goodman, H.M. (1995). Isolation of the Arabidopsis *GA4* Locus. *Plant Cell* 7: [195-201](#).



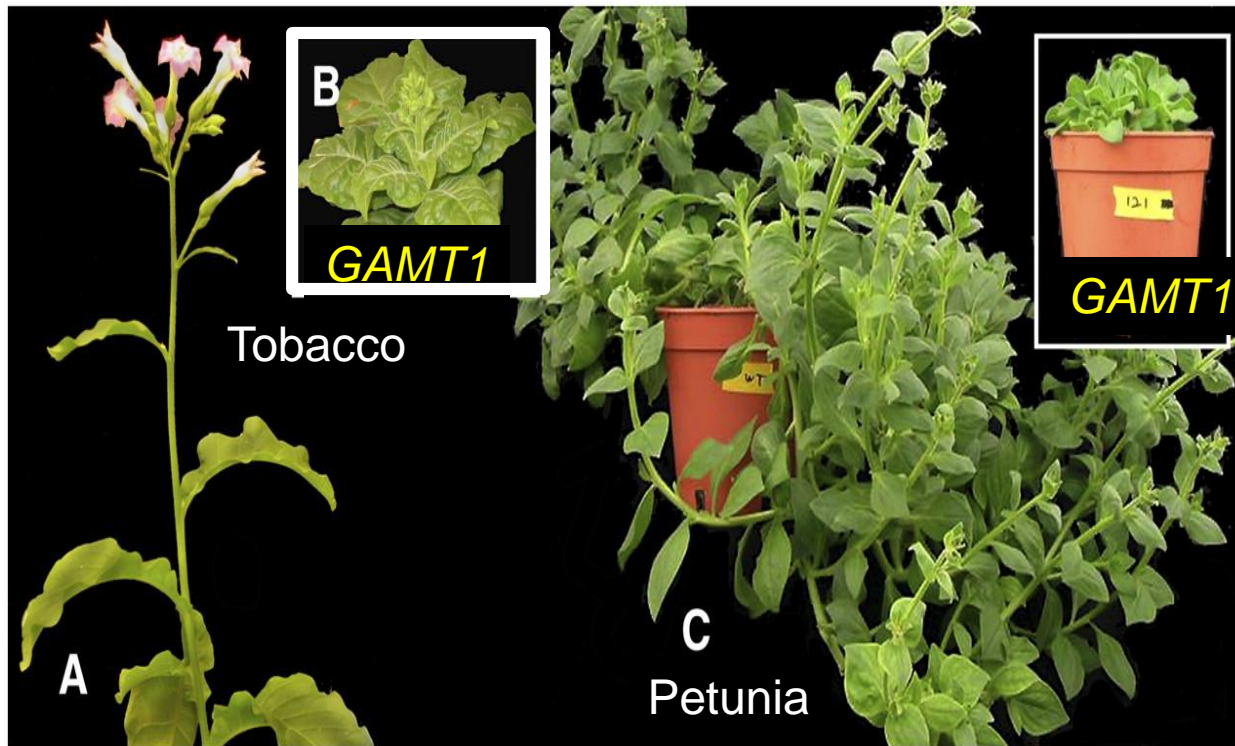
Ο νανισμός μπορεί να οφείλεται στην υπερέκφραση ενζύμων που ανενεργοποιούν GA, όπως η GA 2-οξειδάση...



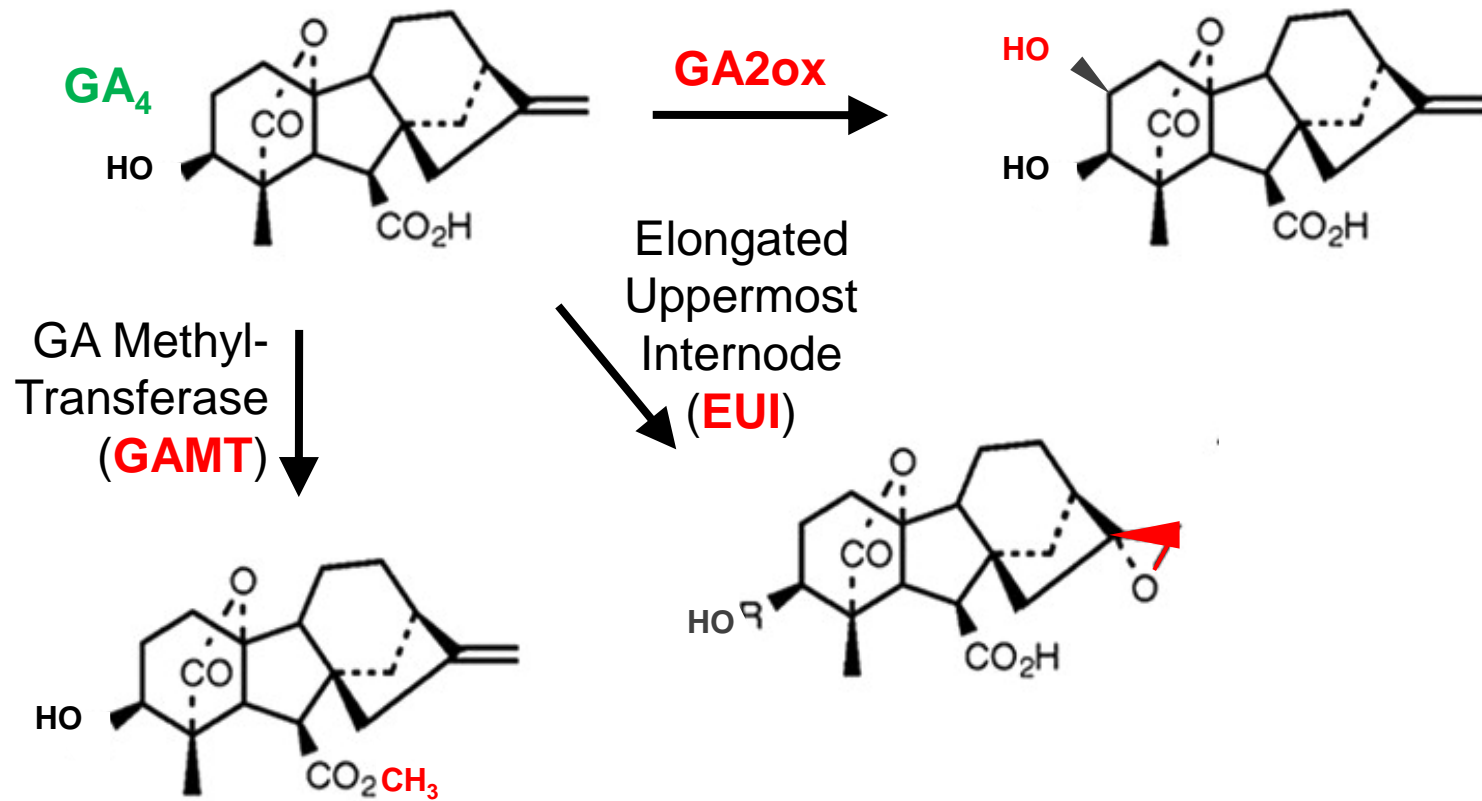
Υπάρχουν διαφορετικές GA2oxs με προτίμηση σε GAs και τα πρόδρομα μόρια τους- διαφορετικά αναπτυξιακά αποτελέσματα

Schombur (2003). Overexpression of a novel class of gibberellin 2-oxidases decreases gibberellin levels and creates dwarf plants. *Plant Cell* 15: 151-163.

...ή η GA- μεθυλτρανσφεράση



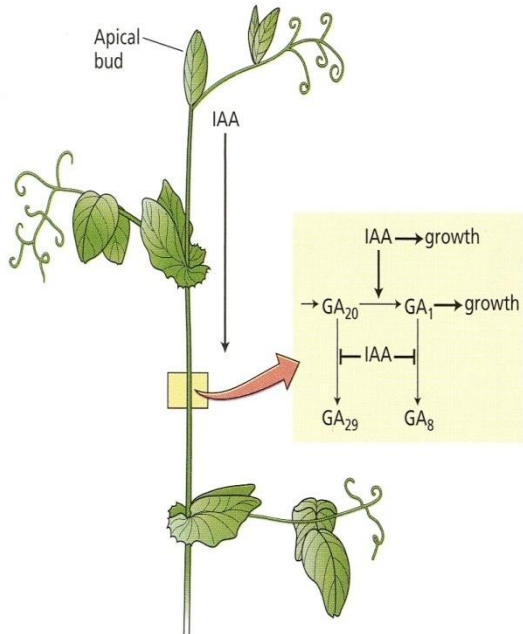
Τα GAs ανενεργοποιούνται από διάφορα ένζυμα



Ρύθμιση της βιοσύνθεσης

- από τα ίδια τα μόρια γιββερελλινών (feedback & feed-forward regulation)

- από περιβαλλοντικούς παράγοντες (φως-αύξηση μεταγραφής $GA3ox$, φωτοπερίοδος, θερμοκρασία)



- από αυξίνη του επακριου μεριστώματος

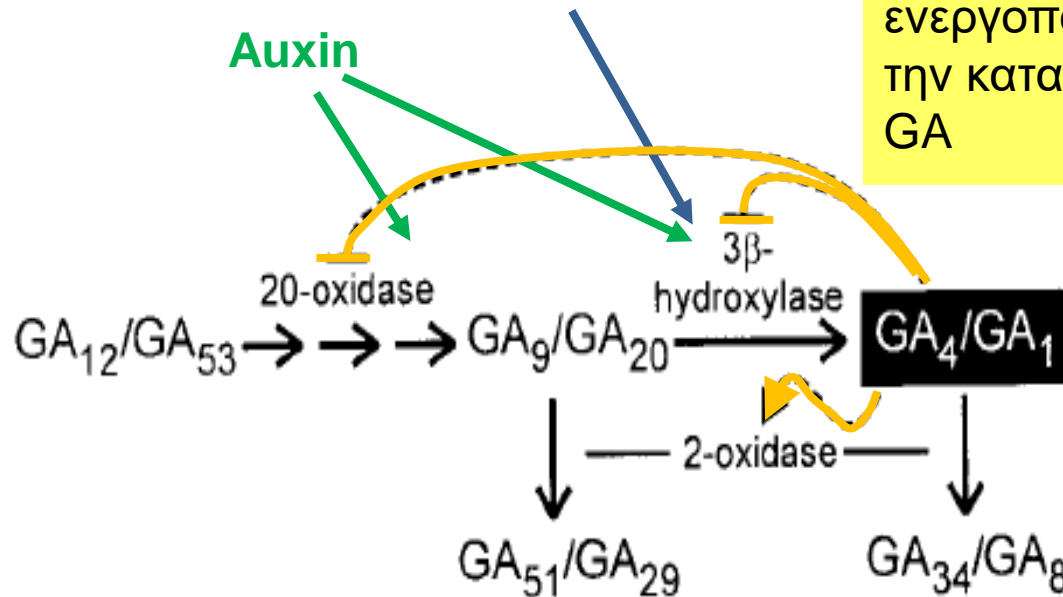
Ρύθμιση της βιοσύνθεσης

Η αυξίνη επάγει την βιοσύνθεση GA.

Η θερμοκρασία και το φως ελέγχουν το GA3ox

Ενεργά GAs καταστέλλουν τη βιοσύνθεση GA και ενεργοποιούν την καταστολή GA

Τα περισσότερα γονίδια εκφραζονται με κυτταροειδικό τρόπο



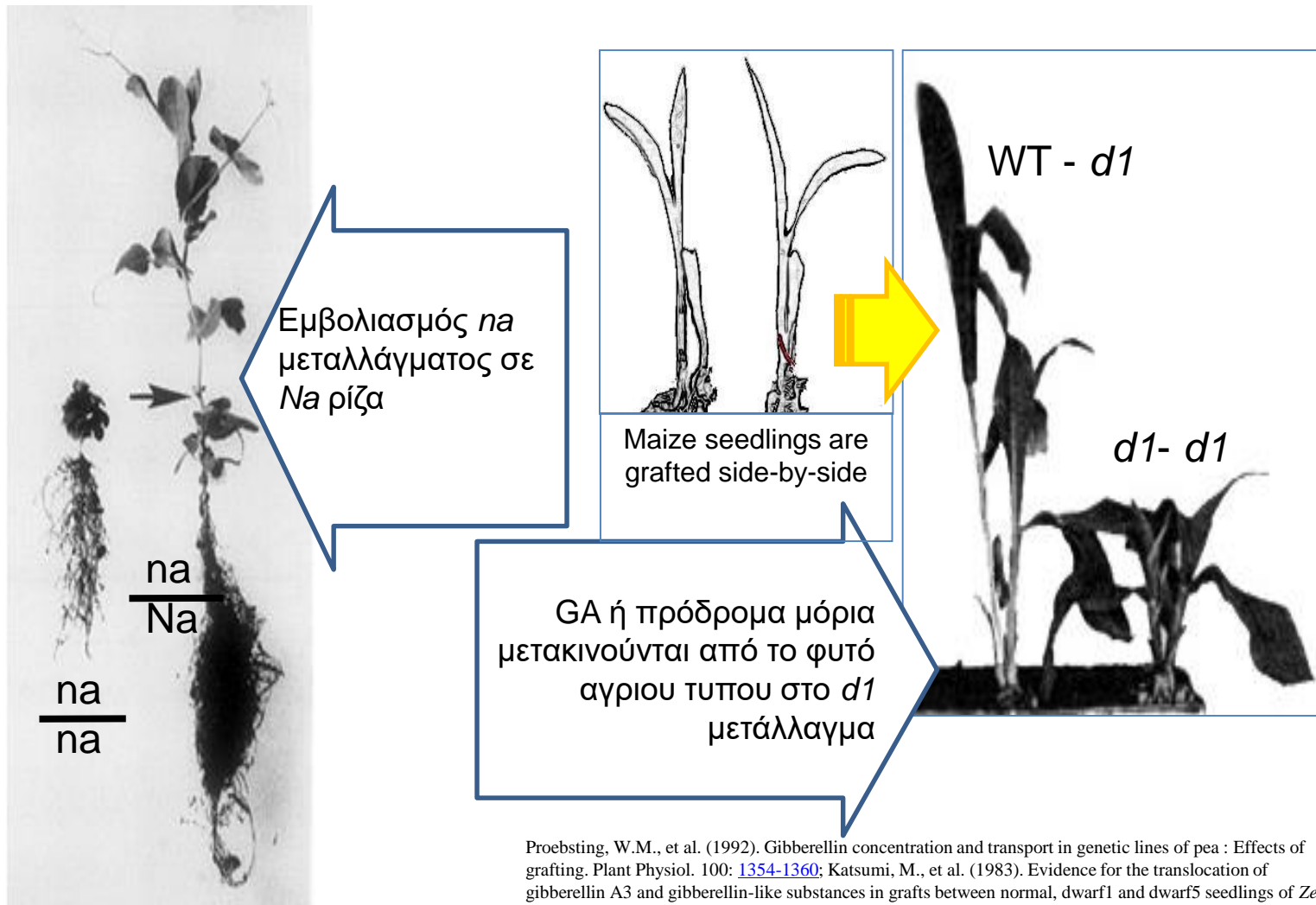
Ρύθμιση ενδογενών συγκεντρώσεων

- Ρύθμιση βιοσύνθεσης
- Παρεμπόδιση β-υδροξυλίωσης
- Μετατροπή δραστικών σε λιγότερο δραστικές μορφές
- Ρύθμιση αποδόμησης
- Σύζευξη με άλλα βιομόρια



Γλυκοσυλίωση (αποθήκευση, αδρανοποίηση)

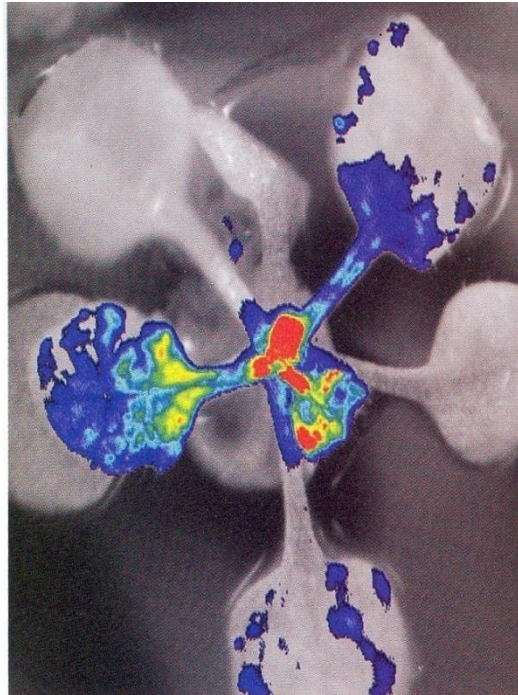
Οι GAs μετακινούνται σε μεγάλες αποστάσεις



Proebsting, W.M., et al. (1992). Gibberellin concentration and transport in genetic lines of pea : Effects of grafting. *Plant Physiol.* 100: [1354-1360](#); Katsumi, M., et al. (1983). Evidence for the translocation of gibberellin A3 and gibberellin-like substances in grafts between normal, dwarf1 and dwarf5 seedlings of *Zea mays* L. *Plant Cell Physiol.* 24: [379-388](#) Copyright 1983 Japanese Society of Plant Physiologists, with permission.

Μεταφορά γιββερελλινών

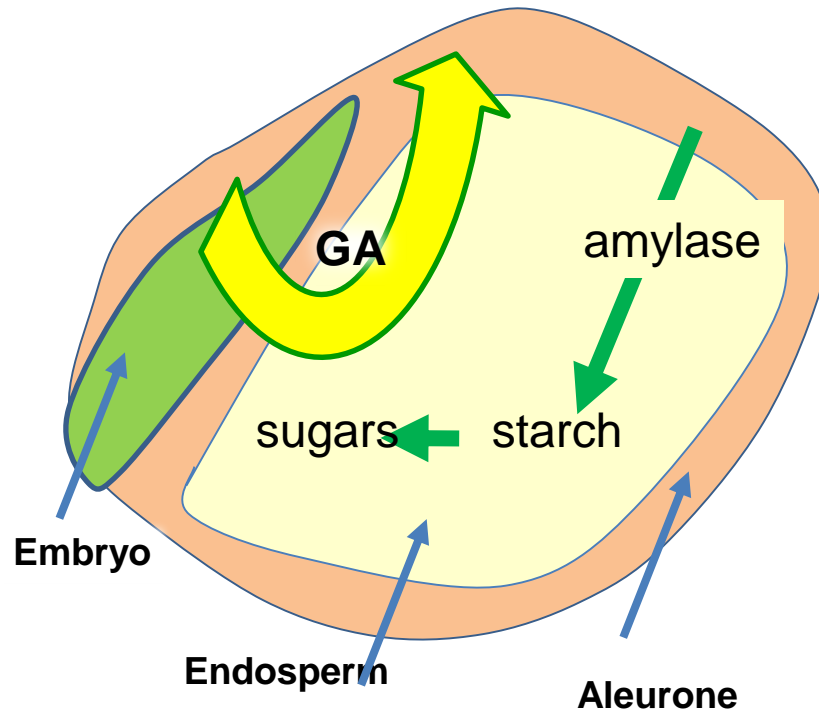
- Σύνθεση σε ακραία μεριστώματα και νεαρά φύλλα αλλά και ρίζα



GA20ox: LUC

Μεταφορά μέσω του ηθμού (και ενδιάμεσων προϊόντων)

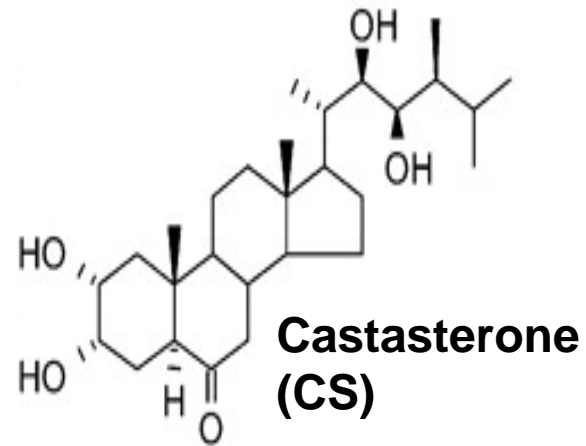
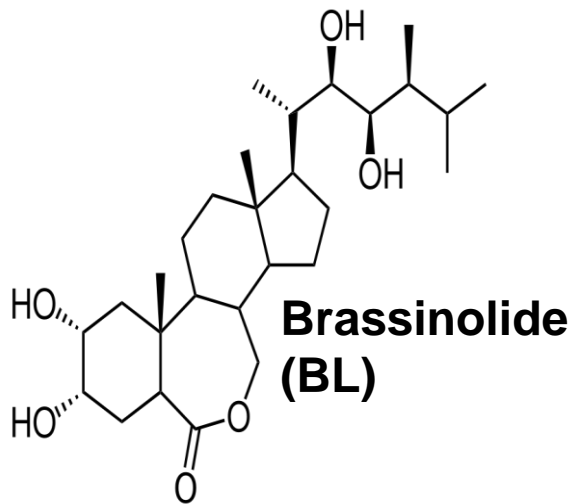
Τα GA μετακινούνται στο αναπτυσσόμενο έμβρυο κατά την εκβλάστηση των σπερμάτων μονοκοτυλήδων φυτών



