





ΕΝΟΤΗΤΑ ΠΕΜΠΤΗ

ΤΟ ΦΥΤΙΚΟ ΣΩΜΑ ΤΩΝ ΑΓΓΕΙΟΣΠΕΡΜΩΝ: Δομή και Ανάπτυξη

Ο καρπός της ελιάς, μια δρύινη που έχει κλείσει το σπέρμα της μέσα σε ένα ξυλώδες ενδοσπέρμιο, είχε ιδιαίτερα εκτιμηθεί πριν από χιλιάδες χρόνια και δένδρα ελιάς που ζουν από την αρχαιότητα εντοπίζονται σε διάφορα σημεία στη λεκάνη της Μεσογείου θαλάσσης. Μόλις γίνει η συγκομιδή, οι ελιές έχουν μια έντονα πικρή γεύση εξαιτίας των ταννινών που περιέχουν και οι οποίες απομακρύνονται με διάφορους τρόπους επεξεργασίας. Στη συνέχεια οι ελιές μπορούν να υποστούν έκθλιψη και να δώσουν το ελαιόλαδο, πολύ γνωστό για το ξεχωριστό άρωμά του και τη δυνατότητά του να ελαττώνει τα επίπεδα της χοληστερόλης στον ανθρώπινο οργανισμό.



Η αρχική ανάπτυξη του φυτικού σώματος

Επεξεργασία της ελιάς. Η ελιά, μια δρύπη που περιβάλλει το σπέρμα της με ένα ξυλώδες ενδοκάρπιο, έχει ιδιαίτερα εκτιμηθεί για χιλιετίες και τα αρχαία δένδρα του είδους σημαδεύουν το τοπίο γύρω από τη Μεσόγειο Θάλασσα. Την εποχή της συλλογής τους, οι καρποί τις ελιάς έχουν έντονα πικρή γεύση που οφείλεται στις ταννίνες που περιέχουν, οι οποίες και μπορούν να απομακρυνθούν με διάφορους τρόπους επεξεργασίας. Οι ελιές, στη συνέχεια, μπορούν να συνθλιβούν για να δώσουν το μυρωδάτο ελαιόλαδο που ιδιαίτερα εκτιμάται για τη λεπτή του γεύση και τη δυνατότητά του να μειώνει τη χοληστερόλη.

ΣΥΝΟΨΗ ΤΟΥ ΚΕΦΑΛΑΙΟΥ

Ο σχηματισμός του εμβρύου

Το ώριμο έμβρυο

Η ωρίμανση του σπέρματος

Απαιτήσεις για τη φύτευση του σπέρματος

Από το έμβρυο στο ώριμο φυτό

Στο Κεφάλαιο 20 παρακολουθήσαμε τη μακρά εξελικτική πορεία των αγγειοσπέρμων, ξεκινώντας από κάποιον υποθετικό πρόγονό τους που θεωρήσαμε ότι ήταν ένα σχετικά πολύπλοκο, πολυκύτταρο χλωροφύκος. Όπως τονίσαμε στο κεφάλαιο εκείνο, η αιχμή του δόρατος στην εξελικτική αυτή πορεία, από τα πρωτόγονα ήδη φυτά, ήταν η δημιουργία του βλαστού και της ρίζας που χαρακτηρίζουν τα σύγχρονα τραχεόφυτα.

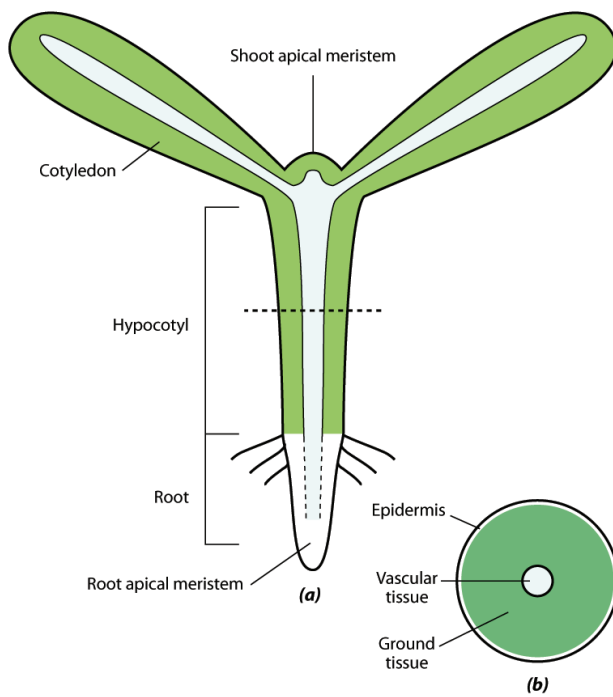
Τώρα θα ασχοληθούμε με τη δομή και την ανάπτυξη του φυτικού σώματος των αγγειοσπέρμων, του σποριοφύτου, το οποίο είναι στην ουσία το 'προϊόν' αυτής της μακράς περιόδου εξελικτικών 'αναζητήσεων'. Το κεφάλαιο αυτό ξεκινά με τον σχηματισμό του εμβρύου, μια διαδικασία που είναι γνωστή ως **εμβρυογένεση (embryogenesis)** και αποτελεί την πρώτη από τις δύο φάσεις ανάπτυξης του

σπέρματος. Η εμβρυογένεση δημιουργεί το σχέδιο του φυτικού σώματος το οποίο αποτελείται από δύο πρότυπα: το **ακρο-βασικό πρότυπο (apical-basal pattern)** κατά μήκος του επιμήκους άξονα και το **ακτινωτό πρότυπο (radial pattern)** των συγκεντρικά τοποθετημένων συστημάτων ιστών (**Εικόνα 22-1**). Η εμβρυογένεση εκτυλίσσεται παράλληλα

ΣΗΜΕΙΑ ΕΛΕΓΧΟΥ

Αφού διαβάσετε αυτό το κεφάλαιο, θα πρέπει να είστε σε θέση να απαντήσετε στις παρακάτω ερωτήσεις:

1. Γιατί είναι σημαντική η πολικότητα για την εμβρυϊκή ανάπτυξη των φυτών;
2. Ποια είναι τα πρωτογενή μεριστώματα των φυτών και ποιους ιστούς δημιουργούν;
3. Ποια είναι τα στάδια ανάπτυξης του εμβρύου των δικοτυλήδωνων φυτών; Ποιες είναι οι διαφορές του εμβρύου των μονοκοτυλήδωνων από αυτό των δικοτυλήδωνων;
4. Ποια είναι τα βασικά μέρη του εμβρύου των μονοκοτυλήδωνων και των δικοτυλήδωνων;
5. Ποια φαινόμενα ή διεργασίες χαρακτηρίζουν την ωρίμανση του σπέρματος, δηλαδή τη δεύτερη φάση της ανάπτυξής του;
6. Ποια είναι, για ένα φυτό, η σημασία του ληθάργου των σπερμάτων του;



22-1 Το φυτικό σώμα στο αρτίβλαστο της *Arabidopsis*

(α) Το ακρο-βασικό πρότυπο εμφανίζεται με έναν άξονα που έχει το ακραίο μερίστωμα του βλαστού στη μία άκρη και το μερίστωμα της ρίζας στην άλλη. (β) Μια εγκάρσια τομή στο ύψος του υποκοτυλίου αποκαλύπτει το ακτινωτό πρότυπο που συγκροτείται από τρία συστήματα ιστών όπως αυτά εμφανίζονται με τη σειρά: την επιδερμίδα, τον θεμελιώδη ιστό και τον αγωγό ιστό.

με την ανάπτυξη του σπέρματος. Το σπέρμα, με το ώριμο έμβρυο που περιέχει, τα αποθηκευμένα θρεπτικά υλικά και το προστατευτικό ενδοσπέρμιο του προσφέρει σημαντικά πλεονεκτήματα σε σχέση με τα φυτά που δεν έχουν σπέρματα: το σπέρμα βελτιώνει σημαντικά τη δυνατότητα του φυτού να επιβιώσει κάτω από αντίξοες περιβαλλοντικές συνθήκες και διευκολύνει τη διασπορά του φυτικού είδους σε μακρινές περιοχές.

Καθώς παρακολουθούμε την ανάπτυξη του φυτικού σώματος των αγειοσπέρμων, θα πρέπει να έχουμε στο μυαλό και τη διαδικασία της εξέλιξης των τραχεοφύτων όπως την γνωρίσαμε σε προηγούμενο κεφάλαιο. Οι αναπτυξιακοί και εξελικτικοί βιολόγοι έχουν εντυπωσιαστεί από την εξέλιξη των αναπτυξιακών προτύπων των φυτών (εξελικτική ανάπτυξη – evolutionary development γνωστή και ως *evo-devo*). Αλματώδης πρόοδος έχει γίνει χάρη στη μελέτη ισχυρά συντηρημένων γονιδίων, δηλαδή γονιδίων με παρόμοιες αλληλουχίες DNA σε οργανισμούς που έχουν μακρινή συγγένεια, και τα οποία ρυθμίζουν σημαντικές μεταβολικές οδούς. Πολλά από

όσα γνωρίζουμε για τη ρύθμιση αυτή προέρχονται από έρευνες σε μεταλλαγές που δημιουργούν προβλήματα στη φυσιολογική ανάπτυξη του εμβρύου.

Ο σχηματισμός του εμβρύου

Τα αρχικά στάδια της εμβρυογένεσης είναι στην ουσία τα ίδια σε όλα τα αγγειόσπερμα (Εικόνες 22-2 και 22-3). Ο σχηματισμός του εμβρύου αρχίζει με τη μίτωση στον ζυγώτη ο οποίος βρίσκεται μέσα στον εμβρυόσακκο, στην ωθήκη του άνθους. Στα περισσότερα ανθόφυτα, η πρώτη αυτή διαίρεση του ζυγώτη είναι ασύμμετρη και πραγματοποιείται εγκάρσια σε σχέση με τον επιμήκη άξονα του ζυγώτη (Εικόνες 22-2α και 22-3α). Με τη διαίρεση αυτή δημιουργείται ήδη η ακρο-βασική πολικότητα (**polarity**) του εμβρύου. Ο ανώτερος (χαλαζιακός) πόλος, ο οποίος αποτελείται στην ουσία από ένα μικρό ακραίο κύτταρο, ευθύνεται για τον σχηματισμό του μεγαλύτερου μέρους του εμβρύου. Ο κατώτερος (μικροκυτταρικός) πόλος, με το μοναδικό, μεγάλο βασικό κύτταρό του, έχει την ευθύνη για τον σχηματισμό μιας πολυκύτταρης, ραβδοειδούς δομής, του **αναρτήρα (suspensor)**, που συγκρατεί το έμβρυο στην περιοχή της μικροκύτταρης, δηλαδή στο άνοιγμα από το οποίο ο γυρεοσωλήνας εισχώρησε στη σπερματική βλάστη.

Η πολικότητα είναι ένα σημαντικό στοιχείο της δημιουργίας βιολογικών δομών. Ο όρος προέρχεται κατ' αναλογία με την ορολογία των μαγνητών οι οποίοι έχουν βόρειο και νότιο ή θετικό και αρνητικό πόλο. Πολικότητα σημαίνει ότι, οποιαδήποτε δομή για την οποία συζητάμε – ένα φυτό, ένα ζώο, ένα όργανο, ένα κύτταρο ή ακόμη και ένα μόριο – έχει ένα άκρο, το οποίο είναι διαφορετικό από το άλλο. Η πολικότητα στους βλαστούς των φυτών είναι ένα πολύ κοινό φαινόμενο. Στα φυτά που πολλαπλασιάζονται όταν κόψουμε ένα μέρος του βλαστού τους, βλέπουμε ότι οι ρίζες δημιουργούνται πάντα στο κάτω μέρος ενώ τα φύλλα και οι οφθαλμοί, στο ανώτερο τμήμα του βλαστού.

Η εγκαθίδρυση της πολικότητας είναι ένα αποφασιστικό πρώτο βήμα στην ανάπτυξη όλων των ανώτερων οργανισμών επειδή προσδιορίζει τον δομικό άξονα του σώματος, τη 'ραχοκοκαλιά' πάνω στην οποία τα πλευρικά εξαρτήματα θα τακτοποιηθούν.

Σε κάποια αγγειόσπερμα, η πολικότητα έχει ήδη εμφανιστεί από το στάδιο του ωοκύτταρου ή του ζυγωτού κυττάρου, όταν ο πυρήνας και τα περισσότερα από τα οργανίδια του κυτοπλάσματος έχουν

τοποθετηθεί στο άνω μέρος του κυττάρου ενώ το κάτω μέρος καταλαμβάνεται από ένα μεγάλο χυμοτόπιο.

