

Φωτοϋποδοχείς

Φωτορυθμιζόμενες αποκρίσεις στα φυτά

«Χρονοβιολογία»- Φωτοβιολογία

4^{ος} αιώνας π.Χ. , Ανδροσθένης προς τον Μ. Αλεξανδρο: το δένδρο του ταμάρινθου ανοιγει τα φυλλα του την ημερα και τα κλεινει την νυχτα

Scarlet Pimpernel



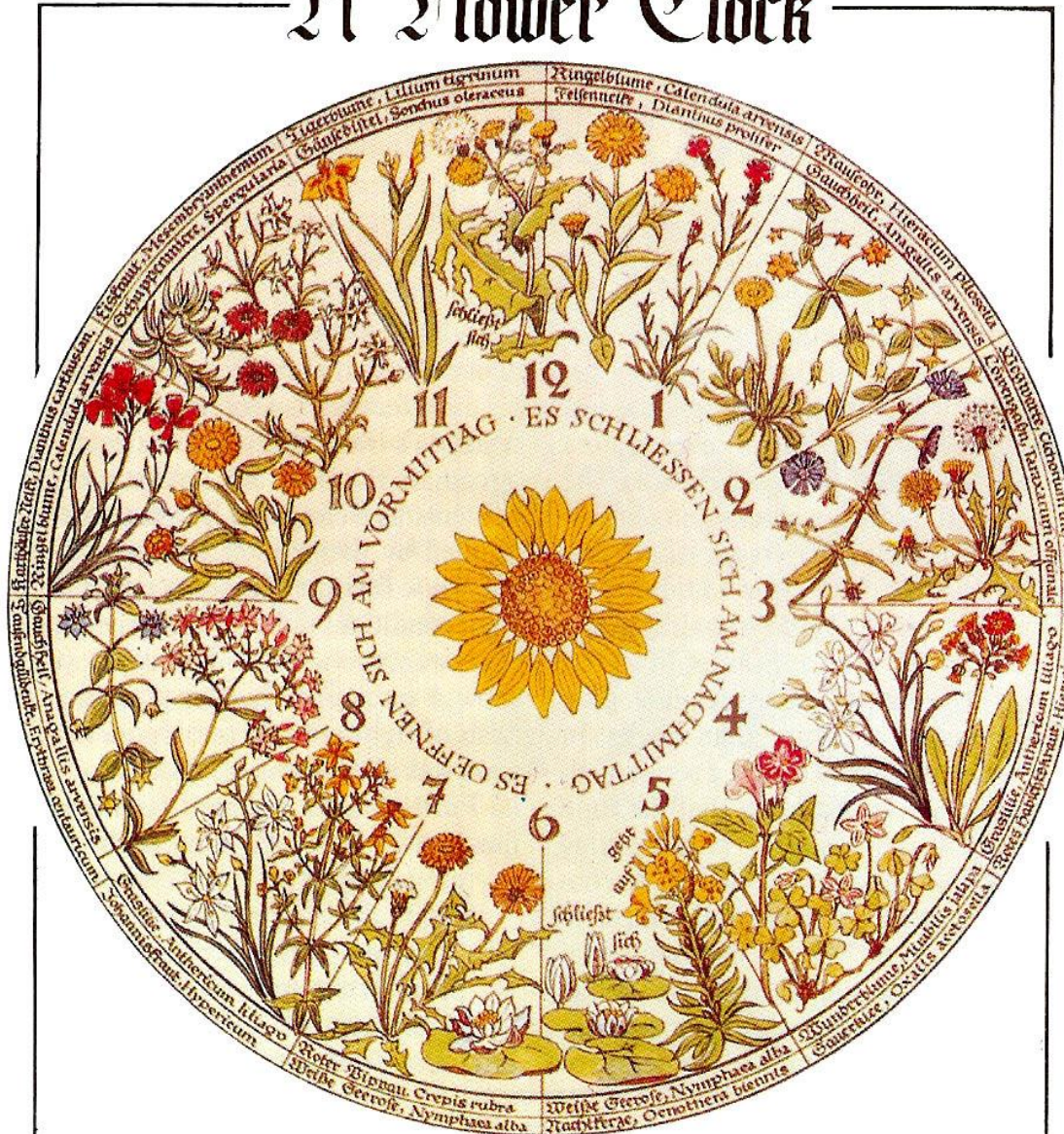
Day



Night



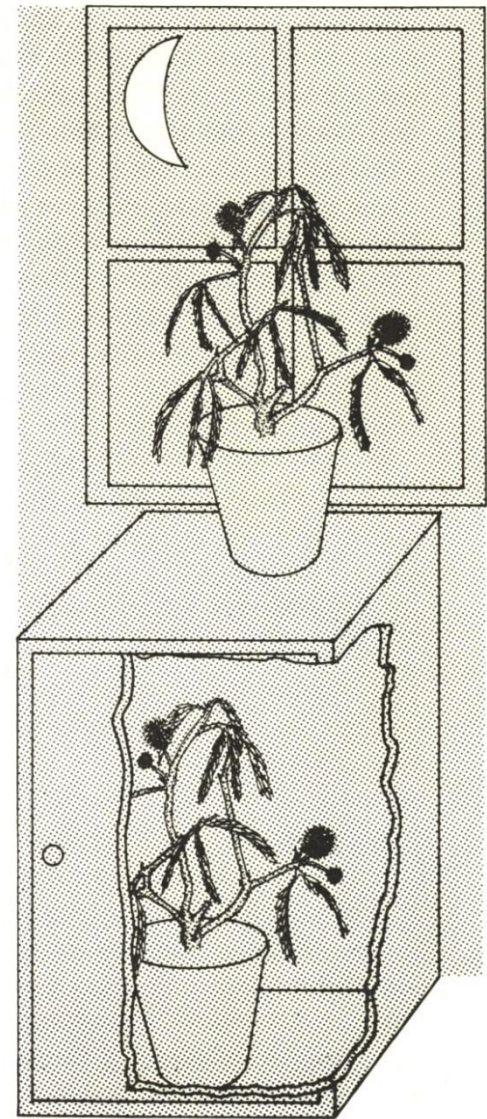
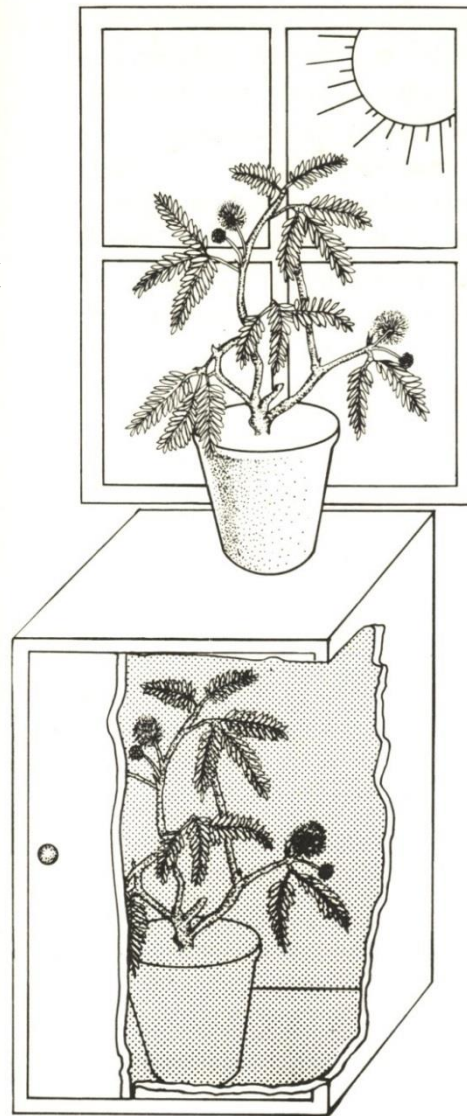
A Flower Clock



