ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Όταν ο άνθρωπος άρχισε να καλλιεργεί ορισμένα φυτά που του ήταν χρήσιμα για τη διατροφή του, κατάλαβε το ρόλο του καλού σπόρου σαν μια από τις βασικότερες προϋποθέσεις για την εξασφάλιση καλύτερης παραγωγής. Έτσι, φρόντιζε να κρατά την καλύτερη ποιότητα της παραγωγής του, προκειμένου την επόμενη χρονιά, να τη χρησιμοποιήσει για σπόρο. Με λίγα λόγια, παρατηρώντας, προχώρησε στην τεχνιτή επιλογή ορισμένων φυτών του είδους με βάση τα αγρονομικά χαρακτηριστικά. Γνωστοί είναι οι διαγωνισμοί όπου βραβεύονταν αγρότες με τους μεγαλύτερους, ομοιόμορφους και κυλινδρικούς σπάδικες καλαμποκιού στα τέλη του προηγούμενου αιώνα στις Ηνωμένες Πολιτείες. Επίσης στη Β. Ελλάδα στις περιοχές όπου καλλιεργείται η ποικιλία «Ζαργάνα» υπήρχε η παράδοση στους αγρότες για τη διατήρηση σπόρου μόνο από λοβούς μεγάλους και ομοιόμορφους που είχαν 8 ή 9 σπόρους.

Στην εξέλιξη της, η ανθρώπινη κοινωνία που αποτελούνταν, στην αρχή, από ομάδες ανθρώπων, πήρε τη μορφή έθνους και πολλές εργασίες με κοινωνικό χαρακτήρα, όπως η παραγωγή σπόρου, ανατέθηκε σε εξειδικευμένα Ιδρύματα Έρευνας, τόσο Ιδιωτικά όσο και Κρατικά ή ακόμα και Διεθνή. Τέτοια Ιδρύματα ήταν υπεύθυνα παράλληλα και για τη βελτίωση και τη δημιουργία νέων ποικιλιών, που αποτελεί, το πρώτο στάδιο στη διαδικασία της σποροπαραγωγής. Γιατί η σποροπαραγωγή έρχεται να πολλαπλασιάσει το τελικό προϊόν αυτής της βελτιωτικής εργασίας σε μεγάλες ποσότητες και να το διανείμει στους γεωργούς τυποποιημένο, υγιές και με καλή φυτρωτική ικανότητα.

Ο τρόπος διαιώνισης των φυτικών ειδών περιέχεται μέσα στην έννοια του σπόρου. Ο σπόρος προστατεύει και διατηρεί τη ζωή. Προστατεύει τη ζωή από τις αντίξοες συνθήκες (θερμοκρασία, ψύχος, ξηρασία, υγρασία) που μεσολαβούν από τη μία καλλιεργητική περίοδο, που είναι κατάλληλη για την ανάπτυξη των φυτικών ειδών, στην άλλη. Διατηρεί τη ζωή για μακρότερο χρονικό διάστημα από εκείνο που μεσολαβεί ανάμεσα σε δύο καλλιεργητικές περιόδους. Μερικοί σπόροι διατηρούνται στη ζωή, σε φυσικές συνθήκες και στο έδαφος, μόνο για ένα ή δύο έτη. Άλλοι είναι δυνατόν να διατηρηθούν στη

ζωή για είκοσι ή και περισσότερα έτη.

Ο σπόρος αποτελεί το ξεκίνημα κάθε γεωργού για την εγκατάσταση μιας καλλιέργειας. Τόσο σημαντικός είναι ο ρόλος του, ώστε θα μπορούσε να προστεθεί στους ήδη γνωστούς συντελεστές παραγωγής έδαφος - εργασία - μηχανήματα και ο συντελεστής "σπόρος" όταν αναφερόμαστε στη φυτική παραγωγή. Κάτω από τις ίδιες συνθήκες, με το ίδιο κεφάλαιο και καταβολή της ίδιας εργασίας υπάρχει αύξηση της απόδοσης με τη χρησιμοποίηση βελτιωμένου τυποποιημένου και υγιή σπόρου ή άλλου πολλαπλασιαστικού υλικού.

Εφόσον ο ρόλος του σπόρου είναι καθοριστικής σημασίας για την παραγωγή του γεωργού, θα πρέπει και η εκλογή του κατάλληλου σπόρου (ή σωστότερα της επιθυμητής ποικιλίας) να γίνεται με τη μεγαλύτερη σοβαρότητα και προσοχή και με τρόπο ώστε να παρέχονται οι μεγαλύτερες δυνατές εγγυήσεις για την ταυτότητα της ποικιλίας. Γι' αυτό το λόγο το όλο θέμα της εξασφάλισης καλού σπόρου παύει πλέον να είναι μια επιπλέον εργασία του παραγωγού, ξεφεύγει με λίγα λόγια από τις αρμοδιότητες του γεωργού και γίνεται αντικείμενο Εθνικής επιλογής συνδυαζόμενο έτσι με ένα γενικότερο Εθνικό προγραμματισμό. Και στο σημείο αυτό αρχίζει η Σποροπαραγωγή, δηλαδή η τεχνική διαδικασία της παραγωγής και της διακίνησης του σπόρου.

Η σποροπαραγωγή με τη γενική σημασία της λέξης είναι τόσο παλιά ασχολία, και φθάνει πίσω, τότε που ο άνθρωπος άρχισε να καλλιεργεί τη γη. Η ανάληψη όμως συστηματικών προσπαθειών για παραγωγή από χρόνο σε χρόνο όσο το δυνατόν καλύτερου σπόρου, έγινε στις αρχές του 20ου αιώνα στην Ελλάδα. Φορέας αυτής της προσπάθειας ήταν το Υπουργείο Γεωργίας. Το 1928 με σκοπό την αύξηση της σιτοπαραγωγής της Ελλάδας για την κάλυψη των αναγκών της, γίνεται εισαγωγή δύο ξένων ποικιλιών, της Μεντάνα από την Ιταλία και της Κανμπέρα από την Αυστραλία. Επειδή η αποδοτικότητα της πρώτης χρονιάς ήταν ικανοποιητική, αποφασίστηκε να γίνει συγκέντρωση της παραγωγής αυτής και να δοθεί σαν σπόρος την επόμενη χρονιά. Για το λόγο αυτό λειτούργησαν τέσσερα σπορόκεντρα για το 1929. Δυστυχώς όμως οι συνθήκες που επικράτησαν κατά την επόμενη χρονιά ήταν πολύ άσχημες, λόγω ισχυρής προσβολής της κίτρινης και μαύρης σκωρίασης, με σοβαρή μείωση των αποδόσεων. Το πρόβλημα όμως ήταν πιο έντονο στις πιο πάνω ποικιλίες γιατί είχαν σπαρεί στα πιο γόνιμα χωράφια και έτσι εξαιτίας της μεγαλύτερης υγρασίας τα αποτελέσματα ήταν πιο αρνητικά. Το γεγονός αυτό υπήρξε καθοριστικό για την ακολουθητέα τακτική στη διάδοση των νέων ποικιλιών για να αποφευχθούν παρόμοια δυσάρεστα αποτελέσματα. Από τότε η Σποροπαραγωγή βάδιζε με μικρότερα βήματα.

Μεγάλα χρηματικά ποσά δαπανώνται κάθε έτος για λιπάσματα, φυτοφάρμακα, καλλιεργητικές περιποιήσεις, έγγειες βελτιώσεις, θερμοκήπια κ.α. Η ανάγκη όμως χρησιμοποίησης βελτιωμένου σπόρου, της βασικής δηλαδή πρώτης ύλης, από την οποία εξαρτάται η επιτυχία της καλλιέργειας δεν έχει αρκετά συνειδητοποιηθεί. Σήμερα η εγχώρια σποροπαραγωγή ποικιλιών και υβριδίων των φυτών μεγάλης καλλιέργειας καλύπτει το 60-70% των απαιτήσεων της αγοράς. Ωστόσο οι ανάγκες σε πολλαπλασιαστικό υλικό κηπευτικών συμπεριλαμβανομένου του πολλαπλασιαστικού υλικού σπαραγγιού και φράουλας, είναι περίπου 5000 τόνοι (ΕΘ.Ι.Α.Γ.Ε, 2005), από τους οποίους μόλις 30 τόνοι αποτελούν την επίσημη εγχώρια σποροπαραγωγή σε κηπευτικά, ήτοι ποσοστό μικρότερο του 1%. Στα παραπάνω έρχεται να προστεθεί και το γεγονός ότι οι ιδιοπαραγόμενοι σπόροι στη χώρα μας φτάνουν το 45%-85% (Ζαγγίλης, 2010). Τέλος, η παραγωγή πολλαπλασιστικού υλικού δενδρωδών καλλιεργιών καλύπει το 70% των αναγκών.

Η εκρροή συναλλάγματος δεν είναι το μοναδικό μειονέκτημα από την εισαγωγή σπόρου. Το πρόβλημα αυτό συμπληρώνουν και άλλα προβλήματα που προκύπτουν, όπως ο εισαγόμενος σπόρος να είναι νοθευμένος ή να μην πληρεί τις προδιαγραφές του ή να έχει μειωμένη βλαστική ικανότητα ή να φθάσει εκτός εποχής κ.ά. Οι επιπτώσεις των προβλημάτων αυτών στην εθνική οικονομία αλλά και στο εισόδημα του γεωργού είναι οι ακόλουθες:

α) Μεγάλη επιβάρυνση του κόστους καλλιέργειας λόγω του υψηλού συντελεστή συμμετοχής της αξίας του σπόρου σ'αυτό.

β) Αβεβαιότητα για την εξασφάλιση από το εξωτερικό των επιθυμητών ποικιλιών στη ζητούμενη ποσότητα και στο σωστό χρόνο. Η αβεβαιότητα αυτή, οφείλεται είτε στο ότι δεν παράγεται, ή παράγεται σε μικρή ποσότητα η ζητούμενη ποικιλία, είτε στο ότι ο σποροπαραγωγικός οίκος δεν μπορεί να ανταποκριθεί στην πληθώρα των παραγγελιών του, οπότε ορισμένοι πελάτες μένουν ανικανοποίητοι. Είναι επίσης ενδεχόμενο, αντίξοες κλιματικές συνθήκες να καταστρέψουν ολοκληρωτικά ή μεγάλο μέρος της ξένης σποροπαραγωγής με αποτέλεσμα να μη μπορεί ο οίκος να ανταποκριθεί στις ανάγκες των πελατών του.

γ) Υψηλή τιμή πώλησης από τους σποροπαραγωγικούς οίκους των εκλεκτών σπόρων και ιδιαίτερα αυτών που πωλούνται κατ' αποκλειστικότητα. Βέβαια, η σποροπαραγωγή είναι εξειδικευμένη εργασία στην οποία επενδύονται σημαντικά κεφάλαια, ειδικές γνώσεις και συστηματική εργασία. Η αμοιβή όμως της εργασίας είναι υπερβολικά υψηλή και δυσανάλογη σε σχέση με τις πραγματοποιούμενες δαπάνες.

δ) Σφάλματα των προμηθευτών, γεγονός που μπορεί να προκαλέσει ανυπολόγιστες ζημίες στην παραγωγή, μείωση της εμπιστοσύνης του Έλληνα αγρότη, δεδομένου ότι γίνεται συνεχώς προσπάθεια για να πεισθούν οι γεωργοί να χρησιμοποιούν σπόρους πιστοποιημένους αντί του πατροπαράδοτου σπόρου. Τα τελευταία χρόνια στη χώρα μας ζήσαμε επανειλημμένα τέτοιες χαρακτηριστικές περιπτώσεις λαθών, νοθειών, αλλαγών στις ετικέτες των σπόρων κ.ο.κ.

ε) Η ανεξέλεγκτη και απροσχεδίαστη εισαγωγή και διασπορά διαφόρων σπόρων που συντελεί σε παραγωγή ανομοιόμορφου προϊόντος, γεγονός που δυσχεραίνει την τυποποίηση.

στ) Παρά τους φυτοϋγειονομικούς ελέγχους, με την αθρόα εισαγωγή σπόρων, υπάρχει μεγάλος κίνδυνος εισαγωγής φυτονόσων με ανυπολόγιστες συνέπειες σε βάρος της παραγωγής.

ζ) Μόνιμη εξάρτηση της χώρας από το εξωτερικό και ιδιαίτερα για την προμήθεια τόσο σημαντικού συντελεστού της γεωργικής παραγωγής.

η) Τέλος, πολλές από τις χώρες προέλευσης των σπόρων που καλλιεργούνται στη χώρα μας είναι χώρες τα προϊόντα των οποίων ανταγωνίζονται τα δικά μας στη διεθνή αγορά. Λογικό είναι λοιπόν οι χώρες αυτές να μη δίνουν πάντα πρώτα στον ανταγωνιστή τους τις νέες βελτιωμένες ποικιλίες που δίνουν προϊόντα καλύτερης ποιότητας που είναι τα πιο ανταγωνιστικά.

Οι προαναφερθείσες δυσμενείς επιπτώσεις για τους σπόρους που προέρχονται από το εξωτερικό, καθώς και ο παράγοντας των ευνοϊκών εδαφοκλιματικών συνθηκών της χώρας μας, καθιστούν επιβεβλημένη την ανάπτυξη της σποροπαραγωγής. Η Ελλάδα από την άποψη των εδαφοκλιματικών συνθηκών, των απομονωμένων αγρών και των πολλών νησιών, προσφέρεται ιδιαίτερα για την ανάπτυξη της σποροπαραγωγής. Η σποροπαραγωγή μπορεί να καλύψει τις ντόπιες ανάγκες σε σπόρο και να αποτελέσει τη βάση για σημαντική πηγή εσόδων, κυρίως έμμεσα από εξαγωγές γεωργικών προϊόντων υψηλής ποιότητας και δευτερευόντως άμεσα από εξαγωγές πολλαπλασιστικού υλικού. Έτσι η παραγωγή πολλαπλασιαστικού υλικού μπορεί να καταστεί μια μόνιμη πηγή εισροής συναλλάγματος στη χώρα μας, παρόλη τη δυσμένεια πολλών οικονομοτεχνικών παραγόντων, όπως το μικρό μέγεθος της γεωργικής εκμετάλλευσης (<5-10 στρέμματα) για ποσοστό άνω του 89%.

Τέλος, οι πρόσφατοι πρόοδοι στη βελτίωση των φυτών με την αξιοποίηση των συγχρόνων μεθόδων της Γενετικής Μηχανικής, είχαν σαν αποτέλεσμα τη δημιουργία πολλών νέων ποικιλιών που φέρουν ξένα γονίδια κλπ. Η διατήρηση και η σποροπαραγωγή αυτών των νέων γενοτύπων χρήζει ιδιαίτερων φροντίδων και παρακολούθησης και απαιτεί εξειδικευμένες γνώσεις κυρίως

από το χώρο της Μοριακής Γενετικής. Στα πλαίσια αυτής της προσπάθειας η Γεωπονική Σχολή του ΑΠΘ καθιέρωσε τη διδασκαλία ειδικού μαθήματος σποροπαραγωγής. Το παρόν εγχειρίδιο σκοπό έχει να βοηθήσει κύρια τους φοιτητές αυτού του μαθήματος που θα το χρησιμοποιήσουν σαν βοήθημα.

Η ύλη του κατανέμεται σε τρία μέρη: Στο πρώτο μέρος, που είναι εισαγωγικό, περιγράφεται το αναπαραγωγικό σύστημα των φυτών τόσο από βοτανική σκοπιά αλλά κύρια από γενετική και βελτιωτική σκοπιά μια και το αν ένα καλλιεργούμενο είδος είναι αυτογονιμοποιούμενο, σταυρογονιμοποιούμενο ή αγενώς πολλαπλασιαζόμενο, παίζει καθοριστικό ρόλο, τόσο στο είδος της ποικιλίας που θα δοθεί στο γεωργό για καλλιέργεια, όσο και στον τρόπο δημιουργίας της ποικιλίας αυτής και της παραγωγής του σπόρου της. Στο τέλος αυτού του μέρους δίνεται μια συνολική παρουσίαση των καλλιεργούμενων στη χώρα μας φυτών και του είδους των ποικιλιών που καλλιεργείται για το καθένα. Στο δεύτερο μέρος που είναι και το κύριο μέρος του εγχειριδίου περιγράφεται αναλυτικά η σποροπαραγωγική διαδικασία για τις τρεις παραπάνω κατηγορίες φυτών με τον αναπολλαπλασιασμό των ποικιλιών και τη διατήρηση αυτών. Τέλος, στο τρίτο και τελευταίο μέρος σχολιάζονται όλα τα αντικείμενα που διέπουν τη διακίνηση του πολλαπλασιαστικού υλικού, δηλαδή, τα προβλήματα ελέγχου, (ταυτοποίησης, καθαρότητας, υγειονομικής κατάστασης, φυτρωτικής ικανότητας κλπ.) αποθήκευσης, επικάλυψης, νομοθεσίας, τυποποίησης και εμπορίας του.

ΜΕΡΟΣ ΠΡΩΤΟ

Στο πρώτο μέρος περιγράφεται ο μηχανισμός αναπαραγωγής του φυτού με τη μορφολογία του άνθους, τη δημιουργία γαμετών, τη γονιμοποίηση και τα φαινόμενα που συνδέονται άμεσα όπως αρρενοστειρότητα, ασυμβίβαστο και απόμιξη. Στη συνέχεια με τα συστήματα αναπαραγωγής των φυτών δίνεται η γενετική σχέση ανάμεσα στα συστήματα αναπαραγωγής και την καλλιεργούμενη ποικιλία κάθε φυτικού είδους που αποτελεί το προϊόν της έρευνας που χρησιμοποιεί ο αγρότης.