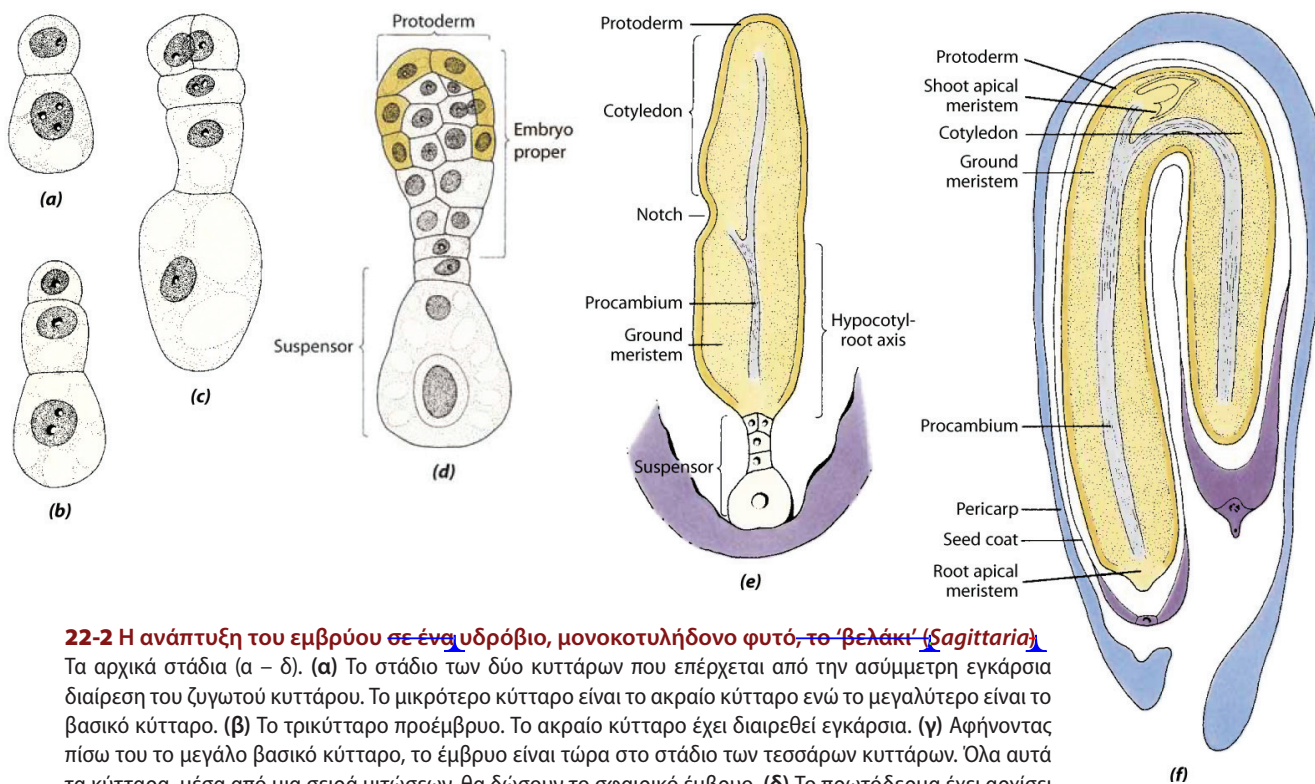


Με μια οργανωμένη σειρά κυτταρικών διαιρέσεων, το έμβryo οδηγείται στον σχηματισμό μιας σχεδόν σφαιρικής δομής, του πραγματικού **εμβρύου (embryo)** και του αναρτήρα. Κατά το χρονικό διάστημα που προηγείται αυτής της φάσης, το έμβryo θεωρείται ότι βρίσκεται στο στάδιο του **προεμβρύου (proembryo)**.

Το πρωτόδερμα, το προκάμβιο και το θεμελιώδες μεριστώμα είναι πρωτογενή μεριστώματα

Όταν μόλις έχει σχηματιστεί, το σφαιρικό έμβryo, αποτελείται από μια μάζα κυττάρων που είναι σχετικά αδιαφοροποίητα. Σύντομα όμως αλλαγές στην εσωτερική δομή του εμβρύου, στη φάση αυτή, θα οδηγήσουν στην αρχική ανάπτυξη των συγκεντρικά τοποθετημένων ιστών, κάτι που αποτελεί και την πρώτη ένδειξη για την εμφάνιση του προτύπου

της ακτινωτής πολικότητας κατά την εμβρυογένεση. Η μελλοντική επιδερμίδα, το **πρωτόδερμα (protoderm)**, σχηματίζεται από περικλινείς διαιρέσεις – διαιρέσεις παράλληλες προς την επιφάνεια του οργάνου – των περιφερειακών κυττάρων του σφαιρικού εμβρύου (**Εικόνες 22-2δ και 22-3γ**). Στη συνέχεια, κατακόρυφες διαιρέσεις μέσα στο σφαιρικό έμβryo θα έχουν σαν αποτέλεσμα τον σχηματισμό και τον αρχικό διαχωρισμό του **θεμελιώδους μεριστώματος (ground meristem)** και του **προκαμβίου (procambium)** (**Εικόνα 22-3δ, ε**). Το θεμελιώδες μεριστώμα, που είναι και ο πρόδρομος του θεμελιώδους ιστού, περιβάλλει το προκαμβίο το οποίο είναι ο πρόδρομος του αγωγού ιστού που είναι γνωστός και ως ξύλωμα και φλοιώμα. Το πρωτόδερμα, το θεμελιώδες μεριστώμα και το προκαμβίο, που ονομάζονται όλα μαζί πρωτογενή μεριστώματα ή πρωτογενείς μεριστωματικοί ιστοί, αναπτύσσονται πλέον και προς τις άλλες πλευρές του εμβρύου, καθώς η εμβρυογένεση συνεχίζεται (**Εικόνες 22-2ε και 22-3ε, ζ**).



22-2 Η ανάπτυξη του εμβρύου σε ένα υδρόβιο, μονοκοτυληδόνο φυτό, το 'βελάκι' (Sagittaria)
 Τα αρχικά στάδια (α – δ). (α) Το στάδιο των δύο κυττάρων που επέρχεται από την ασύμμετρη εγκάρσια διαίρεση του ζυγωτού κυττάρου. Το μικρότερο κύτταρο είναι το ακραίο κύτταρο ενώ το μεγαλύτερο είναι το βασικό κύτταρο. (β) Το τρικύτταρο προέμβryo. Το ακραίο κύτταρο έχει διαιρεθεί εγκάρσια. (γ) Αφήνοντας πίσω του το μεγάλο βασικό κύτταρο, το έμβryo είναι τώρα στο στάδιο των τεσσάρων κυττάρων. Όλα αυτά τα κύτταρα, μέσα από μια σειρά μιτώσεων, θα δώσουν το σφαιρικό έμβryo. (δ) Το πρωτόδερμα έχει αρχίσει να εμφανίζεται στην άκρη του σφαιρικού εμβρύου. Στο στάδιο αυτό, ο αναρτήρας αποτελείται από δύο μόνο κύτταρα, ένα εκ των οποίων είναι το μεγάλο βασικό κύτταρο. Τα επόμενα στάδια: (ε) μια κοιλότητα, σαν χαρακιά (η θέση του μελλοντικού ακραίου μεριστώματος του βλαστού) σχηματίζεται στη βάση των νεοεμφανιζόμενων κοτυληδόνων και (ζ) οι κοτυληδόνες κυρτώνονται, κάμπτονται και το έμβryo πλησιάζει την ωριμότητά του. Ο αναρτήρας δεν υπάρχει πλέον.



Το έμβρυο περνά από μια αλληλουχία αναπτυξιακών σταδίων

Το στάδιο της εμβρυϊκής ανάπτυξης που προηγείται αυτού της ανάπτυξης των κοτυληδόνων – δηλαδή αυτό του σφαιρικού εμβρύου – συνήθως αναφέρεται ως το *σφαιρικό στάδιο*. Η ανάπτυξη των κοτυληδόνων, των πρώτων συνήθως φύλλων του φυτού, μπορεί να αρχίσει κατά τη διάρκεια του σχηματισμού ή και μετά από το χρόνο σχηματισμού του προκαμβίου. Καθώς οι κοτυληδόνες αναπτύσσονται στα ευδικοτυλήδονα φυτά, το σφαιρικό έμβρυο αποκτά σταδιακά μια δίλοβη μορφή, που μοιάζει με σχήμα καρδιάς. Βρίσκεται τώρα στο στάδιο του *καρδιόσχημου εμβρύου* (Εικόνα 22-3δ). Τα σφαιρικά έμβρυα στα μονοκοτυλήδονα, σχηματίζουν μία μόνο κοτυληδόνα και αποκτούν κυλινδρικό σχήμα (Εικόνα 22-2ε). Τόσο στα μονοκοτυλήδονα όσο και στα ευδικοτυλήδονα, η ακρο-βασική μορφή του εμβρύου αρχίζει να διακρίνεται λίγο πριν από την εμφάνιση των(ης) κοτυληδόνων(ας). Ο άξονας του εμβρύου χωρίζεται σε ακραίο μερίστωμα του βλαστού, κοτυληδόνα(ες), υποκοτύλιο (το τμήμα του βλαστού ακριβώς κάτω από την(τις) κοτυληδόνα(ες), το ριζίδιο (εμβρυϊκή ρίζα) και το ακραίο μερίστωμα της ρίζας.

Το αποκαλούμενο *στάδιο της τορπίλης* διακρίνεται όταν το έμβρυο έχει αναπτύξει αρκετά τις κοτυληδόνες και τον άξονά του και τα πρωτογενή μεριστώματα έχουν επίσης επεκταθεί (Εικόνες 22-2ζ και 22-3ε). Κατά τη διάρκεια της επιμήκυνσής του, το έμβρυο μπορεί να διατηρήσει το ευθύ σχήμα ή να υποστεί μια κύρτωση και να διπλωθεί στα δύο. Η μοναδική κοτυληδόνα, στα σπέρματα των μονοκοτυλήδονων φυτών, αποκτά τόσο μεγάλο μέγεθος, σε σχέση με το υπόλοιπο έμβρυο, ώστε να εμφανίζεται ως η κυρίαρχη σε μέγεθος δομή μέσα στο σπέρμα (Εικόνα 22-6γ).

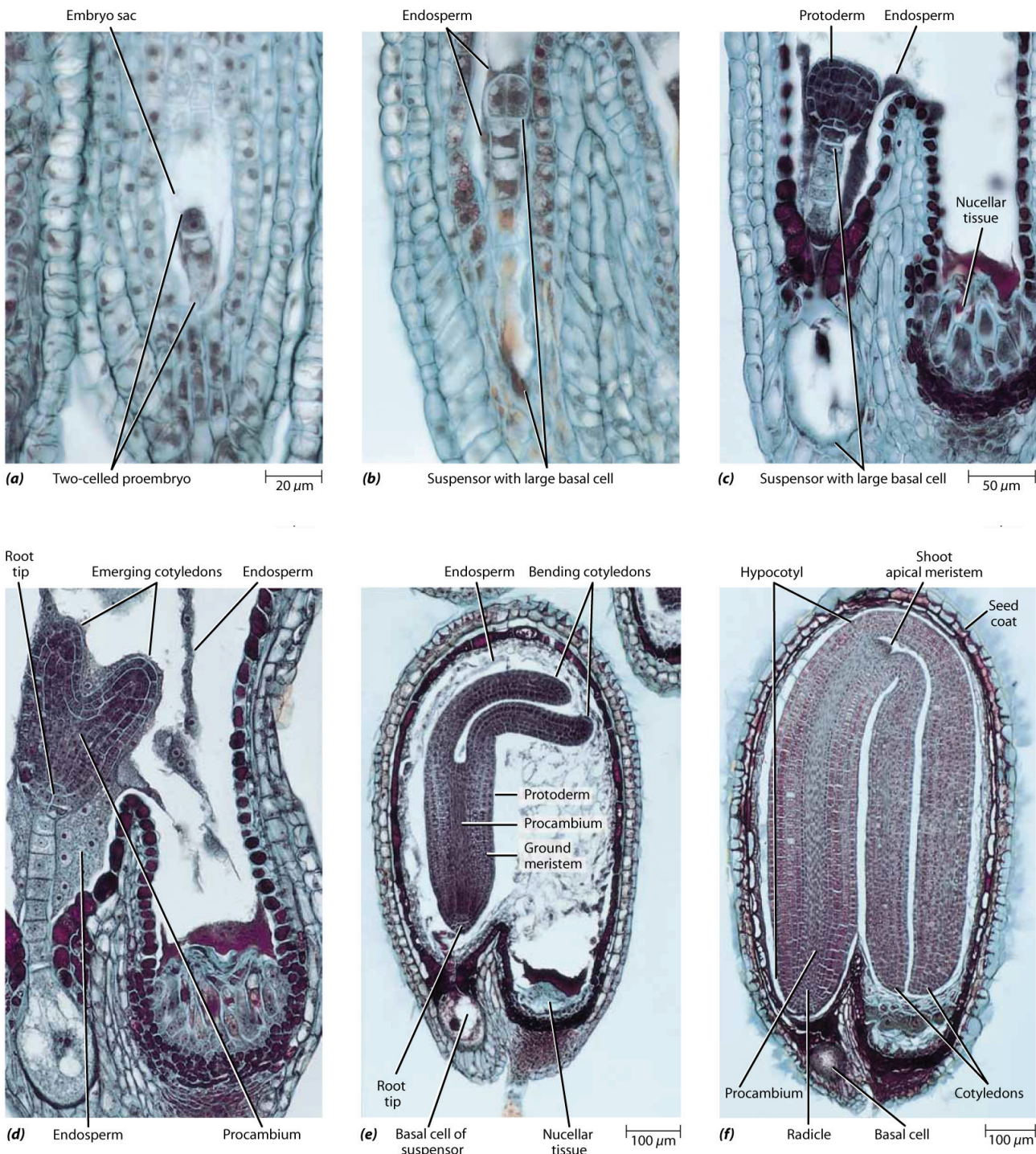
Κατά τα αρχικά στάδια της εμβρυογένεσης, κυτταρικές διαιρέσεις παρατηρούνται σε όλο το νεαρό σποριόφυτο. Όμως, καθώς το έμβρυο αναπτύσσεται, η προσθήκη νέων κυττάρων (μέσω των κυτταρικών διαιρέσεων) περιορίζεται στις ακραίες περιοχές του βλαστού και της ρίζας. Τα **ακραία μεριστώματα (apical meristems)** εντοπίζονται στα άκρα όλων των βλαστών και των ριζών και συγκροτούνται από κύτταρα που είναι σε θέση να διαιρούνται διαρκώς (μερίζονται – μερίστωμα). Τα μεριστώματα είναι εμβρυϊκοί ιστοί. Τα ακραία μεριστώματα έχουν την ευθύνη για την επέκταση, σε μήκος, του φυτικού σώματος. Στα έμβρυα των αγγειοσπέρμων (εκτός

των μονοκοτυλήδονων), το ακραίο μερίστωμα του βλαστού εμφανίζεται ανάμεσα στις δύο κοτυληδόνες (Εικόνα 22-3ζ). Στα έμβρυα των μονοκοτυλήδονων όμως, το ακραίο μερίστωμα του βλαστού εμφανίζεται από τη μία πλευρά της κοτυληδόνας και περιβάλλεται από μια προέκταση, σαν θήκη, από τη βάση της κοτυληδόνας (Εικόνα 22-2ζ). Τα ακραία μεριστώματα τόσο του βλαστού όσο και της ρίζας έχουν μεγάλη σημασία για το φυτό αφού, αυτοί οι ιστοί, αποτελούν την πηγή όλων των νέων κυττάρων που μπαίνουν στις διεργασίες της ανάπτυξης και θα οδηγήσουν στον σχηματισμό ενός νέου φυτού από ένα νεαρό αρτίβλαστο.