Βρασινοστεροειδή

Brassinosteroids

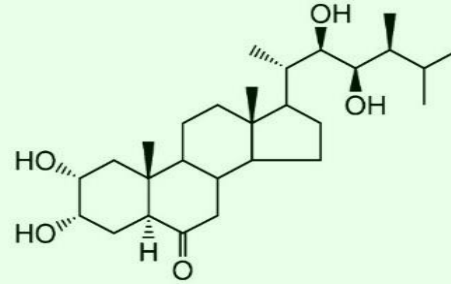
Plant Steroid Hormones



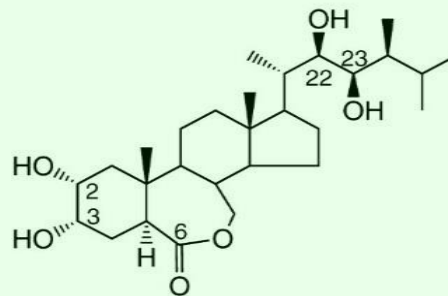
Στεροειδείς ορμόνες των φυτών

Οικογένεια
από 70
περίπου
δομικά
όμοιων
ενώσεων

Plant

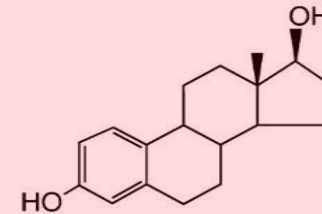


Castasterone

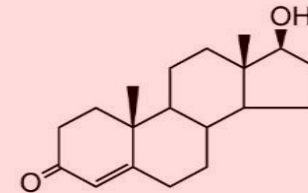


Brassinolide

Mammal

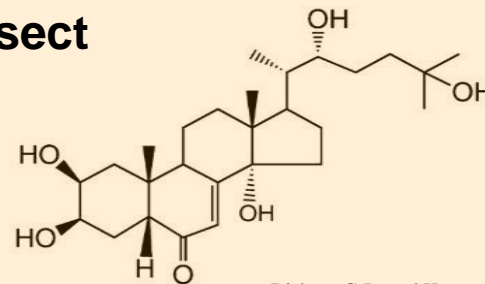


Oestradiol



Testosterone

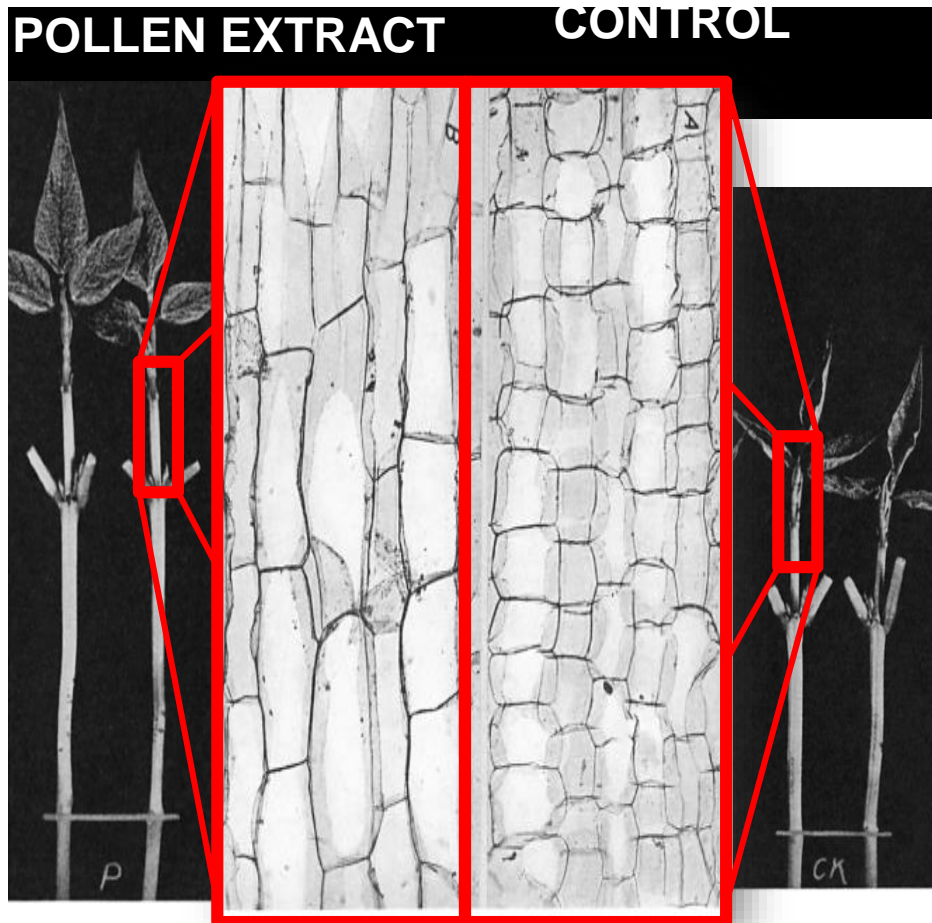
Insect



Ecdysone

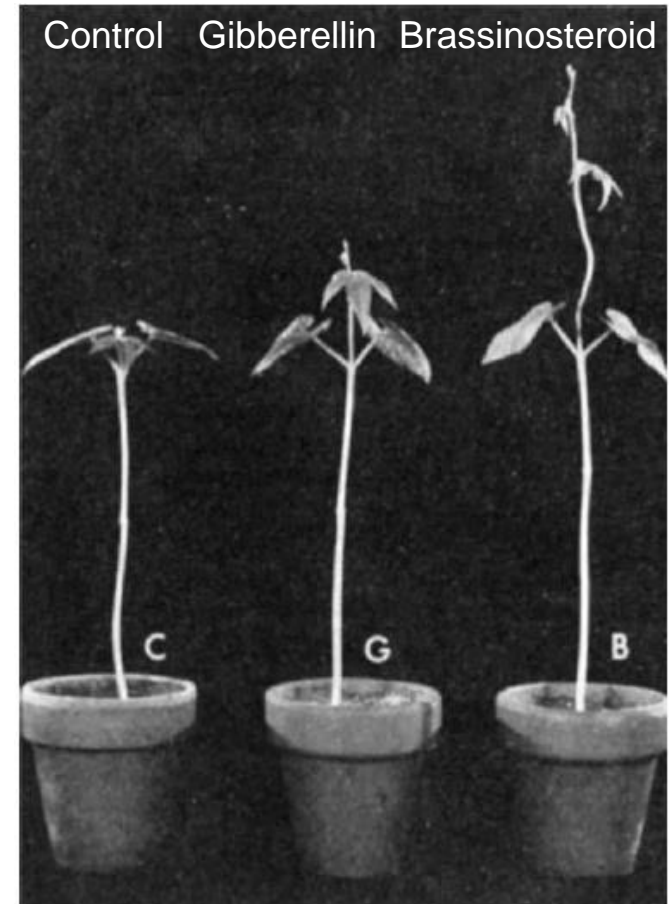
Bishop, G.J., and Koncz, C. (2002). Brassinosteroids and plant steroid hormone signaling. *Plant Cell* 14: [S97-110](#).

1941: γύρη




Mitchell, J.W., and Whitehead, M.R. (1941) Responses of vegetative parts of plants following application of extract of pollen from *Zea mays*. Bot. Gaz. 102: [770-791](#)

1970: brassin




Reprinted by permission from Macmillan Publishers Limited, Nature: Mitchell, J.W., Mandava, N., Worley, J.F., Plimmer, J.R., and Smith, M.V. (1970). Brassins - a new family of plant hormones from rape pollen. Nature 225: [1065-1066](#), copyright 1970.

1979: καθορισμός της δομής



230 kg pollen


brassinolide
(1979)



10 mg BL

CC(C)C(O)C(O)C12CC[C@@]3(C)[C@@H](O)CC[C@H]3[C@@H](O)C12

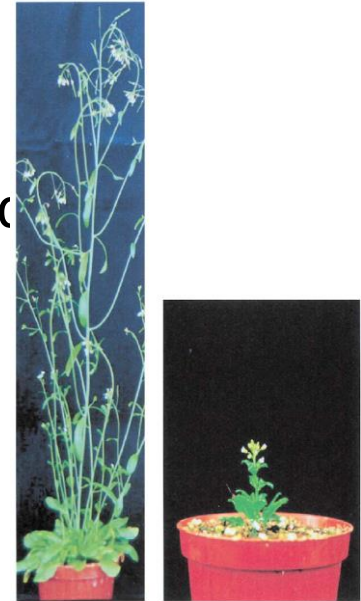
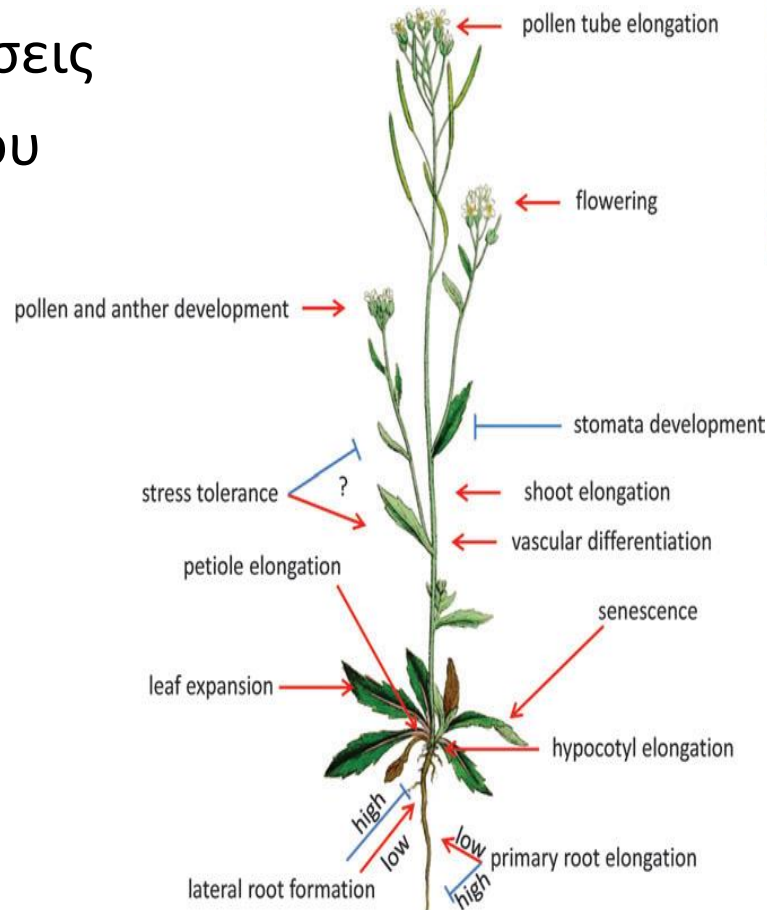
Brassinolide
(BL)



Reprinted by permission from Macmillan Publishers Limited, Nature: Grove, M.D., Spencer, G.F., Rohwedder, W.K., Mandava, N., Worley, J.F., Warthen, J.D., Steffens, G.L., Flippen-Anderson, J.L., and Cook, J.C. (1979). Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen. Nature 281: [216-217](#); copyright 1979.

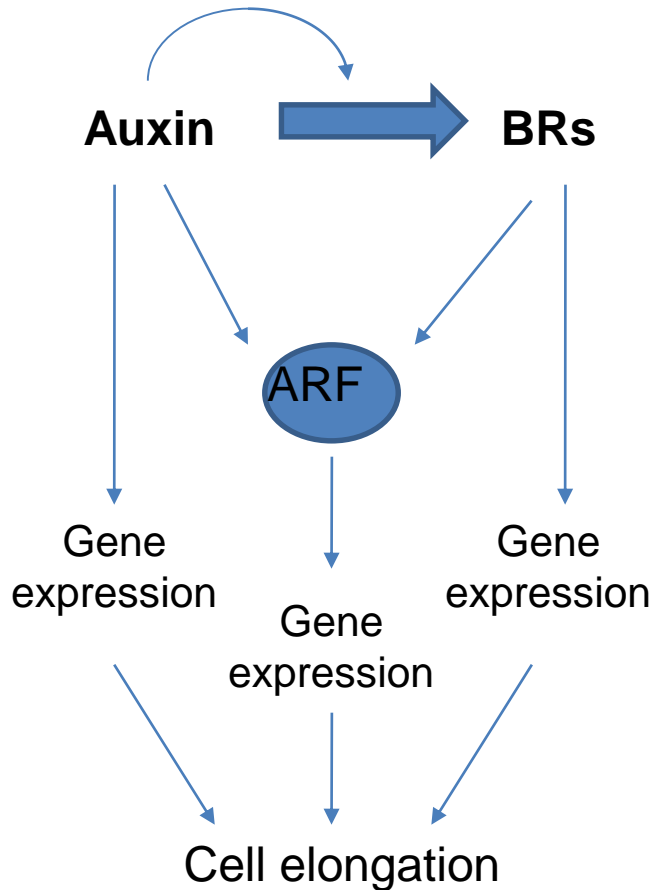
Φυσιολογικές δράσεις βρασσινοστεροειδών

- ❖ Παρεμπόδιση αύξησης ρίζας
- ❖ Αύξηση επιμήκυνσης μεσογονατίων, γυρεοσωλήνα
- ❖ Καθυστέρηση απόπτωσης φύλλων
- ❖ Αντοχή σε καταπονήσεις
- ❖ Διαφοροποίηση ξύλου



dwarf5

Τα BRs προάγουν την κυτταρική επιμήκυνση σε συνέργεια με την αυξίνη



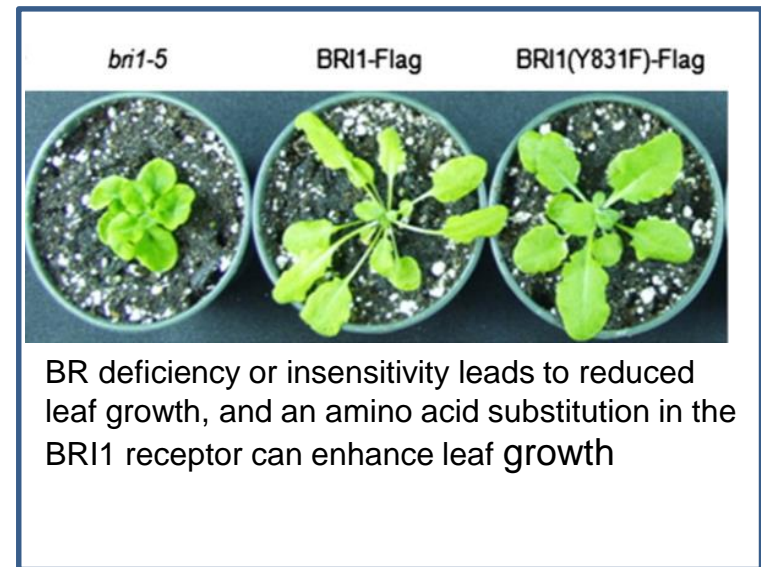
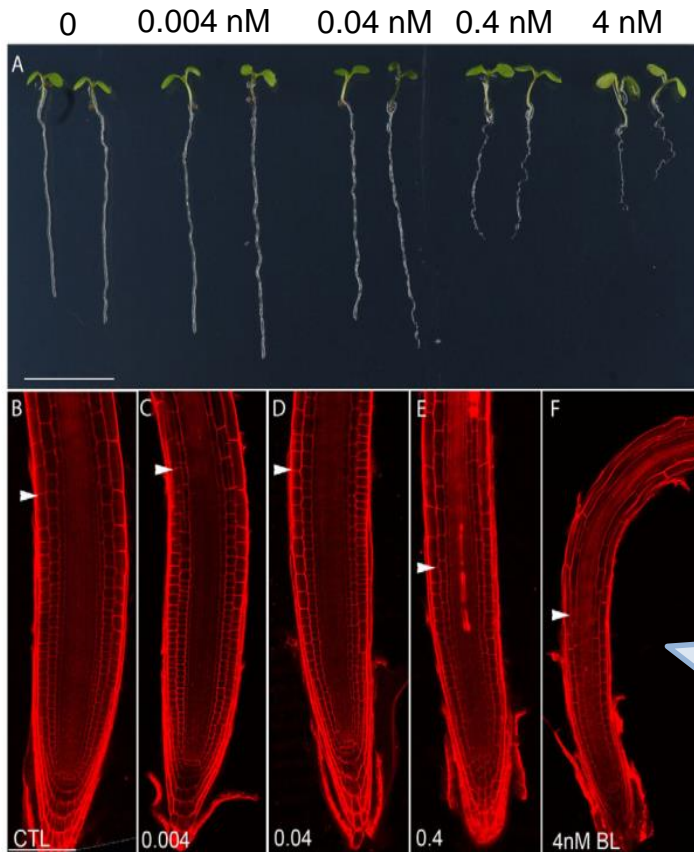
Η αυξίνη επάγει τη βιοσύνθεση των BR

Τα BR ενεργοποιούν μεταγραφικούς παράγοντες που επάγονται από αυξίνη και την έκφραση γονιδίων που συμμετέχουν στη σηματοδότηση αυξίνης

Η αυξίνη και τα BR ενεργοποιούν παρόμοιες αλλά μη-επικαλυπτόμενες ομάδες γονιδίων που προάγουν την κυτταρική επιμήκυνση

Τα BRs επηρεάζουν το ρυθμό αύξησης της ρίζας, του βλαστού και των φύλλων

Exogenous BL:



A small amount of exogenous BL stimulates root growth, but more is inhibitory. BRs affect cell cycle persistence and meristem size, as indicated by arrows in the lower panel

Oh, M.-H., Sun, J., Oh, D.H., Zielinski, R.E., Clouse, S.D. and Huber, S.C. (2011). Enhancing *Arabidopsis* leaf growth by engineering the BRASSINOSTEROID INSENSITIVE1 receptor kinase. *Plant Physiol.* 157: [120-131](#); González-García, M.-P., Vilarrasa-Blasi, J., Zhiponova, M., Divol, F., Mora-García, S., Russinova, E. and Caño-Delgado, A.I. (2011). Brassinosteroids control meristem size by promoting cell cycle progression in *Arabidopsis* roots. *Development.* 138: [849-859](#) see also Hacham, Y., Holland, N., Butterfield, C., Ubeda-Tomas, S., Bennett, M.J., Chory, J. and Savaldi-Goldstein, S. (2011). Brassinosteroid perception in the epidermis controls root meristem size. *Development.* 138: [839-848](#).

Τα BR είναι απαραίτητα για την ανάπτυξη του στήμονα και της γύρης

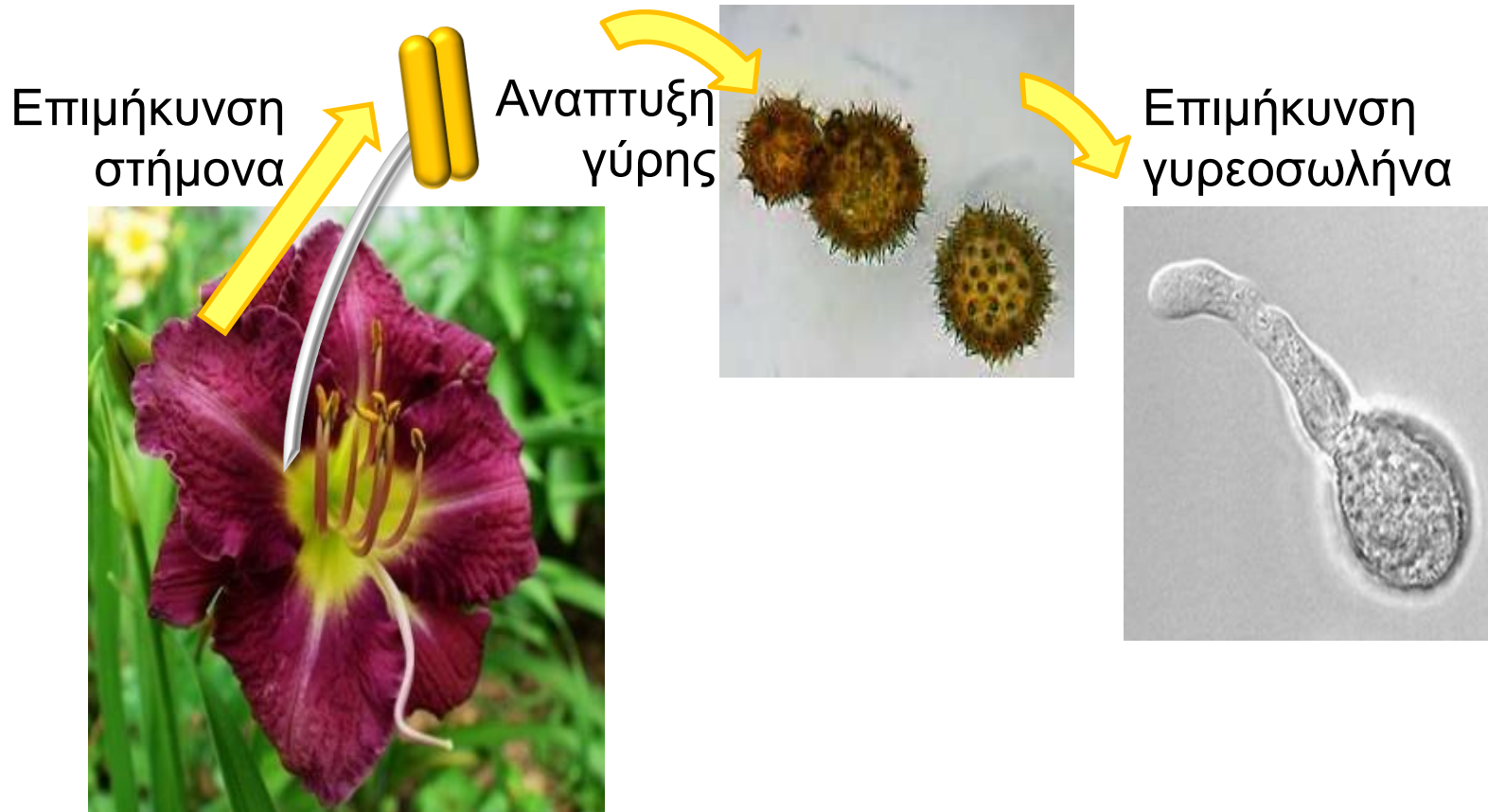
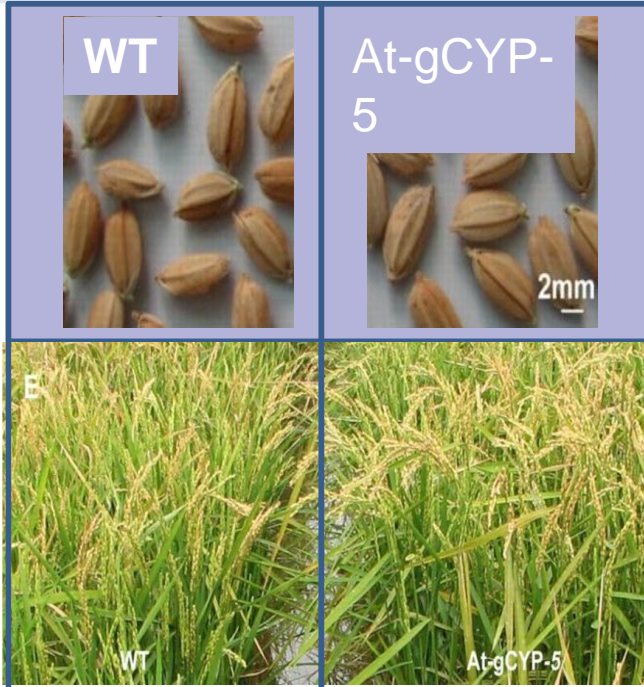


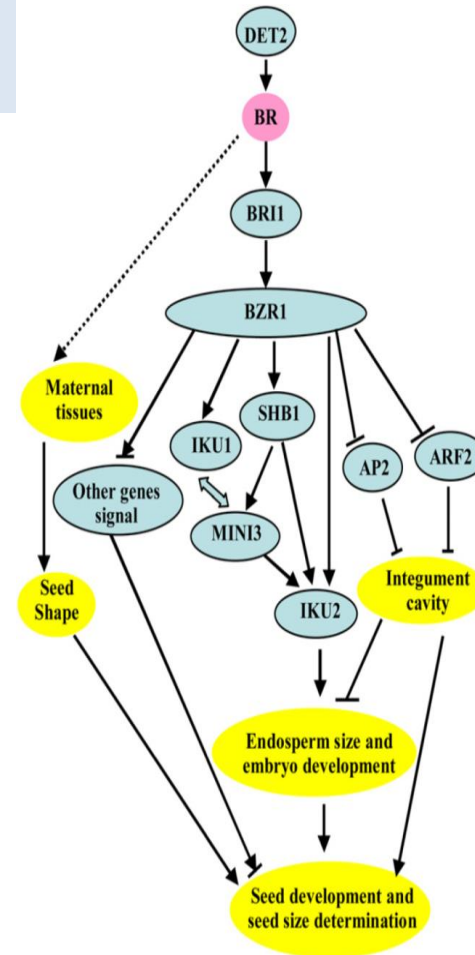
Image credits: [Safro](#); [Graham Matthews](#); Szumlanski, A.L., and Nielsen, E. (2009). The Rab GTPase RabA4d regulates pollen tube tip growth in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell 21: [526-544](#).