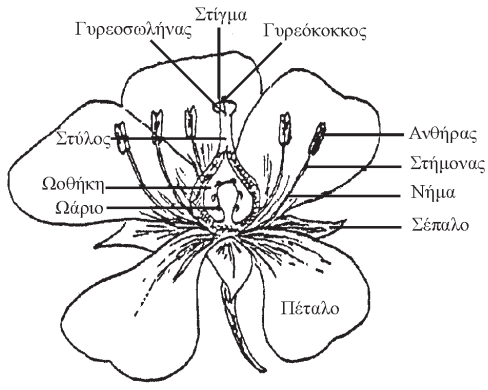
ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΡΩΤΟ

Ο ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΤΟΥ ΦΥΤΟΥ

Από τα 300.000 είδη φυτών, τα καλλιεργούμενα φυτικά είδη κατέχουν ποσοστό 1%. Διαφέρουν μεταξύ τους ως προς τη δομή και το μηχανισμό αναπαραγωγής. Με βάση τη βοτανική ταξινόμηση ανήκουν στα αγγειόσπερμα και είναι δικοτυλήδονα και μονοκοτυλήδονα. Για τη βοτανική κατάταξη χρησιμοποιείται η δομή του άνθους και του σπόρου, για τον κύριο λόγο ότι τα χαρακτηριστικά αυτά σε σύγκριση με όλα τα άλλα αγρονομικά γνωρίσματα επηρεάζονται λιγότερο από το περιβάλλον. Άλλωστε και η συμβολή τους στη διατροφή του ανθρώπου τους χαρίζει πρωταρχική θέση σαν αντικείμενα έρευνας και τεχνολογίας.

1.1. Μορφολογία του άνθους

Τα άνθη των καλλιεργούμενων φυτών διαφέρουν ως προς το μέγεθος, το χρώμα, τον αριθμό και τη διάταξη των μερών που τα αποτελούν. Υπάρχουν άνθη που δύσκολα τα διακρίνεις με το μάτι και άλλα με διάμετρο 100-130 εκ. Ένα τυπικό άνθος αποτελείται από (Εικ.1): Το περιάνθιο δηλαδή τον κάλυκα με τα σέπαλα και τη στεφάνη με τα πέταλα. Είναι το επουσιώδες τμήμα του άνθους, διότι δεν ανήκει στα αναπαραγωγικά όργανα. Σκοπός του είναι η προστασία των οργάνων αναπαραγωγής και η προσέλκυση εντόμων. Τα όργανα εγγενούς αναπαραγωγής



Εικ. 1. Μορφολογία τυπικού άνθους

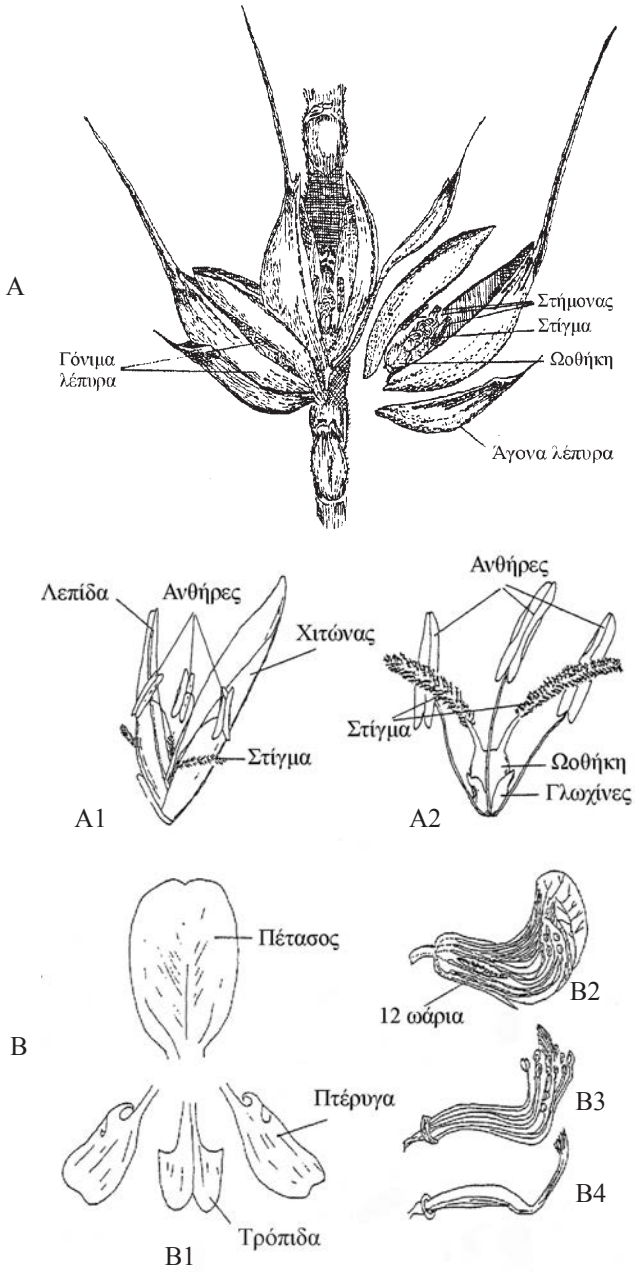
του άνθους, οι στήμονες (αρσενικό φύλο) και το ή τα καρπόφυλλα (θηλυκό φύλο). Οι στήμονες αποτελούνται από το νήμα και τον ανθήρα που φέρει ένα ζευγάρι θήκες ενωμένες με συνδετικό ιστό και η καθεμιά έχει συνήθως δύο γυρεοσάκκους. Ιδιαίτερη σημασία για τη σωστή θρέψη και επιτυχή σχηματισμό των γυρεοκόκκων στην κοιλότητα του γυρεοσάκκου έχει ένα απλό στρώμα μιας σειράς κυττάρων που απαρτίζουν τον ταπέτη στο εσωτερικό τοίχωμα του γυρεοσάκκου. Απ'ότι έδειξαν πορίσματα ερευνών των τελευταίων ετών υπάρχουν ορισμένα γονίδια-κλειδιά θα λέγαμε που ενεργοποιούνται, χάρη στην ύπαρξη ειδικών υποκινητών (promoters) που φέρουν ακριβώς μπροστά τους, μόνο σ'αυτό το στρώμα των κυττάρων και παίζουν καθοριστικό ρόλο στο σχηματισμό των γυρεοκόκκων στο εσωτερικό του σάκκου. Τα καρπόφυλλα (ένα ή περισσότερα) συμφύονται και σχηματίζουν ένα κλειστό και κοίλο χώρο τον ύπερο. Ο ύπερος στο κατώτερο τμήμα διευρύνεται και σχηματίζει την ωοθήκη, όπου περικλείονται οι σπερμοβλάστες. Το ανώτερο τμήμα του διαμορφώνεται ποικιλότροπα στα διάφορα φυτικά είδη και ονομάζεται στίγμα. Μερικές φορές τα δύο τμήματα ενώνονται μεταξύ τους με το στύλο που χρησιμεύει στην καθοδήγηση της προβολής της γύρης και στη διατροφή της.

Άνθη με ύπερο, στήμονες, πέταλα και σέπαλα, ονομάζονται πλήρη. Ελλιπή είναι εκείνα από τα οποία λείπει ένα από τα προαναφερθέντα τέσσερα μέρη. Άνθη που έχουν και στήμονες και ύπερο, καλούνται τέλεια ή ερμαφρόδιτα, ενώ όταν έχουν μόνο στήμονες ή μόνο ύπερο, λέγονται ατελή. Στα καλλιεργούμενα φυτά τα σέπαλα, πέταλα, καρπόφυλλα και στήμονες ποικίλλουν σε αριθμό και μπορεί να είναι χωριστά ή να συμφύονται.

Για να γίνει καλύτερα αντιληπτή αυτή η ποικιλομορφία του άνθους, ας δούμε εκτενέστερα το άνθος στις δύο βασικά σποροπαραγωγικές οικογένειες:

Τα Αγροστώδη ή Σιτηρά (Graminae) και τα Ψυχανθή ή Όσπρια (Leguminosa ή Fabaceae). Στα αγροστώδη (Εικ.2α) π.χ. σιτάρι, κριθάρι, βρώμη, σίκαλη, ρύζι, σόργο, καλαμπόκι, ο κάλυκας και η στεφάνη αντικαθίστανται από τα άγονα λέπυρα που περιβάλλουν το σταχύδιο και τα γόνιμα λέπυρα δηλαδή το χιτώνα και τη λεπίδα που περικλείουν το στίγμα και τους στήμονες κάθε ανθιδίου μέσα σε κάθε σταχύδιο. Τα λέπυρα της βρώμης είναι ανεπτυγμένα και περιβάλλουν πολλά ανθίδια, του ρυζιού όμως είναι μικρά και βρίσκονται στη βάση κάθε μεμονωμένου ανθιδίου. Ο χιτώνας καταλήγει ή σε άγανο ή σε οδόντα. Τα αγροστώδη έχουν έναν ύπερο με ένα ωάριο και ένα πολύ κοντό στύλο που καταλήγει σε πτερόμορφο δισχιδές στίγμα. Έχουν τρεις στήμονες, εκτός από το ρύζι που έχει έξι.

Τα άνθη καλλιεργούμενων ψυχανθών (Εικ.2β) π.χ. σόγια, μηδική, κουκιά, φασόλι, μπιζέλι, φακή, είναι όμοια. Το άνθος τους είναι ζυγόμορφο. Ο κά-



Εικ. 2. Άνθη των δύο βασικών σποροπαραγωγικών οικογενειών: Α. Σταχύδιο σίτου (Α1. Ανθίδιο με λέπυρα, Α2. Ανθίδιο χωρίς λέπυρα), Β. Άνθος μηδικής (Β1. Στεφάνη άνθους, Β2. Κατά μήκος τομή άνθους, Β3. Στήμονες, Β4. Ωοθήκη).

λυκας αποτελείται από πέντε σέπαλα ενωμένα σε διάφορο βαθμό στο κάθε είδος. Η στεφάνη αποτελείται από ένα πέταλο μεγάλο τον πέτασο, δύο μικρά τις πτέρυγες και δύο πέταλα ενωμένα που σχηματίζουν την τρόπιδα. Ο ύπερος έχει ένα καρπόφυλλο, του οποίου η ωοθήκη έχει πολλά ωράρια με διαφορετικό αριθμό σε κάθε είδος. Έχουν 10 στήμονες, οι 9 με ενωμένα τα νήματα και ο ένας ελεύθερος. Αδένες με νέκταρ στη βάση της ωοθήκης κάνουν τα άνθη πολλών ψυχανθών ελκυστικά για τα έντομα.

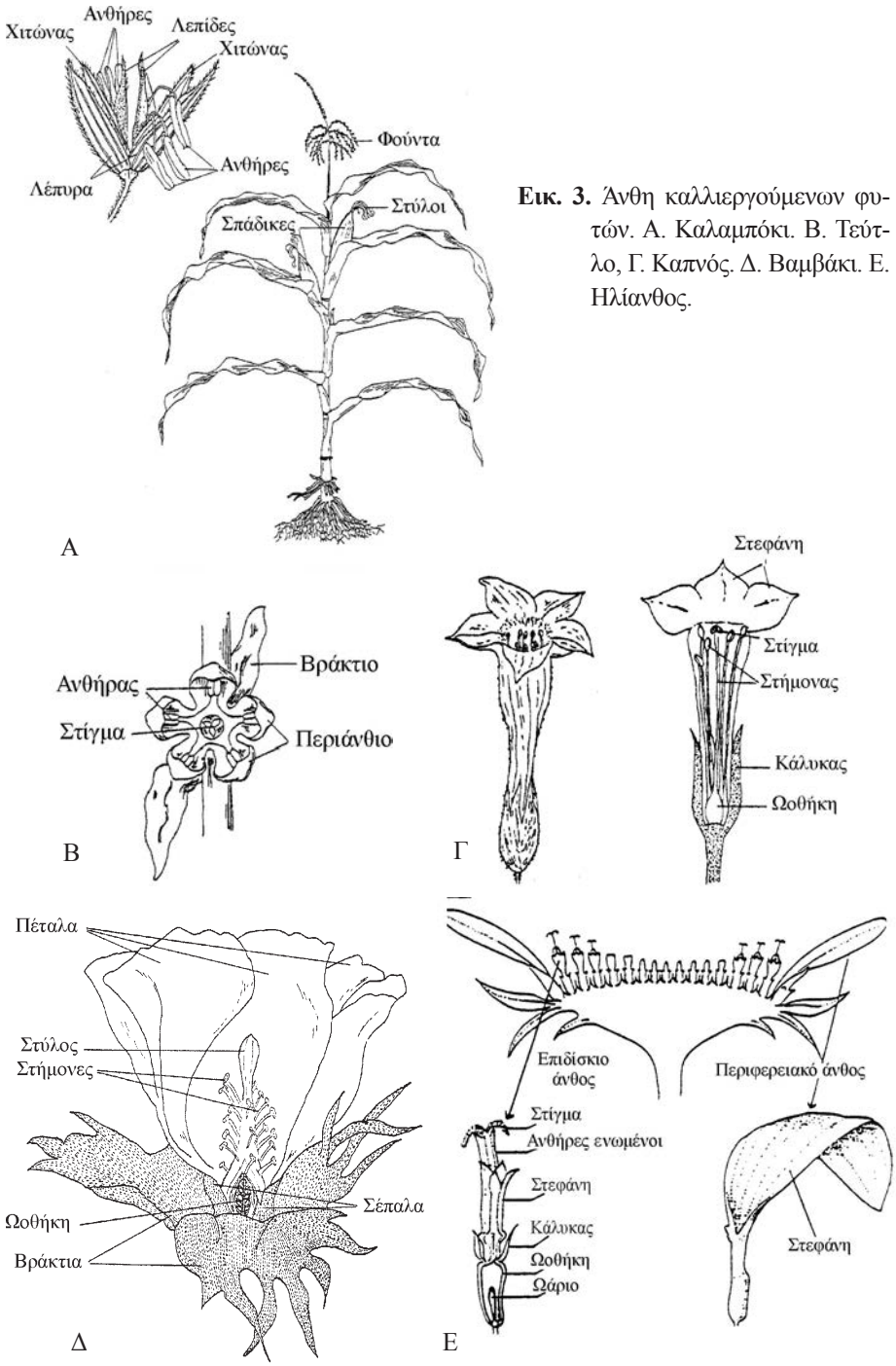
Οι ιδιομορφίες στη δομή του άνθους σε άλλα καλλιεργούμενα φυτά, όπως το βαμβάκι, ο καπνός, ο ηλίανθος, τα τεύτλα και το καλαμπόκι φαίνονται στη σχηματική απεικόνιση των ανθέων τους στην Εικ. 3. Το καλαμπόκι έχει χωριστά τα δύο φύλα πάνω στο ίδιο φυτό, είναι μόνοικο δίκλινες.

1.2. Δημιουργία γαμετών

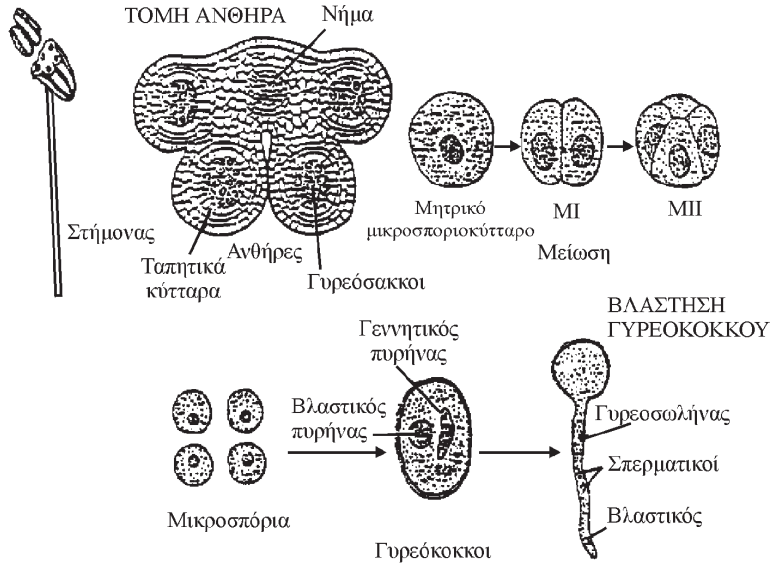
Στήμονες και ανάπτυξη της γύρης

Μέσα στον κάθε ανθήρα μπορούν να διακριθούν τέσσερα κυλινδρικά σακκίδια γύρης, σαν τέσσερις ξεχωριστές σειρές πυκνών κυττοπλασματικών κυττάρων. Σε κάθε γυρεόσακκο γίνονται κυτταροδιαιρέσεις, ώσπου να δημιουργηθεί ένας καθορισμένος αριθμός μητρικών μικροσποριοκυττάρων. Οι γυρεόσακκοι περιβάλλονται, όπως αναφέραμε, από στρώμα κυττάρων που λέγονται ταπητικά κύτταρα και χρησιμεύουν για τη διατροφή των γυρεοκόκκων. Μεταξύ ταπητικών κυττάρων και επιδερμίδας παρεμβάλλονται 3-5 στρώματα κυττάρων. Τα στρώματα αυτά είναι το ενδοθήκιο και το ενδιάμεσο στρώμα. Το ενδοθήκιο υγραινόμενο δρα μηχανικά και προκαλεί το άνοιγμα των γυρεοσάκκων. Το ενδιάμεσο είναι πλούσιο σε θρεπτικές ουσίες, απαραίτητες για τον εμπλουτισμό των γυρεοκόκκων στην ωρίμανση.