Κατά τη σύντομη διάρκεια της ζωής του, ο αναρτήρας υποστηρίζει τα πρώτα στάδια της ανάπτυξης του εμβρύου

Σε αντίθεση με τον αναρτήρα του πτεριδόφυτου *Selaginella* (σελίδα 408) και του πεύκου (σελίδα 441), ο οποίος λειτουργεί μερικώς για να ωθήσει το αναπτυσσόμενο έμβρυο μέσα σε ιστούς με αποταμιευμένα θρεπτικά υλικά, ο αναρτήρας στα αγγειόσπερμα είναι εξαιρετικά δραστήριος από μεταβολική άποψη. Υποστηρίζει τα πρώτα στάδια ανάπτυξης του εμβρύου προμηθεύοντάς το με θρεπτικά υλικά και ρυθμιστές της ανάπτυξης, ειδικά δε με γιββερελλίνες. Πολυάριθμες πλασμοδέσμες παρατηρούνται στα τοιχώματα των κυττάρων του αναρτήρα που συνδέονται με αυτά του νεαρού εμβρύου. Άλλωστε η δομή του αναρτήρα παρουσιάζει διαφορές στα διάφορα είδη. Στα ορχεοειδή αποτελείται από μία σειρά κυττάρων ενώ σε άλλα φυτά, όπως σε ένα είδος φασολιάς (*Phaseolus coccineus*), αποτελείται από πολυάριθμα κύτταρα. Ο αναρτήρας δεν ζει πολύ αφού υφίσταται ένα *πρόγραμμα οργανωμένου κυτταρικού θανάτου* (σελίδες 48-49) σχεδόν ταυτόχρονα με την πρόοδο της ανάπτυξης του εμβρύου στη φάση της τορπίλης. Κατά συνέπεια, ο αναρτήρας δεν υπάρχει σε ένα ώριμο σπέρμα αν και, πολλές φορές μπορούν να εντοπιστούν κάποια υπολείμματα τόσο του αναρτήρα όσο και του βασικού κυττάρου (Εικόνα 22-3ζ).

Υπάρχουν πολλές ενδείξεις ότι το φυσιολογικά αναπτυσσόμενο νεαρό έμβρυο, μετά το σφαιρικό του στάδιο, περιορίζει την ανάπτυξη και τη διαφοροποίηση του αναρτήρα, τα κύτταρα του οποίου έχουν το δυναμικό να προωθήσουν τη γένεση ενός εμβρύου. Ενδείξεις για το γεγονός αυτό έχουμε από πολλά υβρίδια της *Arabidopsis* στα οποία το έμβρυο



22-3 Η ανάπτυξη του εμβρύου σε ένα δικοτυλήδονο φυτό, την καφέλλα ή 'πουγκί του βοσκού' (*Capsella bursa-pastoris*)

(α) Το στάδιο των δύο κυττάρων είναι αποτέλεσμα μιας εγκάρσιας, ασύμμετρης διαίρεσης του ζυγωτού κυττάρου που δίνει ένα ακραίο και ένα βασικό κύτταρο. (β) Προέμβρυο με έξι κύτταρα. Ο αναρτήρας τώρα ξεχωρίζει από τα δύο τερματικά κύτταρα που θα δώσουν το σφαιρικό έμβρυο. Το ενδοσπέρμιο προσφέρει θρεπτικά υλικά για το αναπτυσσόμενο έμβρυο. (γ) Το σφαιρικό έμβρυο έχει το πρωτόδερμα το οποίο θα εξελιχθεί σε επιδερμίδα. Το μεγάλο κύτταρο, στο κάτω μέρος, είναι το βασικό κύτταρο του αναρτήρα. (δ) Το στάδιο του καρδιοόσχημου εμβρύου, όταν οι κοτυληδόνες, τα πρώτα φύλλα του φυτού, αρχίζουν να εμφανίζονται. (ε) Το στάδιο της τορπίλης. Στην *Capsella* το έμβρυο κυρτώνεται, κάμπτεται. Το θεμελιώδες μερίστωμα, ο προπομπός των θεμελιωδών ιστών, περιβάλλει το προκάμβιο το οποίο θα εξελιχθεί ε αγωγό ιστό, δηλαδή σε ξύλωμα και σε φλοΐωμα. (ς) Το ώριμο έμβρυο. Το τμήμα του εμβρύου κάτω από τις κοτυληδόνες, είναι το υποκοτύλιο. Στο κατώτερο μέρος του υποκοτυλίου είναι η ρίζα ή ριζίδιο.



έχει υποστεί απώλεια της λειτουργικότητάς του όπως τα *raspberry I*, *sus* και *tnw* στα οποία η διαταραχή στην ανάπτυξη του σφαιρικού εμβρύου οδηγεί σε πολλαπλασιασμό και εξάπλωση των κυττάρων του αναρτήρα. Μερικά μάλιστα από τα κύτταρα αυτών των αναρτήρων, αποκτούν χαρακτηριστικά τα οποία εμφανίζονται αποκλειστικά στα κύτταρα των σφαιρικών εμβρύων. Τα υβρίδια *tnw* είναι τα πιο ενδιαφέροντα υβρίδια της *Arabidopsis*, στα οποία τα έμβρυά τους έχουν χάσει τον έλεγχο της λειτουργίας τους. Στα υβρίδια αυτά, τα κύτταρα του αναρτήρα υφίστανται εμβρυογενετικές αλλαγές που οδηγούν στον σχηματισμό ενός δίδυμου ή ακόμη και τρίδυμου εμβρύου μέσα στο ίδιο σπέρμα (**Εικόνα 22-4**). Η μελέτη των φαινοτύπων σε υβρίδια που τα έμβρυά τους έχουν χάσει τον έλεγχο της λειτουργικότητάς τους αποκαλύπτει ότι, στα 'άγρια' φυτά υπάρχει αλληλεπίδραση μεταξύ του αναρτήρα και του σφαιρικού εμβρύου. Το έμβρυο φαίνεται να μεταφέρει ανασταλτικά μηνύματα προς τον αναρτήρα, εμποδίζοντας την ανάπτυξή του σε έμβρυο.

Έχουν εντοπιστεί γονίδια που ελέγχουν τα βασικά στάδια της εμβρυογένεσης

Η περιγραφή του σχηματισμού του εμβρύου μας δίνει μια εικόνα για το πώς το πρωτογενές φυτικό σώμα αναπτύσσεται αλλά δεν δίνει και πολλές πληροφορίες για τους μηχανισμούς που βρίσκονται

κάτω από αυτή την ανάπτυξη. Μεγάλοι πληθυσμοί φυτών *Arabidopsis* που έχουν υποστεί την επίδραση μεταλλαξιγόνων έχουν λεπτομερώς μελετηθεί για μεταλλαγές που επηρεάζουν την ανάπτυξη του φυτού. Όταν κάποιοι φαινότυποι αλλάζουν με επιτυχία είναι εύκολο να εντοπιστούν τα αντίστοιχα γονίδια που έχουν σχέση με συγκεκριμένη αναπτυξιακή διεργασία, ένα πρώτο βήμα για να μελετήσει κανείς τη λειτουργικότητά τους.

Πολλά υποσχόμενα αποτελέσματα έχουμε πλέον στη διάθεσή μας όσον αφορά την ταυτοποίηση γονιδίων που είναι υπεύθυνα για σημαντικά γεγονότα κατά την εμβρυογένεση της *Arabidopsis*. Μια ομάδα από τουλάχιστον 750 ξεχωριστά γονίδια πιστεύεται ότι ελέγχει την εμβρυογένεση στην *Arabidopsis*. Κάποια από τα ρυθμιστικά αυτά γονίδια ελέγχουν την ακρο-βασική διαμόρφωση του εμβρύου και του αρτίβλαστου. Μεταλλαγές στα γονίδια αυτά εξαφανίζουν συγκεκριμένες περιοχές του ακρο-βασικού προτύπου (**Εικόνα 22-5**). Μια άλλη ομάδα γονιδίων στην *Arabidopsis* σχετίζεται με την εξέλιξη της ακτινωτής διαμόρφωσης των ιστών. Μεταλλαγή σε ένα από τα γονίδια αυτά, για παράδειγμα, εμποδίζει τον σχηματισμό του πρωτοδέρματος. Τέλος, κάποια άλλη ομάδα γονιδίων ρυθμίζει τις αλλαγές που πρέπει να γίνουν στο σχήμα των κυττάρων, προκειμένου το αρτίβλαστο να πάρει το χαρακτηριστικό, επίμηκες σχήμα του.



(a)

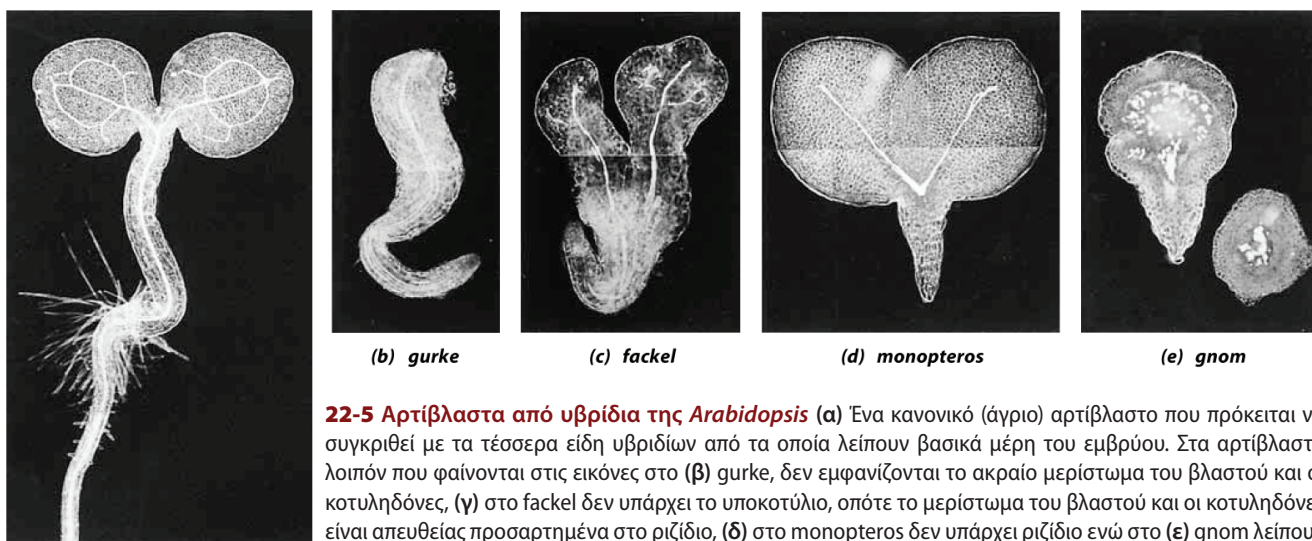


(b)



(c)

22-4 Η ανάπτυξη δίδυμου εμβρύου στο *tnw* υβρίδιο του δικοτυλήδονου φυτού (*Arabidopsis thaliana*) (α) Ένα δεύτερο έμβρυο διακρίνεται να αναπτύσσεται από τον αναρτήρα του μεγαλύτερου, κύριου εμβρύου. Και τα δύο έμβρυα βρίσκονται στο σφαιρικό στάδιο. (β) Οι κοτυληδόνες του κύριου εμβρύου έχουν μερικώς σχηματιστεί. Ο σχηματισμός των κοτυληδόνων στο δεύτερο έμβρυο, είναι μόλις στην αρχή του. (γ) Δίδυμο αρτίβλαστα από ένα σπέρμα που φυτρώνει. Το αρτίβλαστο στα αριστερά μοιάζει με τον άγριο τύπο του είδους (που δεν έχει υποστεί μεταλλαγή). Το 'αδερφάκι' του έχει μία μόνο, μεγάλη κοτυληδόνα.