Τα BR ελέγχουν το μέγεθος των σπερμάτων και το σχήμα τους

CYP90B overexpression causes larger seeds and higher yields

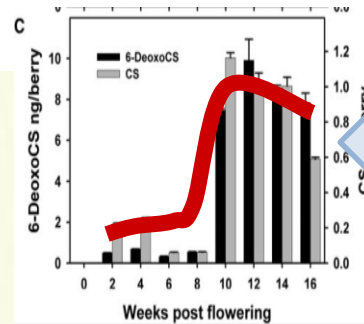


Through fine-tuning BR production and response, there are many opportunities to modify plant architecture to optimize yields

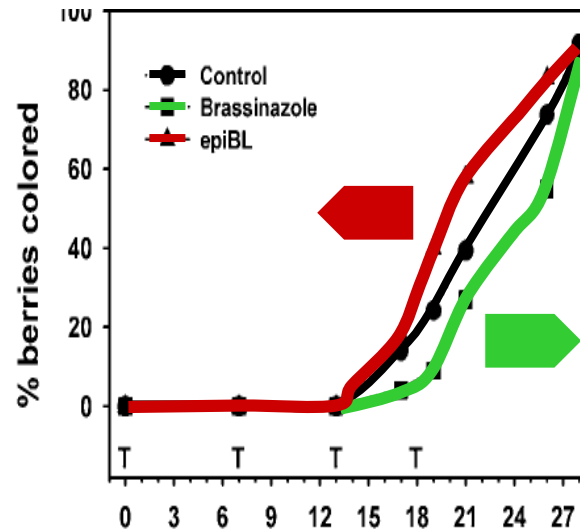


BRs affect many transcriptional pathways that affect integument, endosperm and embryo development

Τα BRs συνεισφέρουν στην ωρίμανση των καρπών

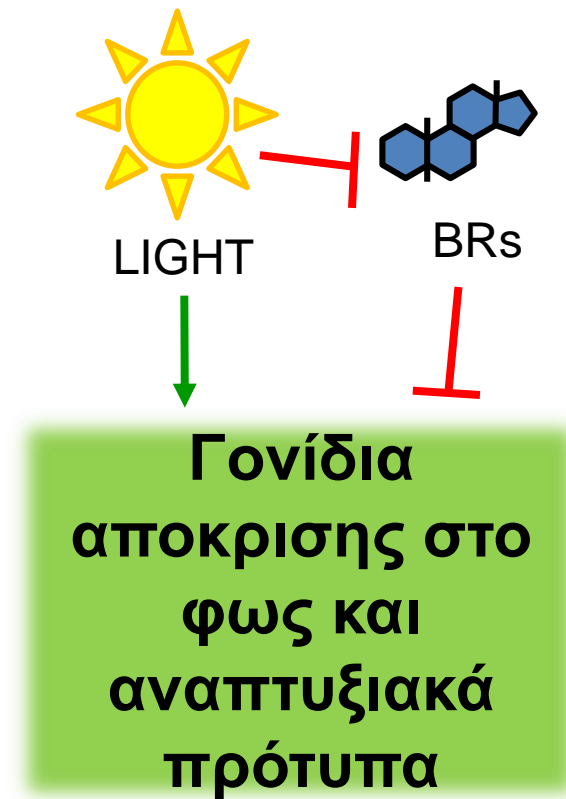


Αύξηση ενδογενών επιπέδων BR με την ωρίμανση

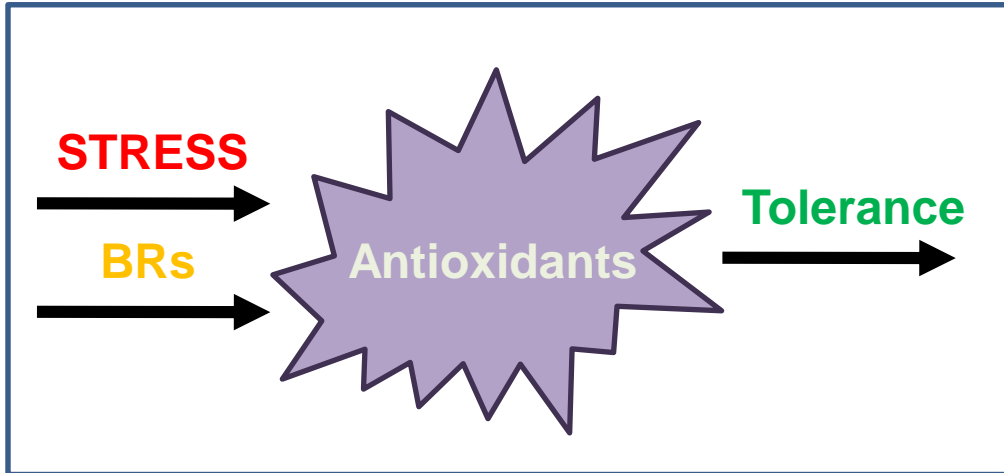


Εξωγενής εφαρμογή BR επιταχύνει την ωρίμανση. Εφαρμογή αναστολέων των BR επιβραδύνει την ωρίμανση

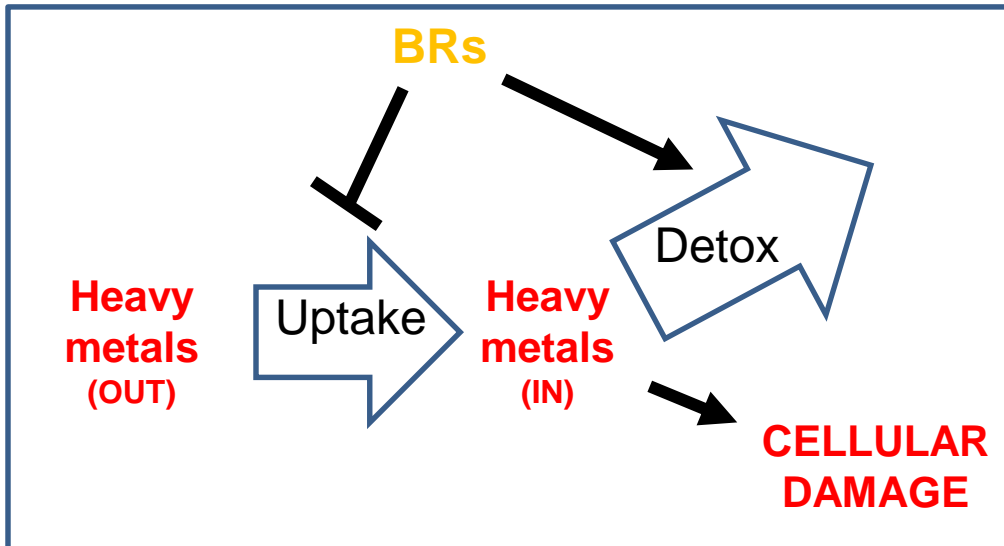
Τα BRs συνεισφέρουν στον έλεγχο της ανάπτυξης από το φως



Τα BRs συνεισφέρουν στην αντοχή σε καταπονήσεις

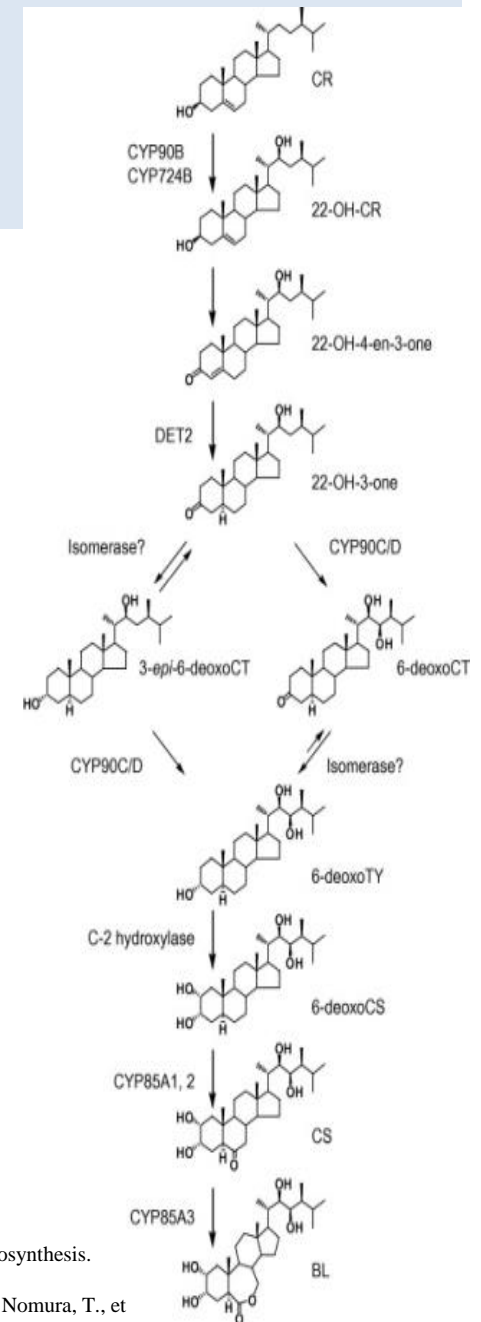


Παραγωγή
αντιοξειδωτικών



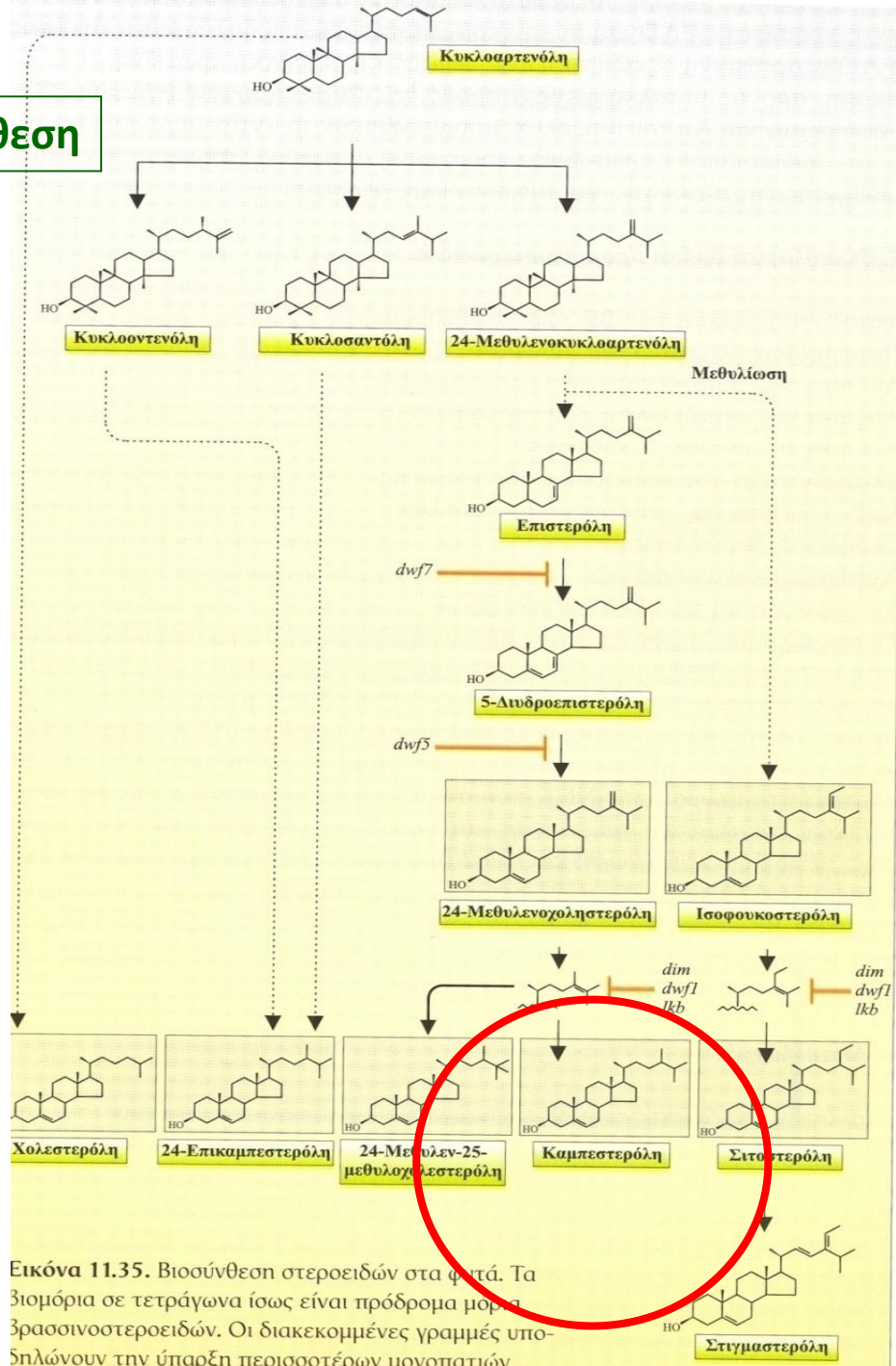
Πρόσληψη βαρεων
μεταλλων και
απτοτοξικοποίηση

Βιοσύνθεση



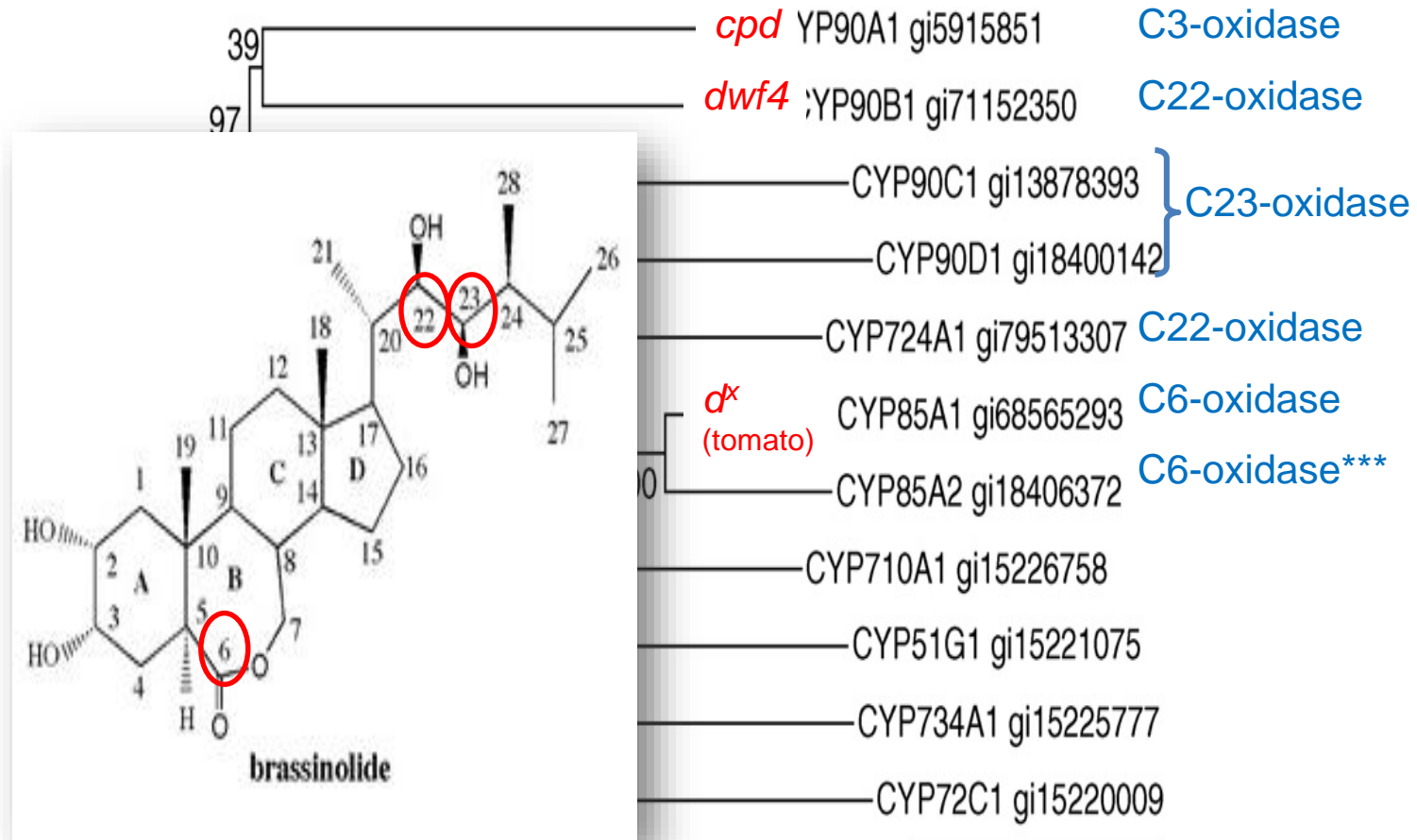
Choe, S., et al. (1999). The *Arabidopsis dwarf1* mutant is defective in the conversion of 24-methylenecholesterol to campesterol in brassinosteroid biosynthesis. *Plant Physiol.* 119: [897-908](#); Hong, Z., et al. (2005). The rice *brassinosteroid-deficient dwarf2* mutant, defective in the rice homolog of Arabidopsis DIMINUTO/DWARF1, is rescued by the endogenously accumulated alternative bioactive brassinosteroid, dolichosterone. *Plant Cell* 17: [2243-2254](#); Nomura, T., et al., (1997). Blockage of brassinosteroid biosynthesis and sensitivity causes dwarfism in garden pea. *Plant Physiol.* 113: [31-37](#).

βιοσύνθεση



Εικόνα 11.35. Βιοσύνθεση στεροειδών στα φυτά. Τα βιομόρια σε τετράγωνα ίσως είναι πρόδρομα μορφή βρασσινοστεροειδών. Οι διακεκομμένες γραμμές υποδηλώνουν την ύπαρξη περισσότερων μονοπατιών.

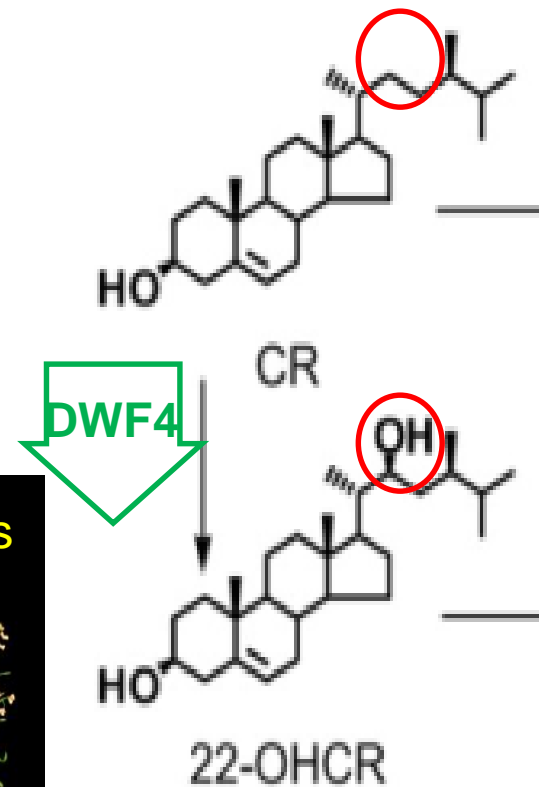
Πολλα βιοσυνθετικά ένζυμα είναι κυτοχρώματα P450s (CYPs)



Πχ το *DWF4* κωδικοποιεί για CYP C22-οξειδάση

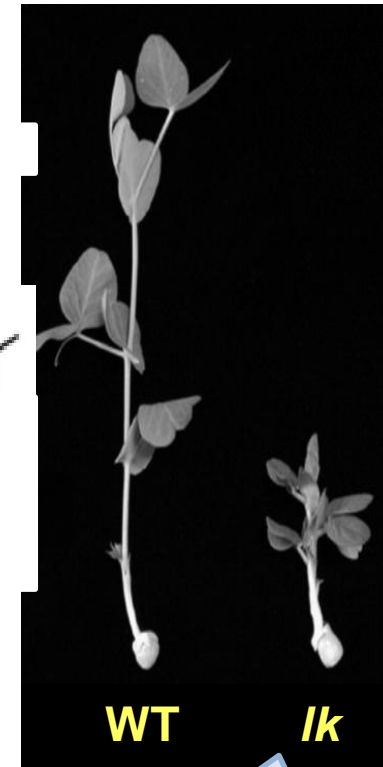
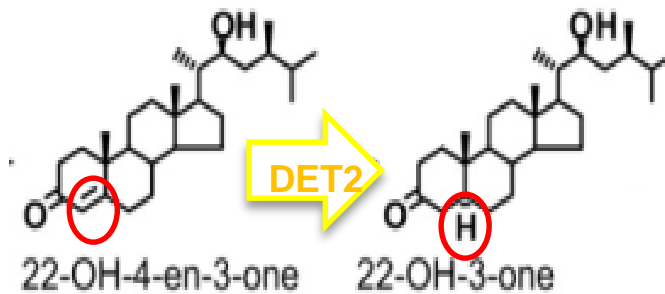


Four *dwarf4* mutants



Azpiroz, R., Wu, Y., LoCascio, J.C., and Feldmann, K.A. (1998). An Arabidopsis brassinosteroid-dependent mutant is blocked in cell elongation. *Plant Cell* 10: [219-230](#); Choe, S., Dilkes, B.P., Fujioka, S., Takatsuto, S., Sakurai, A., and Feldmann, K.A. (1998). The *DWF4* gene of *Arabidopsis* encodes a cytochrome P450 that mediates multiple 22α -hydroxylation steps in brassinosteroid biosynthesis. *Plant Cell* 10: [231-244](#).