Για να δούμε πως προκύπτει ένας γυρεόκοκκος θα παρακολουθήσουμε ένα μητρικό σποριοκύτταρο (Εικ. 4). Κάθε μητρικό σποριοκύτταρο υφίσταται μείωση και προκύπτουν τέσσερις απλοειδείς πυρήνες και στη συνέχεια τέσσερις γυρεόκοκκοι. Τα νεαρά μικροσπόρια ή γυρεόκοκκοι δημιουργούν τα επιφανειακά τους τοιχώματα. Ο πυρήνας χωρίζεται μιτωτικά και δίνει δύο όμοιους γενετικούς πυρήνες: τον βλαστικό και τον γεννητικό. Ο βλαστικός βοηθά το γυρεοσωλήνα, στο στάδιο της βλάστησης του γυρεόκοκκου, να φθάσει μέχρι το ωάριο και μετά εκφυλίζεται. Ο γεννητικός ή παραμένει αδιαίρετος, οπότε ο γυρεόκκοκος που ελευθερώνεται είναι διπύρηνος ή διαιρείται ξανά. Η δεύτερη αυτή διαίρεση δίνει δύο σπερματικούς πυρήνες, οπότε ο γυρεόκοκκος που ελευθερώνεται είναι τριπύρηνος. Μερικές φορές η διαίρεση γίνεται και εντός του γυρεοσάκκου. Έτσι στο καλαμπόκι οι γυρεόκοκκοι είναι



Εικ. 3. Άνθη καλλιεργούμενων φυτών. Α. Καλαμπόκι. Β. Τεύτλο, Γ. Καπνός. Δ. Βαμβάκι. Ε. Ηλίανθος.

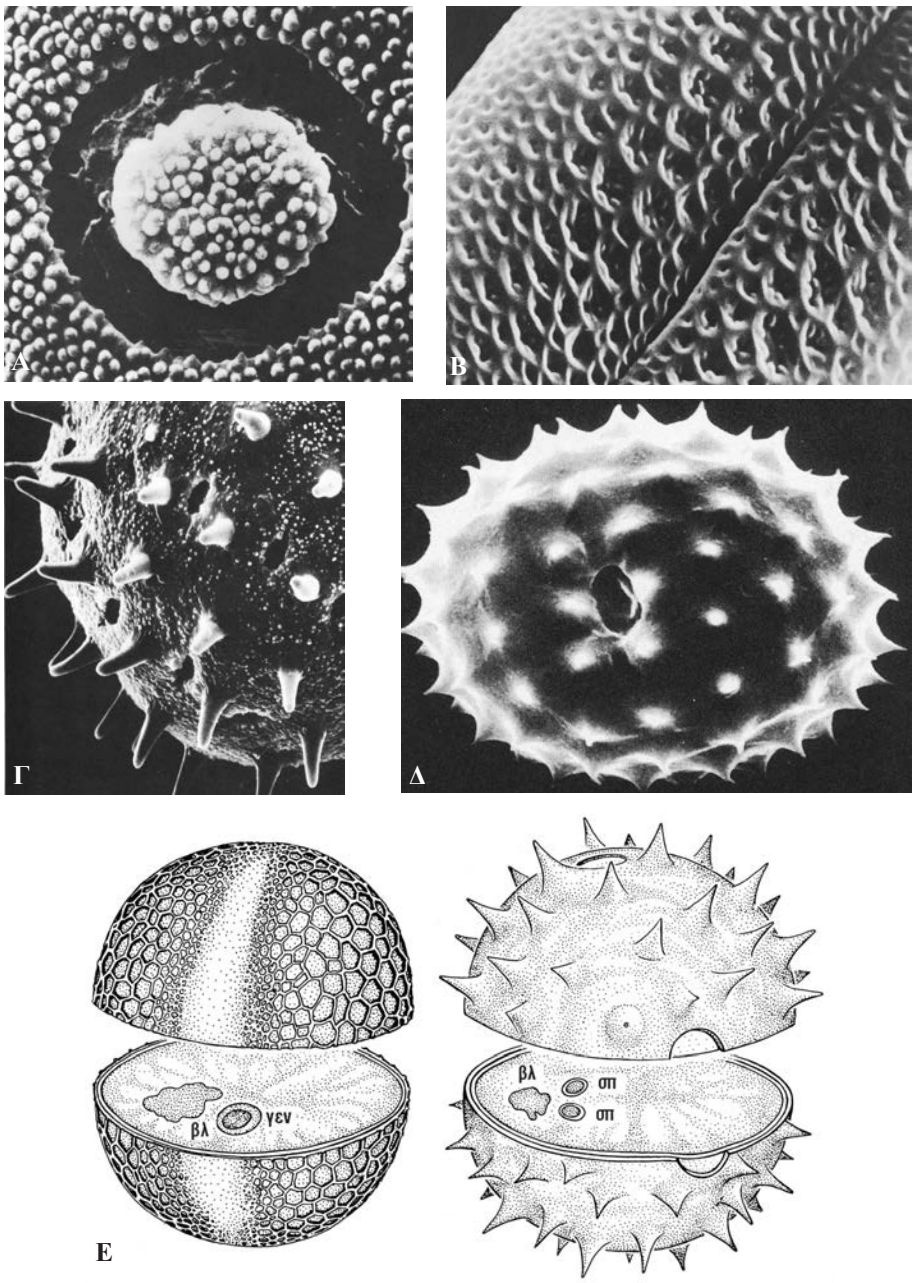


Εικ. 4. Δημιουργία του γυρεόκοκκου από ένα μητρικό μικροσποριοκύτταρο.

διπύρηνοι και μόνο μετά τη βλάστηση γίνονται τριπύρηνοι, ενώ στα τεύτλα, τον ηλίανθο και τα περισσότερα αγροστώδη οι γυρεόκοκκοι είναι τριπύρηνοι, γιατί ο γεννητικός πυρήνας έχει διαιρεθεί στους δύο σπερματικούς πριν από τη βλάστηση. Οι διπύρηνοι γυρεόκοκκοι διατηρούνται στη ζωή περισσότερο από τους τριπύρηνους.

Μετά το σχηματισμό του βλαστικού και γεννητικού πυρήνα τα ταπητικά κύτταρα αποσυντίθενται. Ταυτόχρονα οι γυρεόκοκκοι εμπλουτίζονται με αποθέματα τροφής ήτοι έλαια και πρωτεϊνούχες ουσίες. Τις θρεπτικές αυτές ουσίες θα τις χρειασθούν ίσως αργότερα, κατά τη βλάστηση αλλά και στο στάδιο αλληλεπίδρασης γυρεόκοκκου στίγματος.

Τα τοιχώματα ενός ώριμου γυρεόκοκκου είναι το εξώστρωμα και το εσώστρωμα. Συνήθως το εξώστρωμα είναι ή λείο ή έχει διογκώσεις ή ακανθώδεις προεξοχές ή άλλες διαμορφώσεις που διευκολύνουν τη μεταφορά του (Εικ. 5). Επιπλέον στο εξώστρωμα υπάρχουν πόροι και σχισμές από όπου δημιουργείται η προβολή της γύρης (γυρεοσωλήνας) κατά τη βλάστηση. Τα αγροστώδη, ο ηλίανθος κ.α. έχουν ένα βλαστικό πόρο και σχισμή. Τα περισσότερα δικοτυλήδονα έχουν τρεις πόρους.



Εικ. 5. Μορφολογία γυρεόκοκκου. Α: οικ. Graminae, Β: οικ. Leguminosae, Γ: οικ. Malvaceae, Δ: οικ. Compositae και Ε: διπύρηνος και τριπύρηνος γυρεόκοκκος (βλ: βλαστικός πυρήνας, γεν: γενετικός πυρήνας, σπ: σπερματικός πυρήνας).

Φυσιολογία του γυρεόκοκκου

Μετά την άνθηση ο γυρεόκοκκος ενώ δημιουργείται στους ανθήρες του φυτού, η ζωή του είναι ανεξάρτητη από το φυτό-γονέα. Αναπνέει, βλαστάνει, μεγαλώνει και διατρέφεται. Ο γυρεόκοκκος αποτελείται από πυρήνα, κυτόπλασμα, κυτταρική μεμβράνη και κυτταρικά τοιχώματα. Το κυτόπλασμα της γύρης περιέχει κυτοπλασμικά οργανίδια, σωμάτια Golgi, μιτοχόνδρια και ενδοπλασμικό δίκτυο. Έχει δύο κυτταρικά τοιχώματα, ένα από τα οποία περιέχεται μέσα στο άλλο στο μεγαλύτερο κύτταρο (το γεννητικό και βλαστικό κύτταρο αντίστοιχα, διπύρηνος γυρεόκοκκος). Δεν περιέχει χλωροπλάστες γι'αυτό δεν φωτοσυνθέτει. Είναι ετερότροφος, αποκτώντας την απαραίτητη ενέργεια από σάκχαρα και αμινοξέα του στίγματος. Ένα δεύτερο χαρακτηριστικό είναι ότι εντός ελάχιστου χρόνου (2-40 λεπτά) γίνεται εκατό φορές μεγαλύτερος από το αρχικό του μέγεθος.

Τα συστατικά του γυρεόκοκκου είναι: 13-37% υδατάνθρακες 11-20% πρωτεΐνες, 1-4% λιπίδια και 1-2% ανόργανα συστατικά. Η περιεκτικότητα σε νερό είναι υψηλή στο στάδιο της άνθησης αλλά μειούται μετά την απελευθέρωση. Για παράδειγμα ο γυρεόκοκκος του καλαμποκιού στην άνθηση περιέχει 50% νερό, ενώ μετά την απελευθέρωση από τους ανθήρες το νερό είναι κάτω του 10%. Η χρονική διάρκεια ανάμεσα στη λήξη απορρόφησης νερού και της βλάστησης, είναι συνήθως 20-40 λεπτά. Ο χρόνος αυτός ποικίλλει ανάμεσα στα φυτικά είδη π.χ. είναι δύο λεπτά για αρκετά φυτά, αλλά 20 ώρες για την κόκκινη πεύκη *(Pinus resinosa)*.

Στο βλαστάνοντα γυρεόκοκκο δημιουργείται ένα πρωτοπλασμικό ρεύμα με σκοπό τη μεταφορά των προϊόντων για τα τοιχώματα από το δίκτυο Golgi στο άκρο του γυρεοσωλήνα, για την επιμήκυνση του. Η κίνηση του ρεύματος αυτού είναι αυτορρυθμιζόμενη ήτοι δεν επηρεάζεται από τις διεργασίες που συμβαίνουν στο γυρεοσωλήνα όπως π.χ. πλασμόλυση ή δημιουργία κάλου, γεγονός που διαφοροποιεί το πρωτοπλασμικό ρεύμα των φυτών από το αντίστοιχο του αίματος των ζώων.

Η καλλιέργεια γυρεοκόκκων μπορεί να γίνει όχι μόνο στο στίγμα του στύλου αλλά και σε θρεπτικό διάλυμα. Για παράδειγμα για γυρεοκόκκους της καμέλιας το θρεπτικό διάλυμα είναι: άγαρ 1% με 10% σάκχαρο και νερό 10ml. Συνήθως, η ανάπτυξη των γυρεοσωλήνων είναι ευρωστότερη όταν η πυκνότητα των γυρεοκόκκων στο διάλυμα είναι αρκετά μεγάλη. Ο τρόπος διασποράς των γυρεοκόκκων στο θρεπτικό υπόστρωμα γίνεται ανάλογα με το σκοπό του πειράματος. Αν επιδιώκεται η εκτίμηση της βλαστικότητας, τότε η διασπορά γίνεται τυχαία. Αν επιδιώκεται η μέτρηση του μήκους των

γυρεοσωλήνων τότε η διασπορά γίνεται γραμμικά στο κέντρο του υποστρώματος. Ουσίες όπως το βόριο και το ασβέστιο ευνοούν την ανάπτυξη των γυρεοκόκκων. Επίσης βιταμίνες Β1 και Β6 και μερικά αμινοξέα δρουν θετικά στην ανάπτυξη. Η άριστη θερμοκρασία ανάπτυξης γυρεοκόκκων είναι 29-30°C, ενώ άνω των 35°C ή κάτω των 10°C η ανάπτυξη αναχαιτίζεται. Εάν τοποθετηθούν στο θρεπτικό υπόστρωμα κοντά στους γυρεοκόκκους τμήματα του στύλου συγγενών ειδών ευνοείται η βλάστηση, ενώ αναστέλλεται αν τοποθετηθούν τμήματα στύλου διαφορετικών ειδών.

Είναι γνωστό ότι οργανικοί διαλύτες όπως το αλκοόλ, ο αιθέρας, το χλωροφόρμιο και η φαινόλη δρουν θανατηφόρα στους οργανισμούς. Εντούτοις γυρεόκοκκοι βλάστησαν σε θρεπτικό υπόστρωμα ή επικονίασαν άνθη αφού είχαν αποθηκευθεί σε κάποιο οργανικό διαλύτη. Από 50 οργανικούς διαλύτες βρέθηκε ότι το οξικό οξύ ήταν το μόνο θανατηφόρο. Ο γυρεόκοκκος είναι ανθεκτικός στην ακτινοβολία. Για παράδειγμα, 1kg της Χ-ακτινοβολίας είναι θανατηφόρο για ανθρώπους και φυτά, ενώ ο γυρεόκοκκος αντέχει σε περισσότερο από 100kg ακτινοβολίας. Τα εξωτερικά τοιχώματα (το εξώστρωμα) βρέθηκαν ανθεκτικά σε υδροχλωρικό οξύ, καυστικό νάτριο και νιτρικό οξύ.

Διαφορετικοί γυρεόκοκκοι μπορεί να ταυτοποιηθούν με ηλεκτροφόρηση με έλεγχο της ενεργότητας των ενζύμων κ.α. Απαραίτητη είναι η παραγωγή αντισωμάτων έναντι εκχυλίσματος γύρης. Αφού έχει διαπιστωθεί η ύπαρξη των αντισωμάτων, εφαρμόζεται η κατάλληλη ανοσοβιολογική μέθοδος που επιτρέπει τη διαπίστωση παρουσίας κοινών ή μη, πρωτεϊνών στο εκχύλισμα διαφορετικών γυρεοκόκκων.

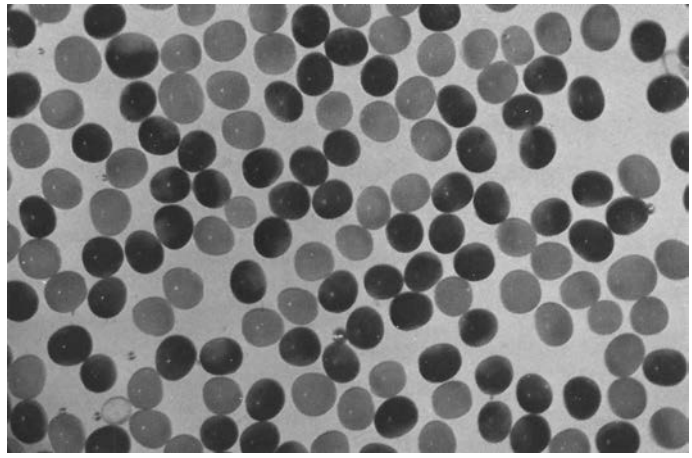
Γενετική του γυρεόκοκκου

Ο γυρεόκοκκος σαν προϊόν της μείωσης, είναι απλοειδής. Αντικατοπτρίζει την ύπαρξη του ενός αλληλομόρφου στα διπλοειδή φυτά και τυχόν διάσπαση μεταξύ των γυρεοκόκκων ενός φυτού, είναι η διάσπαση των δύο διαφορετικών αλληλομόρφων που έχει το φυτό.

Ένα καλό παράδειγμα του διαχωρισμού των αλληλομόρφων στη γύρη είναι το κηρώδες γονίδιο. Είναι γνωστό ιδιαίτερα στα σιτηρά (ρύζι, καλαμπόκι, σόργο, κριθή κ.α.) ότι οι κόκκοι που παράγουν είναι: κηρώδεις ή αλευρώδεις. Το αλεύρι από κηρώδεις κόκκους χρησιμοποιείται στη ζαχαροπλαστική, ενώ από αλευρώδεις κόκκους για ψωμί.