(a) Wild type

(b) gurke

(c) fackel

(d) monopteros

(e) gnom

22-5 Αρτίβλαστα από υβρίδια της *Arabidopsis* (α) Ένα κανονικό (άγριο) αρτίβλαστο που πρόκειται να συγκριθεί με τα τέσσερα είδη υβριδίων από τα οποία λείπουν βασικά μέρη του εμβρύου. Στα αρτίβλαστα λοιπόν που φαίνονται στις εικόνες στο (β) gurke, δεν εμφανίζονται το ακραίο μερίστωμα του βλαστού και οι κοτυληδόνες, (γ) στο fackel δεν υπάρχει το υποκοτύλιο, οπότε το μερίστωμα του βλαστού και οι κοτυληδόνες είναι απευθείας προσαρτημένα στο ριζίδιο, (δ) στο monopteros δεν υπάρχει ριζίδιο ενώ στο (ε) gnom λείπουν τόσο το άνω όσο και το κάτω ακραίο τμήμα ενώ ο βλαστός που μένει έχει επιδερμίδα, θεμελιώδη και αγωγό ιστό. Τα αρτίβλαστα έχουν γίνει διάφανα και έτσι ο αγωγός ιστός μέσα στον φυτικό άξονα διακρίνεται εύκολα.

Το ώριμο έμβryo

Το ώριμο έμβryo των ανθοφύτων χαρακτηρίζεται από έναν άξονα πάνω στο οποίο βρίσκονται δύο κοτυληδόνες (Εικόνες 22-3ζ και 22-6α, β) ή μία κοτυληδόνα, αν πρόκειται για μονοκοτυληδόνο (Εικόνες 22-2ζ και 22-6γ, δ). Στις επόμενες σελίδες θα συγκρίνουμε τα ευδικοτυλήδονα με τα μονοκοτυληδόνα, τις δύο μεγάλες ομάδες των αγγειοσπέρμων.

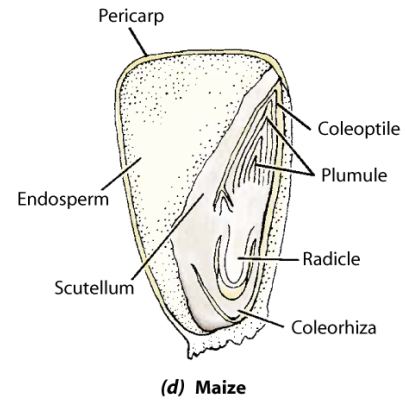
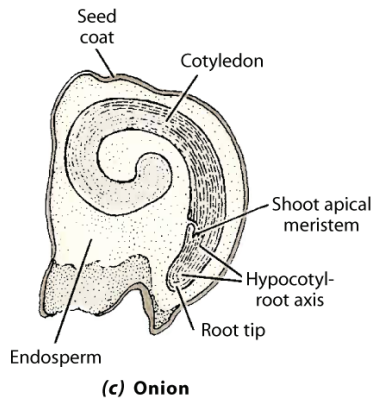
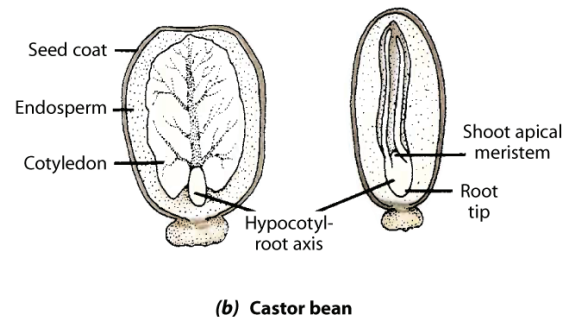
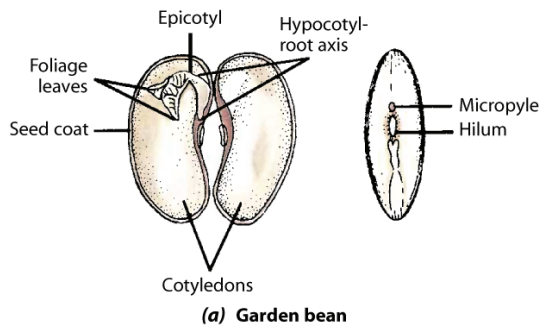
Στα απέναντι άκρα του εμβρυϊκού άξονα βρίσκονται τα ακραία μεριστώματα του βλαστού και της ρίζας. Σε μερικά έμβρυα μόνο ένα ακραίο μερίστωμα εμφανίζεται, ακριβώς πάνω από το σημείο πρόσφυσης της(ων) κοτυληδόνας(ων) (Εικόνα 22-2ζ και 22-3ζ, 22-6β, γ). Σε άλλα, ο άξονας του εμβρύου αποτελείται από ένα επίμηκες τμήμα, σαν μικρό βλαστό, που ονομάζεται **επικοτύλιο (epicotyl)**, έχει ένα ή περισσότερα φυλλάρια και βρίσκεται πάνω από τις κοτυληδόνες. Αυτός ο εμβρυϊκός βλαστός, ο πρώτος οφθαλμός του φυτού, ονομάζεται **βλαστίδιο ή πτερίδιο (plumule)** (Εικόνες 22-6α, δ και 22-7).

Ο άξονας του εμβρύου που έχει μορφή στελέχους και βρίσκεται κάτω από (υπό) τις κοτυληδόνες, ονομάζεται **υποκοτύλιο (hypocotyl)**. Στο κάτω μέρος του υποκοτυλίου μπορεί να βρίσκεται η εμβρυϊκή ρίζα ή **ριζίδιο (radicle)**, που φέρει τα βασικά χαρακτηριστικά της ρίζας (Εικόνες 22-3ζ και 22-7β). Σε αρκετά φυτά όμως, το κάτω μέρος του άξονα είναι αρκετά περισσότερο από το ακραίο μερίστωμα και την καλύπτρα. Αν το ριζίδιο δεν μπορεί να γίνει

διακριτό με σαφήνεια στο έμβryo, τότε ο εμβρυϊκός άξονας κάτω από τις κοτυληδόνες ονομάζεται **άξονας υποκοτυλίου-ρίζας (hypocotyls-root axis)** (Εικόνες 22-6ε και 22-6α, β, γ).

Συζητώντας την ανάπτυξη του σπέρματος των αγγειοσπέρμων στο Κεφάλαιο 19, επισημάναμε ότι, σε πολλά ευδικοτυλήδονα, το μεγαλύτερο μέρος του αποταμιευτικού ενδοσπερμίου (που αναπτύσσεται από τον πολικό πυρήνα) και το περισπέρμιο, εάν υπάρχει, έχουν απορροφηθεί από το αναπτυσσόμενο έμβryo (σελίδα 472). Τα έμβρυα των σπερμάτων αυτού του τύπου αναπτύσσουν μεγάλες, σαρκώδεις κοτυληδόνες, πλούσιες σε αποταμιεύματα που τροφοδοτούν το έμβryo όταν αυτό αρχίζει να αναπτύσσεται. Γνωστά παραδείγματα σπερμάτων με μεγάλες κοτυληδόνες και σχεδόν ανύπαρκτο ενδοσπέρμιο είναι αυτά του ηλιάνθου, της φασολιάς, της μπιζελιάς, της φουντουκιάς (Εικόνα 22-6α). Στα σπέρματα των ευδικοτυλήδονων φυτών που έχουν μεγάλη ποσότητα ενδοσπερμίου, όπως λ.χ. το σπέρμα της ρετινολαδιάς, οι κοτυληδόνες είναι λεπτές και σχεδόν μεμβρανώδεις (Εικόνα 22-6β). Οι κοτυληδόνες αυτές απορροφούν θρεπτικά υλικά από το ενδοσπέρμιο κατά τη διάρκεια της φύτευσης του σπέρματος και της ανάπτυξης του εμβρύου.

Στα μονοκοτυλήδονα, η μοναδική κοτυληδόνα, πέραν του ρόλου της ως αποθήκης θρεπτικών υλικών και φωτοσυνθετικού οργάνου, έχει και ρόλο απορροφητικό (Εικόνα 22-6γ, δ). Κλεισμένη μέσα στο ενδοσπέρμιο, η κοτυληδόνα απορροφά τροφή που απελευθερώνεται από το ενδοσπέρμιο με ενζυ-

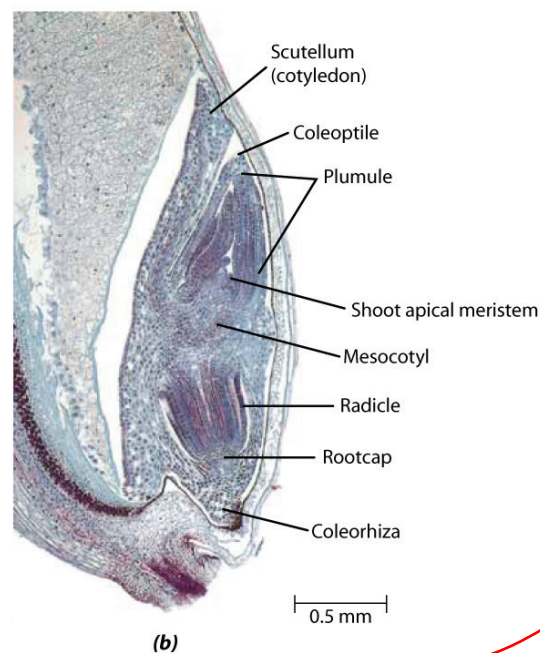
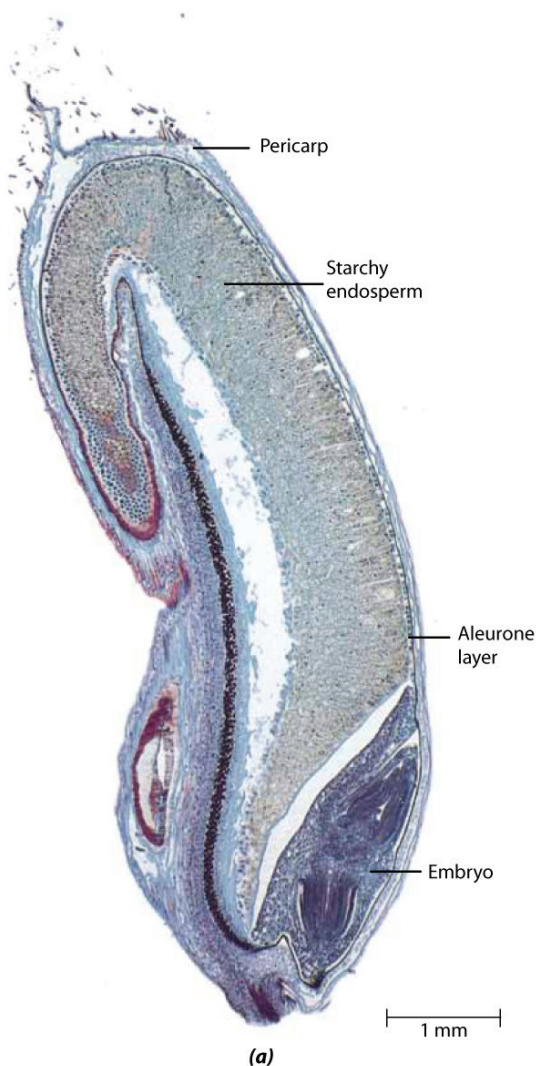


22-6 Τα σπέρματα κάποιων γνωστών δικοτυλήδων και μονοκοτυλήδων φυτών (α) Το σπέρμα της φασολιάς (*Phaseolus vulgaris*), δικοτυλήδων φυτού, φαίνεται εδώ ανοικτό (αριστερά) και από την εξωτερική του πλευρά (δεξιά). Το έμβryo του φασολιού έχει ένα βλαστίδιο (πτερίδιο) πάνω από τις κοτυληδόνες, το οποίο αποτελείται από ένα μικρό τμήμα του βλαστού (επικοτύλιο), ένα ζευγάρι φύλλα και το ακραίο μερίστωμα του βλαστού το οποίο βρίσκεται ανάμεσα στα φύλλα και δεν είναι ορατό στην εικόνα αυτή. Οι σαρκώδεις κοτυληδόνες που αποτελούν και αυτές τμήμα του εμβρύου, περιέχουν αποθηκευμένα θρεπτικά υλικά. (β) Ένα σπέρμα από το φυτό της ρετινολαδιάς (*Ricinus communis*), ένα άλλο δικοτυλήδων, εικονίζεται ανοικτό έτσι ώστε να φαίνεται το έμβryo τόσο από την επίπεδη όσο και από την πλάγια όψη του. Το έμβryo της ρετινολαδιάς έχει το ακραίο μερίστωμα ακριβώς επάνω από το σημείο πρόσφυσης των κοτυληδόνων στον φυτικό άξονα. Τα θρεπτικά υλικά είναι αποθηκευμένα στο ενδοσπέρμιο. Τα έμβρυα των μονοκοτυλήδων, όπως (γ) του κρεμμυδιού (*Allium cepa*) και (δ) του καλαμποκιού (*Zea mays*), φαίνονται σε αξονική, κατά μήκος τομή. Το ακραίο μερίστωμα του βλαστού, στο έμβryo του κρεμμυδιού, βρίσκεται στη μία πλευρά, στη βάση της κοτυληδόνας η οποία είναι πολύ μεγαλύτερη από το υπόλοιπο έμβryo. Στο καλαμπόκι, το έμβryo έχει ένα πολύ καλά ανεπτυγμένο ασπίδιο και ριζίδιο. Τα αποθηκευμένα θρεπτικά υλικά, και στα δύο σπέρματα (καρούς), βρίσκονται στο ενδοσπέρμιο.