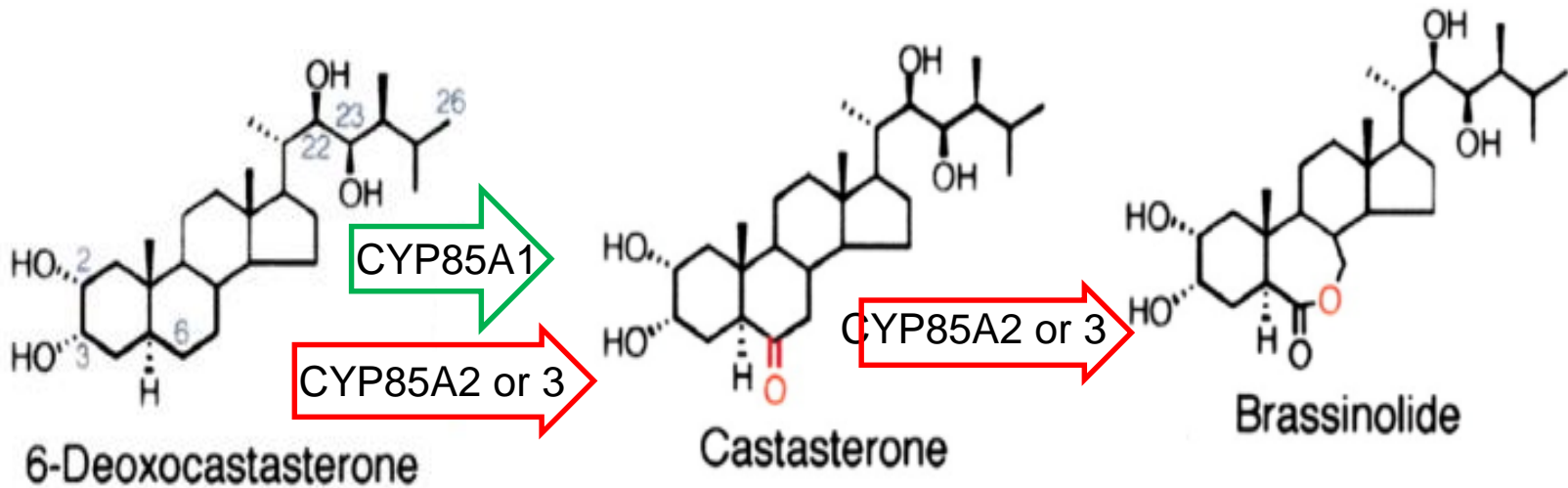
Το *DE-ETIOLATED2* κωδικοποιεί για μια 5α-reductase



LK ορθόλογο του *DET2* στο μπιζέλι

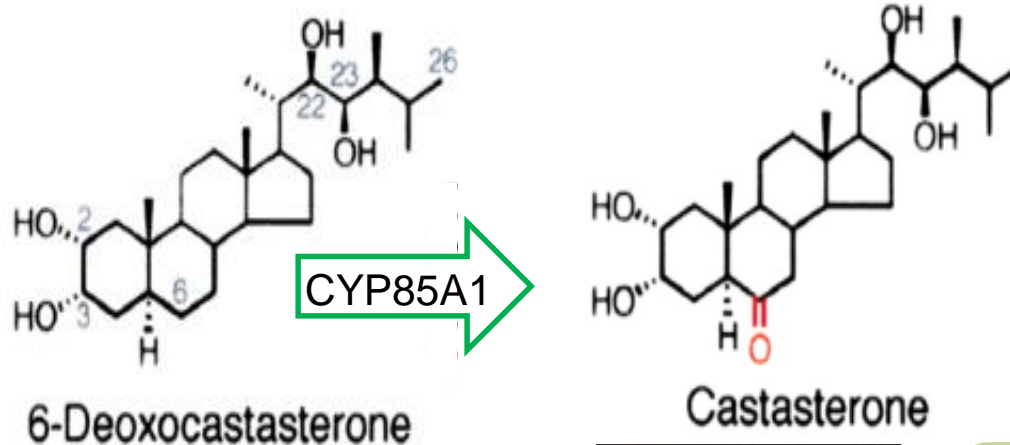
Chory, J., Nagpal, P., and Peto, C.A. (1991). Phenotypic and genetic analysis of *det2*, a new mutant that affects light-regulated seedling development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 3: 445-459; Nomura, T., et al. (2004). Brassinosteroid deficiency due to truncated steroid 5α-reductase Causes dwarfism in the *lk* mutant of pea. *Plant Physiol.* 135: 2220-2229.

Στα δικότυλα



To CYP85A1 παράγει castasterone (CS). To CYP85A2 or A3 μετατρέπει το CS σε BL

Στην τομάτα τα CS και BL συσσωρεύονται σε διαφορετικούς ιστούς



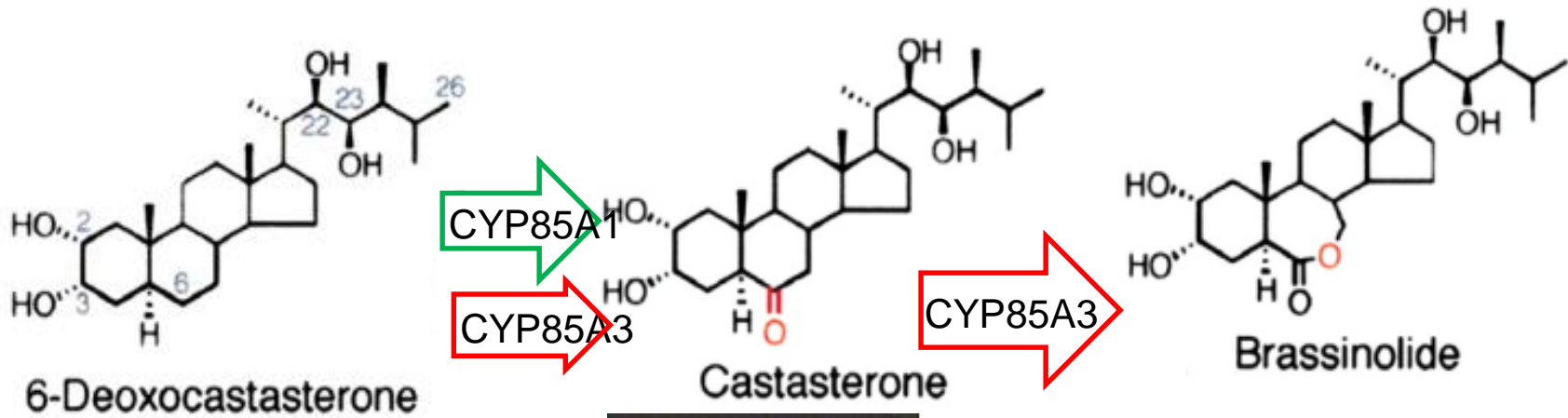
Το CYP85A1
εκραζεται σε
βλαστητικούς ιστούς



Η Castasterone
αφθονεί σε
βλαστητικούς ιστούς

Nomura, T., Kushiro, T., Yokota, T., Kamiya, Y., Bishop, G.J., and Yamaguchi, S. (2005). The last reaction producing brassinolide is catalyzed by cytochrome P-450s, CYP85A3 in tomato and CYP85A2 in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* 280: [17873-17879](#).

τα CS και BL συσσωρεύονται σε διαφορετικούς ιστούς



Το CYP85A3 εκφράζεται σε αναπτυσσόμενους καρπούς

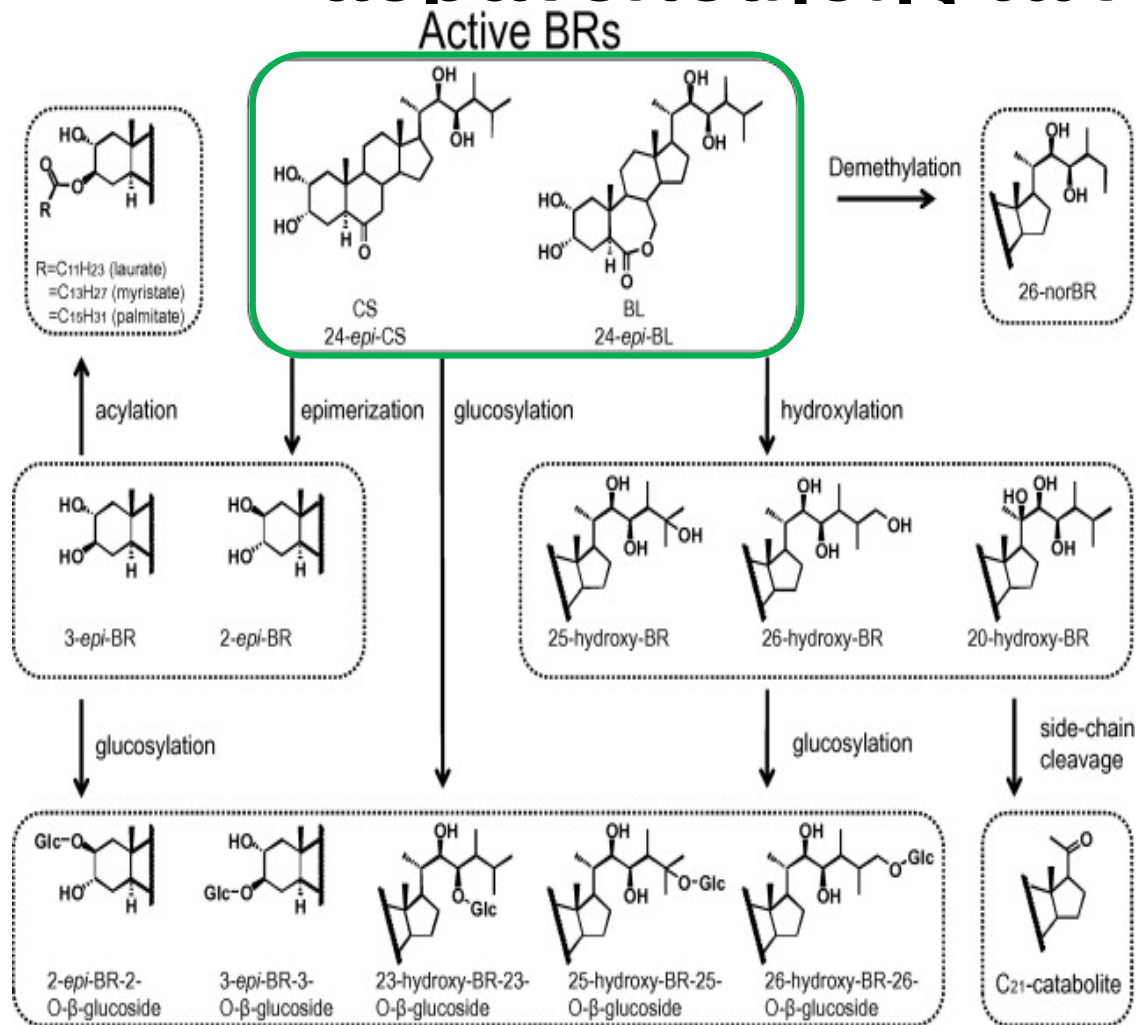


Το Brassinolide αφθονεί σε καρπούς τομάτας

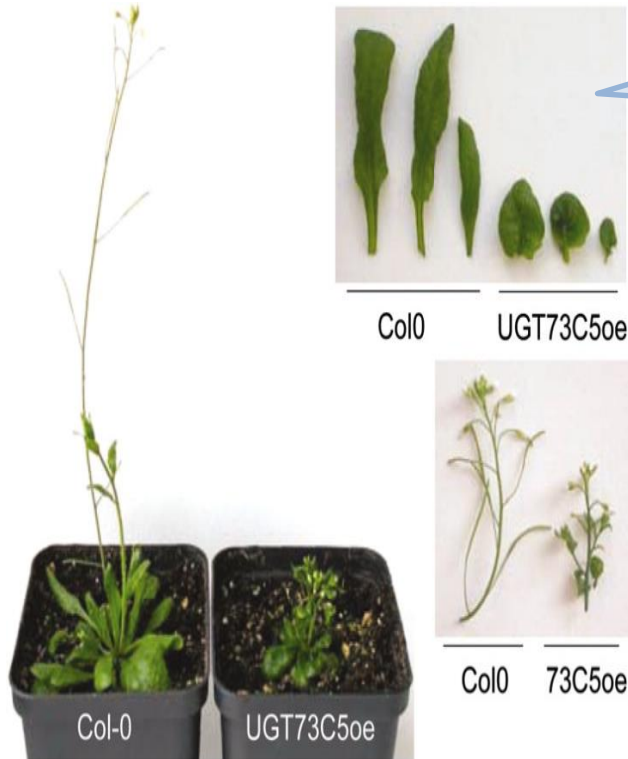
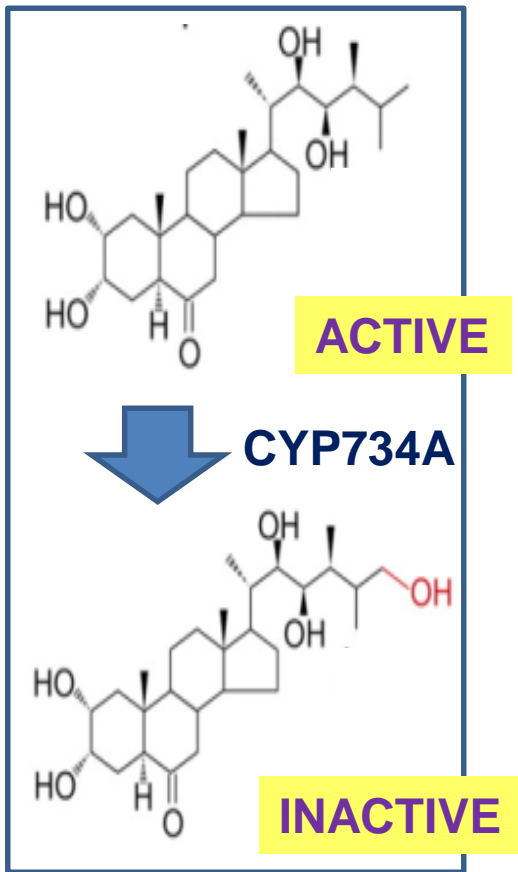


Nomura, T., Kushiro, T., Yokota, T., Kamiya, Y., Bishop, G.J., and Yamaguchi, S. (2005). The last reaction producing brassinolide is catalyzed by cytochrome P-450s, CYP85A3 in tomato and CYP85A2 in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* 280: [17873-17879](#).

Υπάρχουν πολλαπλά μονοπάτια αδρανοποίησης των BR



Reprinted from Ohnishi, T., Yokota, T., and Mizutani, M. (2009). Insights into the function and evolution of P450s in plant steroid metabolism. *Phytochemistry* 70: 1918-1929 with permission from Elsevier.



γλυκοσυλίωση

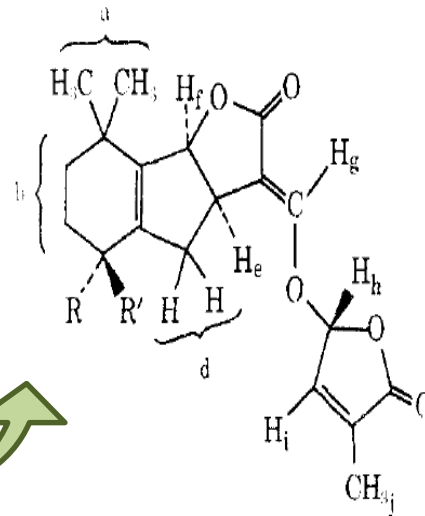
Βιοσύνθεση και ομοιοσταση

- Τα μεταλλάγματα βιοσύνθεσης BR είναι νάνα φυτά. Μια οικογένεια γονιδίων κυτοχρώματος P450 έχουν βασικό ρόλο στη βιοσύνθεση τους
- Τα BRs ανενεργοποιούνται με σύζευξη και μη αναστρέψιμες άλλες τροποποιήσεις
- **Τα BRs συντίθενται μάλλον στη θέση δράσης τους και δεν μεταφέρονται σε μεγάλες αποστάσεις**
- Η βιοσύνθεση BR ρυθμίζεται μέσω ανάστροφης ανατροφοδότησης, από το φως και τους κερκαδικούς ρυθμούς και την αλληλεπίδραση με άλλες ορμόνες

Στριγγολακτόνες

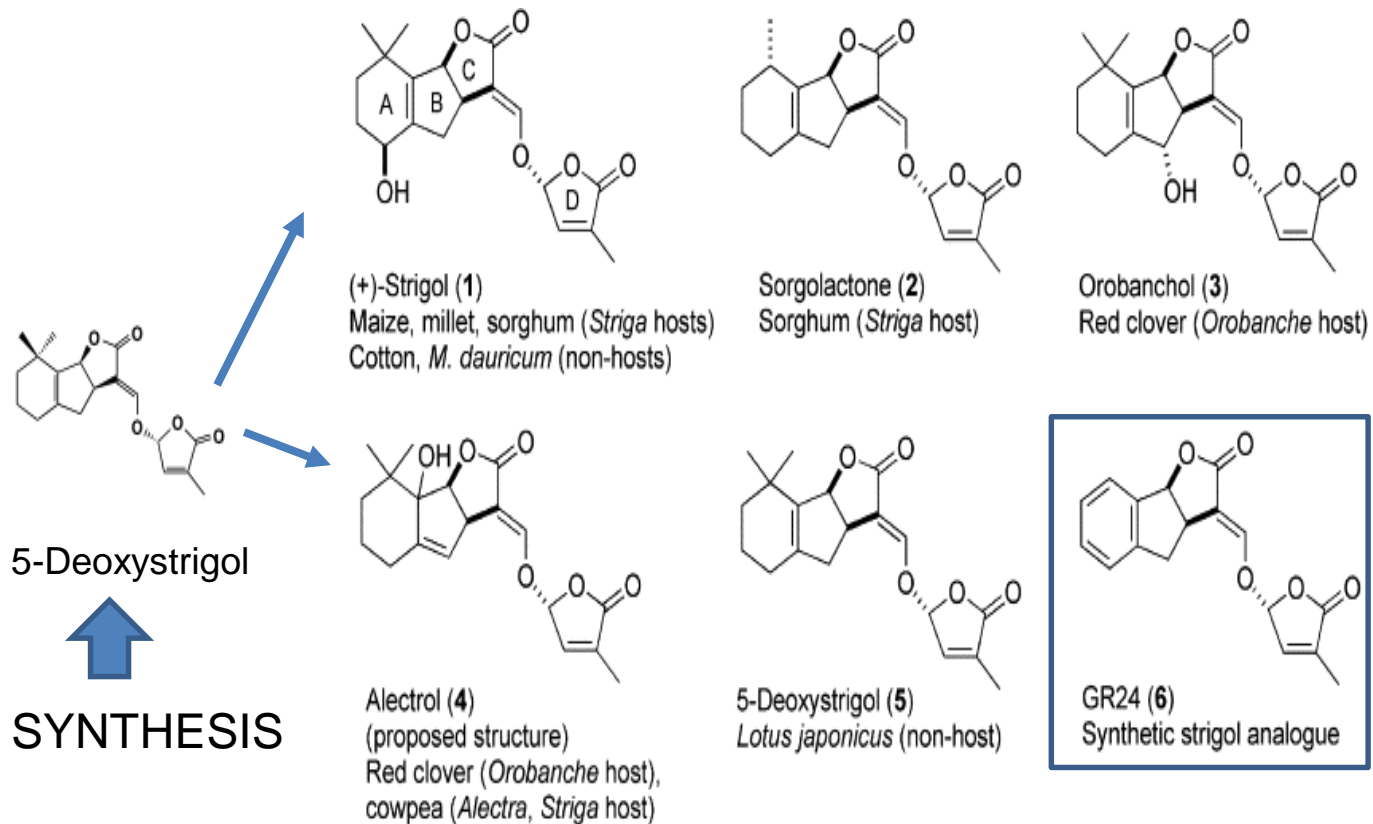


Απομονώθηκε από ρίζες
βαμβακιού (1966) και η χημική
δομή καθορίστηκε το 1972



Cook, C.E., Whichard, L.P., Turner, B., Wall, M.E., and Egley, G.H. (1966). Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): Isolation and properties of a potent stimulant. *Science* 154: [1189-1190](#); Reprinted with permission from Cook, C.E., Whichard, L.P., Wall, M., Egley, G.H., Coggon, P., Luhan, P.A., and McPhail, A.T. (1972). Germination stimulants. II. Structure of strigol, a potent seed germination stimulant for witchweed (*Striga lutea*). *J. Am. Chem. Soc.* 94: [6198-6199](#).

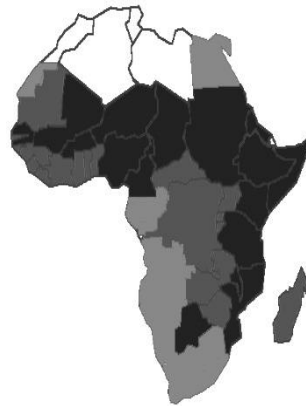
SLs μια μικρή οικογένεια ενώσεων με προέλευση από καροτενοειδή



Reprinted from Humphrey, A.J., and Beale, M.H. (2006). Strigol: Biogenesis and physiological activity. *Phytochemistry* 67: [636-640](#) with permission from Elsevier; See also Boyer, F.D., et al. and Rameau, C. (2012). Structure-activity relationship studies of strigolactone-related molecules for branching inhibition in garden pea: molecule design for shoot branching. *Plant Physiol.* 159: [1524-1544](#).

Witchweed infestation

- Heavy
- Modera
- Light



Striga hermonthica



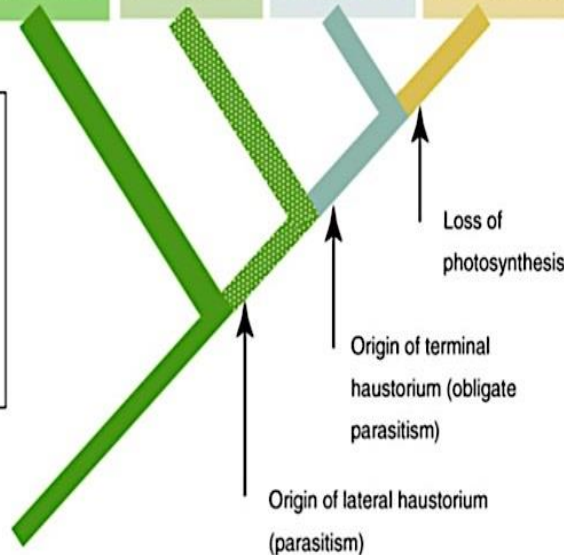
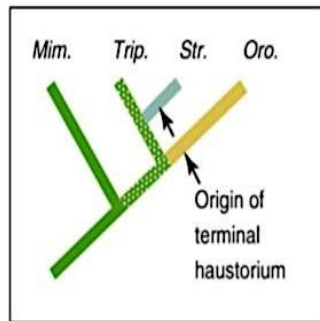
Striga asiatica

- Major cereal crops are infested: corn, sorghum, millet and rice
- 70 million hectares are infested
- Food productions for 300 million people are affected
- Financial loss is estimated to be approximately 10 billion USD
- No effective control measure has been developed

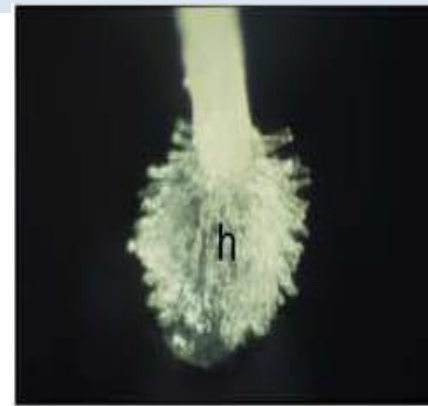
Adapted from Ejeta, G. and Gressel, J. (eds) (2007) Integrating new technologies for striga control: towards ending the witch-hunt. World Scientific Publishing, Singapore; Image sources: [USDA APHIS PPQ Archive](#), [Florida Division of Plant Industry Archive](#), [Dept Agriculture and Consumer Services](#).