Στους κηρώδεις κόκκους, η αμυλοπηκτίνη είναι το κύριο χημικό συστατικό του αμύλου, ενώ η αμυλόζη το άλλο συστατικό του αμύλου δεν υπάρχει. Στους μη κηρώδεις κόκκους υπάρχει και αμυλόζη και αμυλοπηκτίνη. Η αμυλοπηκτίνη είναι υπεύθυνη για τα κολλώδη χαρακτηριστικά του κόκκου. Το κηρώδες

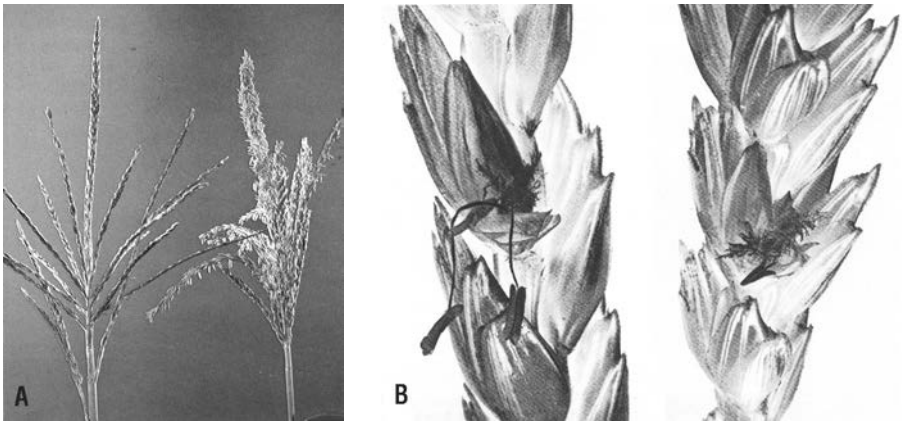
ή όχι ελέγχεται από ένα ζευγάρι αλληλομόρφων, το μη κηρώδες (Wx+) είναι κυρίαρχο στο κηρώδες (Wx= waxy, κηρώδες). Αυτό το γνώρισμα εκφράζεται και στο γυρεόκοκκο με τους αλευρόκοκκους. Οι δύο τύποι μπορούν να διαχωρισθούν με τον χρωματισμό ιωδίου: η αμυλόζη χρωματίζεται ροζ ενώ οι άλλοι γυρεόκοκκοι χρωματίζονται μπλε. Ένα απλό υβρίδιο στο καλαμπόκι με γενότυπο Wx+/Wx παράγει δύο τύπων γυρεόκοκκους. Η διάσπαση 1:1 των αλληλομόρφων είναι ορατή στο διαχωρισμό των γυρεοκόκκων (Εικ. 6).



Εικ. 6. Γυρεόκοκκοι F1 υβριδίου μεταξύ κηρώδους και μη κηρώδους καθαρής σειράς καλαμποκιού, όπου φαίνεται η διάσπαση 1:1 (Iwanami κ.α., 1988).

Το φαινόμενο της αρρενοστειρότητας

Με τον όρο αρρενοστειρότητα ή ανδροστειρότητα εννοούμε την πλήρη ή μερική αδυναμία του ατόμου να παράγει ενεργούς αρσενικούς γαμέτες δηλ. γυρεόκοκκους (Εικ.7). Στη βελτιωτική διαδικασία, ιδιαίτερα για την παραγωγή υβριδισμένου σπόρου καταφεύγουμε συχνά στη χρησιμοποίηση του φαινομένου της ανδροστειρότητας. Γιατί στην παραγωγή υβριδισμένου σπόρου, π.χ. στο καλαμπόκι, πρέπει το ωάριο ενός θηλυκού φυτού μιας καθαρής σειράς (= προϊόν αυτογονιμοποίησης για 5-7 γενεές) να γονιμοποιηθεί από τον γυρεόκοκκο του φυτού μιας άλλης καθαρής σειράς που αποτελεί τον αρσενικό γονέα. Ο καλύτερος τρόπος να διασφαλισθεί αυτός είναι να καταστήσουμε το θηλυκό άτομο που παράγει τα ωάρια αρρενόστειρο. Έτσι η αδυναμία του θηλυκού γονέα να παράγει γυρεόκοκκους θα διασφαλίσει ώστε γυρεόκοκκοι μόνο από το γειτονικό αρρενογόνιμο αρσενικό γονέα να έλθουν



Εικ. 7. Α: Αρρενόστειρη και κανονική ταξιανθία καλαμποκιού και Β: κανονική και αρρενόστειρη ταξιανθία σιταριού.

και να γονιμοποιήσουν τα ωάρια του πρώτου για να δώσουν τον υβριδιόσπορο. Ένας τρόπος να επιτευχθεί αυτό είναι να πάμε έγκαιρα (πριν τινάξουν τη γύρη τους) και να κόψουμε από τα θηλυκά φυτά τις αρσενικές ταξιανθίες (τις φούντες). Όμως αυτό συνεπάγεται κόπο, δαπάνες και στις περιπτώσεις μικροσκοπικών ανθέων όπου θηλυκά και αρσενικά μέρη βρίσκονται μαζί στο ίδιο άνθος (τομάτα, τεύτλο, ηλίανθος, μαρούλι κλπ.) είναι σχεδόν αδύνατο. Γι'αυτό έχουμε καταφύγει στα γονίδια της αρρενοστειρότητας ή και στη χρησιμοποίηση χημικών μέσων για τη θανάτωση της παραγόμενης από τα θηλυκά φυτά γύρης (γαμετοκτονία), χρησιμοποιώντας σαν γαμετοκτόνα: το 2,3,5 τριίωδοβενζοϊκό οξύ, το 2,3 διχλωροίσοβουτυλικό οξύ, το γιββεριλικό οξύ κ.α. Από τα γονίδια της ανδροστειρότητας περισσότερο ενδιαφέρον παρουσιάζουν αυτά που βρίσκονται στο γένωμα των οργανιδίων του κυτοπλάσματος (κυτοπλασματική αρρενοστειρότητα) και λιγότερο αυτά που εδράζονται στα χρωμόσωμα του πυρήνα του φυτού (γενοτυπική αρρενοστειρότητα). Επίσης, υπάρχει και ένας τρίτος τύπος αρρενοστειρότητας που είναι συνδυασμός των δύο προαναφερθέντων.

Κυτοπλασματική αρρενοστειρότητα. Τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες αποτελούν κυτοπλασματικά οργανίδια του ευκαρυωτικού φυτικού κυττάρου. Τα οργανίδια αυτά παρουσιάζουν πολλές ομοιότητες με τα βακτηριακά κύτταρα. Η διαίρεση των οργανιδίων αυτών με σχάση όπως στα βακτήρια, το κυκλικό και γυμνό από βασικές πρωτεΐνες DNA καθώς επίσης και ο τρόπος έκφρασης των γονιδίων δείχνει πολλές ομοιότητες ανάμεσα στα οργανίδια αυτά

και τα βακτήρια. Οι ομοιότητες αυτές οδήγησαν τη Singer να προτείνει τη λεγόμενη **συμβιωτική** θεωρία για την προέλευση του ευκαρυωτικού κυττάρου.

Σύμφωνα με την υπόθεση της Singer τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες ήταν κάποτε μονοκύτταρα βακτήρια και κυανοφύκη που ζούσαν ελεύθερα μόνα τους (ίδια ή παρόμοια με τα βακτήρια και κυανοφύκη που υπάρχουν ελεύθερα και σήμερα). Σε κάποια φάση της εξέλιξης οι μικροοργανισμοί αυτοί βρέθηκαν στο εσωτερικό κάποιων πρωταρχικών ευκαρυωτικών κυττάρων. Η συμβίωση αυτή των δύο οργανιδίων με το ευκαρυωτικό κύτταρο έδωσε στον ξενιστή τους τεράστια ενεργειακά πλεονεκτήματα γιατί πρόσφεραν δύο πολύ αποτελεσματικούς τρόπους απόκτησης ενέργειας στο ευκαρυωτικό κύτταρο. Το μεν προ-μιτοχονδριακό βακτήριο πρόσθεσε στο ευκαρυωτικό κύτταρο το μηχανισμό της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης όπου χρήσιμη ενέργεια συσσωρεύεται με τη μορφή ATP από την καύση των τροφών, το δε προ-χλωροπλαστικό κυανόφυκος δώρισε στον ξενιστή το μηχανισμό της φωτοσύνθεσης όπου η ηλιακή πλέον ενέργεια μετατρέπεται σε ATP σε πρώτη φάση και στη συνεχεία σε χρήσιμες οργανικές ενώσεις.

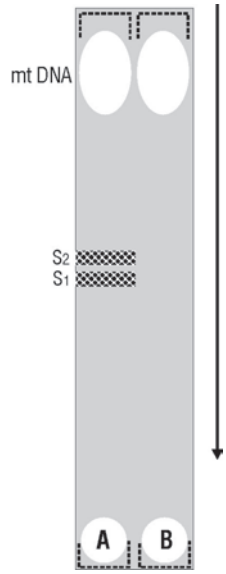
Βέβαια αυτό δεν σημαίνει πως δεν υπάρχουν ουσιαστικές διαφορές ανάμεσα στα σημερινά βακτήρια και κυανοφύκη από τη μια μεριά και τα μιτοχόνδρια και τους χλωροπλάστες από την άλλη. Πολλές από τις πρωτεΐνες των οργανιδίων κωδικοποιούνται από γονίδια του πυρήνα των ευκαρυωτικών κυττάρων και υπάρχουν ενδείξεις πως γονίδια από τα οργανίδια μπορεί να μετακινηθούν μεταξύ των οργανιδίων και προς τον πυρήνα. Ουσιαστικές διαφορές υπάρχουν και στον τρόπο δόμησης και στον τρόπο έκφρασης μερικών γονιδίων ανάμεσα στα οργανίδια και τα βακτήρια. Μάλιστα, μερικές ιδιομορφίες του γενετικού κώδικα των μιτοχονδρίων δεν τις ανταμώνουμε στο γενετικό κώδικα όπως αυτός χρησιμοποιείται στη μεταφραστική λειτουργία των ριβοσωματίων όλων των υπολοίπων προκαρυωτικών και ευκαρυωτικών κυττάρων.

Ότι τα οργανίδια αυτά είναι φορείς γονιδίων προήλθε από μελέτες που γινόταν σε δύο διαφορετικές κατευθύνσεις. Η πρώτη αφορά τον τρόπο κληρονόμησης μερικών χαρακτήρων στα φυτά και στα ζώα. Η κληρονόμηση των χαρακτήρων αυτών δεν υπάκουε τους Μενδελικούς κανόνες οι οποίοι καθορίζουν τον τρόπο κληρονόμησης των γονιδίων του πυρήνα. Οι χαρακτήρες αυτοί εμφανίζουν μητρική κληρονόμηση. Περνούν από τη μία γενιά στην επόμενη μόνο από τη μητέρα μα όχι από τον πατέρα. Τελικά, όπως αποδείχθηκε, το κυτόπλασμα (με τα οργανίδια) του μεγάλου σε μέγεθος ωαρίου είναι υπεύθυνο για τη μεταφορά των χαρακτήρων αυτών από μια γενιά στην επόμενη και όχι ο πυρήνας. Για το λόγο αυτό τα γονίδια αυτά λέγονται και κυτοπλασματικά γονίδια (cytoplasmic genes). Βρέθηκε δηλαδή πως το μεγάλο σε μέγεθος ωά-

ριο είναι αυτό που στην περίπτωση του ζώου φέρει τα μιτοχόνδρια στο ζυγώτη της επόμενης γενεάς και στην περίπτωση των φυτών φέρει τα μιτοχόνδρια και τους χλωροπλάστες. Τα μικρά σπερματοζωάρια ή οι γυρεόκοκκοι φέρουν μόνο τον πυρήνα και σχεδόν στερούνται κυτοπλάσματος και κατά συνέπεια και οργανιδίων. Μάλιστα, σε πολλές περιπτώσεις βρέθηκε ότι ακόμη και όταν το λιγοστό κυτόπλασμα του γυρεοκόκκου περικλείει κάποιο χλωροπλάστη, τα γονίδια του, γρήγορα, σε άλλες περιπτώσεις αδρανοποιούνται και σε άλλες καταστρέφονται τελείως. Έτσι, τα οργανίδια και κατά συνέπεια και τα γονίδια τους, περνούν στην επόμενη γενεά μόνο μέσου των ωαρίων της μητέρας.

Η δεύτερη κατεύθυνση έρευνας που έδειξε την ύπαρξη γονιδίων στα οργανίδια ήταν η βιοχημική ανίχνευση και απομόνωση DNA στο μιτοχόνδριο και στο χλωροπλάστη. Τέτοια γονίδια που ακολουθούν κυττοπλασματική κληρονόμηση βρέθηκαν υπεύθυνα για την αρρενοστειρότητα στο καλαμπόκι.

Σήμερα, χάρη στις εργασίες του Levings και των συνεργατών του, γνωρίζουμε πως φορέας της κυτοπλασματικής αρρενοστειρότητας του καλαμποκιού είναι το γένωμα του μιτοχονδρίου στα φυτά της μητρικής σειράς. Όταν ο Levings ηλεκτροφόρησε mtDNA από μια κανονική ανδρογόνιμη σειρά καλαμποκιού παρατήρησε την αναμενόμενη ζώνη του κυκλικού mtDNA (Εικ. 8). Όμως στο δείγμα του mtDNA από μια αρρενόστειρη σειρά πέρα από τη ζώνη αυτή του mtDNA παρατήρησε και δύο πολύ μικρότερα πάλι κυκλικά DNA που μοιάζαν με πλασμίδια του μιτοχονδριακού γενώματος. Επιπλέον, δείχθηκε πως στις κανονικές σειρές τα πλασμίδια αυτά είναι ενσωματωμένα στο mtDNA. Επομένως, η ενσωμάτωση τους στο mtDNA οδηγεί σε ανδρογόνιμα φυτά καλαμποκιού, ενώ η αποκοπή τους οδηγεί σε αρρενοστειρότητα. Ίσως τελικά αποδειχθεί πως στο DNA των πλασμιδίων αυτών που ονομάστηκαν S_1 και S_2 (από το sterility = στειρότητα) περιλαμβάνεται ένα μέρος των γονιδίων για τα rRNA που η απομάκρυνση τους από το mtDNA παραλύει σημαντικά τη λειτουργικότητα των μιτοχονδρίων στην παραγωγή ενέργειας. Παράλληλα εντοπίσθηκαν και άλλα γονίδια του μιτοχον-



Εικ. 8: Μιτοχονδριακό γένωμα: Α. αρρενόστειρης, Β. κανονικής καθαρής σειράς καλαμποκιού.

δριακού γενώματος υπεύθυνα για αρρενοστειρότητα. Τα μιτοχόνδρια από τις αρρενόστειρες σειρές στο καλαμπόκι αποτελούν στις μέρες μας αντικείμενο εντατικής έρευνας για τρεις λόγους:

Πρώτο: Γιατί η κατανόηση της βιολογίας τους ήδη οδηγεί στον εντοπισμό, στην κατανόηση και την αξιοποίηση της αρρενοστειρότητας και σε άλλα φυτικά είδη για την παραγωγή φτηνού υβριδιόσπορου. Πράγματι μετά την ανακάλυψη αυτή του Levings για το ρόλο των πλασμιδίων του μιτοχονδριακού γενώματος στην ανδροστειρότητα, γρήγορα ανακαλύφθηκαν παρόμοια πλασμίδια στον ηλίανθο, στα ζαχαρότευτλα κ.α. Αντίθετα, στο κουκί βρέθηκε πως ανδροστειρότητα προκαλούν άλλα έγκλειστα του κυτοπλάσματος εκτός μιτοχονδρίου. Στην προκειμένη περίπτωση του κουκιού, πρόκειται για σωματίδια RNA και πρωτεΐνες (κάτι δηλ. σαν RNA-ιοί) που η παρουσία τους στο κυτόπλασμα προσδίδει αρρενοστειρότητα στο φυτό.

Δεύτερο: Τα ιδιόμορφα μιτοχόνδρια στις αρρενόστειρες σειρές πέρα από την αρρενοστειρότητα προσδίνουν στις σειρές αυτές του καλαμποκιού μεγάλη ευαισθησία στο μύκητα *Helminthosporium* sp. που σε μια χρονιά κατέστρεψε πάνω από το 50% της παραγωγής καλαμποκιού στις ΗΠΑ, γιατί όλοι οι γεωργοί έσπειραν υβριδιόσπορο που προερχόταν από αρρενόστειρες μητέρες. Επομένως, η κατανόηση της λειτουργίας του γενώματος αυτών των μιτοχονδρίων πιστεύεται να οδηγήσει στην κατανόηση και της ευπάθειας αυτής και την αντιμετώπιση παρόμοιων επιδημιών.

Τρίτο: Τα πλασμίδια S_1 και S_2 του μιτοχονδρίου μια και μπαινοβγαίνουν στο mtRNA ίσως αποδειχθούν πολύτιμοι φορείς για την είσοδο ξένου DNA από οποιαδήποτε άλλη πηγή στο γένωμα του μιτοχονδρίου.

Γενοτυπική αρρενοστειρότητα. Λιγότερα συχνά για την παραγωγή υβριδιόσπορου σε φυτά όπως το μαρούλι, η τομάτα κ.α. βρέθηκαν γονίδια ανδροστειρότητας που εδράζονται στα χρωμόσωμα του πυρήνα των φυτικών κυττάρων. Τα γονίδια αυτά κατά κανόνα ακολουθούν υποτελή κληρονόμηση και η χρήση τους είναι γι'αυτό δύσκολη, μια και η εκδήλωση τους επισκιάζεται από τα κυρίαρχα κανονικά γονίδια της ανδρογονιμότητας. Λεπτομέρειες για τη χρήση και των δύο κατηγοριών (κυτοπλασματικών και γενοτυπικών) γονιδίων ανδροστειρότητας θα αναφερθούν παρακάτω στα κεφάλαια της παραγωγής υβριδιόσπορου.