μική δράση. Τα υδρολυμένα αυτά υλικά διακινούνται, μέσω της κοτυληδόνας, στις αναπτυσσόμενες περιοχές του εμβρύου. Έμβρυα μονοκοτυλήδων φυτών με εξαιρετικά υψηλή διαφοροποίηση είναι αυτά των αγρωστώδων (Εικόνες 22-6δ και 22-7). Όταν είναι πλήρως ανεπτυγμένο το έμβryo ενός αγρωστώδους έχει μια πελώρια κοτυληδόνα που ονομάζεται **ασπίδιο (scutellum)**. Το ασπίδιο είναι προσαρτημένο στη μία πλευρά του εμβρυϊκού άξονα που έχει το ριζίδιο στην κάτω πλευρά του και το βλαστίδιο (πτερίδιο) στην πάνω. Στα αγρωστώδη, τόσο το ριζίδιο όσο και το βλαστίδιο (πτερίδιο), βρίσκονται, το καθένα, επιπρόσθετα κλεισμένα σε μία προστατευτική κατασκευή σαν θήκη, που ονομάζονται **κολεόρριζα (coleorhiza)** και **κολεόπτιλο (coleoptile)**, αντίστοιχα (Εικόνες 22-6δ και 22-7).

Όλα τα σπέρματα έχουν ένα εξωτερικό κάλυμμα, το **σπερματικό περίβλημα (seed coat)** το οποίο αναπτύσσεται από τους μανδύες του εμβρυόσακκου και παρέχει προστασία στο έμβryo. Το περίβλημα αυτό είναι συνήθως πολύ λεπτότερο από τους μανδύες από τους οποίους έχει προέλθει. Το λεπτό, ξηρό σπερματικό περίβλημα συνήθως έχει μια υφή σαν χαρτί αλλά στα σπέρματα κάποιων φυτικών ειδών είναι πολύ σκληρό και εντελώς αδιαπέραστο από το νερό. Στα αγρωστώδη, το εξωτερικό περίβλημα του σπέρματος είναι, στην ουσία, το **περικάρπιο (pericarp)**, που προκύπτει από το τοίχωμα της ωθήκης και μερικά υπολείμματα του σπερματικού περιβλήματος.

Η μικροπύλη είναι συνήθως ορατή στο σπερματικό περίβλημα σαν ένας μικρός πόρος. Συνήθως η



22-7 Ο ώριμος κόκκος του σιταριού (*Triticum aestivum*), ενός μονοκοτυλήδονου φυτού (α) Το πλούσιο σε άμυλο ενδοσπέρμιο που φαίνεται σε αυτή την κατά μήκος, αξονική τομή, περιβάλλεται από το πλούσιο σε πρωτεΐνες στρώμα της αλευρόνης. Οι στιβάδες που καλύπτουν τον κόκκο του σιταριού αποτελούν στην ουσία το περικάρπιο, δηλαδή το ανεπτυγμένο, ώριμο τοίχωμα της ωθήκης. Το σπερματικό περίβλημα που συντήκεται τελικά με το περικάρπιο, αποδιοργανώνεται κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης του κόκκου. **(β)** Λεπτομέρεια του ώριμου εμβρύου από τον κόκκο του σιταριού. Εδώ φαίνεται η μεγάλη κοτυληδόνα που επίσης ονομάζεται και ασπίδιο. Το κολεόπτιλο και η κολεόρριζα περιβάλλουν σαν θήκη και προστατεύουν το βλαστίδιο και το ριζίδιο αντίστοιχα. Το τμήμα του εμβρυϊκού άξονα μεταξύ των σημείων πρόσφυσης της κοτυληδόνας (ασπίδιου) και του κολεοπίλου, ονομάζεται μεσοκοτύλιο.

μικροπύλη βρίσκεται στην περιοχή μιας ουλής που ονομάζεται **ομφαλός (hilum)** (Εικόνα 22-6α), που δημιουργείται στο σημείο που το σπέρμα διαχωρίστηκε από τον ομφαλικό μάντα, ο οποίος το συνέδεε με το τοίχωμα της ωθήκης.

Η ωρίμανση του σπέρματος

Στο τέλος της εμβρυογένεσης, οι κυτταρικές διαρρέσεις σταματούν και το σπέρμα μπαίνει στη δεύτερη φάση της ανάπτυξης, τη **φάση της ωρίμανσης (maturation phase)**. Κατά τη διάρκεια της εμβρυογένεσης υπάρχει μια διαρκής ροή θρεπτικών υλικών από τους ιστούς του μητρικού φυτού στους ιστούς του αναπτυσσόμενου εμβρύου. Όμως, μόνο κατά τη διάρκεια της φάσης ωρίμανσης, παρατηρείται μαζική αποθήκευση θρεπτικών αποθεμάτων (άμυλου, αποταμιευτικών πρωτεϊνών, ελαίων) στο ενδοσπέρμιο,

στο περισπέρμιο ή στις κοτυληδόνες του αναπτυσσόμενου σπέρματος. Επιπλέον, κατά τη φάση ωρίμανσης, το σπέρμα υφίσταται ισχυρή **αφυδάτωση (desiccation)** καθώς το νερό (σε ποσοστό 90% και πλέον) απομακρύνεται προς το περιβάλλον. Τελικά, το σπερματικό περίβλημα σκληραίνει, και παγιδεύει το έμβryo και την αποθηκευμένη τροφή μέσα σε μια 'θωρακισμένη πανοπλία'.

Ως αποτέλεσμα της αφυδάτωσης, ο μεταβολισμός μέσα στο σπέρμα μειώνεται σχεδόν σε μη ανιχνεύσιμα επίπεδα, επιτρέποντας στο έμβryo να παραμένει βιώσιμο για μεγάλα χρονικά διαστήματα. Στη συνέχεια της αφυδάτωσης, τα σπέρματα κάποιων φυτών μπαίνουν σε μια φάση **ηρεμίας ή εφησυχασμού (rest, quiescence)** ενώ κάποιων άλλων φυτών μπαίνουν σε φάση **ληθαργική (dormant)**.



Απαιτήσεις για τη φύτευση του σπέρματος

Η ανάκτηση της αύξησης του εμβρύου ή **φύτευση (germination)** του σπέρματος, εξαρτάται από πολλούς παράγοντες, τόσο εξωτερικούς όσο και εσωτερικούς. Οι τρεις, εξαιρετικά σημαντικοί εξωτερικοί ή περιβαλλοντικοί παράγοντες είναι το νερό, το οξυγόνο και η θερμοκρασία. Επιπλέον, κάποια μικρά σπέρματα όπως αυτά του μαρουλιού (*Lactuca sativa*) και πολλών αγριόχορτων (ζιζάνιων) συνήθως απαιτούν προηγούμενη έκθεση στο φως προκειμένου να αρχίσει η φύτευση (βλέπε σελίδα 670).

Επειδή τα περισσότερα των ώριμων σπερμάτων είναι εξαιρετικά αφυδατωμένα, ξηρά, η φύτευση δεν είναι δυνατή παρά μόνο όταν το σπέρμα διαβραχεί με την ποσότητα νερού απαραίτητη για να υποστηρίχτούν οι μεταβολικές διεργασίες. Τα ένζυμα που ήδη βρίσκονται μέσα στο σπέρμα, μόνον τότε ενεργοποιούνται ενώ νέα ένζυμα συντίθενται προκειμένου να υδρολύσουν και να αξιοποιήσουν τα θρεπτικά υλικά που έχουν αποθηκευθεί στο σπέρμα κατά τη φάση της ωρίμανσής του. Τα ίδια κύτταρα που προηγουμένως είχαν συνθέσει τεράστιες ποσότητες θρεπτικών υλικών τώρα αναστρέφουν τις μεταβολικές διαδικασίες τους και αποικοδομούν όλη την αποθηκευμένη τροφή. Η παραπέρα αύξηση χρειάζεται συνεχή προ-

ΣΙΤΑΡΙ: ΨΩΜΙ ΚΑΙ ΠΙΤΟΥΡΟ

Όπως όλα τα δημητριακά έτσι και το σίταρι (*Triticum aestivum*) από το οποίο βγαίνει το ψωμί είναι μονοκοτυλήδο φυτό και ο καρπός του – ο κόκκος ή σπιρί – έχει πάντα μόνο ένα σπέρμα. Όπως φαίνεται στην **Εικόνα 22-7** το ενδοσπέρμιο και το έμβryo περιβάλλονται από καλυπτήριες στιβάδες που συγκροτούνται από το περικάρπιο και τα υπολείμματα του σπερματικού περιβλήματος. Περισσότερο από το 80% του όγκου ενός κόκκου σιταριού αποτελείται από το πλούσιο σε άμυλο ενδοσπέρμιο. Η εξώτατη στιβάδα του ενδοσπερμίου είναι η στιβάδα της αλευρόνης και περιέχει αποταμιευμένες πρωτεΐνες και λίπη και περιβάλλει τόσο το ενδοσπέρμιο όσο και το έμβryo.

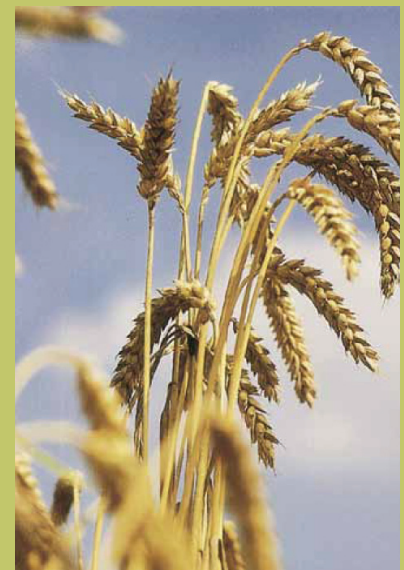
Το λευκό αλεύρι παράγεται από το πλούσιο σε άμυλο ενδοσπέρμιο. Κατά την άλεση του σιταριού, το πίτουρο – που αποτελείται από τις καλυπτήριες στιβάδες και την αλευρόνη – απομακρύνεται. Το πίτουρο είναι περίπου το 14% του κόκκου. Επειδή το πίτουρο έχει μεγάλη περιεκτικότητα σε κυτταρίνη, δεν μπορεί να αποικοδομηθεί στον ανθρώπινο γαστρεντερικό σωλήνα και έτσι δεν πέπτεται ούτε απορροφάται από τον

ανθρώπινο οργανισμό. Το έμβryo, που στην ουσία αποτελεί το 3% του κόκκου, επίσης απομακρύνεται κατά την άλεση διότι η υψηλή περιεκτικότητά του σε λίπη μειώνει τον χρόνο διατήρησης του αλεύρου. Τα πίτουρα και τα έμβρυα του σιταριού, που περιέχουν και το μεγαλύτερο ποσοστό σε βιταμίνες, έχουν πλέον συνεχώς αυξανόμενη ζήτηση ως ανθρώπινη τροφή αλλά και ως τροφή ζώων.

Το πίτουρο της βρώμης (*Avena sativa*) έχει επίσης γίνει περιζήτητο από τους καταναλωτές που επιδιώκουν μία υγιεινή διατροφή, σε όλο τον κόσμο. Αποτελέσματα ερευνών δείχνουν ότι το πίτουρο της βρώμης, ως συστατικό διαίτας με χαμηλά λιπαρά, μπορεί να μειώσει τα επίπεδα της χοληστερόλης στο αίμα. Ειδικότερα, οι υδατοδιαλυτές ίνες στο πίτουρο της βρώμης, σχηματίζουν ένα ζελατινώδες στρώμα στο λεπτό έντερο το οποίο παγιδεύει την χοληστερόλη και δεν επιτρέπει την επαναπροσρόφησης της στο αίμα. Έτσι, η χοληστερόλη απομακρύνεται από το πεπτικό σύστημα μαζί με τα άλλα άχρηστα υλικά. Η χοληστερόλη μειώνεται επίσης από την κατανάλωση των ιών που βρίσκονται στα πίτουρα του

ρυζιού (*Oryza sativa*) και του κριθαριού (*Hordeum vulgare*).

Η χρήση των σπερμάτων του λιναριού (*Linum usitatissimum*) ως συμπλήρωμα διατροφής, πολύ γρήγορα ξεπερνάει αυτή του πίτουρου σε άτομα που επιθυμούν να μειώσουν τη χοληστερόλη τους. Πέραν της περιεκτικότητάς τους σε φυτικές ίνες, τα σπέρματα του λιναριού είναι πλούσια πηγή ωμέγα-3 και ωμέγα-6 λιπαρών, τα οποία θεωρείται ότι μειώνουν δραστικά τη χοληστερόλη στο αίμα.



μήθεια νερού και θρεπτικών υλικών. Καθώς το σπέρμα διαβρέχεται, διογκώνεται και κάποια πίεση, καμιά φορά σημαντική, αναπτύσσεται στο εσωτερικό του (βλέπε Διάβρεξη, σελίδα 80).

Κατά τα πρώτα στάδια της φύτευσης, η αποικοδόμηση της γλυκόζης μπορεί να γίνεται κάτω από απολύτως αναερόβιες συνθήκες αλλά σύντομα, καθώς το σπερματικό περίβλημα διαρρηγνύεται, το σπέρμα στρέφεται σε αερόβιες μεταβολικές οδούς που έχουν την ανάγκη του οξυγόνου (βλέπε Κεφάλαιο 6). Αν το χώμα είναι πλημμυρισμένο στο νερό, η ποσότητα του οξυγόνου που είναι διαθέσιμη για το σπέρμα μπορεί να είναι ανεπαρκής για την αναπνοή (την πλήρη οξείδωση της γλυκόζης) και το σπέρμα να μην καταφέρει να δώσει ένα αρτίβλαστο.

Πολλά σπερμάτων έχουν την ικανότητα να φυτρώνουν σε ένα μεγάλο εύρος θερμοκρασιών αλλά συνήθως δεν φυτρώνουν κάτω ή πάνω από συγκεκριμένες θερμοκρασίες που είναι και χαρακτηριστικές για το φυτικό αυτό είδος. Οι ελάχιστες θερμοκρασίες για πολλά είδη είναι από 0 έως 5°C, οι μέγιστες είναι από 45 έως 48°C και οι άριστες είναι γύρω στους 25 έως και 30°C.