Ο παρασιτισμός εμφανίστηκε πολλές φορές

Feature	<i>Mimulus guttatus</i>	<i>Triphysaria versicolor</i>	<i>Striga hermonthica</i>	<i>Orobanche aegyptiaca</i>
Nutrition	Autotrophic	Hemiparasite	Hemiparasite	Holoparasite
Dependence on host	Free living	Facultative	Obligate	Obligate
Genome size (Mb/1C)	430	1975	1672	3900
Chromosome number (2N)	28	22	38	24
Hosts with abundant sequence information (model hosts)	N/A	<i>Arabidopsis</i> , <i>Medicago</i> , tomato	Maize, rice, sorghum	<i>Arabidopsis</i> , tobacco, tomato

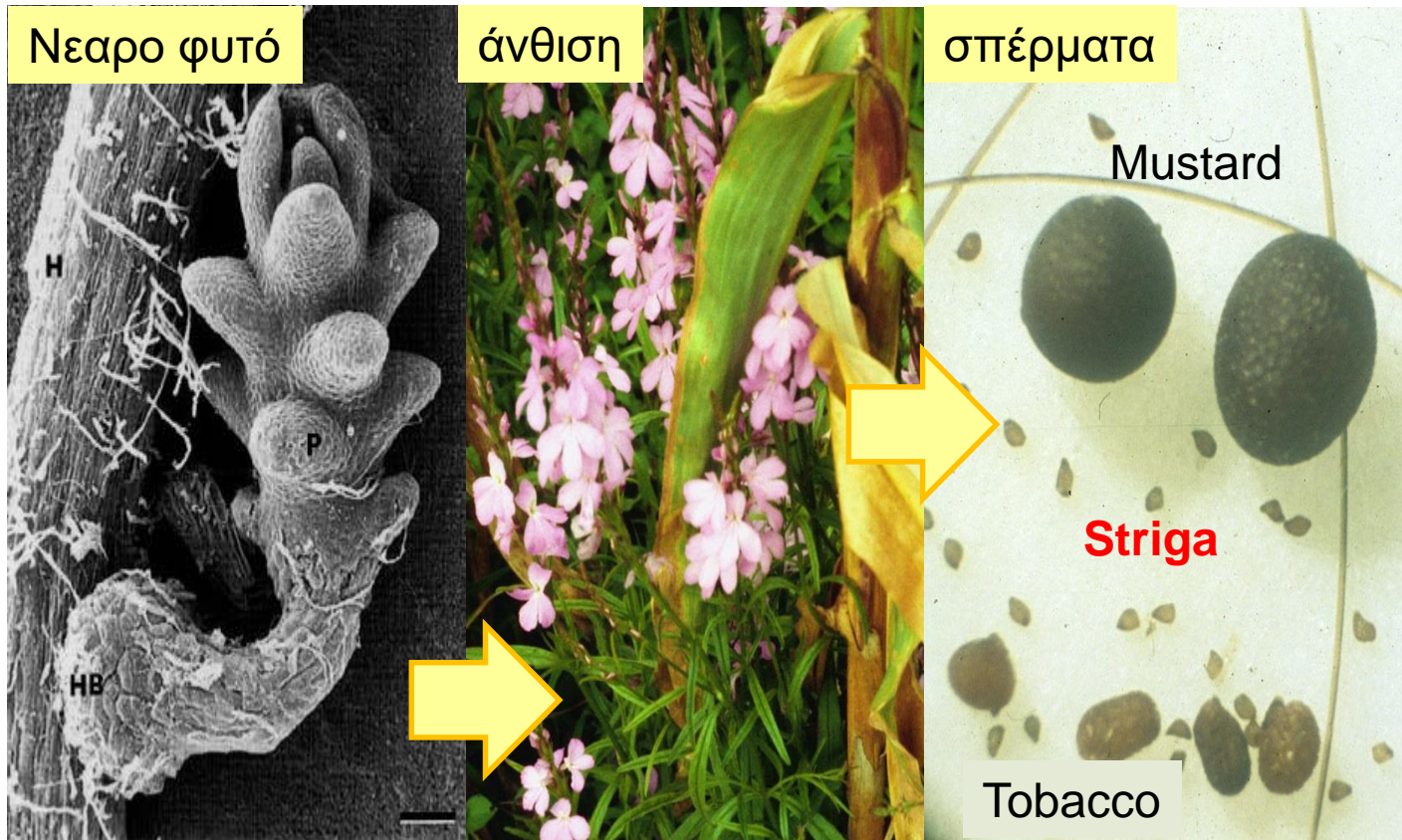


Η *Striga* είναι υποχρεωτικό παρασιτο. Δεν έχει ρίζα αλλά το ριζικό ακρο δημιουργεί ένα haustorium που διαπερνά τη ρίζα του φυτού ξενιστή



Striga

Reprinted from Westwood, J.H., Yoder, J.I., Timko, M.P., and dePamphilis, C.W. (2010) The evolution of parasitism in plants. Trends Plant Sci. 15: [227-235](#) with permission from Elsevier.

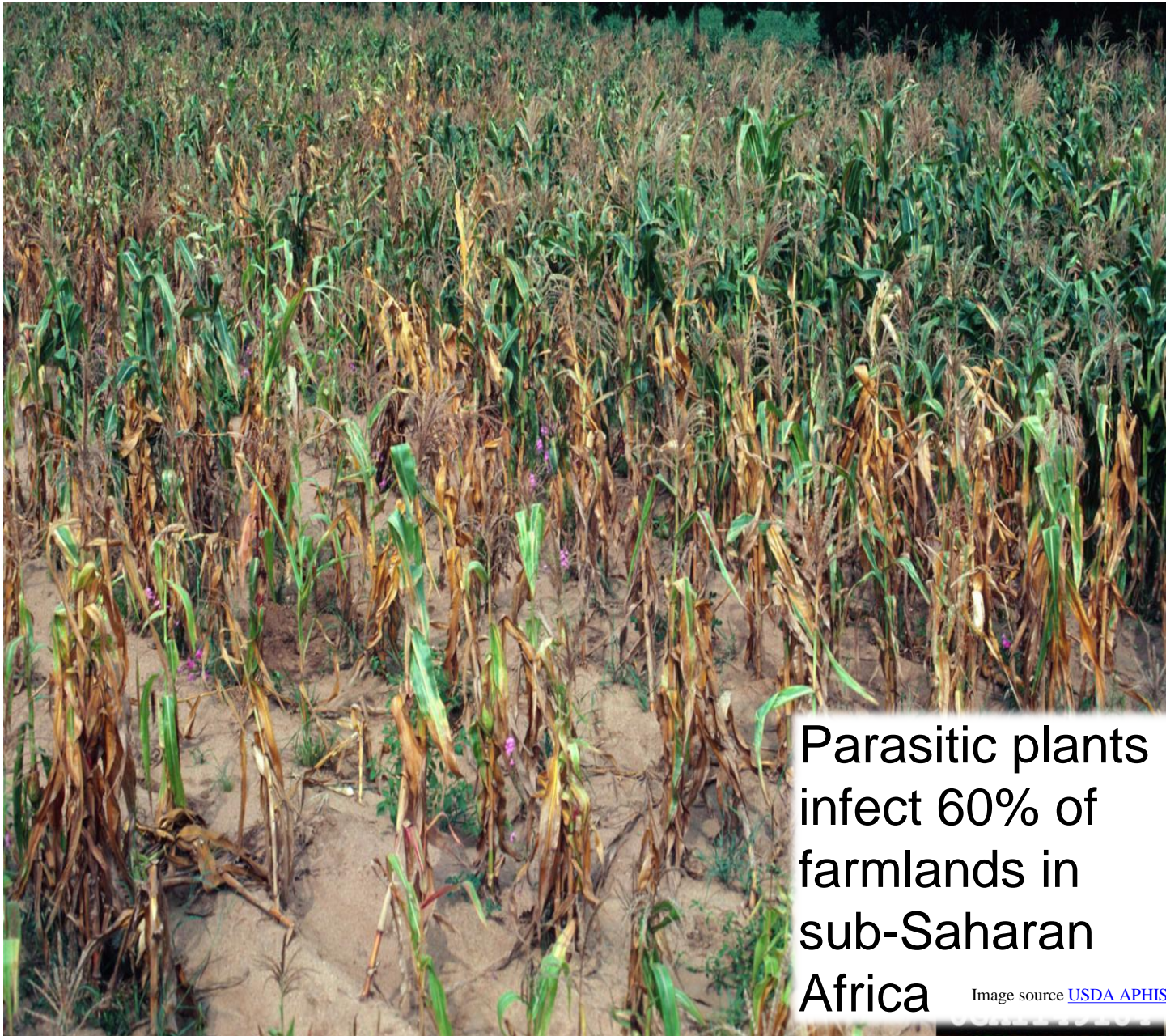


Dörr, I. (1997). How *Striga* parasitizes its host: a TEM and SEM study. *Annals of Botany*. 79: 463-472, by permission of Oxford University Press; [USDA APHIS PPQ Archive](#); [USDA APHIS PPQ Archive](#)



*Striga
asiatica*

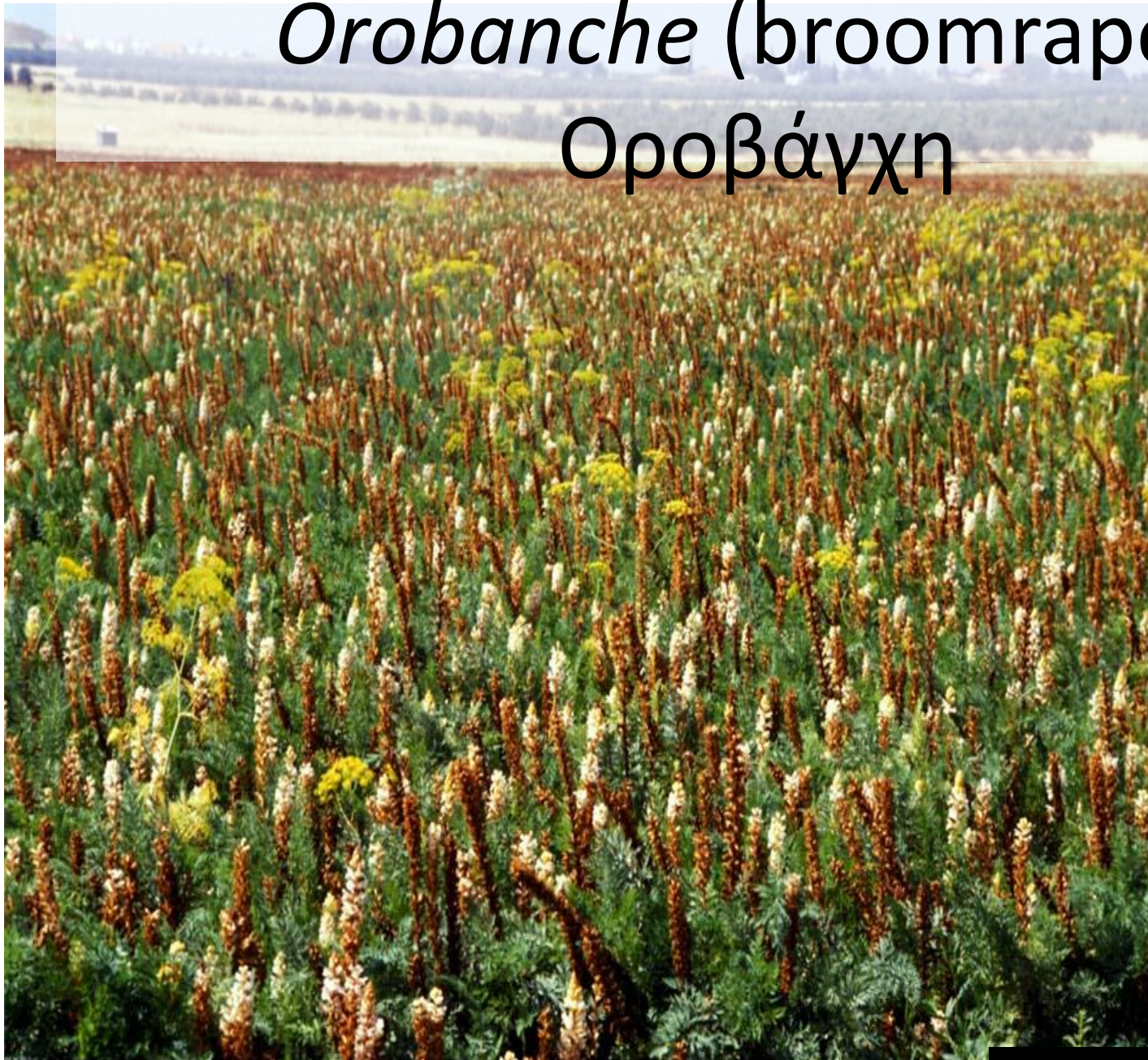
Καλλιέργεια
ρυζιού με
προσβολή
από *Striga*



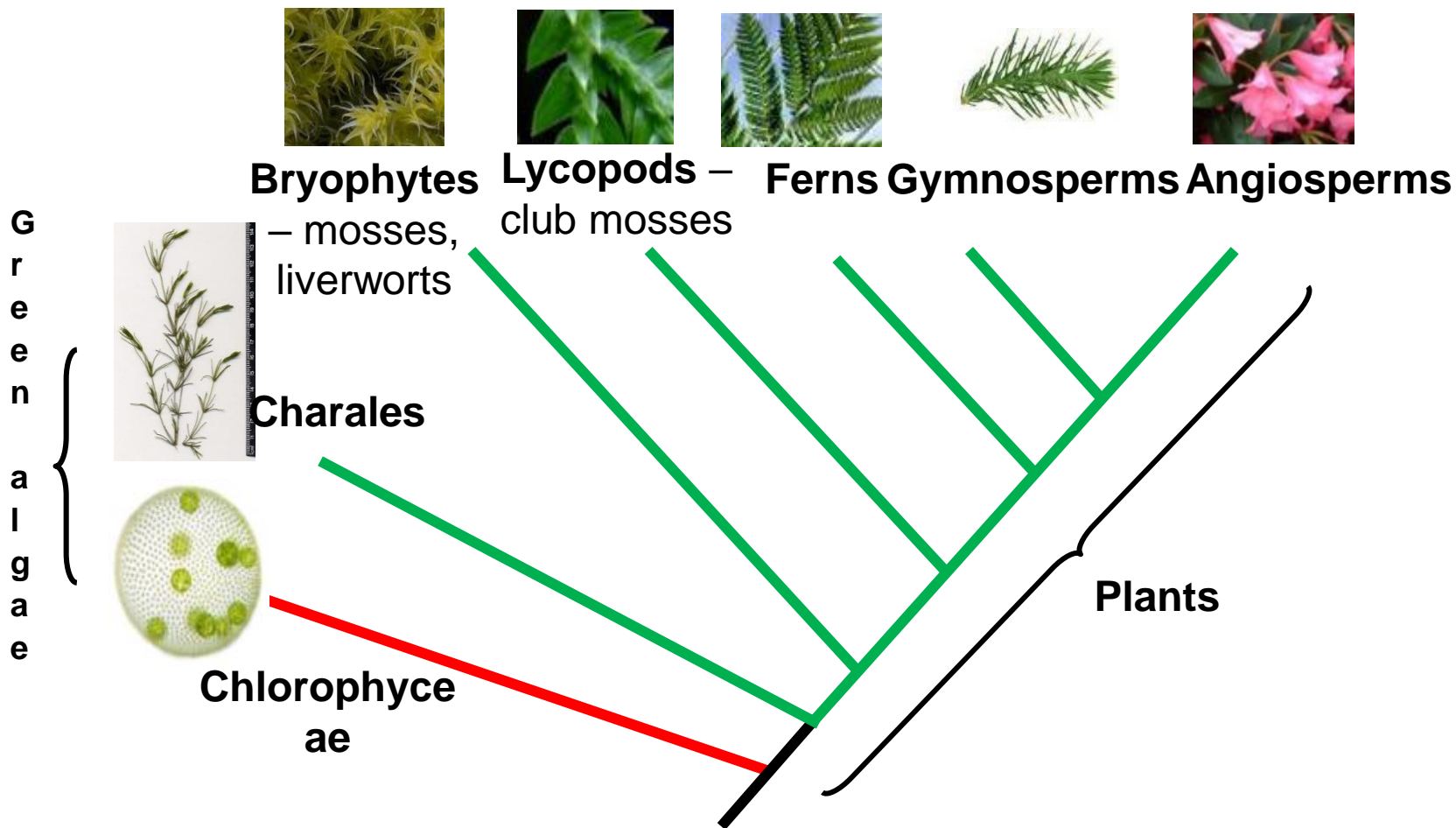
Parasitic plants
infect 60% of
farmlands in
sub-Saharan
Africa

Image source [USDA APHIS PPQ Archive](#)

Orobanche (broomrape)- Οροβάγχη



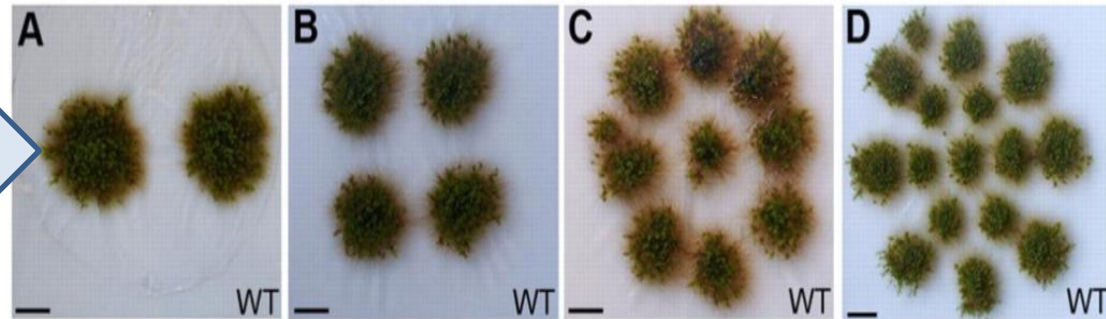
Οι στριγγολακτόνες υπάρχουν και σε βρυοφυτα και σε πράσινες άλγες



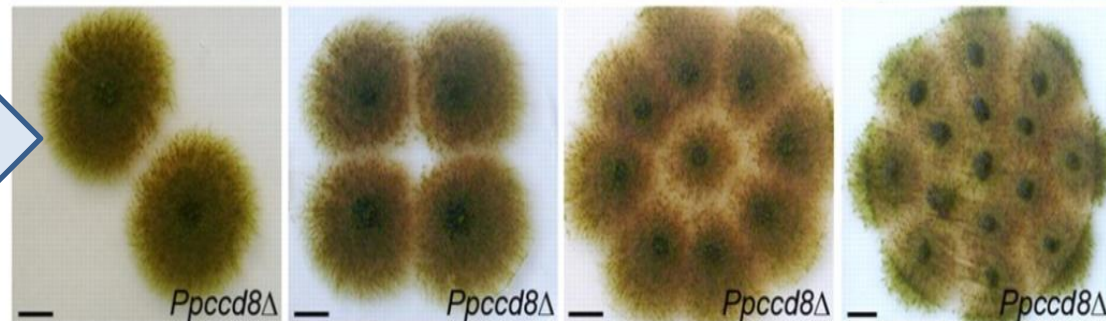
See Ruyter-Spira, C. and Bouwmeester, H. (2012). Strigolactones affect development in primitive plants. The missing link between plants and arbuscular mycorrhizal fungi? *New Phytologist*. 195: [730-733](#). Delaux, P.M., Xie, X., Timme, R.E., Puech-Pages, V., Dunand, C., Lecompte, E., Delwiche, C.F., Yoneyama, K., Becard, G. and Sejalón-Delmas, N. (2012). Origin of strigolactones in the green lineage. *New Phytol.* 195: [857-871](#). [Tirithel](#); [Christian Fischer](#)