Δημιουργία αρρενόστειρων σειρών με τη Γενετική Μηχανική. Οι πρόσφατοι πρόοδοι στον τομέα της Γενετικής Μηχανικής στα φυτά, ως γνωστόν, επέτρεψαν την απομόνωση, το χειρισμό και μεταφορά πολλών γονιδίων στα φυτά. Μεταξύ των γονιδίων που μεταφέρθηκαν είναι και γονίδια που οδηγούν σε αρρενοστειρότητα μια και όπως είπαμε ο χαρακτήρας αυτός διευκολύνει

κατά πολύ τη δημιουργία υβριδιόσπορου. Ένα τέτοιο γονίδιο που κωδικοποιεί μια ριβονουκλεάση (ένζυμο που υδρολύει το RNA) και μάλιστα η εκδήλωση του στον ύπερο είναι υπεύθυνη για το μηχανισμό του γαμετοφυτικού ασυμβιβάστου στα φυτά (κοίταξε παρακάτω) χρησιμοποιείται περισσότερο. Συγκεκριμένα το ένζυμο δρά στον ύπερο αναστέλει την ανάπτυξη καταστρέφοντας τα RNA του βλαστάνοντος για τη γονιμοποίηση γυρεοσωλήνα και τον καταστρέφει οδηγώντας στο ασυμβίβαστο. Το γονίδιο αυτό μεταφέρθηκε στον καπνό, στο λάχανο κ.α. και με τη βοήθεια του κατάλληλου υποκινητή, η έκφραση του περιορίσθηκε στο στρώμα των κυττάρων του ταπέτη. Η συντιθέμενη ριβονουκλεάση καταστρέφει όλα τα RNA των κυττάρων αυτών με συνέπεια την πλημελή εκτροφή των αναπτυσσόμενων γυρεοκόκκων και την καταστροφή τους.

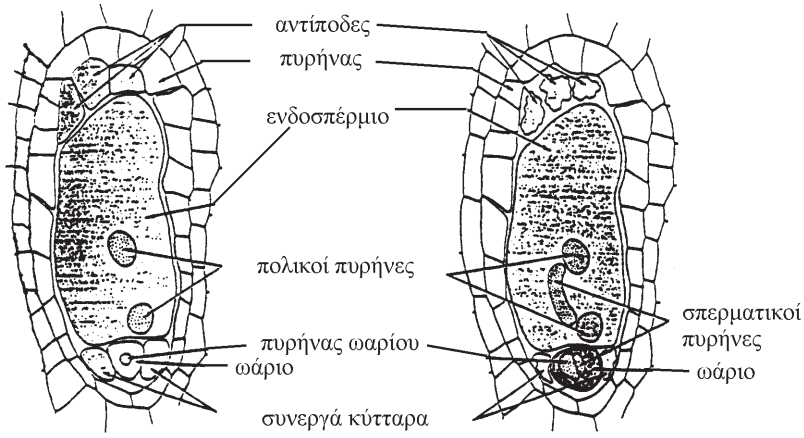
Ωοθήκη και ανάπτυξη εμβρυόσακκου

Το μέρος του φυτού όπου σχηματίζεται ο σπόρος είναι ο ύπερος. Υπάρχει ύπερος με ένα καρπόφυλλο, π.χ. ψυχανθή, πολλά καρπόφυλλα ενωμένα λίγο ως πολύ π.χ. πατάτα, βαμβάκι όπως στα περισσότερα καλλιεργούμενα φυτά και πολλά χωριστά καρπόφυλλα, π.χ. φράουλα. Όπου υπάρχει πλήρη ένωση των καρπόφυλλων, ο ύπερος εμφανίζεται ως απλός π.χ. τεύτλα.

Στην άκρη κάθε καρπόφυλλου δημιουργούνται οι σπερμοβλάστες από τον πλακούντα. Μπορεί να είναι μια σπερμοβλάστη, όπως στα αγροστώδη, δύο σπερμοβλάστες από τις οποίες η μία απορροφάται όπως στα πυρηνόκαρπα, πολλές σπερμοβλάστες, όπως στα ψυχανθή, ή πολλές σπερμοβλάστες σε πολλούς συμφυείς χώρους όπως στη τομάτα ή στο βαμβάκι.

Εντός της σπερμοβλάστης βρίσκεται συνήθως ένα μητρικό μεγασποριοκύτταρο. Για να σχηματιστεί από αυτό ο εμβρυόσακκος, όλα τα καλλιεργούμενα φυτά ακολουθούν τον κανονικό τύπο ανάπτυξης. Δηλαδή το μητρικό μεγασποριοκύτταρο υφίσταται μειωτική διαίρεση και δίνει τέσσερα απλοειδή μεγασπόρια, από τα οποία τα τρία ατροφούν και καταστρέφονται, ενώ το ένα μεγαλώνει και δίνει τον εμβρυόσακκο. Τρεις μιτωτικές διαιρέσεις συμβαίνουν στη συνέχεια σ'αυτό το κύτταρο, με αποτέλεσμα τη δημιουργία οκτώ πυρήνων που οδεύουν τέσσερις στον κάθε πόλο. Δύο από αυτούς (ένας από κάθε άκρο) μεταναστεύουν στο κέντρο του εμβρυόσακκου όπου συγχωνεύονται και σχηματίζουν το δευτερογενή πυρήνα ή τα πολικά σωμάτια. Από τα τρία κύτταρα του πόλου, που έχει η μικροπύλη, το μεσαίο και μεγαλύτερο αποτελεί το ωοκύτταρο ή ωάριο ή ωό, τα άλλα δύο τους συνεργούς ή σύνεργα κύτταρα, (Εικ. 9). Τα τρία κύτταρα του αντίθετου πόλου αποτελούν τους

αντίποδες. Μπορεί να παραμείνουν ανενεργοί οι αντίποδες ή να σχηματίσουν μια μάζα κυττάρων όπως στα αγροστώδη και τα σταυρανθή.



Εικ.9. Εμβρυόσακος πριν και μετά την είσοδο των σπερματικών πυρήνων.

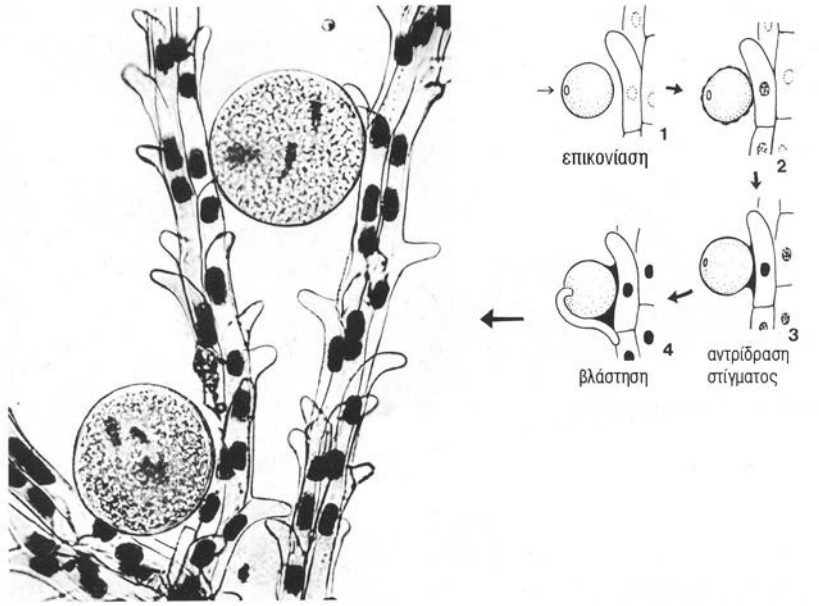
1.3. Επικονίαση

Η προέλευση και τα γνωρίσματα της γύρης είναι ουσιώδη για τη σποροποίηση. Μετά το σχηματισμό της γύρης οι τέσσερις γυρεόσακκοι παύουν να έχουν χωριστά κυτταρικά τοιχώματα. Η έλλειψη της ατμοσφαιρικής υγρασίας ξηραίνει τους ανθήρες και έτσι δημιουργείται ένα ή περισσότερα ανοίγματα στις πλευρές των ανθήρων από όπου χύνεται η γύρη. Πιο σπάνια σχηματίζεται ένα άνοιγμα σαν πόρος στην κορυφή του ανθήρα και ελευθερώνεται η γύρη π.χ. πατάτα. Με την ελευθέρωση της γύρης, τίθεται σε λειτουργία η έννοια επικονίαση.

Επικονίαση δηλαδή είναι, η μεταφορά της ώριμης γύρης στο ώριμο στίγμα του ίδιου άνθους ή σε στίγμα άλλου άνθους του ίδιου φυτού. Έτσι, στα τέλεια άνθη, γύρη από τους ανθήρες προσκολλάται στο στίγμα του ίδιου του φυτού. Το είδος αυτό της επικονίασης ονομάζεται αυτεπικονίαση. Είναι λοιπόν αυτεπικονίαση η μεταφορά γύρης από έναν ανθήρα στο στίγμα του ίδιου άνθους όπως συμβαίνει για παράδειγμα στο σιτάρι, κριθάρι, βρώμη, φασόλι κ.α. ή η μεταφορά γύρης από τους ανθήρες στα στίγματα άλλων ανθέων του ίδιου φυτού όπως συμβαίνει στα μόνοικα φυτά π.χ. καπνός, βαμβάκι. Τότε έχουμε αυτεπικονίαση και στη συνέχεια αυτογονιμοποίηση στα φυτά αυτά (Εικ. 10). Αυτογονιμοποίηση επίσης συμβαίνει όταν η επικονίαση γίνεται ανάμεσα σε φυτά που έχουν αναπαραχθεί βλαστικά από το ίδιο φυτό π.χ. πατάτα. Η πε-

ρίπτωση όμως αυτή είναι περιορισμένη δηλαδή συμβαίνει σε μικρό ποσοστό στα καλλιεργούμενα φυτά.

Σταυρεπικονίαση είναι η μεταφορά γύρης ανάμεσα σε δύο φυτά διαφορετικής γενετικής σύστασης. Τα φυτά αυτά ανήκουν σε διαφορετικές ποικιλίες, είτε μπορούν να ανήκουν στην ίδια ποικιλία γιατί όπως θα δούμε παρακάτω υπάρχουν ποικιλίες που τα φυτά δεν έχουν τον ίδιο γενότυπο, για παράδειγμα καλαμπόκι, ηλίανθος κ.ά. Ο τρόπος μεταφοράς της γύρης είναι ένα μέσο διάκρισης των σταυρογονιμοποιούμενων φυτών. Διακρίνονται σε: ανεμόφιλα π.χ. καλαμπόκι, σπανάκι, σίκαλη κ.α., υδρόφιλα: διάφορα υδροχαρή φυτά, και ζωόφιλα π.χ. σπαράγγι, κουκιά, λάχανο, τριφύλλι κ.α.



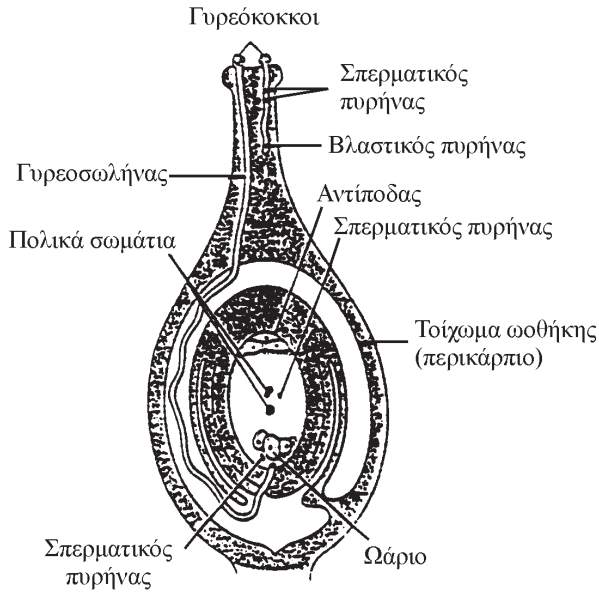
Εικ. 10. Βλάστηση γυρεοκόκκου στην επικονίαση σιταριού (Iwanami κ.α., 1988).

1.4. Γονιμοποίηση

Η διεργασία κατά την οποία ενώνεται το ωάριο με τον έναν σπερματικό πυρήνα και ο δευτερογενής πυρήνας του εμβρυοσάκκου με τον άλλο, ονομάζεται διπλή γονιμοποίηση. Αποτέλεσμα της γονιμοποίησης είναι η δημιουργία ενός διπλοειδούς πυρήνα, του ζυγώτη (έμβρυο) και ενός τριπλοειδούς του ενδοσπερμίου.

Οι γυρεοσωλήνες εισέρχονται στον εμβρυόσακκο από διαφορετικά μέρη,

αλλά συνήθως περνούν από τα σύνεργα κύτταρα. Στα συνεργά κύτταρα το άκρο του γυρεοσωλήνα ανοίγει με ώσμωση και το κυτόπλασμα και οι πυρήνες ελευθερώνονται. Η γονιμοποίηση είναι η αρχή της δημιουργίας του σπόρου (Εικ.11). Το έμβρυο που περικλείει θα αναπτυχθεί σε ένα νέο φυτό και το ενδοσπέρμιο θα εξασφαλίσει την ανάπτυξη του νέου φυτού στα πρώτα στάδια.



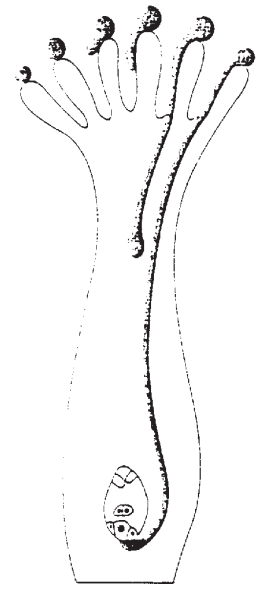
Εικ. 11. Η διεργασία της γονιμοποίησης.

Το φαινόμενο του ασυμβίβαστου

Η εξέλιξη των πολυκύτταρων οργανισμών συνοδεύθηκε από αναγνώριση και επικοινωνία κυττάρου από κύτταρο, σημαντική για την ικανότητα κάθε οργανισμού να διακρίνει ανάμεσα στο ίδιο και στο διαφορετικό κύτταρο. Τα φυτά διαθέτουν έναν μηχανισμό που εμποδίζει την αυτογονιμοποίηση και ευνοεί τη σταυρογονιμοποίηση. Το φαινόμενο αυτό είναι γνωστό σαν αυτοασυμβίβαστο (SI=Self-Incompatibility) και υπεισέρχεται στην κανονική ανάπτυξη του γυρεοκόκκου και στη μετέπειτα ικανότητα του να αποδώσει τον άρρενα γαμετικό πυρήνα, στο θηλυκό γαμετικό πυρήνα του εμβρυοσάκκου. Σε μια επιτυχή επικονίαση, ο γυρεόκοκκος εγκαθίσταται στο στίγμα, υπεισέρχεται και μεγαλώνει δια μέσου των διπλοειδών ιστών του στίγματος, στη συ-

νέχεια του στύλου και τελικά υπεισέρχεται στην ωοθήκη (Εικ.12). Σε φυτά με αυτοασυμβίβαστο η αλληλεπίδραση γύρης - στύλου οδηγεί στην αναχαίτηση της βλάστησης της γύρης και στην αποτυχία παραγωγής σπόρου.

Ως προς την εξήγηση του φαινομένου του ασυμβιβάστου, όλες οι βιβλιογραφικές αναφορές που έχουν διατυπωθεί βασίζονται σε γενετικούς λόγους. Η αντίδραση του ασυμβιβάστου που παρουσιάζει η γύρη ελέγχεται γενετικά είτε από την αλληλεπίδραση που εμφανίζεται στο γένωμα του απλοειδούς γυρεοκόκκου με το γένωμα των διπλοειδών κυττάρων του στύλου, είτε από την αλληλεπίδραση που εμφανίζεται στο γένωμα των μητρικών κυττάρων του γυρεοκόκκου με το γένωμα των διπλοειδών κυττάρων του στύλου.



Εικ. 12. Διάφοροι μηχανισμοί αναγνώρισης του γυρεόκοκκου.

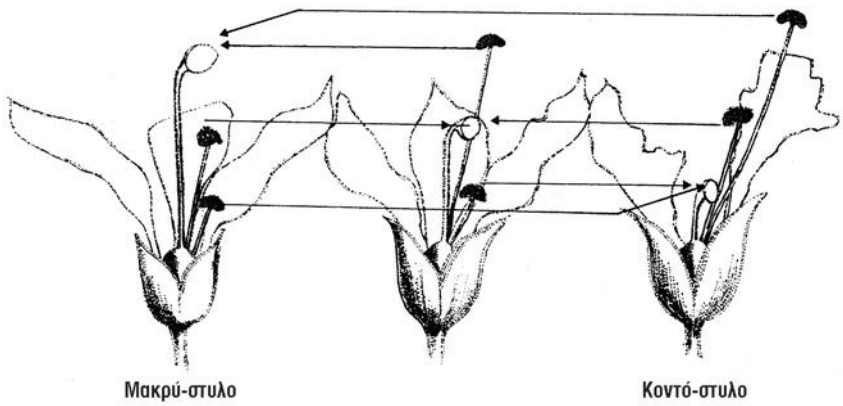
Στη φύση η βλάστηση της γύρης γίνεται αφού επικαθήσουν οι γυρεόκοκκοι στο στίγμα και εφόσον αυτό είναι υποδεκτικό. Η υποδεκτικότητα του στίγματος διαπιστώνεται από την παρουσία στην επιφάνειά του ενός κολλώδους υγρού, του στιγματικού υγρού. Διάφοροι παράγοντες όπως ο παγετός, οι ξηροί άνεμοι, τα ψεκαστικά υγρά κλπ. είναι δυνατόν να μειώσουν την υποδεκτικότητα του στίγματος. Η ταχύτητα αύξησης του γυρεοσωλήνα μέσα στους ιστούς του στύλου εξαρτάται από τη θερμοκρασία και από εσωτερικούς παράγοντες. Θερμοκρασίες, συνήθως 18-24^{o}C ευνοούν τη βλάστηση του γυρεοσωλήνα ώστε σε σύντομο χρονικό διάστημα να καλύπτεται όλο το μήκος του στύλου μέχρι την ωοθήκη. Σε χαμηλότερες θερμοκρασίες οι γυρεοσωλήνες παρουσιάζουν πλασμόλυση. Εκτός από τη θερμοκρασία, τη βλάστηση του γυρεοσωλήνα επηρεάζουν διάφοροι εσωτερικοί παράγοντες, όπως η θρεπτική κατάσταση των ιστών (βόριο, ασβέστιο), το είδος, η πολυπλοειδία και η παρουσία ουσιών οι οποίες επιταχύνουν ή επιβραδύνουν την αύξηση του γυρεοσωλήνα υπό μορφή ασυμβιβάστου.