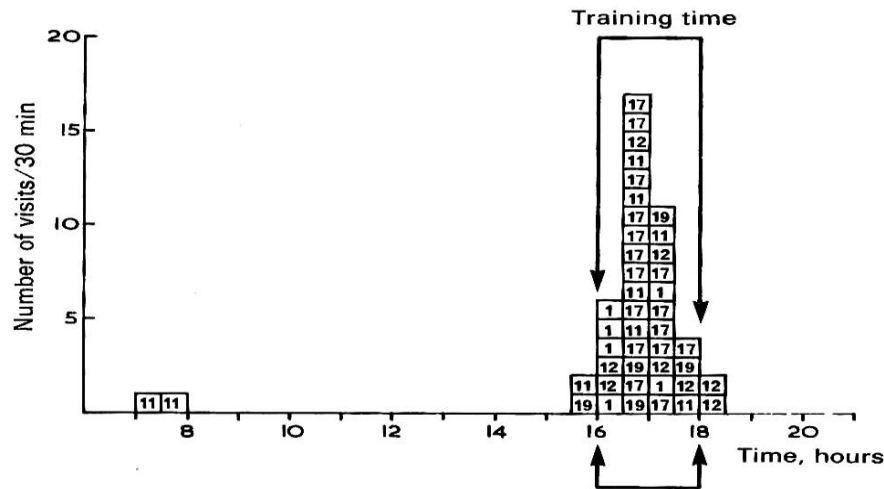
... as devised in 1745 by Linnaeus, "so that even in overcast weather, out in an open field, a person would be able to tell the time as precisely as if he had a clock with him."

Ημερήσιοι ρυθμοί
«ναστικές κινήσεις»
στα φύλλα της
Μιμοζας

Jean-Jacques
deMairan
(1729)



«Τοπική ώρα»



Karl von Frisch

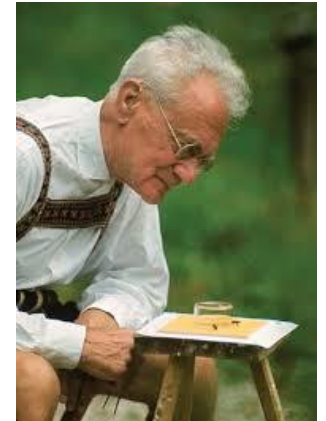
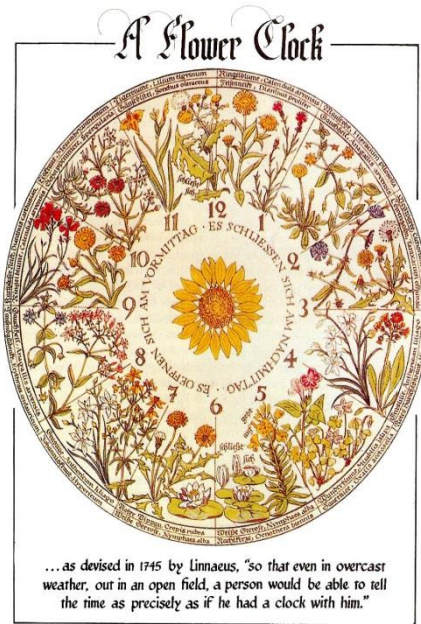


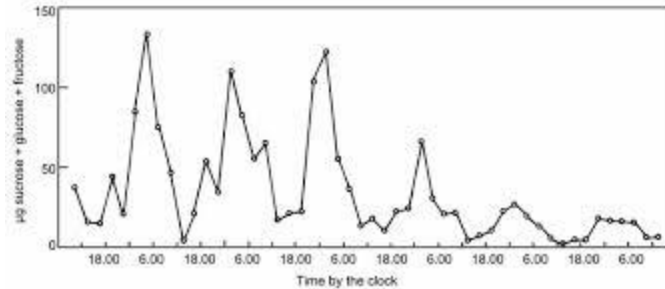
Figure 4.1 The time-memory (Zeitgedächtnis) of honey bees. The bees were “trained” to come to a sugar source at a fixed feeding position at the same time (16-18 h) during several consecutive training days. As they visited the sugar they were marked individually. On the “test day” the sugar was omitted, but the bees continued to arrive at the dish at the same time of the day. The numbers refer to the individually marked bees. After Beling, I. (1929), *Z. veregl. Physiol.*, 9, 259-338, Springer Verlag.