Τα ληθαργικά σπέρματα δεν θα φυτρώσουν ακόμη και αν οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι ευνοϊκές

Σε αντίθεση με τα εφισυχάζοντα σπέρματα, τα οποία, αν έχουν ευνοϊκές εξωτερικές συνθήκες, θα φυτρώσουν ευθύς μόλις ενυδατωθούν, τα σπέρματα που βρίσκονται σε λήθαργο δεν καταφέρνουν να φυτρώσουν, ακόμη και εάν οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι ευνοϊκές (βλέπε Κεφάλαιο 28). Τόσο το σπερματικό περίβλημα όσο και το έμβρυο μπορεί να βρεθούν σε λήθαργο. Πολλοί παράγοντες οι μηχανισμοί που προκαλούν τον **περιβληματικό λήθαργο (coat-imposed dormancy)** έχουν εντοπιστεί: το αδιαπέραστο του σπερματικού περιβλήματος στο νερό και στο οξυγόνο, η μηχανική ισχύς (αντοχή) του σπερματικού περιβλήματος που εμποδίζει το ριζίδιο του εμβρύου να προβάλει και να τρυπήσει το περίβλημα, η αποτροπή – εξαιτίας του σπερματικού περιβλήματος – της διαφυγής (απομάκρυνσης) κάποιων αναστολέων της φύτευσης αλλά και η παρουσία, στο σπερματικό περίβλημα, αναστολέων που μπορούν να εμποδίσουν την ανάπτυξη του εμβρύου. Ο περιβληματικός λήθαργος είναι κοινός στα κωνοφόρα, στα δημητριακά και σε πολλά ευδικοτυλήδονα.

Η αναλογία στη συγκέντρωση των δύο ορμονών, του αποσκιστικού οξέος και το γιββερελλικού οξέος, έχει αποδειχθεί ότι παίζει σημαντικό ρόλο στον **εμβρυϊκό λήθαργο (embryo dormancy)**. Το αποσκιστικό οξύ προωθεί τον λήθαργο ενώ το γιββερελλικό οξύ προωθεί τη φύτευση (βλέπε σελίδες 650 και 651). Ο εμβρυϊκός λήθαργος έχει επίσης αποδοθεί και σε φυσιολογική ανωριμότητα του εμβρύου. Κάποια ανώριμα σπέρματα πρέπει να υποστούν μια σειρά από πολύπλοκες ενζυμικές και βιοχημικές αλλαγές, που συνολικά ονομάζονται **μεθωρίμανση (after-ripening)**, πριν καταφέρουν να φυτρώσουν. Στις εύκρατες περιοχές, η μεθωρίμανση κινητοποιείται από τις χαμηλές θερμοκρασίες του χειμώνα. Αυτό σημαίνει ότι η φύτευση του σπέρματος αναστέλλεται κατά τη διάρκεια των πιο κρύων μηνών του χειμώνα τότε δηλαδή που το αρτίβλαστο θα είχε ελάχιστες πιθανότητες να επιβιώσει. Κατά τη διάρκεια της μεθωρίμανσης, το σπέρμα διατηρεί εξαιρετικά χαμηλούς μεταβολικούς ρυθμούς και έτσι διατηρεί τη βιωσιμότητα του. Ο εμβρυϊκός λήθαργος είναι πολύς κοινός στα Rosaceae (οι τριανταφυλλίες, οι μηλιές και οι κερασιές είναι παραδείγματα ειδών αυτής της οικογένειας) όπως επίσης και σε άλλα ξυλώδη είδη αλλά και σε κάποια αγρωστώδη. Σε έναν βαθμό μπορεί, σε πολλά είδη, να εμφανίζονται και τα δύο είδη ληθάργου είτε ταυτόχρονα είτε διαδοχικά το ένα μετά το άλλο.

Ο λήθαργος που εγκαθίσταται κατά την ωρίμανση του σπέρματος ονομάζεται *πρωτογενής λήθαργος*. Τα σπέρματα που απελευθερώνονται από το φυτό μπορεί να είναι σε πρωτογενή λήθαργο ή να μην είναι ληθαργικά. Σπέρματα που έχουν βγει από τον λήθαργο αλλά αντιμετωπίζουν δυσμενείς για τη φύτευσή τους συνθήκες (για παράδειγμα, ακατάλληλες συνθήκες θερμοκρασίας ή φωτισμού) μπορεί να προκληθούν να ανακτήσουν τον λήθαργό τους και να βρεθούν σε *δευτερογενή λήθαργο*.

Ο λήθαργος έχει μεγάλη αξία για την επιβίωση ενός φυτού. Στην περίπτωση της μεθωρίμανσης λόγου χάριν, βρισκόμαστε μπροστά σε μια 'επιπόνηση' που στόχο έχει να εξασφαλίσει την ύπαρξη ευνοϊκών συνθηκών για την παραπέρα ανάπτυξη του νεαρού φυτού στη συνέχεια της φύτευσης του σπέρματος. Κάποια σπέρματα θα πρέπει να περάσουν μέσα από το πεπτικό σύστημα κάποιων πτηνών ή ζώων προκειμένου να καταφέρουν να φυτρώσουν, κάτι που εξασφαλίζει την εξάπλωση του είδους. Τα σπέρματα κάποιων ερημικών φυτών μπορούν να φυτρώσουν μόνο όταν οι αναστολές που βρίσκονται στο σπερ-



ματικό περίβλημα τους ξεπλυθούν και απομακρυνθούν από το νερό της σπάνιας βροχής. Αυτή η προσαρμογή εξασφαλίζει τη φύτευση του σπέρματος τότε, και μόνον τότε, όταν η σπάνια για το περιβάλλον αυτό βροχή θα δώσει τη δυνατότητα στο αρτίβλαστο να αναπτυχθεί και να ωριμάσει. Κάποια άλλα σπέρματα πρέπει να διαρραγούν (σπάσουν) μηχανικά, με τη βοήθεια, λόγου χάριν, του ορμητικού νερού που τα χτυπάει στις πέτρες και τα χαλίκια ενός ρέματος. Τέλος, κάποια άλλα σπέρματα παραμένουν σε λήθαργο μέσα σε κουκουνάρια (κώνους) ή σε καρπούς, μέχρις ότου η υψηλή θερμοκρασία από μια πυρκαγιά τα απελευθερώσει και τα 'αφυπνίσει'.

Στα οικοσυστήματα μεσογειακού τύπου στην Καλιφόρνια, οι διαπλάσεις των αειφύλλων σκληροφύλλων φυτών χαρακτηρίζονται από θάμνους ή μικρά δένδρα που διαμορφώνουν μικρά εκβλαστήματα που ονομάζονται **λιγνοκόνδυλοι (burls ή lignotubers)** στη βάση των βλαστών τους. Αυτά περιέχουν οφθαλμούς σε λήθαργο οι οποίοι θα παραβλαστήσουν όταν οι βλαστοί αποκοπούν μηχανικά ή καταστραφούν από μια πυρκαγιά. Υπάρχουν όμως και είδη που δεν αναγεννώνται με αυτόν τον τρόπο αλλά εξαρτώνται από τα ληθαργικά τους σπέρματα που φυτρώνουν μόνο μετά από πυρκαγιά (**Εικόνα 22-8**), όπως συμβαίνει και με πολλά άλλα φυτά.

Τέλος, τα σπέρματα των φυτών που ζουν στα ξέφωτα των δασών χρειάζεται είτε να πέσει κάποιο δένδρο είτε να απομακρυνθεί με κάποιο άλλο τρόπο ώστε να δημιουργηθεί άνοιγμα και να καταφέρουν να φυτρώσουν. Τέτοια είδη είναι λόγου χάριν όσα δεν αντέχουν τη σκιά. Συνολικά μπορούμε να πούμε ότι οι στρατηγικές της φύτευσης έχουν αναπτυχθεί σε στενή σχέση με τις περιβαλλοντικές συνθήκες που επικρατούν σε κάθε βιότοπο (Βλέπε Κεφάλαιο 27, σελίδες 649 έως 651 και Κεφάλαιο 28, σελίδες 674 έως 676 για περισσότερες πληροφορίες πάνω στον λήθαργο των σπερμάτων).

Από το έμβρυο στο ώριμο φυτό

Όταν αρχίσει η φύτευση, η πρώτη δομή που εμφανίζεται στα περισσότερα σπέρματα, είναι η ρίζα η οποία δίνει τη δυνατότητα στα περισσότερα αρτίβλαστα να 'αγκυροβολήσουν' στο έδαφος και να αρχίσουν να απορροφούν νερό (**Εικόνα 22-9**). Καθώς η αρχική αυτή ρίζα, που ονομάζεται **πρωτογενής ή πασαλώδης ρίζα (primary root, taproot)**, συνεχίζει να

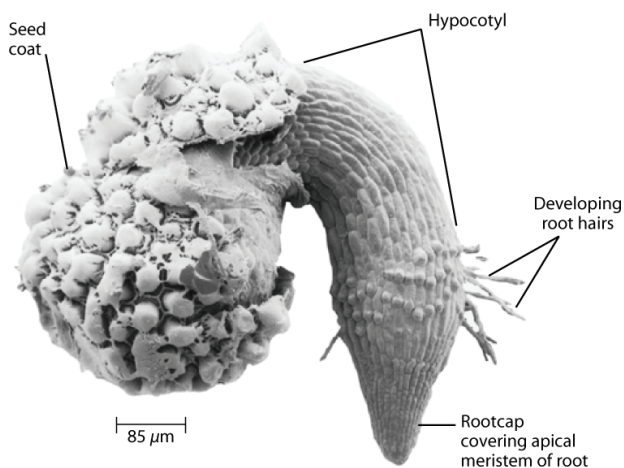


22-8 Το αειφύλλο, σκληρόφυλλο φυτό *Arctostaphylos viscida* Τα μακρόβια σπέρματα του αειθαλούς αυτού φυτού της Καλιφόρνιας παραμένουν βιώσιμα στο έδαφος, για πολλά χρόνια. Ο τραυματισμός του περιβλήματός τους, που προκαλείται από μια πυρκαγιά ή με κάποιο άλλον τρόπο, είναι απαραίτητο για να άρει και τον λήθαργο του σπέρματος και να προκαλέσει τη φύτευση.

αναπτύσσεται δίνει και διακλαδώσεις, τις λεγόμενες **πλάγιες ρίζες (lateral roots)**. Οι ρίζες αυτές, με τη σειρά τους, μπορεί να δώσουν νέες πλάγιες ρίζες. Με τον τρόπο αυτό σχηματίζεται ένα εξαιρετικά διακλαδισμένο ριζικό σύστημα. Συνήθως, η πρωτογενής ρίζα στα μονοκοτυλήδονα ζει πολύ λίγο και το ριζικό σύστημα του ώριμου φυτού αναπτύσσεται με **βλαστογενείς ρίζες (stem-borne roots)** και εμφανίζονται στα γόνατα (τα σημεία του βλαστού όπου εκφύονται τα φύλλα) και δίνουν, στη συνέχεια, και πλάγιες ρίζες.

Η φύτευση του σπέρματος μπορεί να είναι επίγεια ή υπόγεια

Ο τρόπος με τον οποίο ο βλαστός ξεπροβάλλει από το σπέρμα κατά τη διάρκεια της φύτευσης διαφέρει



22-9 Ένα σπέρμα *Arabidopsis* που φυτρώνει Το υποκοτύλιο και το ριζίδιο φαίνονται εδώ να προβάλλουν από το σπερματικό περίβλημα. Το υπόλοιπο του εμβρύου, περιλαμβανομένων των κοτυληδόνων και του ακραίου μεριστώματος του βλαστού, παραμένει ακόμη μέσα στο σπερματικό περίβλημα. Η καλύπτρα φαίνεται να προστατεύει το ακραίο μερίστωμα του ριζιδίου. Ριζικά τριχίδια, σε διάφορα στάδια της ανάπτυξής τους, μπορούν να παρατηρηθούν λίγο πιο πάνω από την καλύπτρα. Προσέξτε ότι το υποκοτύλιο έχει αρχίσει να λυγίζει, σχηματίζονται το γνωστό άγκιστρο.