Έτσι, για τα άτομα που ανήκουν στο ίδιο είδος η φύση παρεμβάλλει εμπόδια στην αυτογονιμοποίηση για να αποφευχθεί η απομόνωση του γενοτύπου και να διευκολυνθεί η δημιουργία νέων γενοτύπων που προσαρμόζονται καλύτερα στο περιβάλλον. Οι δύο μηχανισμοί αυτοασυμβίβαστου είναι **το ομομορφικό** και **το ετερομορφικό**.

Στο ετερομορφικό που βρέθηκε σε 23 βοτανικές οικογένειες (Lamiaceae, Asteraceae κ.α.), παρεμποδίζεται η αυτογονιμοποίηση με:

- το χωρισμό των φύλων, δίοικα φυτά, μόνοικα-δίκλινα π.χ. καλαμπόκι, κολοκυνθοειδή, σπανάκι, σπαράγγι. Στα περισσότερα φυτά η διοικία ελέγχεται από το χρωμόσωμα του φύλου, όπου ετερογαμετικό άτομο (XY) είναι το αρσενικό και ομογαμετικό (XX) είναι το θηλυκό. Το Y συχνά είναι μικρότερο και πιο ετεροχρωματικό από το X χρωμόσωμο.
- την ετεροστυλία στα ερμαφρόδιτα άνθη, όπου υπάρχουν μακρόστυλα ή βραχύστυλα άνθη σε σχέση με το μήκος των ανθήρων, π.χ. βαμβάκι, πατάτα, και
- τη διχογαμία που παρουσιάζεται ως πρωτανδρία, όταν οι ανθήρες ανοίγουν νωρίτερα από το χρόνο που το στίγμα είναι υποδεκτικό π.χ. καλαμπόκι, ηλίανθος, κ.α. ή ως πρωτογυνία όταν τα στίγματα είναι υποδεκτικά νωρίτερα απ'το χρόνο που ανοίγουν οι ανθήρες π.χ. φασόλι.

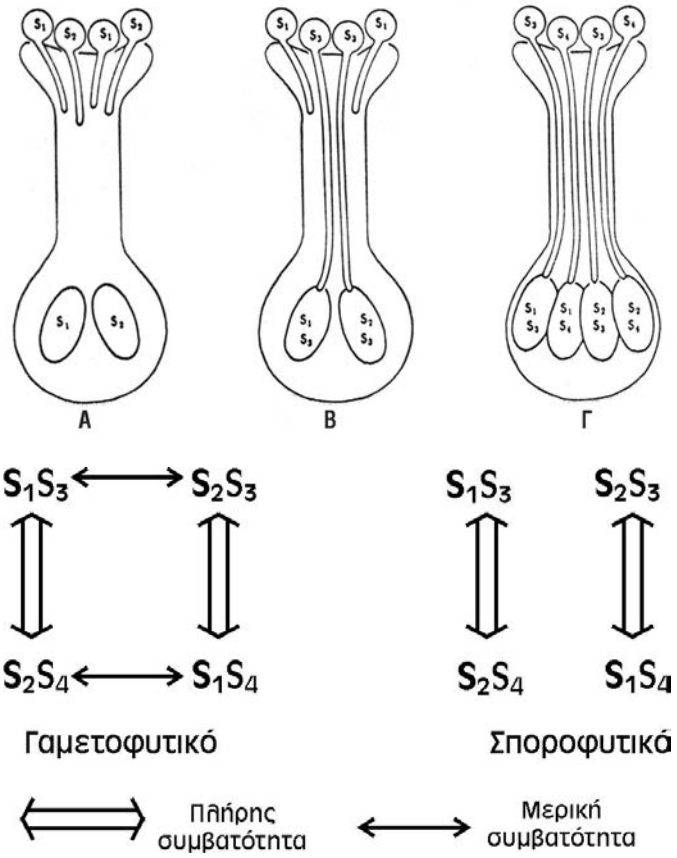
Το ετερομορφικό ασυμβίβαστο περιλαμβάνει επίσης και το διμορφισμό του άνθους όπου δύο μορφές του άνθους συνυπάρχουν στην ίδια συχνότητα μέσα σε πληθυσμούς φυτών με ερμαφρόδιτα άνθη. Η μία με μεγάλο στύλο και ανθήρες συχνά βυθισμένους στην κοιλότητα της στεφάνης και η άλλη με κοντό στύλο και ανθήρες να φτάνουν στην άκρη της στεφάνης. Τυπικά αυτές οι μορφές οδηγούν σε δύο τρόπους γονιμοποίησης. Σε μερικά βοτανικά γένη μπορούν να υπάρξουν τρεις μορφές, η κάθε μια με διαφορετικό μήκος στύλου (τριστυλία), τότε υπάρχουν τρεις τρόποι γονιμοποίησης (Εικ. 13).



Εικ. 13. Τριστυλία στο είδος *Lythrum salicaria*. Τα τόξα δείχνουν τη συμβατότητα της επικονίασης μεταξύ των μορφών του άνθους (Richards, 1997).

Πρώτος ο Δαρβίνος (1877) υπέθεσε ότι τα με αμοιβαίο τρόπο τοποθετημένα στίγματα και ανθήρες μέσα στη στεφάνη δίστυλων και τρίστυλων ανθέων είναι ένας μηχανισμός εξοικονόμησης γύρης. Οι επικονιαστές επισκέπτονται διαφορετικές ανθικές μορφές και αξιοποιούν την πλειονότητα της γύρης, καθώς επικάθονται στα στίγματα. Υπεύθυνη γενετικά είναι ομάδα συνδεδεμένων τριών τουλάχιστον γονιδίων που ελέγχουν είτε το μήκος του στύλου είτε το μήκος του νήματος είτε το μέγεθος της γύρης (Lewis και Jones, 1993).

Στο ομομορφικό αυτοασυμβίβαστο υπάρχουν δύο συστήματα: το γαμετοφυτικό και το σποροφυτικό (Εικ. 14). Στο γαμετοφυτικό η αποδοχή ή η



Εικ. 14. Γαμετοφυτικό σύστημα ασυμβιβάστου που δείχνει τη βλάστηση του γυρεοκόκκου σε συμβατές και μη συμβατές επικονιάσεις. Γυρεόκοκκοι - Στίγματα με Α: ίδια αλληλόμορφα, Β: με ίδια και διαφορετικά αλληλόμορφα, Γ: με διαφορετικά αλληλόμορφα (πάνω). Σχηματική απεικόνιση γαμετοφυτικού και σποροφυτικού συστήματος ασυμβιβάστου (κάτω).

απόρριψη του γυρεόκοκκου, γίνεται από τα κύτταρα του στύλου μέσα στον οποίο βλαστάνει ο γυρεοσωλήνας. Αυτό συμβαίνει όταν το μοναδικό S αλληλόμορφο ενός γυρεόκοκκου είναι ίδιο με ένα από τα δύο αλληλόμορφα των κυττάρων του στύλου. Η ασυμβίβαστη γύρη βλαστάνει και ο γυρεοσωλήνας προχωρεί μέσα στο στύλο, όμως σε διαφορετικά σημεία του στύλου ή απορροφάται ή μερικές φορές εκρήγνυται. Πιο πολύπλοκο γαμετοφυτικό σύστημα έχει περιγραφεί στην οικογένεια Graminae. Ο έλεγχος του ασυμβιβάστου γίνεται από δύο γονίδια (S και Z) με πολλά αλληλόμορφα το καθένα. Τα αλληλόμορφα δρουν συμπληρωματικά και απαιτούνται ίδια αλληλόμορφα σε κάθε θέση στη γύρη και στο στίγμα για να απορριφθεί ο γυρεόκοκκος. Σ' αυτά τα συστήματα η αναχαίτηση του γυρεόκοκκου γίνεται στο στίγμα, πριν εισέλθει ο ασυμβίβαστος γυρεόκοκκος στο στύλο. Αντιπροσωπευτικές βοτανικές οικογένειες του γαμετοφυτικού αυτοασυμβιβάστου είναι οι οικογένειες Solanaceae και Rosaceae.

Στο σποροφυτικό η αποδοχή ή η απόρριψη του γυρεόκοκκου γίνεται από το στίγμα και δεν εξαρτάται μόνο από το δικό του S αλληλόμορφο αλλά και από το ομόλογο αλληλόμορφο του γενώματος από το οποίο προήλθε. Στο σποροφυτικό αυτοασυμβίβαστο η έκφραση των S-αλληλομόρφων αρχίζει κατά το στάδιο της μικροσποριογένεσης (Borojevic, 1990). Δηλαδή, όλοι οι γαμέτες ανεξάρτητα από το ποιο S-αλληλόμορφο πήραν τυχαία κατά τη μειωτική πυρηνοδιαίρεση, μεταφέρουν τις S ουσίες του σπορόφυτου. Στο σποροφυτικό σύστημα η αναχαίτηση του γυρεοσωλήνα γίνεται στην επιφάνεια του στίγματος. Οι γυρεόκοκκοι ή δεν βλαστάνουν ή ο γυρεοσωλήνας αποτυγχάνει να διέλθει από το επιφανειακό στρώμα των κυττάρων του στίγματος. Αντιπροσωπευτική βοτανική οικογένεια του σποροφυτικού αυτοασυμβιβάστου είναι η οικογένεια Cruciferae. Αμφίβολη είναι η γενετική σχέση του ομομορφικού συστήματος με το ετερομορφικό σύστημα. Στο ετερομορφικό αυτοασυμβίβαστο, τα γονίδια που ελέγχουν τα γνωρίσματα του άνθους όπως το μέγεθος των στημόνων και του στύλου είναι στενά συνδεδεμένα με τα γονίδια απόρριψης των γυρεοκόκκων. Βρέθηκαν υπεύθυνα δύο αλληλόμορφα γονίδια. Για το ομομορφικό σύστημα βρέθηκε μία γονιδιακή θέση (S-locus) υπεύθυνη με σειρά πολλαπλών αλληλόμορφων. Αναφέρονται πενήντα ως εξήντα S-αλληλόμορφα για το λάχανο (*Brassica oleracea)* και μέχρι 200 αλληλόμορφα για άλλα είδη. Εξαίρεση αποτελούν η οικογένεια Graminae όπου υπάρχουν δύο γονιδιακές θέσεις (S & Z) όπως προαναφέρθηκε, η οικογένεια Ranuculaceae με τρεις θέσεις και η οικογένεια Chenopodiaceae (είδος *Beta vulgaris*) με 4 γονιδιακές θέσεις (Heizmann, 1992).

Οι S-ουσίες είναι γλυκοπρωτεΐνες (S locus specific glycoproteins ή SLGs,

Nasrallah και Wallace, 1967) και είναι όσες και τα S αλληλόμορφα του αυτοασυμβιβάστου. Οι ουσίες αυτές βρέθηκαν μόνο στο στύλο, ουδέποτε στη γύρη. Μέχρι το τέλος της δεκαετίας του ’80, οι γλυκοπρωτεΐνες (SLGs) ήταν οι μοναδικές ουσίες που βρέθηκαν στα συστήματα (σποροφυτικό και γαμετοφυτικό) του ασυμβιβάστου (Heizmann, 1992).

Στο τέλος της δεκαετίας του ’80, στο ώριμο στίγμα του γένους *Brassica* βρέθηκε να εκφράζεται, παράλληλα με το SLG γονίδιο στην S γονιδιακή θέση, και μία άλλη αλληλουχία ομόλογη με την αλληλουχία του SLG γονιδίου, που ονομάστηκε SLR_1 (S-Locus Related) αλληλουχία. Η αλληλουχία αυτή δεν ήταν πολυμορφική, αλλά σταθερή. Αργότερα, από το *Brassica oleracea* ταυτοποιήθηκε (Boyes et al., 1991) άλλη μία αλληλουχία συγγενική με τα S γονίδια, ή SLR_2. Οι αλληλουχίες της SLR_1 και της SLR_2 βρέθηκαν να απέχουν μεταξύ τους 8,5 χαρτογραφικές μονάδες. Η ταυτοποίηση των SLR_1 και SLR_2 γονιδίων της S γονιδιακής θέσης δεν πρόσθεσε τίποτε στο μηχανισμό αναγνώρισης του ασυμβιβάστου.

Στο τέλος της δεκαετίας του ’90, η απομόνωση του SRK (S-receptor kinase, δέκτης κινάσης) γονιδίου, που εκφράζεται στο στίγμα και είναι συνδεδεμένο με την S γονιδιακή θέση αποτέλεσε την αρχή για την κατανόηση του μηχανισμού του ασυμβιβάστου. Το SRK γονίδιο είναι πολυμορφικό. Κατά τους Sato κ.α. (1991) το SRK γονίδιο εκφράζεται όχι μόνο στο στίγμα, αλλά και στους ανθήρες, στο στάδιο των μικροσπορίων. Αρχικά, πειράματα πολλών ερευνητών (Nasrallah και Nasrallah, 1993; Goring κ.α., 1993) έδειξαν ότι και τα δύο γονίδια (SLG, SRK) που εκφράζονται στο στίγμα είναι απαραίτητα για τη λειτουργία του ασυμβιβάστου. Νεώτερα όμως πειράματα με γενετικώς τροποποιημένα φυτά έδειξαν ότι και μόνον το SRK γονίδιο είναι αρκετό για τη λειτουργία του ασυμβιβάστου των φυτών (Takasaki κ.α., 2001). Το SLG γονίδιο που κωδικοποιεί τις γλυκοπρωτεΐνες απλώς σταθεροποιεί και τονώνει την ικανότητα του SRK γονιδίου στην αναγνώριση της γύρης. Έτσι, ενώ αρχικά οι γλυκοπρωτεΐνες θεωρήθηκαν το “κλειδί” του μηχανισμού του ασυμβιβάστου και έπαιρναν τον πρώτο ρόλο σε πλήθος μοντέλων που υποτίθεται ότι εξηγούσαν το μηχανισμό του ασυμβιβάστου, αποδείχθηκε τελικά ότι ο ρόλος τους ήταν υποδεέστερης σημασίας από τον αρχικά νομιζόμενο (Takasaki κ.α., 2001).

Το 1998 η ταυτοποίηση ουσιών στη γύρη πραγματοποιήθηκε με το γονίδιο που ονομάσθηκε SP11/SCR (S-locus cysteine-rich protein, πλούσια σε κυστεΐνες πρωτεΐνη) (Watanabe κ.α., 2000). Βρέθηκε πως η SP11/SCR, πρωτεΐνη που βρίσκεται στα ταπητικά κύτταρα του γυρεόσακκου δημιουργεί ένα σύμπλοκο με την κινάση (του γονιδίου SRK) και μέσω αυτού του συμπλόκου

πραγματοποιείται η αναγνώριση μεταξύ στίγματος και γύρης (Takayama et al., 2001).

Τελικά, μεταξύ της γύρης και των ιστών του στύλου αναπτύσσεται μια αλληλεπίδραση που εισάγει μηχανισμούς για αναγνώριση του γαμέτη και παρεμβάλλει ένα φράγμα για να παρεμποδιστούν ανεπιθύμητοι γυρεοσωλήνες να βλαστήσουν πολύ πριν έλθουν σε στενή επαφή οι γαμέτες μέσα στον εμβρυόσακο. Στην πραγματικότητα η αλληλεπίδραση αυτή αναπτύσσεται σε διάφορα στάδια: α. κατά τη βλάστηση της γύρης επάνω στο στίγμα, β. κατά τη βλάστηση του γυρεοσωλήνα δια μέσου των ιστών του στύλου και γ. κατά την είσοδο της κορυφής του γυρεοσωλήνα και την απελευθέρωση των σπερματικών πυρήνων μέσα στον εμβρυόσακκο.

Υπάρχουν τρεις βασικά μηχανισμοί που εμποδίζουν την ανάπτυξη ανεπιθύμητης γύρης (ασυμβίβαστο). Στον πρώτο μηχανισμό δρουν οι πρωτεΐνες μαζί με έλαια που έχουν ενσωματωθεί στο γυρεόκοκκο είτε στο εξώστρωμα από τα ταπητικά κύτταρα είτε στο εσώστρωμα κατά την ανάπτυξη του. Όταν η γύρη εγκατασταθεί στο στιγματικό υγρό ελευθερώνει τα πρωτεϊνικά στοιχεία της για να γίνει η αναγνώριση. Υπάρχουν επίσης πρωτεΐνες αναγνώρισης και στο στίγμα. Συναντώνται σαν πρωτεϊνικό περίβλημα στα ονομαζόμενα ξηρά στίγματα (π.χ. αγροστώδη, ηλίανθος) ή στο στιγματικό υγρό που εκκρίνεται από τα υγρά στίγματα (π.χ. πατάτα). Για να ξεπεραστούν οι δυσκολίες σε διασταυρώσεις φυτών που ανήκουν στην κατηγορία αυτή κόβεται το στίγμα και τοποθετείται η γύρη πάνω στο κόψιμο (π.χ. λάχανο).