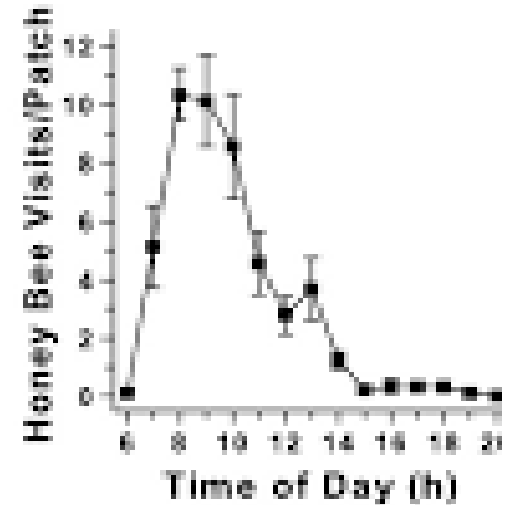
Ημερήσιοι ρυθμοί στην έκκριση ΝΕΚΤΑΡ



Porcelain flower



Daily rhythm of nectar secretion
in *Hoya carnosa*. Matile, P,
(2005)



Bee visits to a crookneck
squash patch (peak nectar
production at 9:00 AM) Edge
et al. (2012)

Οι ποιητές το ήξεραν νωρίτερα!

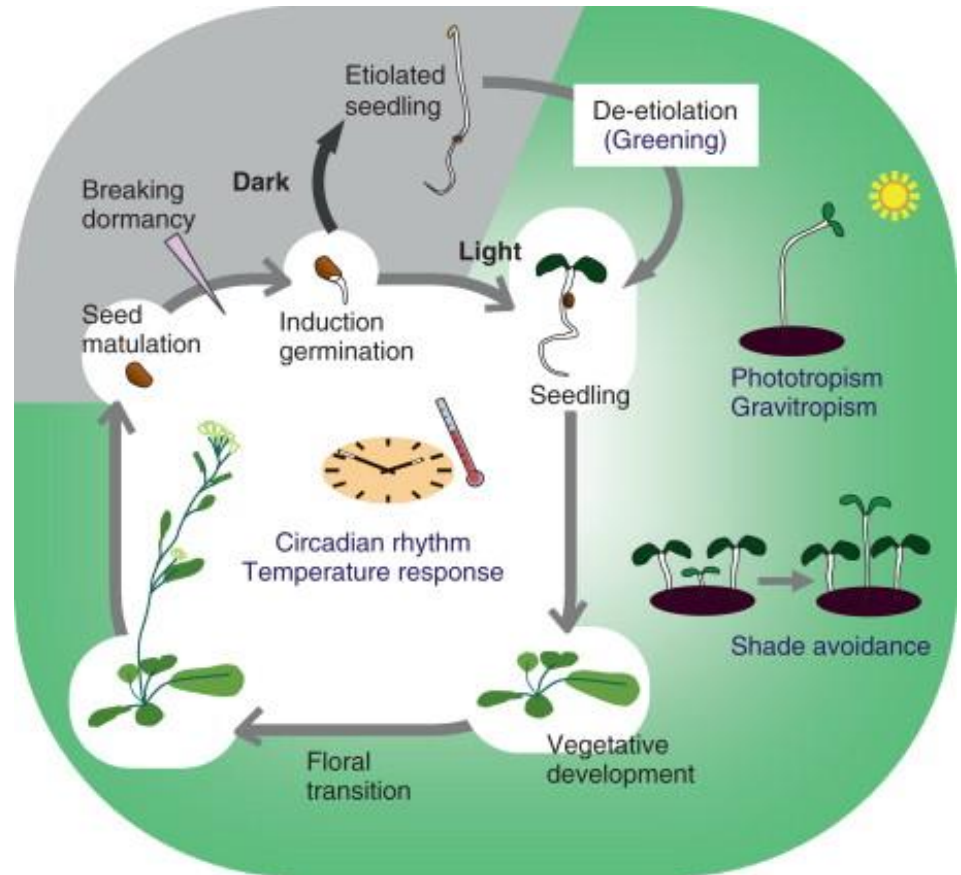
Andrew Marvell (1621-1678)