Ρυθμίζουν την αναπτυξη αποικίας των βρυων

Αναπτυξη σε
αγρίου τυπου
φυτά

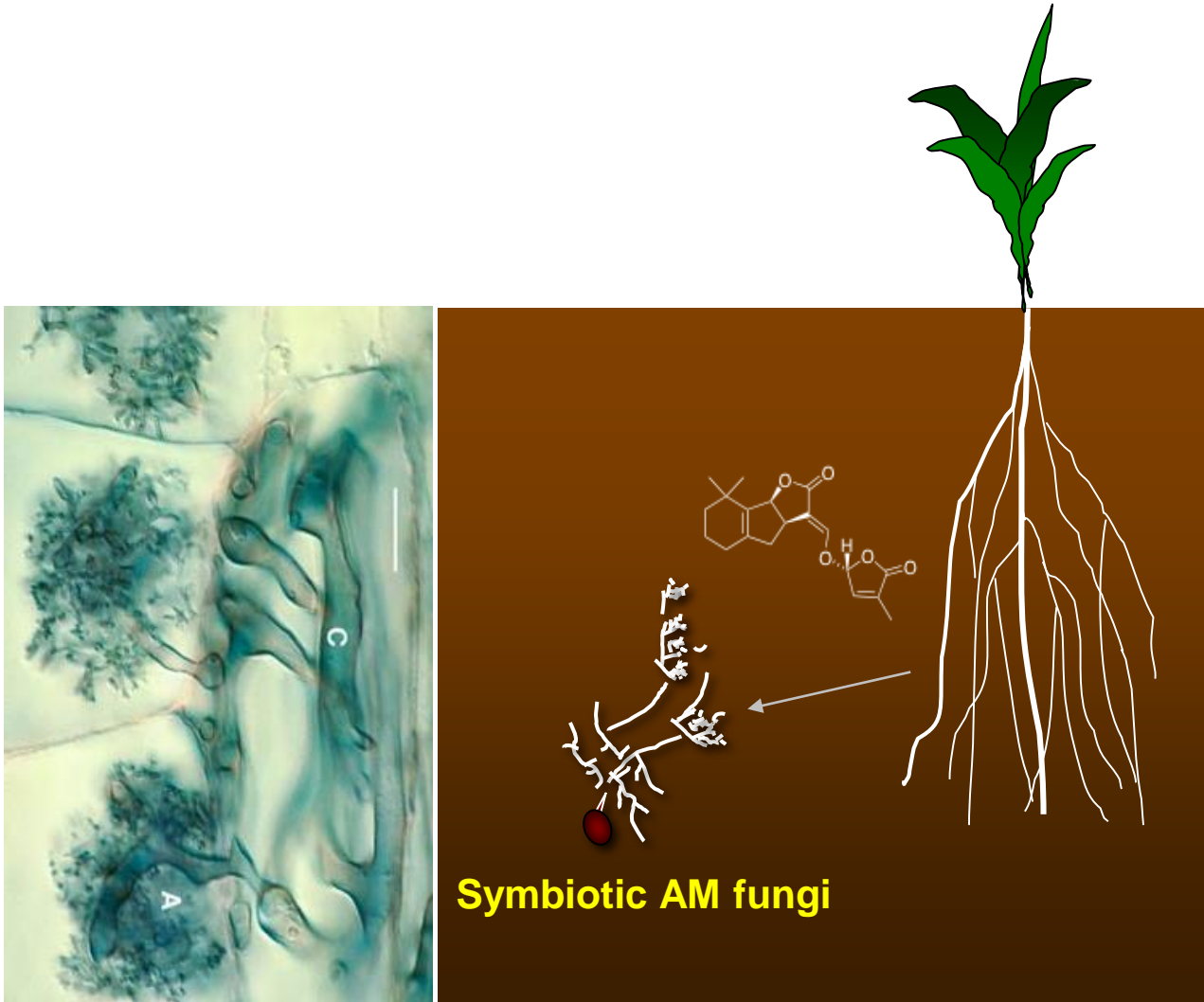


Ανάπτυξη σε
βρύα που έχουν
έλλειψη SL

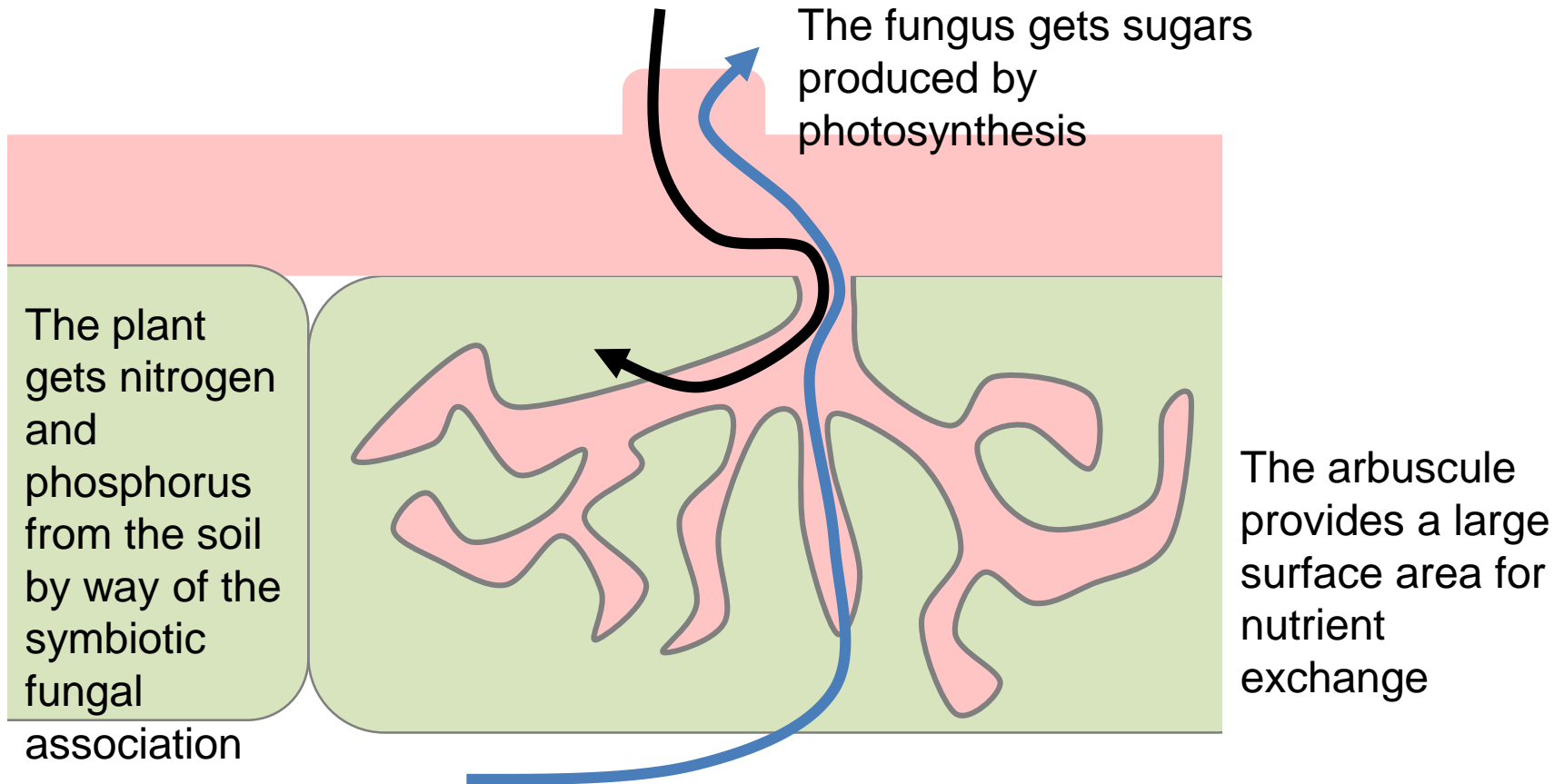


Οι SLs δρουν ως μορια
quorum sensing

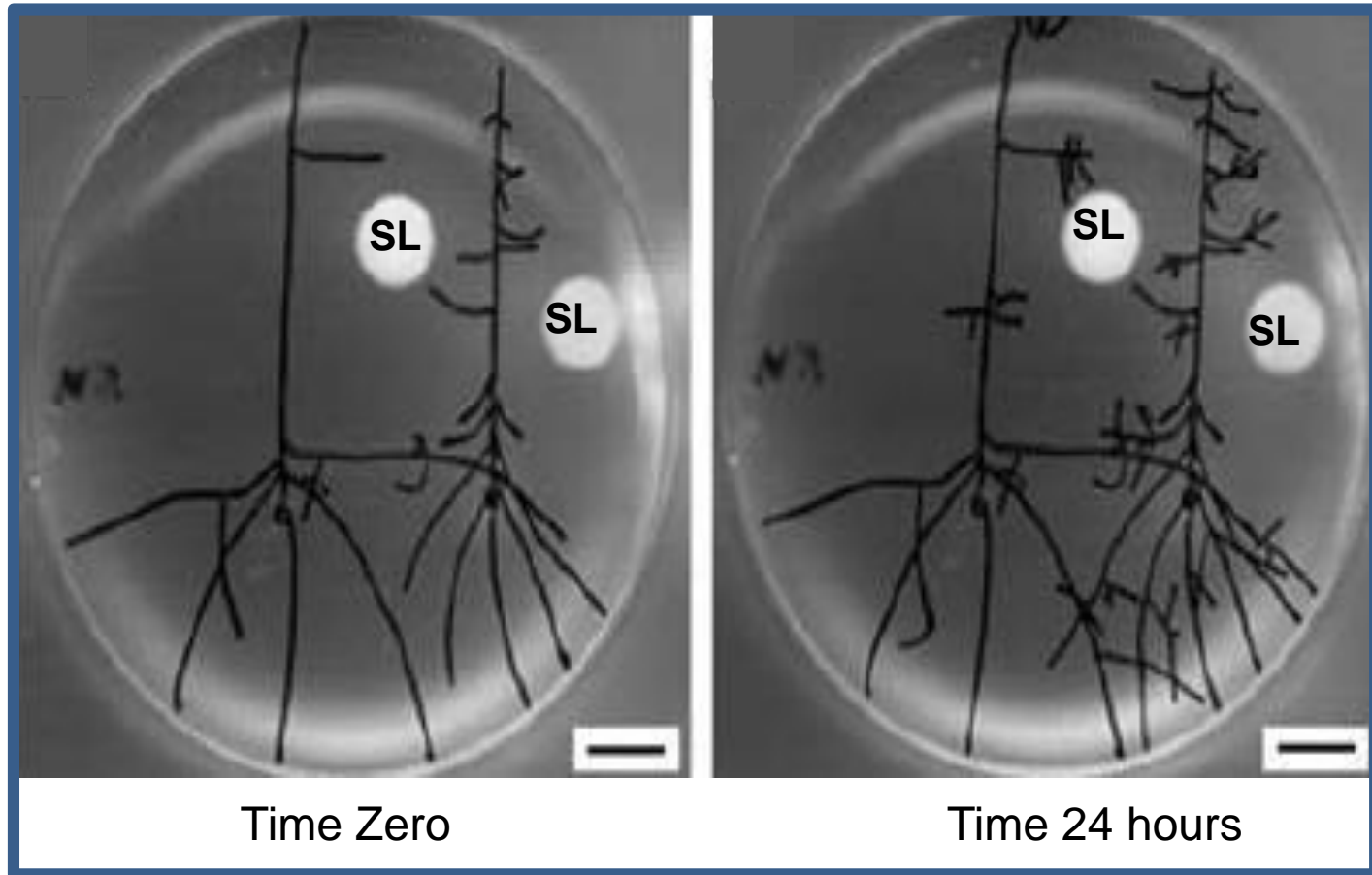
Προάγουν τη συμβίωση με μυκορριζικούς μύκητες (arbuscular mycorrhizal fungi- AM)



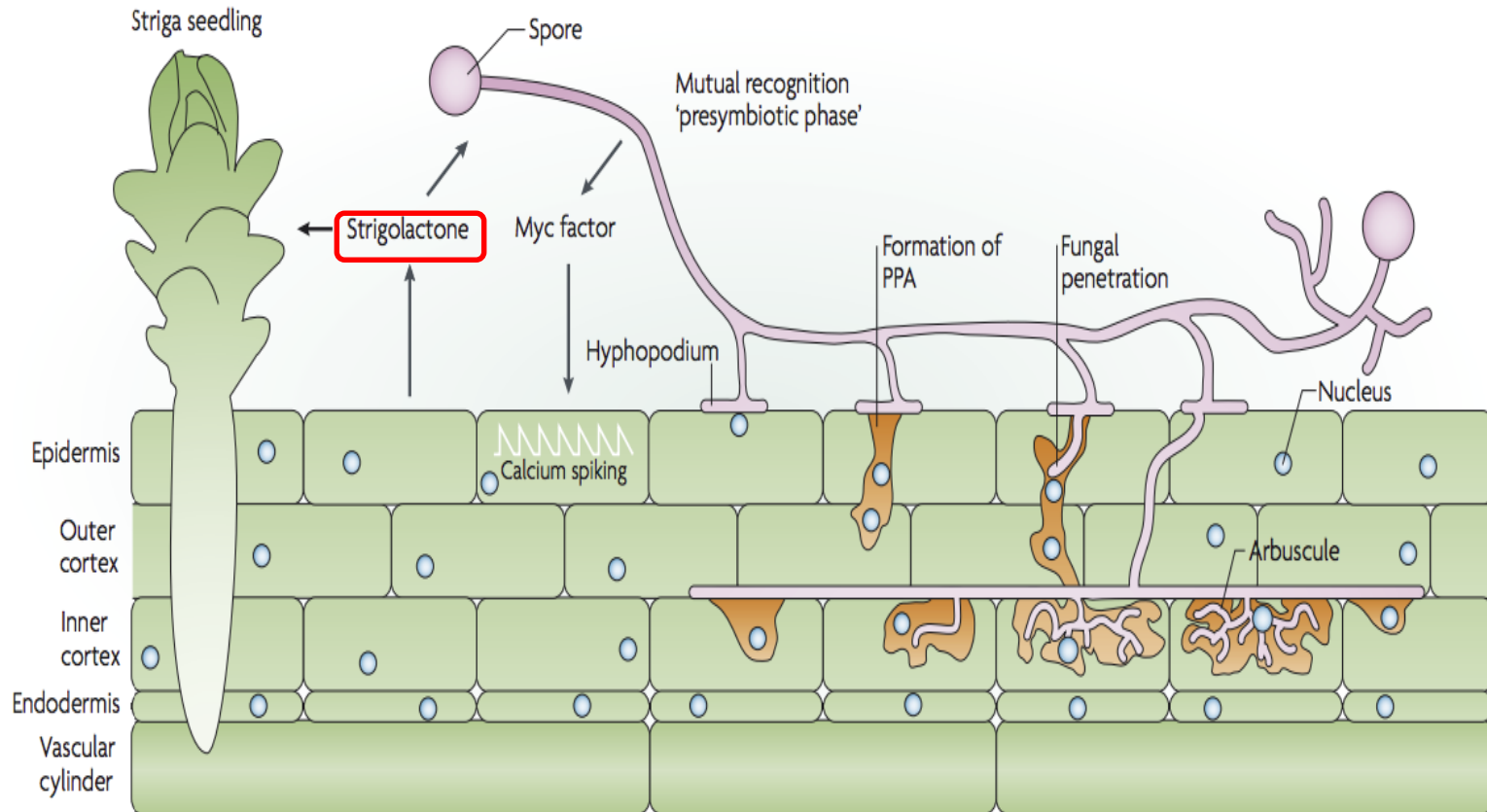
Συμβιωτική σχέση δενδροειδών μυκορριζικών μυκήτων



Οι στιγγολακτόνες προάγουν τη διακλάδωση των μυκορριζικών μυκήτων



SLs, σήμα για την έναρξη εγκαθίδρυσης της συμβίωσης



Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Parniske, M. (2008) Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbiosis. *Nat. Rev. Microbiol.* 6: [763–775](#) copyright 2008.

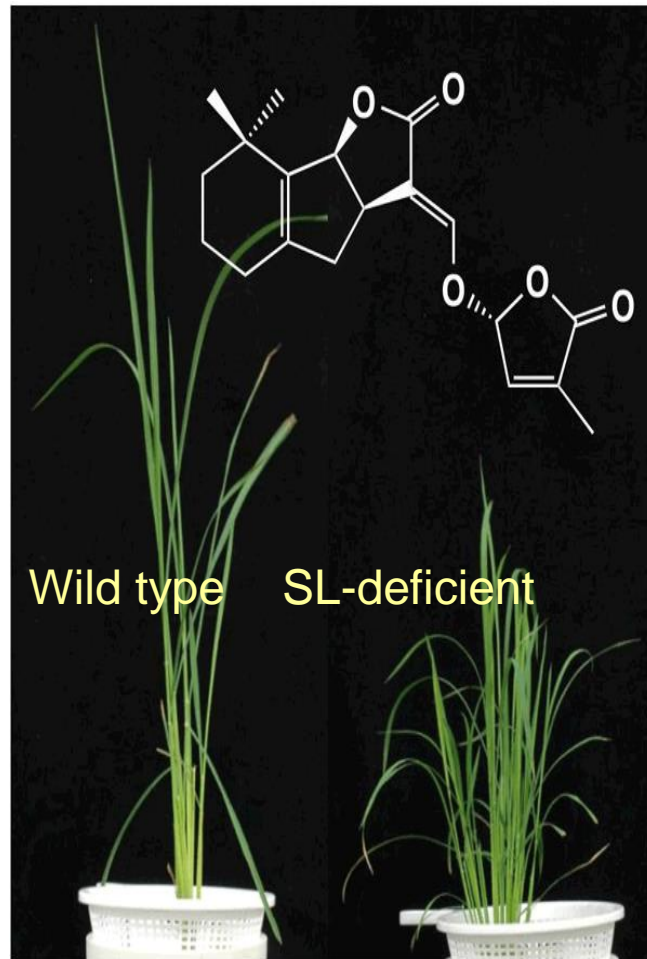


Στριγγολακτόνες

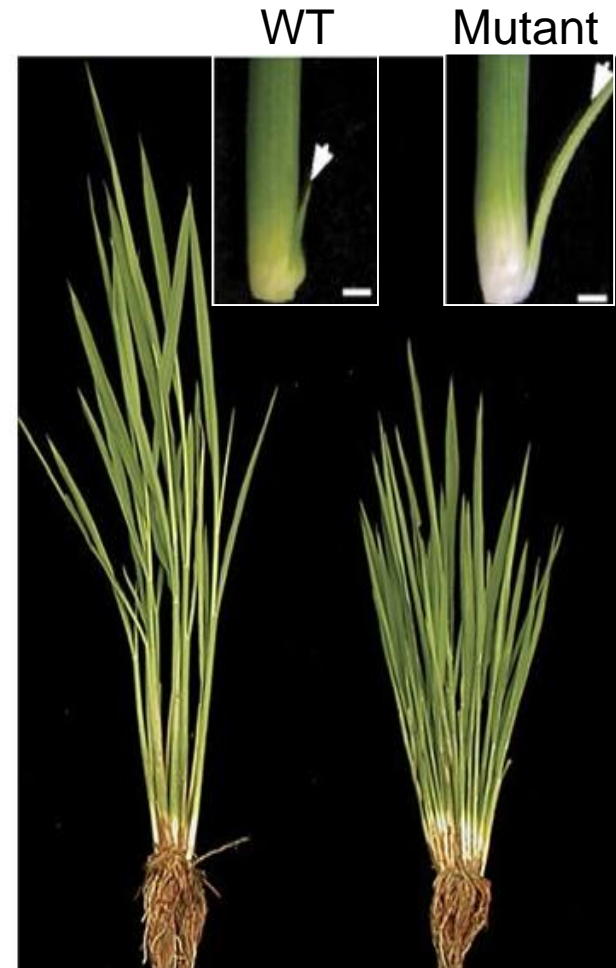
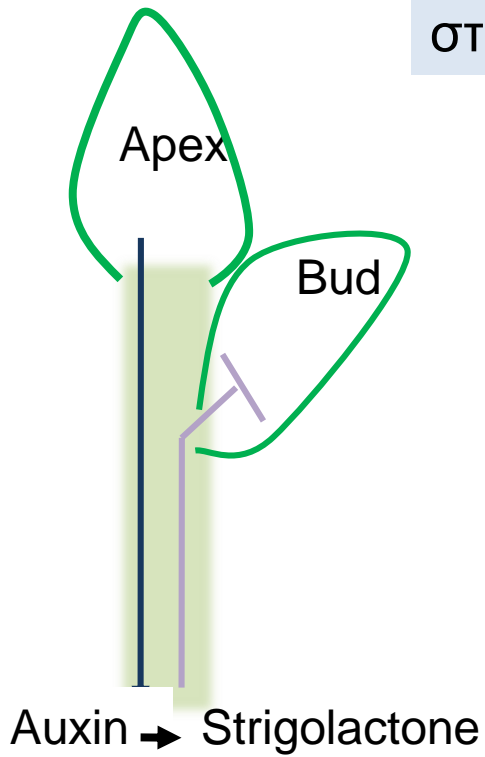
Strigolactone inhibition of shoot branching
Victoria Gomez-Roldan, et al Nature 455
(7210): 189-U22 SEP 11 **2008**

Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones
Umehara M et al Nature 455 (7210): 195-U22 SEP 11 2008