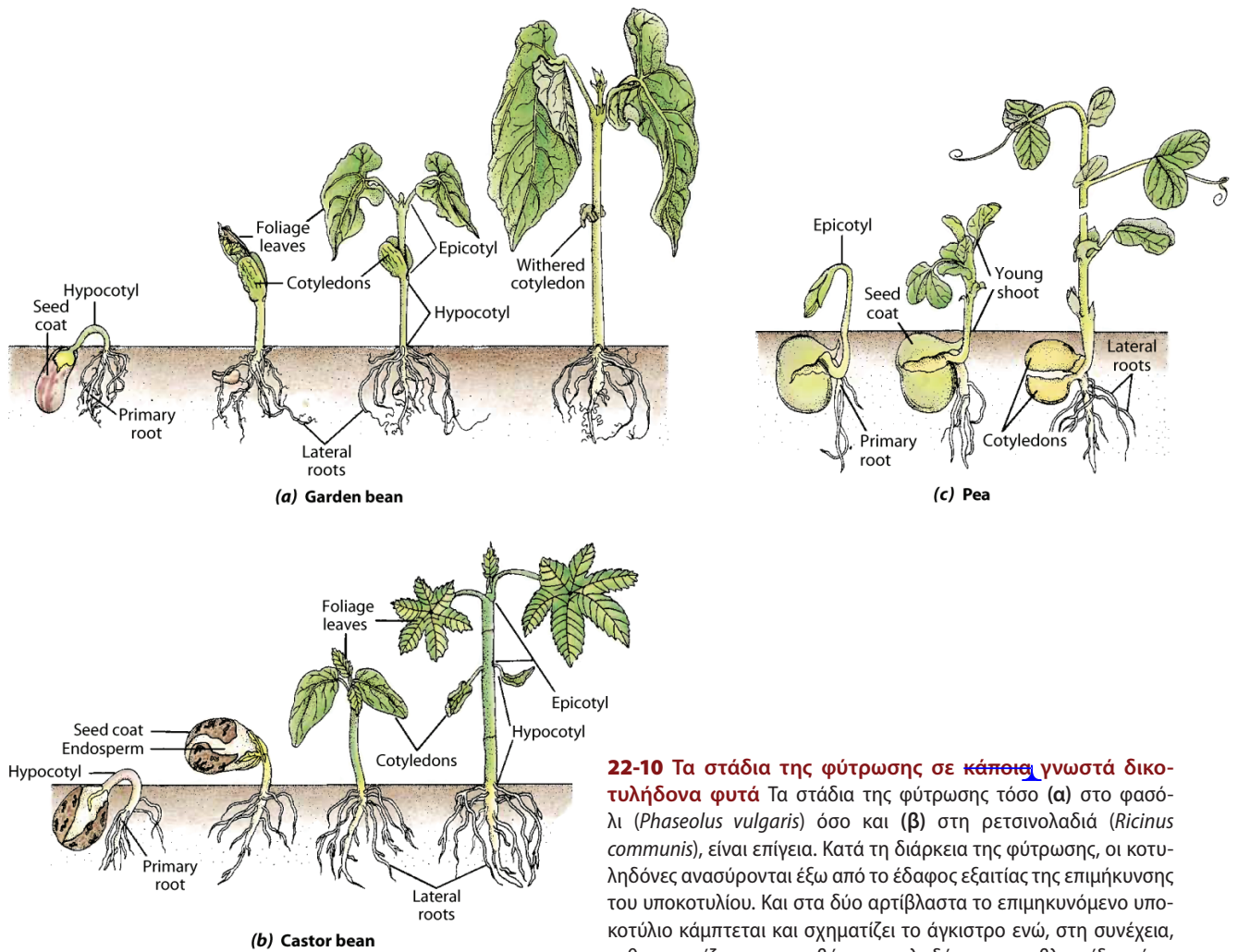
ανάμεσα στις διαφορετικές ομάδες φυτών. Για παράδειγμα, μετά την εμφάνιση της ρίζας στο σπέρμα της φασολιάς (*Phaseolus vulgaris*) το υποκοτύλιο επιμηκύνεται και σύντομα λυγίζει (**Εικόνα 22-10α**). Έτσι, η ευαίσθητη άκρη του βλαστού προστατεύεται από τραυματισμό διότι, με τη θέση που παίρνει, τραβιέται μέσα από το χώμα κατά την ανάπτυξη αντί να σπρώχνει το χώμα για να βγει στην επιφάνεια. Όταν αυτό το λύγισμα ή **άγκιστρο (hook)** φτάσει στην επιφάνεια του εδάφους τότε ευθυγραμμίζεται και τραβά έξω από το έδαφος τις κοτυληδόνες και το βλαστίδιο (ή πτερίδιο). Αυτός ο τύπος φύτευσης του σπέρματος κατά τον οποίον οι κοτυληδόνες βγαίνουν έξω από το επίπεδο του εδάφους λέγεται **επίγειος (epigeous)**. Κατά τη διάρκεια της φύτευσης και της ανάπτυξης του αρτιβλάστου που ακολουθεί, τα θρεπτικά υλικά που είναι αποθηκευμένα στις κοτυληδόνες αποικοδομούνται και τα προϊόντα της αποικοδόμησης αυτής μεταφέρονται στα αναπτυσσόμενα μέρη του νεαρού φυτού. Οι κοτυληδόνες προοδευτικά μικραίνουν σε μέγεθος, μαραίνονται και, κατά συνέπεια, αποπίπτουν. Σε αυτή τη φάση όμως, το αρτίβλαστο έχει ήδη εγκατασταθεί, που σημαίνει ότι δεν εξαρτά πλέον τις ανάγκες του από την τροφή που έχει αποθηκευθεί στο σπέρμα. Το φυτό είναι τώρα ένας φωτοσυνθετικός, αυτότροφος

οργανισμός. Η φάση του αρτιβλάστου έχει φτάσει στο τέλος της.

Η φύτευση του σπέρματος της ρετινολαδιάς (*Ricinus communis*) είναι παρόμοια με αυτή του φασολιού με τη διαφορά ότι, στο σπέρμα αυτό, τα θρεπτικά υλικά είναι αποθηκευμένα στο ενδοσπέρμιο. Καθώς το υποκοτύλιο (άγκιστρο) ευθυγραμμίζεται οι κοτυληδόνες και η ακραία περιοχή με τα νεαρά φύλλα (βλαστίδιο) έλκονται προς τα πάνω μαζί με το ενδοσπέρμιο και, συχνά, το σπερματικό περίβλημα (**Εικόνα 22-10β**). Κατά τη διάρκεια αυτής της φάσης, οι κοτυληδόνες έχουν απορροφήσει τα αποικοδομημένα θρεπτικά υλικά και τα έχουν διαθέσει στα αναπτυσσόμενα μέρη του αρτιβλάστου. Τόσο στο σπέρμα του φασολιού όσο και σε αυτό της ρετινολαδιάς, οι κοτυληδόνες αποκτούν πράσινο χρώμα καθώς εκτίθενται στο φως και φωτοσυνθέτουν, όμως ζουν πολύ λίγο. Σε μερικά φυτά όπως στην κολοκύθα (*Cucurbita maxima*), οι κοτυληδόνες μετατρέπονται σε σημαντικά φωτοσυνθετικά όργανα.

Στο πιτζέλι (*Pisum sativum*) το επικοτύλιο είναι εκείνο που δίνει τον σχηματισμό του άγκιστρου. Αυτό προστατεύει το άκρο του βλαστού και τα νεαρά φύλλα όπως ακριβώς και το άγκιστρο στο υποκοτύλιο του φασολιού. Καθώς το υποκοτύλιο ισιώνει προς τα έξω, το αναπτυσσόμενο ακραίο τμήμα του βλαστού (βλαστίδιο) ανασύρεται πάνω από την επιφάνεια του εδάφους. Δεδομένου ότι η επιμήκυνση του βλαστού συμβαίνει πάνω από τις κοτυληδόνες, αυτές παραμένουν στο επίπεδο του εδάφους (**Εικόνα 22-10γ**) όπου τελικά αποσυντίθενται αφού έχουν διαθέσει όλα τα αποικοδομημένα θρεπτικά υλικά τους για την υποστήριξη της ανάπτυξης του νέου φυτού. Αυτός ο τύπος φύτευσης, στον οποίο οι κοτυληδόνες παραμένουν κάτω από το έδαφος, ονομάζεται **υπόγειος (hypogeous)**.

Στην πλειονότητα των σπερμάτων στα μονοκοτυλήδονα φυτά, τα αποθηκευμένα θρεπτικά υλικά βρίσκονται στο ενδοσπέρμιο (**Εικόνα 22-10γ, δ**). Σε σχετικά απλή δομή σπέρμα από μονοκοτυλήδονα, όπως αυτά του κρεμμυδιού (*Allium cepa*), η επιμήκυνση της μίας, κυλινδρικής κοτυληδόνας είναι αυτή που έχει ως αποτέλεσμα τον σχηματισμό μιας κυρτής κοτυληδόνας (άγκιστρο) (**Εικόνα 22-11α**). Όταν η κοτυληδόνα ισιώσει μεταφέρει, προς τα επάνω, το σπερματικό περίβλημα και ενδοσπέρμιο που αυτό περικλείει. Σε όλη αυτή την περίοδο και για λίγο αργότερα, το αναπτυσσόμενο αρτίβλαστο αποσπά θρεπτικά υλικά από το ενδοσπέρμιο μέσω της κοτυ-

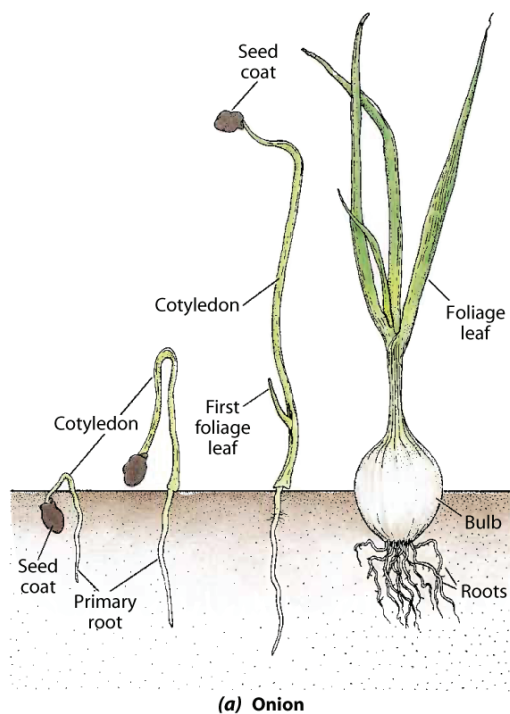


22-10 Τα στάδια της φύτευσης σε κάποια γνωστά δικοτυλήδωνα φυτά Τα στάδια της φύτευσης τόσο (α) στο φασόλι (*Phaseolus vulgaris*) όσο και (β) στη ρετινολαδιά (*Ricinus communis*), είναι επίγεια. Κατά τη διάρκεια της φύτευσης, οι κοτυληδόνες ανασύρονται έξω από το έδαφος εξαιτίας της επιμήκυνσης του υποκοτυλίου. Και στα δύο αρτίβλαστα το επιμηκνόμενο υποκοτύλιο κάμπτεται και σχηματίζει το άγκιστρο ενώ, στη συνέχεια, ευθυγραμμίζεται και τραβά τις κοτυληδόνες και το βλαστίδιο πάνω από το έδαφος. (γ) Σε αντίθεση με τα προηγούμενα, η φύτευση στο μπιζέλι (*Pisum sativum*) είναι υπόγεια. Οι κοτυληδόνες παραμένουν κάτω από το έδαφος και το υποκοτύλιο δεν επιμηκνύεται. Στην υπόγεια φύτευση, τυπικό παράδειγμα της οποίας είναι αυτό του μπιζελιού, επιμηκνύεται το επικοτύλιο και αυτό είναι που σχηματίζει το άγκιστρο το οποίο, καθώς ευθυγραμμίζεται, ανασύρει το βλαστίδιο έξω από το έδαφος.

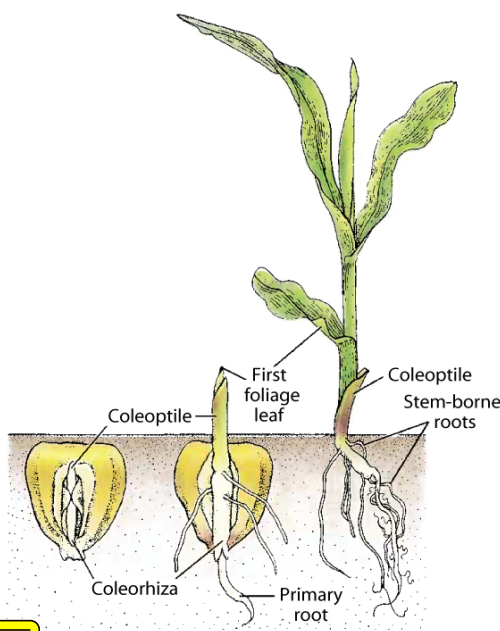
ληδόνες. Επιπλέον, η πράσινη αυτή κοτυληδόνα του κρεμμυδιού λειτουργεί και ως φωτοσυνθετικό φύλλο, συμβάλλοντας σημαντικά στην προμήθεια τροφής για το αναπτυσσόμενο αρτίβλαστο. Σύντομα το βλαστίδιο αναδύεται μέσα από την προστατευτική, σαν θήκη βάση της κοτυληδόνας, επιμηκνύεται και σχηματίζει το φύλλωμα του νεαρού φυτού.

Το τελευταίο παράδειγμα ανάπτυξης αρτίβλαστου που θα δώσουμε είναι αυτό του καλαμποκιού (*Zea mays*), ενός μονοκοτυλήδονου που έχει ένα εξαιρετικά διαφοροποιημένο έμβryo (Εικόνα 22-12). Η κολεόριζα, η οποία περιβάλλει το ριζίδιο, είναι η πρώτη δομή που θα αναπτυχθεί μέσα από το περικάρπιο (δηλαδή το τμήμα του σπέρματος που προέρχεται από το τοίχωμα της ωοθήκης που έχει ωριμάσει) (στο καλαμπόκι, το σπέρμα και το τοίχωμα του καρπού έχουν συντηχθεί και έτσι, το περικάρπιο λειτουργεί ως σπερματικό περίβλημα).