Στο δεύτερο μηχανισμό ο στύλος παίζει καθοριστικό ρόλο. Μπορεί να σταματήσει την ανάπτυξη του γυρεοσωλήνα είτε με το να τον οδηγήσει σε ατροφία είτε λόγω της αντίθετης χημικής αντίδρασης. Υβριδισμός σε μερικά φυτικά είδη της κατηγορίας αυτής επιτυγχάνεται: 1) Με τη μετακίνηση του στύλου και την αντικατάσταση του στίγματος από το σημείο τομής, ώστε να δοθεί στο γυρεοσωλήνα μικρότερη διαδρομή μέχρι το ωάριο, 2) έκχυση της γύρης σε υδατικό διάλυμα γύρω στην ωοθήκη και 3) αποκοπή των ωοθηκών και τοποθέτηση τους σε θρεπτικό διάλυμα και στη συνέχεια επικονίαση κατευθείαν στις ωοθήκες.

Μια τρίτη αντίδραση της γύρης με τον ύπερο συναντάται στη μικροπύλη. Οι εκκρίσεις από το ωάριο που συγκεντρώνονται στη μικροπύλη έχουν σκοπό να μην επιτρέψουν στους ασυμβίβαστους γυρεοσωλήνες να εισέλθουν στον εμβρυόσακκο έως ότου τελειώσουν οι αποταμιευμένες θρεπτικές ουσίες, δηλαδή ουσιαστικά να τους εξαναγκάσουν σε θάνατο από ασιτία.

Εκτός του αυτοασυμβιβάστου υπάρχει ως γνωστό και το ασυμβίβαστο μεταξύ των ειδών και μεταξύ των γενών (Cross incompatibility=CI). Συγκρινόμενο με το αυτοασυμβίβαστο ουσιαστικά τίποτε δεν είναι γνωστό για τον έλεγχο

του CI. Οι βελτιωτές των φυτών όμως, εδώ και μερικές δεκαετίες προσβλέπουν σε μεθόδους διάσπασης των φραγμών που εμποδίζουν τη συμβατότητα μεταξύ των ειδών. Εφόσον όμως η μοριακή βάση του CI παραμένει ακόμη άγνωστη και η σχέση μεταξύ αυτοασυμβιβάστου και CI αδιευκρίνιστη, ο πιθανός χειρισμός του CI για βελτίωση των φυτών φαίνεται ακόμη πολύ μακρυά.

1.5. Ανάπτυξη καρπών και σπόρων

Καρπός γενικά θεωρείται, η ώριμη, αυξημένη σε μέγεθος ωοθήκη. Μερικές φορές συμμετέχουν στο σχηματισμό ανθικά μέρη στενά συνδεδεμένα με την ωοθήκη και έτσι αποτελούν μέρη του καρπού. Ο καρπός περικλείει έναν ή περισσότερους σπόρους μέχρι την ωρίμανση και χρησιμεύει έπειτα για τη διασπορά τους. Τα άλλα μέρη του άνθους που συμμετέχουν στο σχηματισμό του καρπού μπορεί να είναι ο ανθικός άξονας, π.χ. φράουλα, τα καρπόφυλλα, π.χ. τομάτα και τα φύλλα περιάνθιου που αποτελούν μέρος του καρπού π.χ. μούρα.

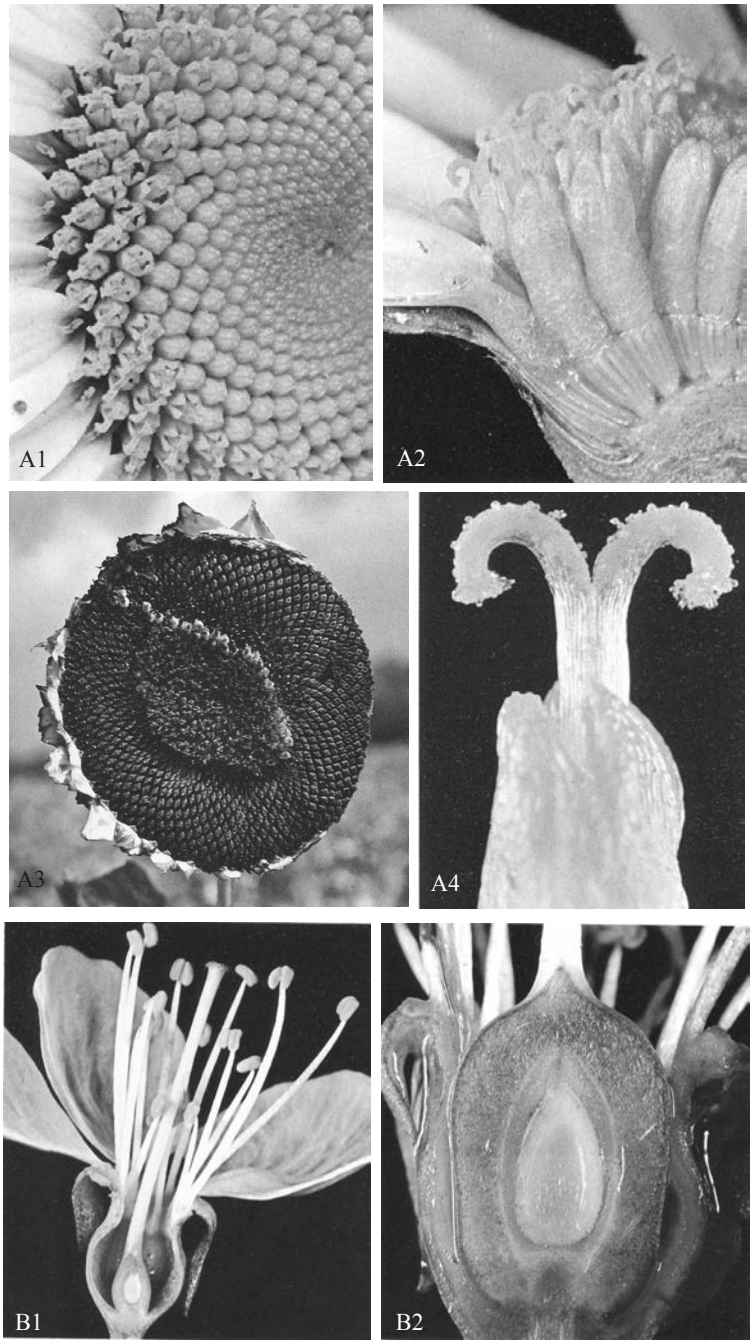
Καθημερινά συνηθίζουμε να ονομάζουμε "καρπό" το χυμώδες, εδώδιμο προϊόν που καταναλώνουμε. Δηλαδή, το μήλο, το πορτοκάλι, το ροδάκινο, το κεράσι ή το σταφύλι. Προϊόντα όπως η μελιτζάνα, το κολοκύθι, η μπάμια και η τομάτα, συνήθως τα ονομάζουμε "λαχανικά", ενώ "σπόρους" αποκαλούμε τα προϊόντα που συγκομίζουμε με το αλώνισμα όπως το σιτάρι, καλαμπόκι, ρύζι, φασόλια κ.α. Καρποί όμως είναι και τα λαχανικά και οι σπόροι.

Ο καρπός αποτελείται από το τοίχωμα και τους σπόρους που περικλείονται από αυτό. Το τοίχωμα ονομάζεται περικάρπιο. Προέρχεται από αλλοίωση των τοιχωμάτων της ωοθήκης. Οι καρποί μπορεί να διακριθούν ανάλογα με το περικάρπιο σε:

Ξηρούς: δηλ. στεγνούς, με περικάρπιο υμενώδες, σκληρό, ξυλώδες, π.χ. καρότο, σέλινο, σπανάκι, μαρούλι, σιτάρι, ηλίανθος, καπνός κ.α. και

***Σαρκώδεις*:** με ολόκληρο το περικάρπιο ή μέρη αυτού χυμώδη π.χ. μήλο, ροδάκινο, κεράσι, τομάτα, ελιά, σταφύλι κ.α.

Μία άλλη ταξινόμηση των καρπών γίνεται με βάση τον αριθμό των ωαρίων και ανθέων που συμμετέχουν στο σχηματισμό τους. Είναι: ***απλοί*** ή ***μονήρεις:*** αποτελούνται από μια μόνο ωοθήκη με ένα ή περισσότερα καρπόφυλλα. Μπορεί να είναι ξηροί ή σαρκώδεις. Στην κατηγορία αυτή ανήκουν οι καρποί των περισσότερων φυτών, όπως ο λοβός ή χέδρωπας των ψυχανθών, η καρύοψη που έχουν τα σιτηρά, η κάψα του καπνού, το αχαίνιο του ηλίανθου, η δρύπη που σχηματίζουν τα μήλα, αχλάδια, κεράσια, δαμάσκηνα, η ράγα του σταφυλιού και της τομάτας κ.α. (Εικ.15α).



Εικ. 15α. Τα διαδοχικά στάδια που ακολουθεί ένα άνθος για να γίνει καρπός. A1-A4: άνθος και καρπός ηλίανθου, B1-B2: άνθος και καρπός κερασιάς.



Εικ. 15β. Τα διαδοχικά στάδια που ακολουθεί ένα άνθος φράουλας για να γίνει καρπός

Οι καρποί ενός μικρού ποσοστού καλλιεργούμενων φυτών δεν σχηματίζουν μονήρεις καρπούς, αλλά οι καρποί τους ανήκουν σε μια από τις δύο ακόλουθες κατηγορίες. Είναι ***συγκάρπιο*** που προκύπτει από σύμφυση περισσοτέρων ανθέων σε ένα ενιαίο σχηματισμό π.χ. βατόμουρα, ανανάς. Ή πάλι μπορεί να είναι ***σύνθετοι*** που προέρχονται από σύμφυση ανθέων που συγκρατούνται από μέρη του άνθους σε ομάδα, π.χ. μούρο και φράουλα (Εικ. 15β). Οι δύο αυτές κατηγορίες είναι περιορισμένης σημασίας.

Η ανάπτυξη καρπών και σπόρων είναι στενά συνδεδεμένη, έτσι ώστε αποτυχία του ενός επηρεάζει το δέσιμο του άλλου. Στα μήλα και στα αχλάδια, για παράδειγμα η ανάπτυξη σπόρων προκαλεί την έκκριση ορμονών που υποστηρίζουν την ανάπτυξη των καρπών. Αν οι σπόροι που αναπτύσσονται είναι πολύ λίγοι, η ορμόνη που θα παραχθεί δεν θα είναι ικανοποιητική για τη συγκράτηση των καρπών με αποτέλεσμα να χαθούν και οι λίγοι σπόροι που τυχόν έχουν δέσει. Το πρόβλημα αυτό μπορεί να ξεπεραστεί με τη χρήση κατάλληλων ορμονών (αυξίνες, γιββεριλίνες, κυτοκινίνες).

Σπόροι είναι το προϊόν της γονιμοποιημένης σπερμοβλάστης που αποτελείται από το έμβρυο, το θρεπτικό ιστό και το φλοιό που τα περιβάλλει. Η έννοια του σπόρου περιέχει δύο βασικές αρχές ότι: πρώτον, ο σπόρος είναι ζωντανός οργανισμός και δεύτερον μπορεί να επαναφέρει το αρχικό φυτό. Ο σπόρος θα επαναφέρει ολόκληρο το φυτό, έστω και αν έχουν περάσει πολλά έτη από το θάνατο του φυτού από το οποίο έχει προέλθει. Βέβαια με την πάροδο των ετών χάνεται ή μειώνεται η φυτρωτική του ικανότητα.

Μέσα στο σπόρο αποθηκεύονται θρεπτικές ουσίες ικανές για να καταστήσουν αυτάρκες το νεαρό φυτό για ένα χρονικό διάστημα, ως ότου αναπτύξει τα μέρη του, που φωτοσυνθέτουν. Οι θρεπτικές ουσίες είναι:

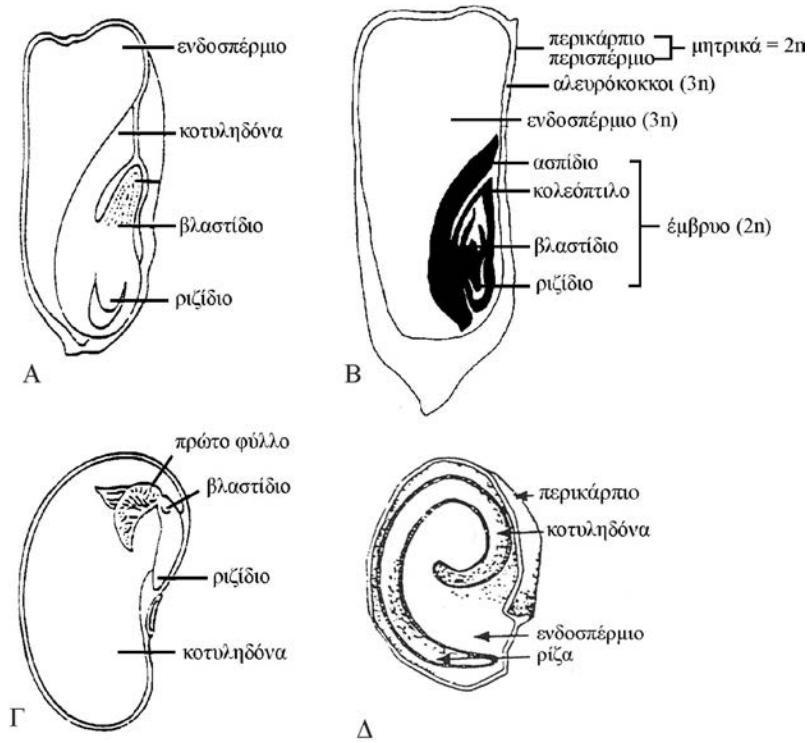
ΥΔΑΤΑΝΘΡΑΚΕΣ: κύρια με τη μορφή του αμύλου που αποθηκεύεται στο ενδοσπέρμιο.

ΠΡΩΤΕΪΝΕΣ: που αποθηκεύονται στις κοτυληδόνες.

ΕΛΑΙΑ: που αποθηκεύονται κύρια στις κοτυληδόνες και το έμβρυο.

Οι υδατάνθρακες αποθηκεύονται στους σπόρους υπό μορφή αμύλου. Στα σιτηρά το άμυλο αποταμιεύεται στο ενδοσπέρμιο, ενώ στα σπέρματα των ψυχανθών συγκεντρώνεται στις κοτυληδόνες. Από τα σάκχαρα συναντάται κυρίως η σακχαρόζη. Τα λίπη κατά κανόνα βρίσκονται στο έμβρυο. Έτσι, κατά την επεξεργασία του καλαμποκιού, το άμυλο εξάγεται από το ενδοσπέρμιο, ενώ το λάδι από το έμβρυο. Πλούσια σε λάδι είναι οι σπόροι της αμυγδαλιάς, της φυστικιάς, ενώ στην ελιά περιέχει λάδι ολόκληρος ο καρπός. Μεγάλη περιεκτικότητα σε πρωτεΐνη έχουν οι σπόροι των ψυχανθών καθώς και της αμυγδαλιάς ή φυστικιάς. Οι σπόροι των σιτηρών περιέχουν μικρότερη ποσότητα πρωτεϊνών.

Ανάλογα με το ποια αποθησαυριστική ουσία κυριαρχεί στο εσωτερικό του



Εικ. 16. Τομή σπόρου: Α. Σίτου, Β. Καλαμποκιού, Γ. Φασολιού και Δ. Κρεμμυδιού

σπόρου οι σπόροι χαρακτηρίζονται σε αλευρώδεις (π.χ. σιτηρά), πρωτεϊνούχους (π.χ. ψυχανθή), οστεώδεις ή λιθώδεις (π.χ. Liliaceae) και λιπαρούς (π.χ. ελιά) (Εικ.16). Ο φλοιός του σπόρου χρησιμεύει για την προστασία του και τον αποτελούν οι χιτώνες της σπερμοβλάστης και το εξωτερικό τοίχωμα του σπερματικού πυρήνα. Μερικές φορές έχει διάφορα εξαρτήματα, όπως μακρές ίνες (π.χ. βαμβάκι), αγκάθια (π.χ. σπανάκι) που υποβοηθούν τη φυσική διασπορά του.

Γενετική Ενδοσπερμίου

Στους εγγενώς αναπαραγόμενους οργανισμούς καθόλη τη διάρκεια του βιολογικού κύκλου, παρατηρούνται αλλαγές στο πρότυπο έκφρασης των γονιδίων τους. Οι αλλαγές αυτές είναι σημαντικές στα πρώτα στάδια ανάπτυξης και ιδιαίτερα μετά τη γονιμοποίηση, καθώς με τη δημιουργία του ζυγώτη, σηματοδοτείται ένας νέος οργανισμός.