Οι στιγγολακτόνες αναστέλλουν τη διακλάδωση του βλαστού

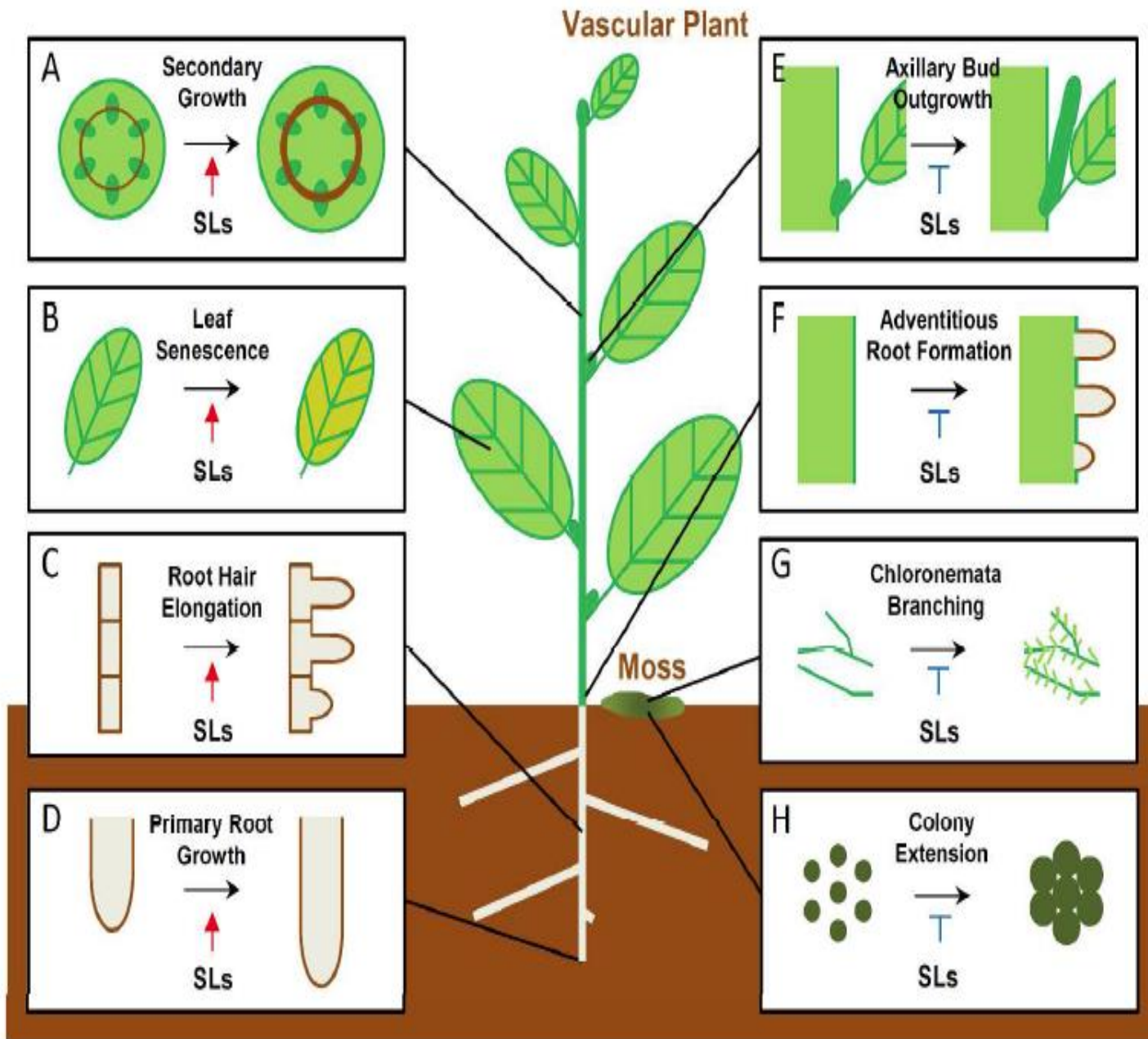


Η αυξίνη επάγει τη βιοσύνθεση στιγγολακτονών

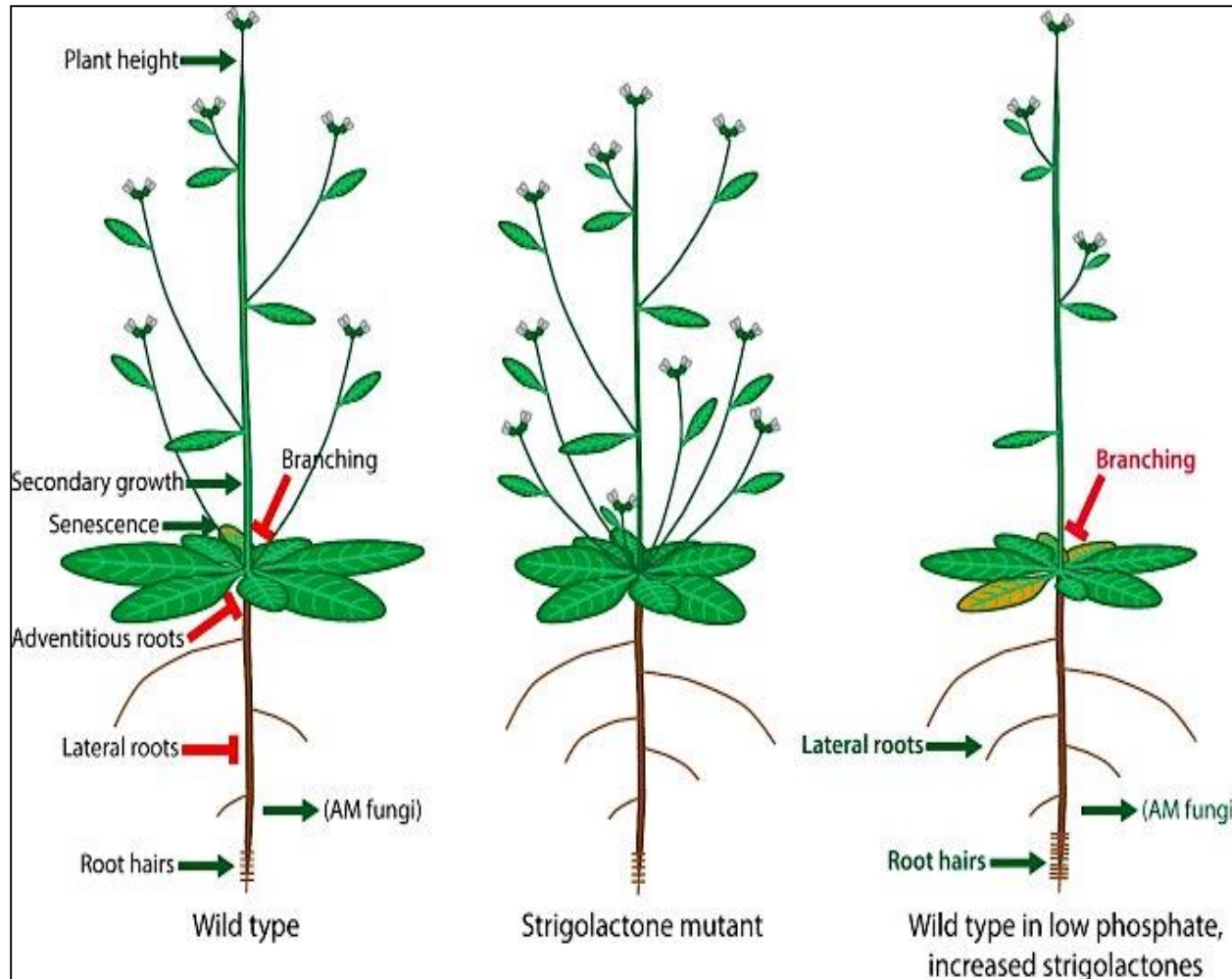


Lin, H., et al. (2009) DWARF27, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth. *Plant Cell* 21: [1512-1525](#).

Οι
στριγγολακτόνες
έχουν διαφορετους
ρόλους-
Με θετική ή
αρνητική
επίδραση

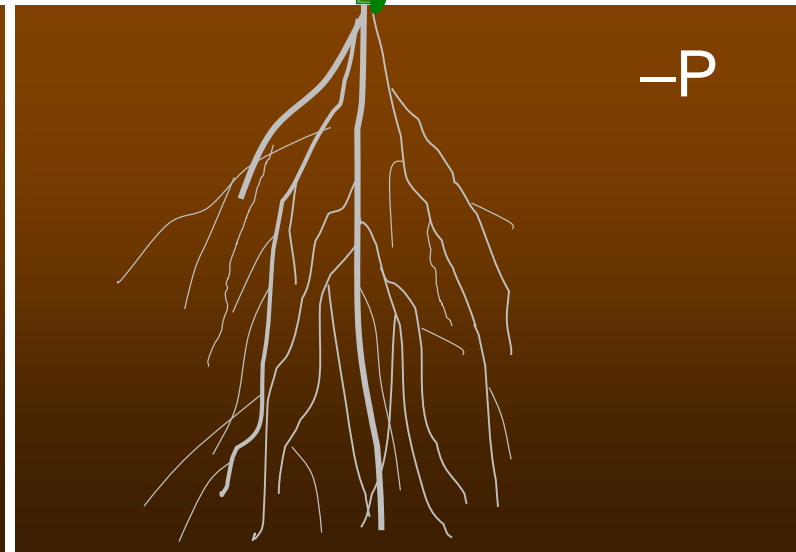
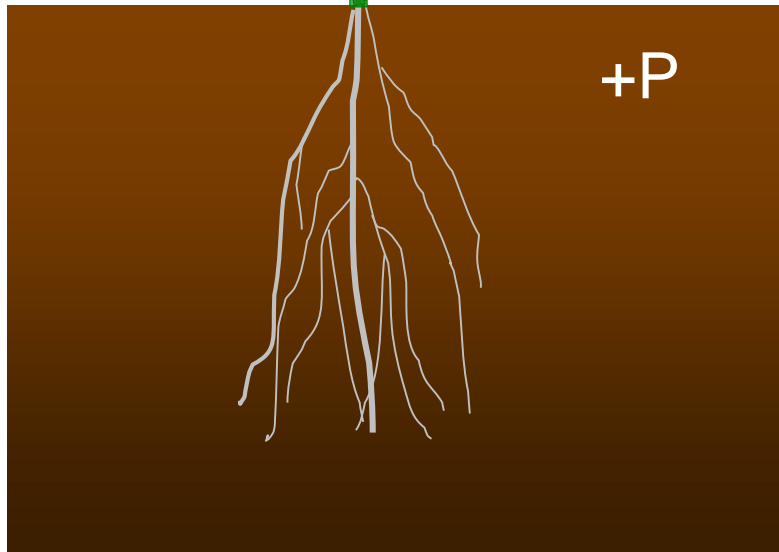


Διακλαδώσεις της ρίζας/βλαστού και απόκριση σε καταπονήσεις θρέψης



Σε έλλειψη θρεπτικών, αυξημένα επίπεδα SLs καταστέλλουν τη ανάπτυξη πλαγιων οφθαλμών και προάγουν την επιμήκυνση των ριζικών τριχιδίων

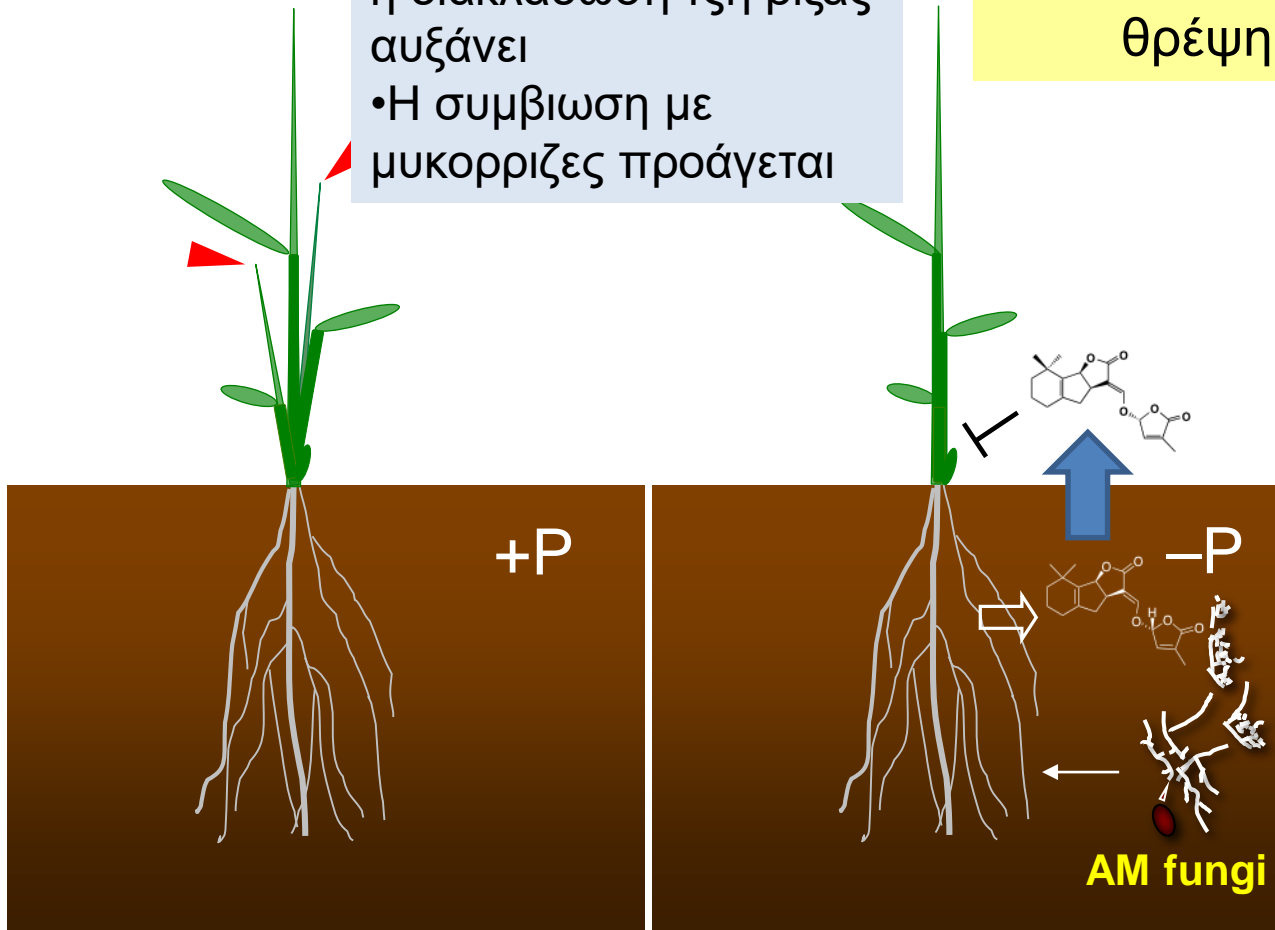
Φυτα στα οποία
υπάρχει έλλειψη P,
καταστέλλουν την
αναπτυξη του
βλαστού και
ενισχύουν την
ανάπτυξη της ρίζας

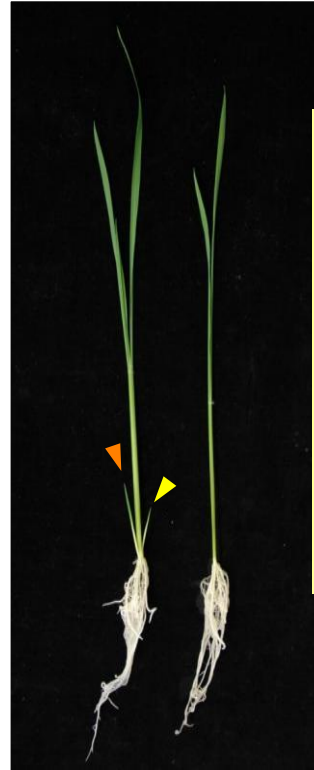
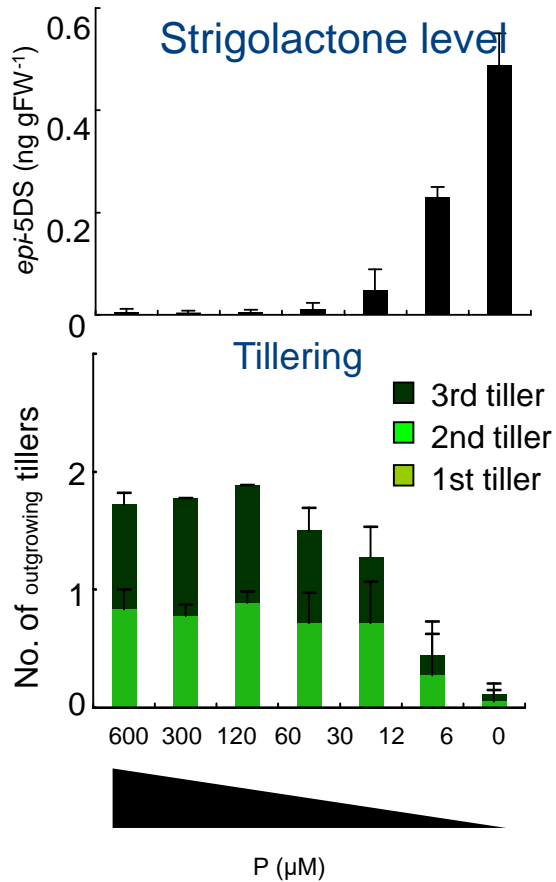


ΣΕ φτωχά εδάφη:

- Η σύνθεση SL αυξάνει
- Η διακλάδωση του βλαστού ελαττώνεται και η διακλάδωση της ρίζας αυξάνει
- Η συμβίωση με μυκορριζες προάγεται

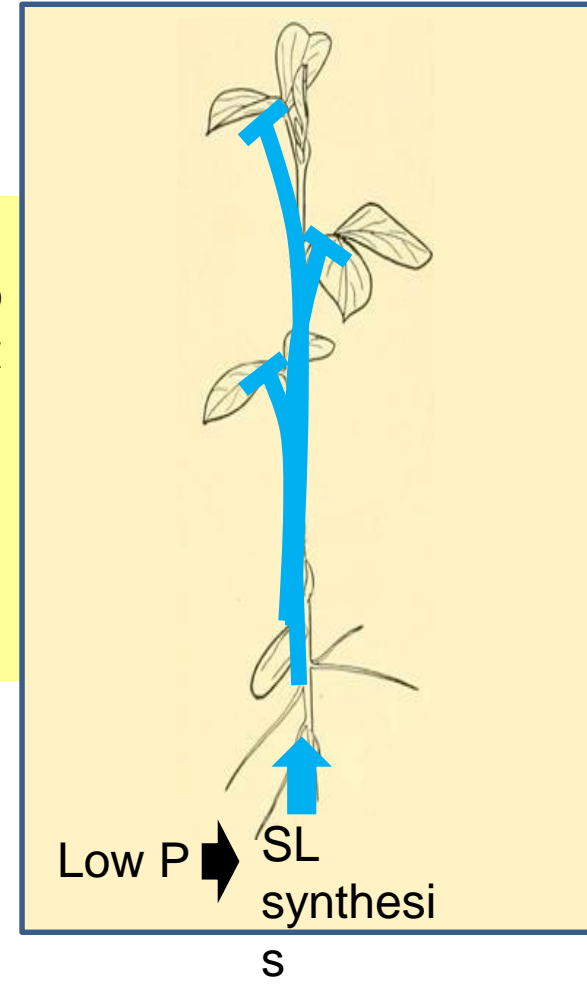
Ενίσχυση της επιβίωσης των φυτών υπό καταπονηση θρέψης





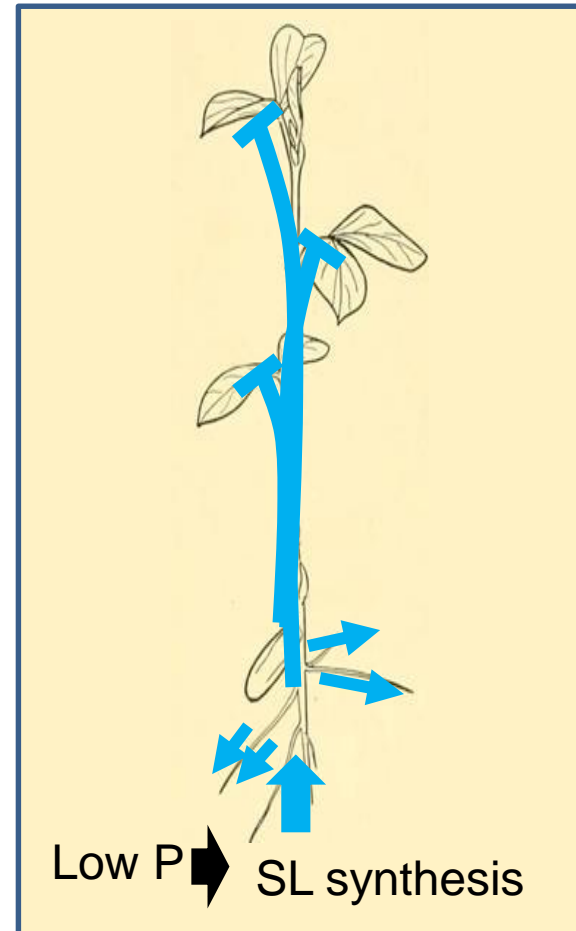
Όσο μεγαλύτερη η έλλειψη P τόσο υψηλότερα τα επίπεδα SL και λιγότερη η ανάπτυξη του υπεργείου τμήματος

+P -P



Umehara, M., Hanada, A., Magome, H., Takeda-Kamiya, N., and Yamaguchi, S. (2010). Contribution of strigolactones to the inhibition of tiller bud outgrowth under phosphate deficiency in rice. *Plant Cell Physiol.* 51: [1118-1126](https://doi.org/10.1093/pcp/51.7.1118).

Και αναπτυξη πλαγιων ριζών



Ruyter-spira, C., et al. (2011) Physiological effects of the synthetic strigolactone analog GR24 on root system architecture in Arabidopsis: Another below-ground role for strigolactones? *Plant Physiology*. 155: [721-734](#).



40 million tonnes per year of phosphate fertilizer is mined, transported, applied to farmlands, and in many cases run-off to contaminate lakes and rivers

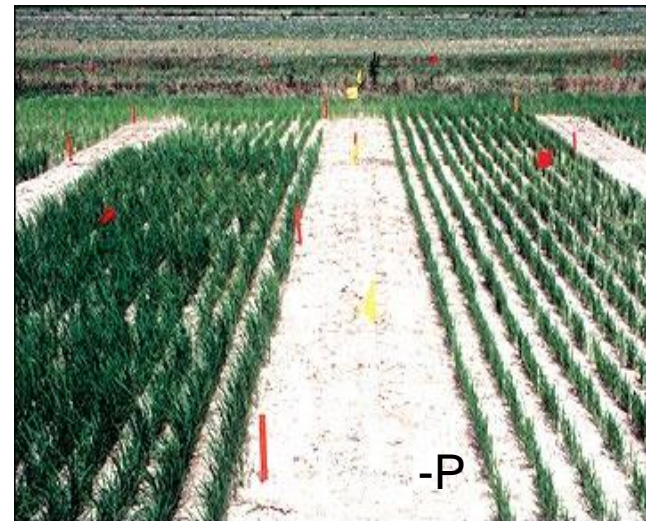
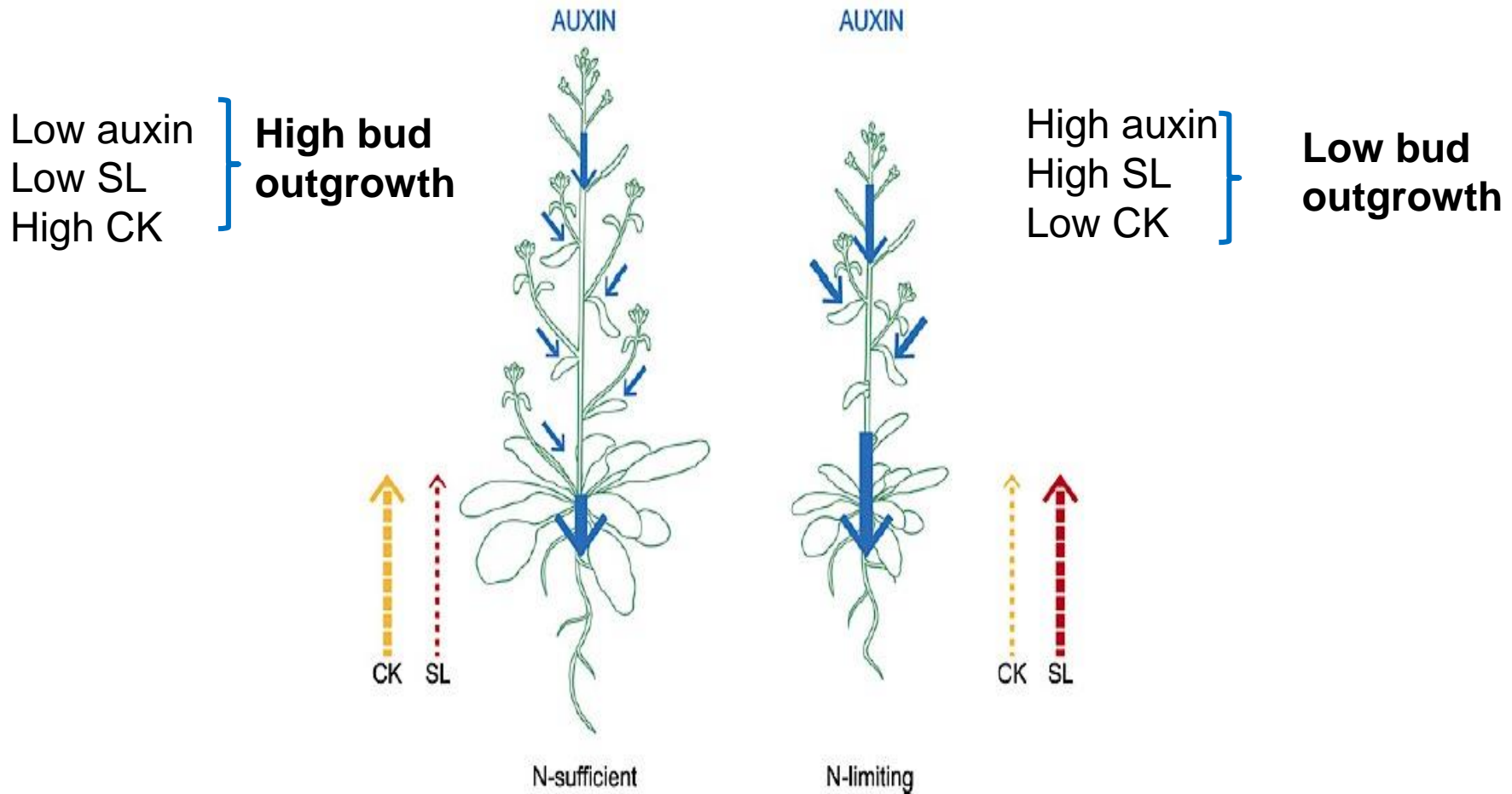
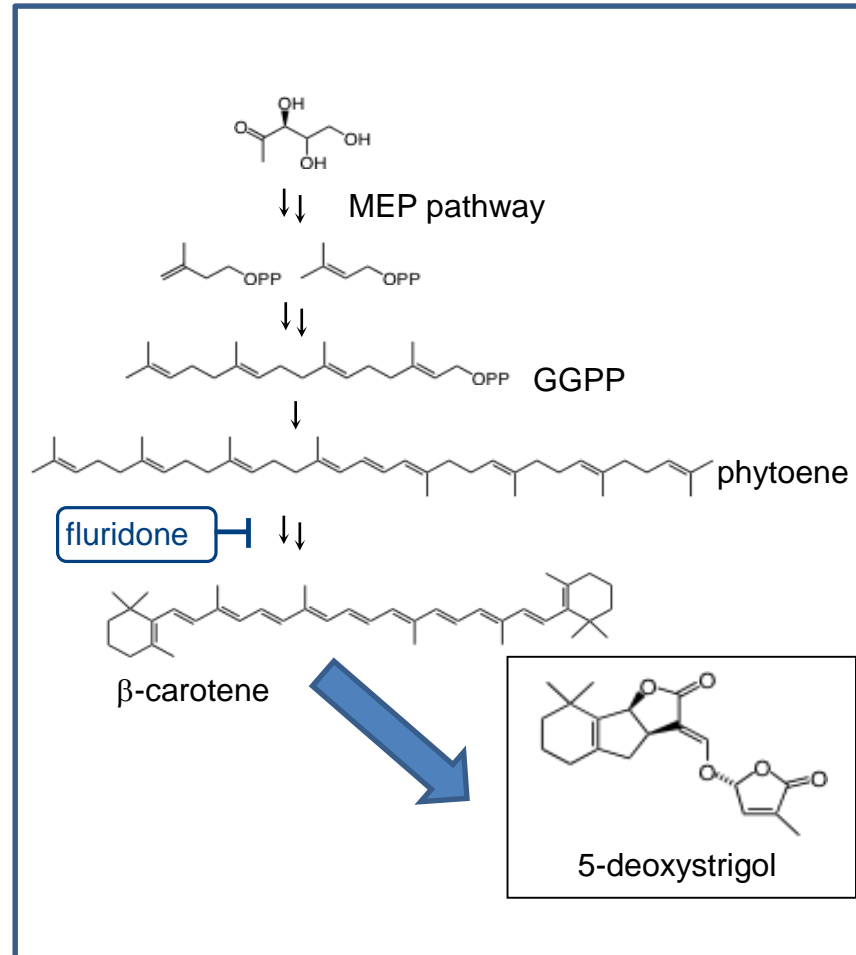