Η κολεόριζα ακολουθείται από το ριζίδιο που αναπτύσσεται πολύ γρήγορα, τρυπάει την κολεόριζα και περνάει μέσα από αυτήν (Εικόνα 22-11β). Αφού εμφανιστεί η πρωτογενής ρίζα, το κολεόπιλο, που περιβάλλει το βλαστίδιο (περιδίο), ωθείται προς τα επάνω από την επιμήκυνση του πρώτου μεσογονάτιου διαστήματος τους βλαστού που ονομάζεται μεσοκοτύλιο (Εικόνα 22-7β) (ως μεσογονάτιο ορίζουμε το τμήμα του βλαστού που βρίσκεται ανάμεσα σε δύο διαδοχικά γόνατα, βλέπε Εικόνα 1-9). Αφού το κολεόπιλο φτάσει στην επιφάνεια του εδάφους, σύντομα παύει να επιμηκνύεται και τα πρώτα φύλλα του βλαστιδίου αναδύονται ανάμεσα από ένα άνοιγμα στην κορυφή του. Πέραν της πρωτογενούς ρίζας,



(a) Onion



(b) Maize

22-11 Τα στάδια της φύτευσης σε δύο γνωστά μονοκοτυλήδωνα φυτά Η φύτευση στο κρεμμύδι (*Allium cepa*) (α) είναι επίγεια. Στο καλαμπόκι (*Zea mays*) (β) είναι υπόγεια. Οι τρεις αρχικές ρίζες του, στη μεσαία εικόνα, θα ζήσουν πολύ λίγο ενώ οι ρίζες που φαίνονται στη δεξιά εικόνα και προέρχονται από τη βάση του βλαστού, θα συμβάλουν στη δημιουργία του ριζικού συστήματος.

δύο ή τρεις επιγενείς ρίζες εμφανίζονται από το γόνατο των κοτυληδόνων (το σημείο του άξονα στο οποίο προσφύονται οι κοτυληδόνες), επιμηκύνονται μέσα από το περικάρπιο και κάμπτονται προς τα κάτω (Εικόνα 22-12).

Ανεξάρτητα από το πώς ο βλαστός ξεπερνάται μέσα από το σπέρμα, η δραστηριότητα του ακραίου μεριστώματος του βλαστού έχει ως αποτέλεσμα τον σχηματισμό μιας σειράς φύλλων με συγκεκριμένη τοποθέτηση πάνω στον βλαστό, των οφθαλμών και των μεσογονατίων διαστημάτων. Επιπρόσθετα ακραία μεριστώματα (οφθαλμοί) αναπτύσσονται

στις μασχάλες (η πάνω πλευρά στο σημείο πρόσφυσης του μίσχου του φύλλου στον βλαστό) των φύλλων και δίνουν πλάγιους βλαστούς.

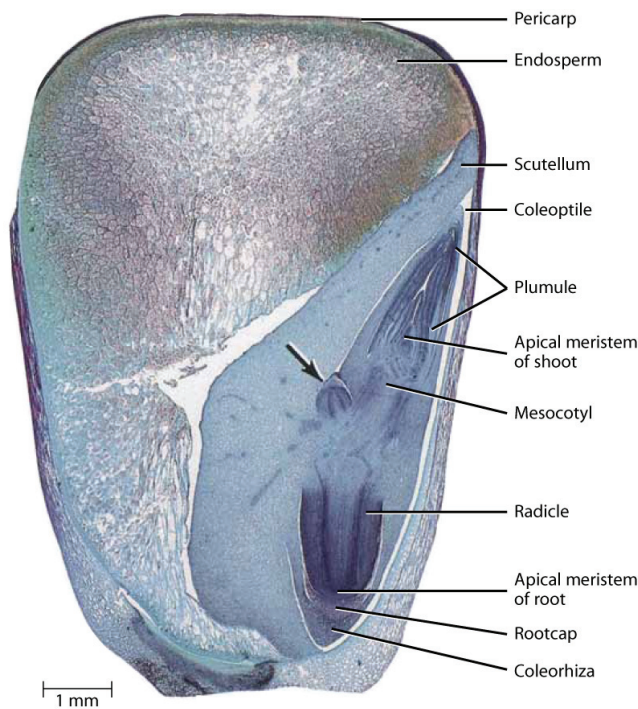
Η περίοδος που μεσολαβεί από τη φύτευση μέχρι την πλήρη εγκατάσταση του φυτού ως ανεξάρτητου, νέου οργανισμού αποτελεί το πιο κρίσιμο κομμάτι στην ιστορία της ζωής ενός φυτού. Κατά τη διάρκεια αυτής της περιόδου, το φυτό είναι εξαιρετικά ευάλωτο από βλάβες που μπορούν να προκαλέσουν έντομα, ζιζάνια, παρασιτικοί μύκητες ενώ μια υδατική δοκιμασία (καταπόνηση ξηρασίας) μπορεί πολύ σύντομα να αποδειχθεί μοιραία.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ


Κατά τη διάρκεια της εμβρυογένεσης δημιουργείται το σχέδιο του σώματος του φυτού, το οποίο αποτελείται από ένα ακροβασικό πρότυπο και ένα ακτινωτό πρότυπο

Αρχίζοντας με το ζυγωτό κύτταρο, ο βλαστός και η ρίζα του νεαρού φυτού αναπτύσσονται ως μια ενι-

αία, συνεχής δομή. Με τις ασύμμετρες διαιρέσεις του ζυγώτη καθιερώνεται η ακρο-βασική πολικότητα του εμβρύου. Με μια καλά οργανωμένη σειρά διαιρέσεων, το έμβryo διαφοροποιείται σε έναν αναρτήρα και ένα μικρό σφαιρικό έμβryo. Με την εμφάνιση των πρωτογενών μεριστωμάτων - το πρωτόδερμα,



22-12 Ο ώριμος κόκκος στο καλαμπόκι (*Zea mays*) Το έμβryo στον κόκκο του καλαμποκιού συνήθως έχει προσχηματισμένα δύο ή τρία ριζίδια (σπερματικές ρίζες). Μία από αυτές φαίνεται στην κατά μήκος τομή, στην εικόνα (βέλος). Αν και στην αρχή φαίνεται να έχουν κατεύθυνση προς τα επάνω, οι ρίζες αυτές σύντομα κάμπτονται προς τα κάτω καθώς αναπτύσσονται, μετά τη φύτευση.

το θεμελιώδες μερίστωμα  το προκάμβιο - μέσα στο σφαιρικό έμβryo, το ακτινωτό πρότυπο αρχίζει να εμφανίζεται. Η εξώτατη στιβάδα, το πρωτόδερμα, είναι ο προπομπός της επιδερμίδας, το θεμελιώδες μερίστωμα των θεμελιωδών ιστών που περιβάλλουν το προκάμβιο, πρόδρομο του αγωγού ιστού (ξύλωμα και φλοΐωμα). Κατά τη μετάβαση από το σφαιρικό στο καρδιόσχημο στάδιο του εμβρύου των δικοτυλήδων, το ακρο-βασικό πρότυπο του εμβρύου είναι πλέον διακριτό. Η ανάπτυξη των κοτυληδόνων μπορεί να ξεκινήσει είτε κατά τη διάρκεια είτε μετά το στάδιο κατά το οποίο το προκάμβιο αρχίζει να γίνεται διακριτό. Στα μονοκοτυλήδονα, το σφαιρικό έμβryo σχηματίζει μία μόνο κοτυληδόνα και αποκτά κυλινδρικό σχήμα. Καθώς το έμβryo αναπτύσσεται, τα ακραία μεριστώματα εμφανίζονται στα άκρα της ρίζας και του βλαστού.

Οι μεταλλαγές παρεμποδίζουν την ομαλή ανάπτυξη του εμβρύου

Οι αναρτήρες στα έμβρυα των αγγειοσπέρμων είναι μεταβολικά δραστήριοι και έχουν υποστηρικτικό ρόλο στα πρώτα στάδια της ανάπτυξης του εμβρύου. Σε κάποια υβρίδια Arabidopsis που τα έμβρυά τους έχουν χάσει τον έλεγχο της λειτουργίας τους, τα κύτταρα του αναρτήρα μπορούν να δώσουν και δευ-

τερεύοντα έμβρυα. Άλλες μεταλλαγές επηρεάζουν το ακρο-βασικό πρότυπο ανάπτυξης του εμβρύου ή του αρτιβλάστου με αποτέλεσμα να λείπουν σημαντικά τμήματα του νέου φυτού.

Στο τέλος της εμβρυογένεσης το σπέρμα εισέρχεται στη φάση ωρίμανσης

Κατά τη διάρκεια της φάσης ωρίμανσης, αποθηκεύονται θρεπτικά υλικά, το σπέρμα υφίσταται αφυδάτωση και το σπερματικό περίβλημα σκληραίνει. Η αφυδάτωση επιτρέπει στο ληθαργικό σπέρμα να παραμένει βιώσιμο για μεγάλα χρονικά διαστήματα.

Το ώριμο έμβryo αποτελείται από τον άξονα υποκοτυλίου-ρίζας και μία ή δύο κοτυληδόνες

Τα σπέρματα των ανθοφύτων αποτελούνται από το έμβryo, το σπερματικό περίβλημα και τις αποταμιευμένες θρεπτικές ουσίες. Όταν είναι πλήρως ανεπτυγμένο, το έμβryo αποτελείται βασικά από τον άξονα υποκοτυλίου-ρίζας που έχει μία ή δύο κοτυληδόνες και από ένα ακραίο μερίστωμα στην άκρη του βλαστού και στην άκρη της ρίζας. Οι κοτυληδόνες, στα περισσότερα από τα ευδικοτυλήδονα είναι σαρκώδεις και περιέχουν την αποθηκευμένη τροφή του σπέρματος. Στα άλλα ευδικοτυλήδονα και στα περισσότερα μονοκοτυλήδονα τα θρεπτικά

υλικά αποταμιεύονται στο ενδοσπέρμιο και οι κοτυληδόνες έχουν σκοπό να απορροφούν τις απλούστερες ενώσεις που προκύπτουν από τη διάσπαση των αποταμιευμάτων αυτών. Οι απλούστερες αυτές ενώσεις μεταφέρονται, στη συνέχεια, στις περιοχές του εμβρύου που αναπτύσσονται.

Ένα ώριμο σπέρμα δεν θα φυτρώσει ακόμη και αν οι εξωτερικές συνθήκες είναι ευνοϊκές

Η φύτευση του σπέρματος – η ανάκτηση της αύξησης του εμβρύου – εξαρτάται από περιβαλλοντικούς παράγοντες, περιλαμβανομένου του νερού, του οξυγόνου και της θερμοκρασίας. Πολλά σπέρματα πρέπει οπωσδήποτε να περάσουν από μια περίοδο λήθαργου πριν καταστούν ικανά για να φυτρώσουν. Ο λήθαργος έχει μεγάλη σημασία για την επιβίωση των φυτών αφού είναι ένας μηχανισμός που ελέγχει με ακρίβεια ότι οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι ευνοϊκές για την παραπέρα ανάπτυξη του αρτιβλάστου όταν θα επιτρέψει στη φύτευση να ξεκινήσει.

Μετά την εμφάνιση της ρίζας και του βλαστού, το αρτιβλάστο έχει πλέον εγκατασταθεί στο περιβάλλον

Η ρίζα είναι το πρώτο όργανο που εμφανίζεται κατά τη φύτευση των περισσότερων σπερμάτων επιτρέποντας στο αρτιβλάστο να εγκατασταθεί, να 'αγκυροβολήσει' στο έδαφος και να αρχίσει να απορροφά νερό. Ο τρόπος με τον οποίο ο βλαστός εμφανίζεται μέσα από το σπέρμα διαφέρει από είδος σε είδος. Τα έμβρυα των αγγειοσπέρμων, εκτός των μονοκοτυλήδων, σχηματίζουν μια κύρτωση, ένα άγκιστρο στο υποκοτύλιο ή στο επικοτύλιο τους. Καθώς αυτή η κύρτωση ευθυγραμμίζεται, ισώνει το ευαίσθητο άκρο του βλαστού ανασύρεται, τραβιέται από το έδαφος αποτρέποντας έτσι τη βλάβη που θα προκαλείτο αν το άκρο του βλαστού υφίστατο ώθηση από κάτω (σπρωχνόταν) προκειμένου να βγει από το χώμα.

ΕΡΩΤΗΣΕΙΣ

1. Ορίστε τι είναι τα παρακάτω: προέμβρυο, νεαρό έμβρυο και αναρτήρας, σφαιρικό στάδιο, καρδιοσχημο στάδιο, στάδιο τορπίλης, επικοτύλιο και βλαστίδιο, άξονας επικοτυλίου-ρίζας και ριζίδιο, κολεόρριζα και κολεόπτιλο.
2. Εξηγήστε τι εννοούμε με τους όρους ακρο-βασικό πρότυπο και ακτινωτό πρότυπο σε ένα φυτό.
3. Ποιος είναι ο ρόλος του αναρτήρα στα αγγειόσπερμα και ποιες είναι οι ενδείξεις που έχουμε ότι το νεαρό έμβρυο καταστέλλει τη μεταβολική οδό που οδηγεί στον σχηματισμό εμβρύου στον αναρτήρα;
4. Με ποιον τρόπο έχουν βοηθήσει οι μεταλλαγές στην κατανόηση των μηχανισμών της ανάπτυξης του εμβρύου;
5. Ποιοι παράγοντες ή μηχανισμοί έχουν εντοπιστεί ότι προκαλούν λήθαργο του περιβλήματος στα σπέρματα;
6. Δώστε μια εξήγηση στο γεγονός ότι η ρίζα είναι το πρώτο όργανο του φυτού που εμφανίζεται κατά τη φύτευση του σπέρματος.
7. Ποιοι περιβαλλοντικοί παράγοντες έχουν ειδική ευθύνη για τη φύτευση του σπέρματος;
8. Δώστε κάποιους από τους τρόπους με τους οποίους το βλαστίδιο εμφανίζεται κατά τη διάρκεια της φύτευσης. Τι σημαίνει επίγεια και υπόγεια φύτευση;