Στα αγγειόσπερμα πριν τη γονιμοποίηση ο εμβρυόσακκος περιέχει το ωοκύτταρο, τις δύο συνεργίδες, τους τρεις αντίποδες και τον δευτερογενή πυρήνα, ο οποίος προκύπτει από την ένωση των δύο πολικών πυρήνων. Μετά την επικονίαση η διπλή γονιμοποίηση που λαμβάνει χώρα έχει ως αποτέλεσμα το σχηματισμό του εμβρύου και του ενδοσπερμίου, αντίστοιχα. Ο γονιμοποιημένος δευτερογενής πυρήνας υφίσταται μιτωτικές πυρηνοδιαιρέσεις και ανάπτυξη του ενδοσπερμίου. Το ενδοσπέρμιο παράγει άμυλο, λιπίδια και πρωτεΐνες, ουσίες απαραίτητες για τον εφοδιασμό του εμβρύου και την κάλυψη των θρεπτικών αναγκών του. Στα Cruciferae (λάχανο, κ.ά.), το ενδοσπέρμιο εκφυλίζεται γρήγορα προς όφελος του εμβρύου, ενώ στα Graminae (κριθάρι, κ.ά.) παραμένει το κυριότερο τμήμα σε μέγεθος και βάρος του σπόρου.

Μετά τη γονιμοποίηση ξεκινούν τέσσερις διεργασίες ανάπτυξης για το σχηματισμό εμβρύου, ενδοσπερμίου, περισπερμίου και ωρίμανσης του καρπού. Ο συντονισμός των τεσσάρων αυτών διεργασιών προϋποθέτει τον ακριβή έλεγχο της γονιδιακής έκφρασης. Πρόσφατα έρευνες αποκάλυψαν ότι οι πρωτεΐνες του συμπλέγματος Polycomb (PcG) εμπλέκονται στο συντονισμό των διεργασιών που οδηγούν στο σχηματισμό του σπόρου, καθώς και ότι οι πρωτεΐνες αυτές εμπλέκονται σε ένα ευρύ φάσμα επιγενετικών φαινομένων (Goodrich κ.α., 2002; Lippmanκ.α., 2004).

Ανακαλύφθηκαν μεταλλάξεις που διαταράσσουν τη συντονισμένη ανάπτυξη εμβρύου και ενδοσπερμίου, όπως οι μεταλλάξεις FIS1, MEDEA (Luo κ.α., 1999), FIS2, FIS3 και FIE (Chaudhury κ.α., 1997), που είναι υπεύθυνες για απομικτικά φυτά, γι' αυτό και ονομάζονται FIS (Fertilization Independent Seed). Σε φυτά που φέρουν τις μεταλλάξεις αυτές δε σχηματίζεται ενδοσπέρ-

μιο και περισπέρμιο. Οι μεταλλάξεις αυτές κληρονομούνται από τη μητέρα και είναι θανατηφόρες. Συνεπώς, για την ομαλή ανάπτυξη του ενδοσπερμίου και του εμβρύου είναι απαραίτητη η κληρονόμηση του κανονικού αλληλόμορφου από τη μητέρα.

Τα γονίδια FIE, FIS1 και FIS2 ανήκουν στην ομάδα του συμπλέγματος Polycomb που συμμετέχουν στο σχηματισμό πολυπρωτεΐνικών συμπλεγμάτων. Με την ανακάλυψη του γονιδίου DEMETER (DME) (Choi et al., 2002) αποσαφηνίστηκε περισσότερο η ιεράρχηση του μηχανισμού ελέγχου της ανάπτυξης του σπόρου. Το γονίδιο DME εκφράζεται πριν τη γονιμοποίηση και είναι ανενεργό σχεδόν σε όλη τη διάρκεια ανάπτυξης του σπόρου. Το γονίδιο DME απομεθυλιώνει το μεθυλιωμένο DNA της μετάλλαξης FIS1.

Η μελέτη των γονιδίων που εμπλέκονται σε μηχανισμούς που ρυθμίζουν το σχηματισμό σπόρου παρουσιάζει μεγάλο ενδιαφέρον, καθώς πολλά είδη φυτών καλλιεργούνται για το σπόρο τους. Με δεδομένη την οικονομική σημασία του ενδοσπερμίου στα σιτηρά, η περαιτέρω έρευνα αποτελεί σήμερα σημείο αιχμής.

Το φαινόμενο της απόμιξης

Το φαινόμενο της απόμιξης αποτελεί μηχανισμό μη φυλετικής αναπαραγωγής, καθώς για τη δημιουργία σπόρου, δεν προηγείται γονιμοποίηση, με συνέπεια οι απόγονοι που προκύπτουν να είναι πιστά αντίγραφα του μητρικού φυτού. Η απόμιξη περιλαμβάνει κάθε μορφή αγενούς αναπαραγωγής, ακόμα και τον πολλαπλασιασμό με βλαστικά τμήματα (Stebbins, 1950). Ωστόσο, έχει επικρατήσει, η έννοια της απόμιξης να αναφέρεται σχεδόν αποκλειστικά σε μία ιδιαίτερη μορφή αγενούς πολλαπλασιασμού κατά την οποία, αν και σχηματίζεται ώριμος σπόρος, εντούτοις δεν λαμβάνει χώρα σύντηξη αρσενικού και θηλυκού γαμέτη. Στην περίπτωση αυτή, το φαινόμενο καλείται αγαμοσπερμία. Ο απομικτικός σπόρος σχηματίζεται στη σπερμοβλάστη, όπως και στα εγγενώς αναπαραγόμενα φυτά, αλλά το έμβρυο που προκύπτει, δημιουργείται χωρίς προηγούμενη μείωση του χρωμοσωμικού αριθμού και γονιμοποίηση. Ετσι, κατά την απόμιξη δεν συμβαίνει σύντηξη αρσενικού και θηλυκού γαμέτη, ώστε το έμβρυο προέρχεται απευθείας από το θηλυκό γαμετόφυτο, με αποτέλεσμα οι απόγονοι που προκύπτουν να είναι γενετικά πανομοιότυποι με το μητρικό φυτό.

Η απόμιξη είναι διαδεδομένη στα πτεριδόφυτα, απαντάται σε περιορισμένο βαθμό στα αγγειόσπερμα και δεν εμφανίζεται καθόλου στα γυμνόσπερμα. Το φαινόμενο, παρατηρήθηκε για πρώτη φορά το 1841 από τον Smith στο

αυστραλιανό είδος *Alchornea ilicifolia* (Marhall και Brown, 1981). Έκτοτε, έχει παρατηρηθεί σε περισσότερα από 300 είδη φυτών που ανήκουν σε 35 και πλέον διαφορετικές βοτανικές οικογένειες. Η απόμιξη εμφανίζεται στα πολυπλοειδή φυτικά είδη σε μεγαλύτερη συχνότητα. Με την προσαρμογή των πολυπλοειδών φυτών στην απόμιξη, αποφεύγεται η εμφάνιση ομοζυγωτίας ως προς τα υποτελή θανατηφόρα αλληλόμορφα που εκφράζονται μόνο στη γαμετοφυτική γενεά έπειτα από μειωτική διαίρεση. Επίσης, υπάρχει στενή συσχέτιση της απόμιξης με είδη που βρίσκονται σε βόρεια γεωγραφικά πλάτη ή σε μεγάλα υψόμετρα, γεγονός που αποτελεί ένα μέσο προσαρμογής των φυτών, σε συνθήκες που δεν ευνοείται η επικονίαση. Γενικά, ενώ η απόμιξη παρατηρείται στο 15% περίπου των οικογενειών του φυτικού βασιλείου, εντούτοις τα περισσότερα από τα είδη που εμφανίζουν το φαινόμενο συγκαταλέγονται σε τρεις από τις σημαντικότερες φυτικές οικογένειες τις: Rosaceae, Graminae και Asteraceae (Compositae).

Η απόμιξη μπορεί να είναι υποχρεωτική ή εναλλακτική. Στα υποχρεωτικά απομικτικά είδη, κάθε άτομο είναι αποκλειστικά απομικτικό, ενώ στα εναλλακτικά απομικτικά είδη, το ίδιο άτομο μπορεί να αναπαραχθεί τόσο εγγενώς, όσο και αγενώς. Ανάλογα με τον τρόπο σχηματισμού του εμβρύου, το φαινόμενο της απόμιξης διακρίνεται: α) στη γαμετοφυτική και β) στη σποροφυτική απόμιξη. Ο Richards (1997) διατύπωσε τη γενετική βάση του μηχανισμού: i) ο εγγενής τρόπος αναπαραγωγής ενός απομικτικού ατόμου βρίσκεται κάτω από πολύπλοκο γενετικό έλεγχο, ii) η παρουσία ή η απουσία απόμιξης αποτελούν απλά κληρονομούμενα χαρακτηριστικά και ελέγχονται από όχι περισσότερα του ενός γονίδια σε κάθε γένωμα (δηλαδή από δύο γονίδια στα τετραπλοειδή, τρία στα εξαπλοειδή κ.ο.κ.) iii) η απόμιξη και η εγγενής αναπαραγωγή δεν είναι εναλλακτικοί τρόποι πολλαπλασιασμού, αλλά είναι ταυτόχρονα και ανεξάρτητα φαινόμενα, iv) τα γονίδια που ελέγχουν την εγγενή αναπαραγωγή δεν είναι αλληλόμορφα με εκείνα που ελέγχουν την απόμιξη, και v) η αυτόνομη παρθενογενετική ανάπτυξη του εμβρύου στους εμβρυόσακκους που προήλθαν μέσω κανονικής μειωτικής διαίρεσης, είναι δυνατόν να λάβει χώρα ανεξάρτητα από την ύπαρξη απομικτικών μηχανισμών.

Αξιοποίηση της απόμιξης στη σποροπαραγωγική διαδικασία. Η αναπαραγωγή των καλλιεργούμενων ειδών μέσω της απόμιξης, αναδεικνύει μία προοπτική που θα προσφέρει ωφέλη στη βελτιωτική διαδικασία. Έτσι, ένα και μόνο φυτό που υπερτερεί σε σχέση με τα υπόλοιπα του είδους του και είναι υποχρεωτικά απομικτικό, είναι αρκετό ώστε να προκύψει μία νέα αξιόλογη και ανταγωνιστική ποικιλία. Επίσης, για την παραγωγή του σπόρου δεν

θα απαιτείται η απομόνωση μεταξύ των ποικιλιών, ενώ όσο αφορά τις ιολογικές προσβολές στο πολλαπλασιαστικό υλικό ορισμένων καλλιεργειών (π.χ. εσπεριδοειδή), θα καταστεί εφικτή η σχεδόν πλήρης αποφυγή τους. Ωστόσο, για το βελτιωτή φυτών η απόμιξη ενέχει τον κίνδυνο του περιορισμού της γενετικής παραλλακτικότητας. Στη συνέχεια αναφέρονται περιπτώσεις εφαρμογής της απόμιξης στη σποροπαραγωγή των φυτών.

Παραγωγή υβριδίων: Το ετερωτικό πλεονέκτημα που εμφανίζουν τα υβρίδια, μπορεί να μετατραπεί σε ένα σταθερά κληρονομούμενο από γενεά σε γενεά χαρακτηριστικό, να απλουστεύσει τη διαδικασία παραγωγής υβριδιόσπορου στον αγρό, ακόμη και σε καλλιέργειες στις οποίες παράγονται εμπορικά υβρίδια. Στις περιπτώσεις αυτές, για την ανάπτυξη των εμβρύων κατά την παραγωγή των F_1 υβριδίων δεν θα λαμβάνει χώρα γονιμοποίηση με αποτέλεσμα να μην είναι απαραίτητη η διατήρηση και η ανάπτυξη στον αγρό των γονέων του υβριδίου. Ένα τέτοιο απομικτικά αναπαραγόμενο υβρίδιο, θα μπορούσε να πολλαπλασιαστεί όπως μια απλή καθαρή σειρά.

Βελτίωση των εναλλακτικά απομικτικών καλλιεργούμενων ειδών: Στο γένος *Citrus*, ένα εναλλακτικά απομικτικό είδος, παρατηρείται στους καρπούς καλλιεργούμενων ποικιλιών ένα σύνολο πολλών εμβρύων, από τα οποία άλλα προέρχονται από σωματικά κύτταρα, και άλλα είναι αποτέλεσμα γενετικού ανασυνδυασμού. Στην περίπτωση αυτή, τα σωματικά έμβρυα χρησιμοποιούνται για τη διατήρηση των ποικιλιών, ενώ τα έμβρυα από γονιμοποίηση βρίσκουν εφαρμογή στα βελτιωτικά προγράμματα. Η ταυτοποίηση των δύο κατηγοριών εμβρύων είναι μια επίπονη διαδικασία που δεν στηρίζεται αποκλειστικά σε μορφολογικά χαρακτηριστικά. Η χρησιμοποίηση ενζυμικών και μοριακών δεικτών, συμβάλλει σημαντικά στη διάκριση μεταξύ των δύο κατηγοριών εμβρύων από τα αρχικά ακόμη στάδια βλάστησης των σπόρων. Η επιτυχία των δεικτών αυτών εξαρτάται από τον αριθμό των γονιδιακών θέσεων που μελετώνται, καθώς και από το βαθμό ετεροζυγωτίας των φυτών. Οι περισσότεροι κλώνοι του γένους *Citrus*, χαρακτηρίζονται από υψηλό βαθμό ετεροζυγωτίας, ώστε τα έμβρυα που προέρχονται από αυτογονιμοποίηση μπορούν εύκολα να διακριθούν από τα απομικτικά (Soost κ.α., 1980).

Εισαγωγή της απόμιξης σε αμφιμικτικά καλλιεργούμενα είδη: Τα πλεονεκτήματα της απόμιξης οδήγησαν πολλούς ερευνητές να επιχειρήσουν προσπάθειες, ώστε να εισάγουν τον απομικτικό χαρακτήρα σε αμφιμικτικά καλλιεργούμενα είδη (ήτοι είδη που περιλαμβάνουν απομικτικά είδη μέσα στη βοτανική οικογένεια) και ταυτόχρονα μεγάλης οικονομικής σημασίας. Το γεγονός αυτό είναι δυνατό να επιτευχθεί μέσω διειδικού υβριδισμού ενός

καλλιεργούμενου είδους με ένα απομικτικά αναπαραγόμενο συγγενικό με αυτό είδος. Ο διειδικός υβριδισμός χρησιμοποιήθηκε ως εργαλείο, για την εισαγωγή της απόμιξης: Στο ζαχαρότευτλο (*Beta vulgaris*), από τετραπλοειδή απομικτικά άτομα των *Beta lomatogona* και *Beta intermedia* με τον διειδικό υβριδισμό ως εργαλείο, χωρίς ιδιαίτερη επιτυχία. Στο καλαμπόκι, η διασταύρωση μεταξύ του *Zea mays* με το απομικτικό είδος *Tripsacum dactyloides* δίνει υβρίδια που κάποιες φορές εμφανίζονται να είναι απομικτικά. Δημιουργήθηκε ένα πλήθος γενετικών υλικών με διάφορους συνδυασμούς χρωμοσώμων *Zea-Tripsacum*, με απογόνους με υψηλό βαθμό απόμιξης. Στο μαλακό σιτάρι (*Triticum aestivum)*, η απόμιξη μπορεί να μεταφερθεί από το συγγενές με αυτό είδος *Agropyron scarbum* με το οποίο και δίνει γόνιμα υβρίδια.

Τέλος, προτάθηκε η εισαγωγή της απόμιξης στην καλλιέργεια της πατάτας. Μια τέτοια προοπτική θα έδινε τη δυνατότητα στους παραγωγούς να ξεκινήσουν την καλλιέργειά από βοτανικό σπόρο και όχι από κονδύλους, αποφεύγοντας με τον τρόπο αυτό τα προβλήματα που δημιουργούνται με τη φύτευση "συμβατικού" πατατόσπορου. Ο παραγωγός θα είχε σημαντικό οικονομικό όφελος, καθώς δε θα απαιτούνταν πλέον η πολυδάπανη εργαστηριακή παραγωγή των μικροκονδύλων και ακολούθως του πιστοποιημένου πατατόσπορου, ενώ επιπρόσθετα, με τη χρήση βοτανικού σπόρου θα χρησιμοποιούσε σε μεγάλο βαθμό καθαρό και άνοσο πολλαπλασιαστικό υλικό. Επιπλέον, ο περιορισμός της ανάγκης για αποθήκευση του πιστοποιημένου πατατόσπουρου θα είχε ως επακόλουθο την αύξηση του καθαρού εισοδήματος του παραγωγού.

Συμπερασματικά, η προοπτική της απόμιξης μπορεί να διευκολύνει την σποροπαραγωγική διαδικασία στους παρακάτω τομείς: (1) Τη δυνατότητα που δίνει η απόμιξη, ώστε να μεταχειριστεί κανείς την ετερωτική ευρωστία ως ένα σταθερά κληρονομούμενο χαρακτηριστικό με την εισαγωγή στα καλλιεργούμενα είδη. (2) Το σωματικό υβριδισμό που θα μπορούσε να αποτελέσει ένα ιδανικό εργαλείο, ώστε να συνδυαστούν δύο επιθυμητοί γενότυποι σε ένα νέο πολυπλοειδές και με απομικτικό τρόπο αναπαραγόμενο άτομο, το οποίο θεωρητικά θα αναμένεται να εκφράσει τα επιθυμητά χαρακτηριστικά και των δύο γονέων. Τέλος, (3) τον εντοπισμό γονιδίων που εμπλέκονται στο φαινόμενο της απόμιξης, γεγονός που θα καταστούσε δυνατή την απομόνωση τέτοιων γονιδίων και τη μεταφορά τους μέσω των μεθόδων της γενετικής μηχανικής σε εγγενώς αναπαραγόμενα είδη.