Image courtesy [CIMMYT](#);
[FAO](#) (2008)

Δικτυα ορμονών εξυπηρετούν τις τοπικές και διασυστηματικές αποκρίσεις σε έλλειψη αζώτου

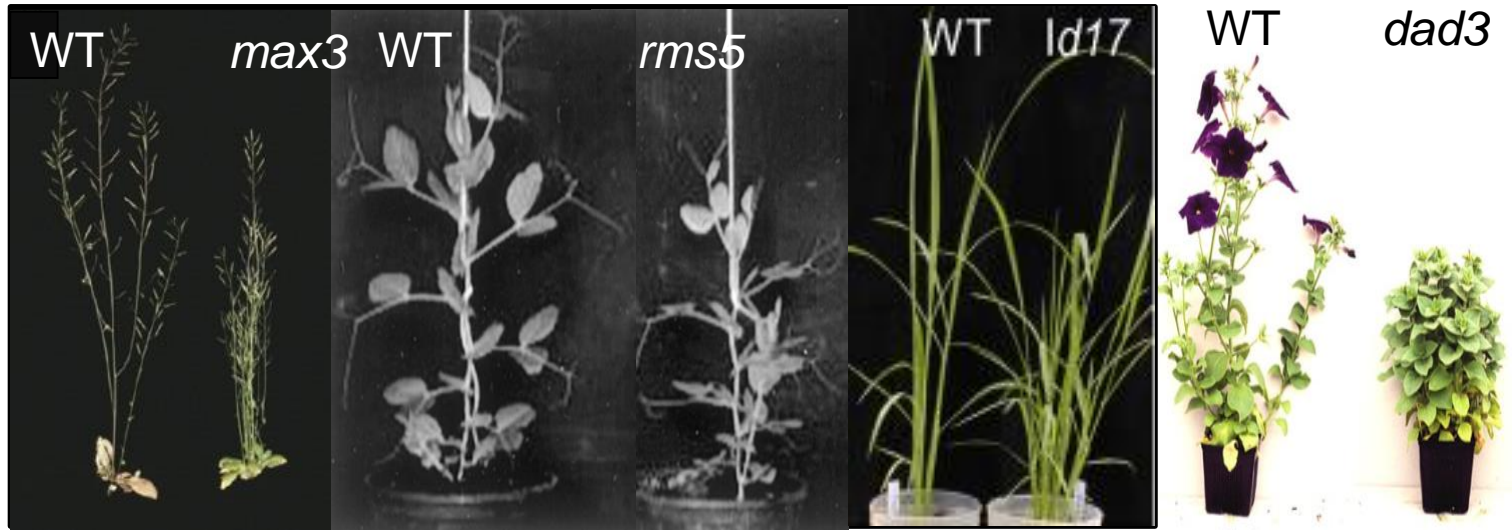


Οι στριγγολακτόνες προέρχονται από τα καροτενοειδή



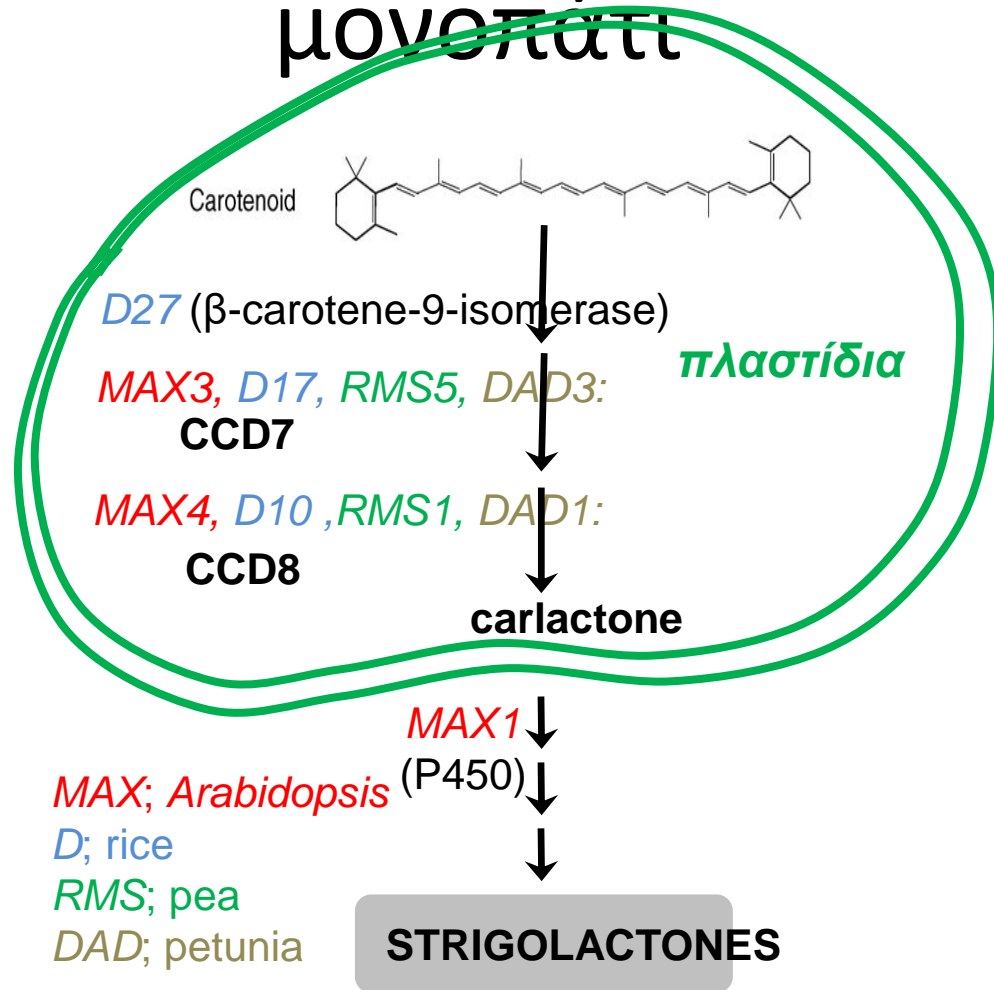
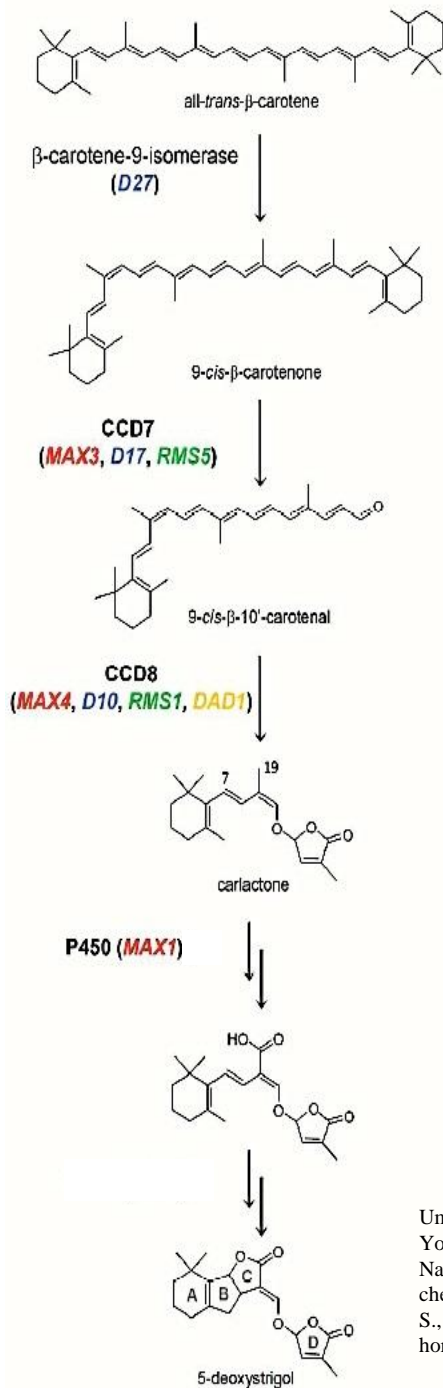
Matusova, R., Rani, K., Verstappen, F.W.A., Franssen, M.C.R., Beale, M.H., and Bouwmeester, H.J. (2005). The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanchae* spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiol.* 139: [920-934](#).

Τα βιοσυνθετικά γονίδια αναγνωρίστηκαν με γενετικές μεθόδους



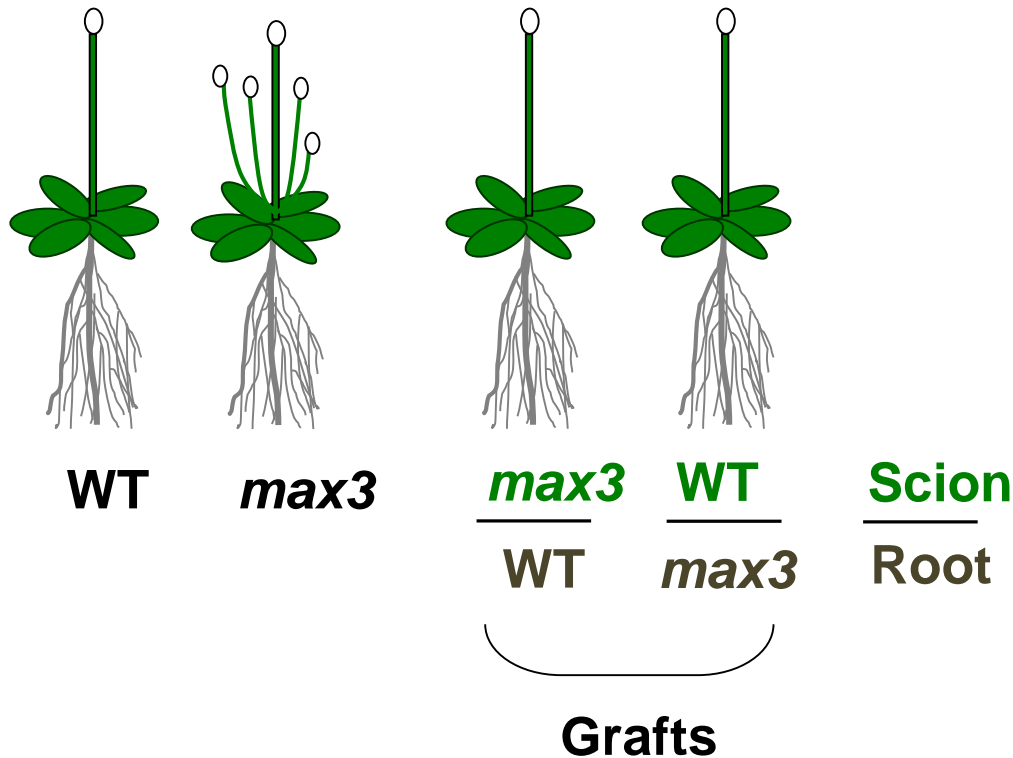
Reprinted from Booker, J., et al. (2004). MAX3/CCD7 is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule. *Curr. Biol.* 14: [1232-1238](#) with permission from Elsevier; Morris, S.E., et al. (2001). Mutational analysis of branching in pea. Evidence that *Rms1* and *Rms5* regulate the same novel signal. *Plant Physiol.* 126: [1205-1213](#); Ishikawa, S., et al. (2005). Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice. *Plant Cell Physiol.* 46: [79-86](#) by permission of the Japanese Society of Plant Physiologists. Simons, J.L., et al. (2007). Analysis of the *DECREASED APICAL DOMINANCE* genes of petunia in the control of axillary branching. *Plant Physiol.* 143: [697-706](#).

SL βιοσυνθετικό μονοπάτι



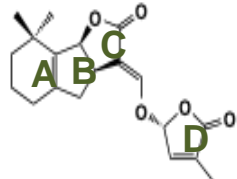
Umehara, M., Hanada, A., Yoshida, S., Akiyama, K., Arite, T., Takeda-Kamiya, N., Magome, H., Kamiya, Y., Shirasu, K., Yoneyama, K., Kyojuka, J., and Yamaguchi, S. (2008). Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature* 455: [195-200](#).; Seto Y, Kameoka H, Yamaguchi S, Kyojuka J. (2012) Recent advances in strigolactone research: chemical and biological aspects. (*in press*). Alder, A., Jamil, M., Marzorati, M., Bruno, M., Vermathen, M., Bigler, P., Ghisla, S., Bouwmeester, H., Beyer, P., and Al-Babili, S. (2012). The path from β-carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science*. 335: [1348-1351](#).

Η βιοσύνθεση SL γίνεται και στη ρίζα και στο βλαστό

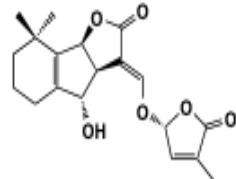


Booker, J., Sieberer, T., Wright, W., Williamson, L., Willett, B., Stirnberg, P., Turnbull, C., Srinivasan, M., Goddard, P., and Leyser, O. (2005). MAX1 encodes a cytochrome P450 family member that acts downstream of MAX3/4 to produce a carotenoid-derived branch-inhibiting hormone. *Developmental Cell* 8: [443-449](#).

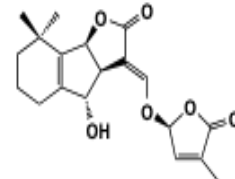
Εχουν ολες οι SLs την ίδια δραση;



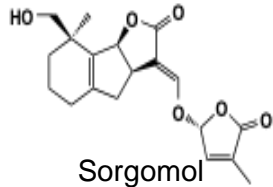
5-Deoxystrigol



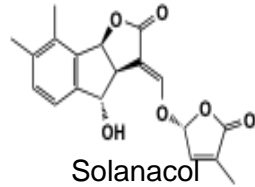
Orobanchol



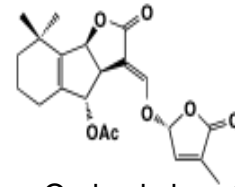
2'-*epi*-orobanchol



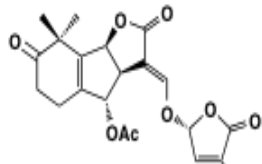
Sorgomol



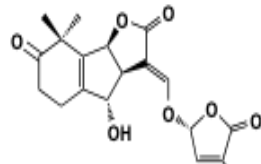
Solanacol



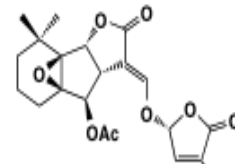
Orobachyl acetate



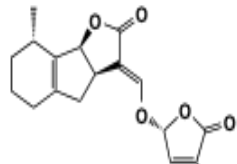
Orobanchyl acetate



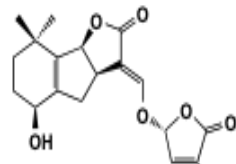
7-oxoorobanchyl acetate



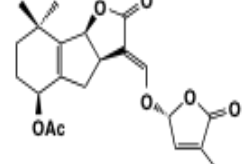
Fabacyl acetate



Sorgolactone

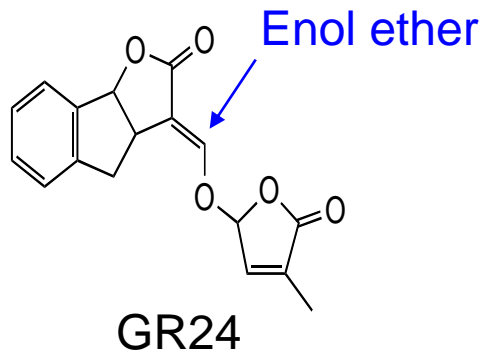
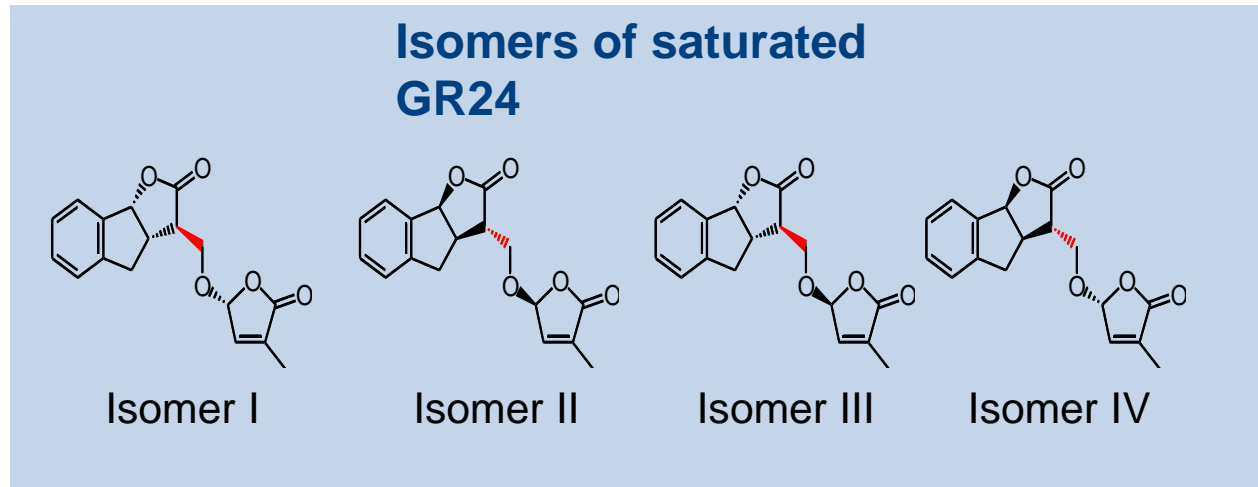


Strigol

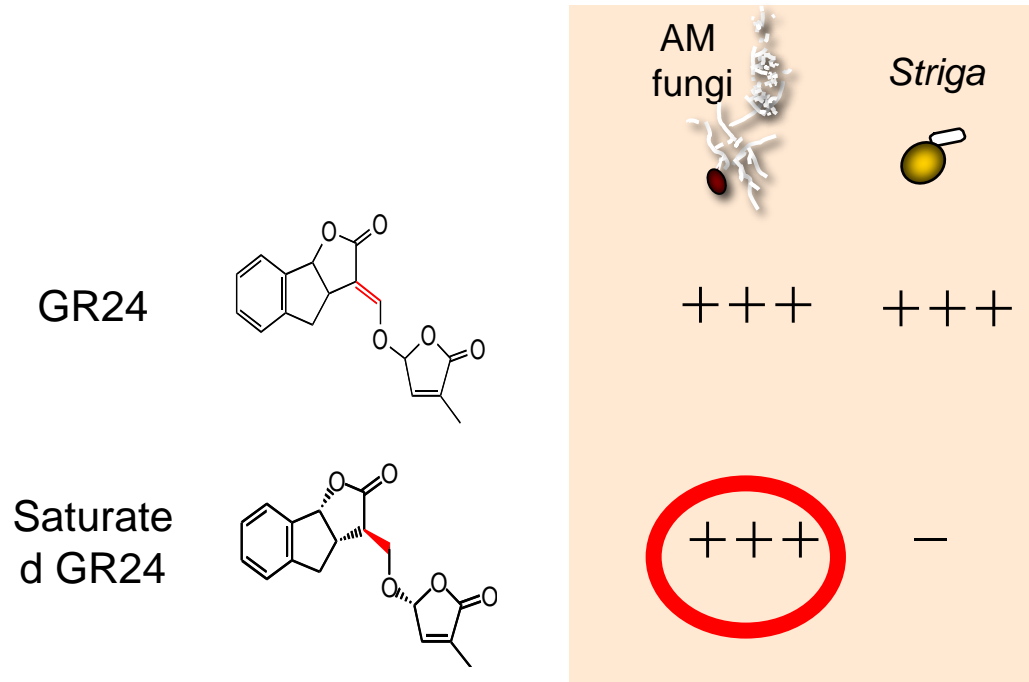


Strigyl acetate

Τα 3,6'-dihydro- GR24 ισομερή δεν επάγουν εκβλάστηση της *Striga*



...ένα όμως προάγει την αλληλεπίδραση με AM μύκητες



Adapted from Akiyama, K., Ogasawara, H., Ito, S. and Hayashi, H. (2010) Structural requirements of strigolactones for hyphal branching in AM fungi. *Plant Cell Physiol.*, 51: [1104-1117](#) see also Boyer, F.D., de Saint Germain, A., Pillot, J.P., Pouvreau, J.B., Chen, V.X., Ramos, S., Stevenin, A., Simier, P., Delavault, P., Beau, J.M. and Rameau, C. (2012). Structure-activity relationship studies of strigolactone-related molecules for branching inhibition in garden pea: molecule design for shoot branching. *Plant Physiol.* 159: [1524-1544](#).