from *Thoughts in a Garden*

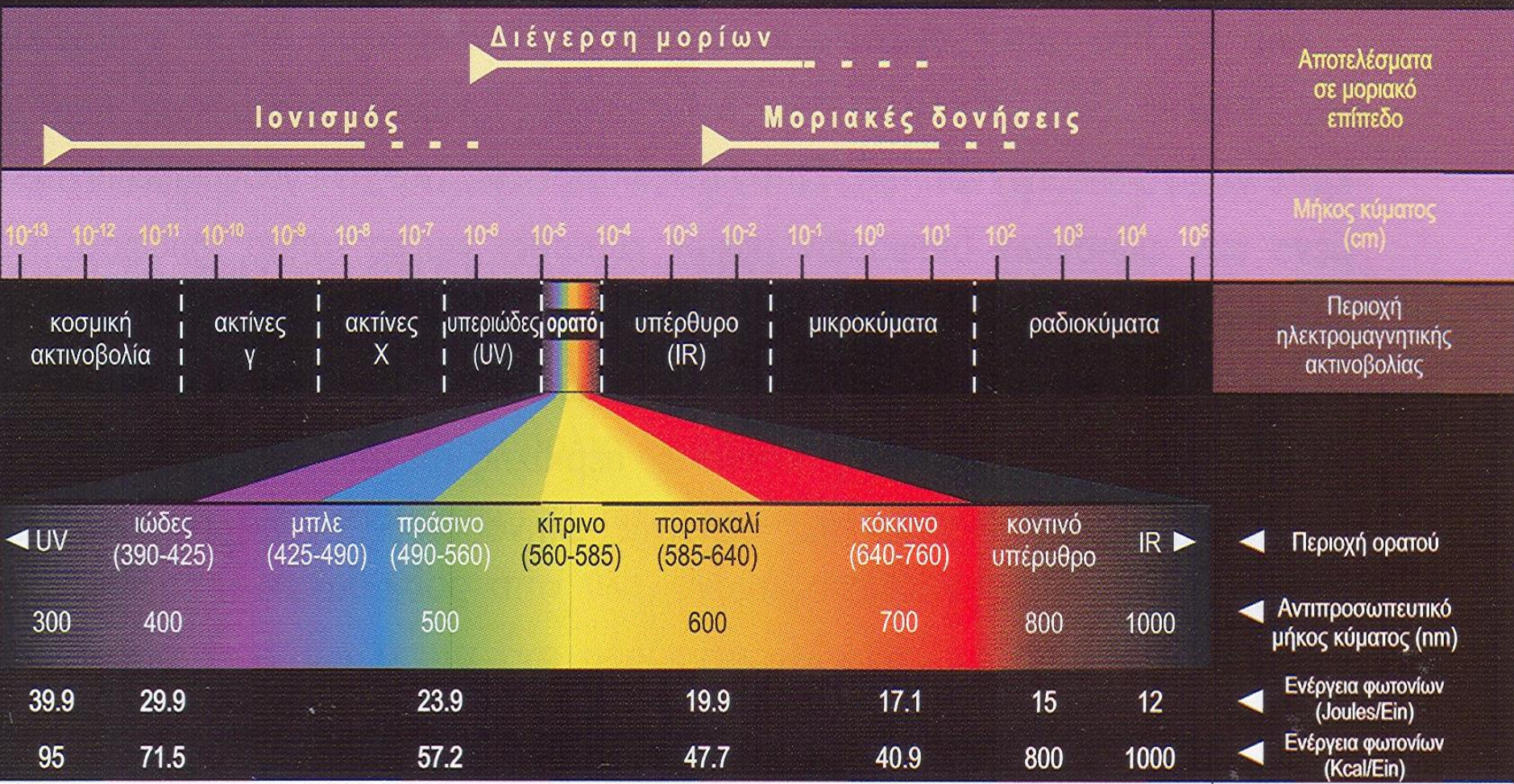
“And as it works, the industrious bee
computes its time as well as we.
How could such sweet and wholesome hours
be reckoned but with herbs and flowers”

Φωτοελεγχόμενες αποκρίσεις στα φυτά

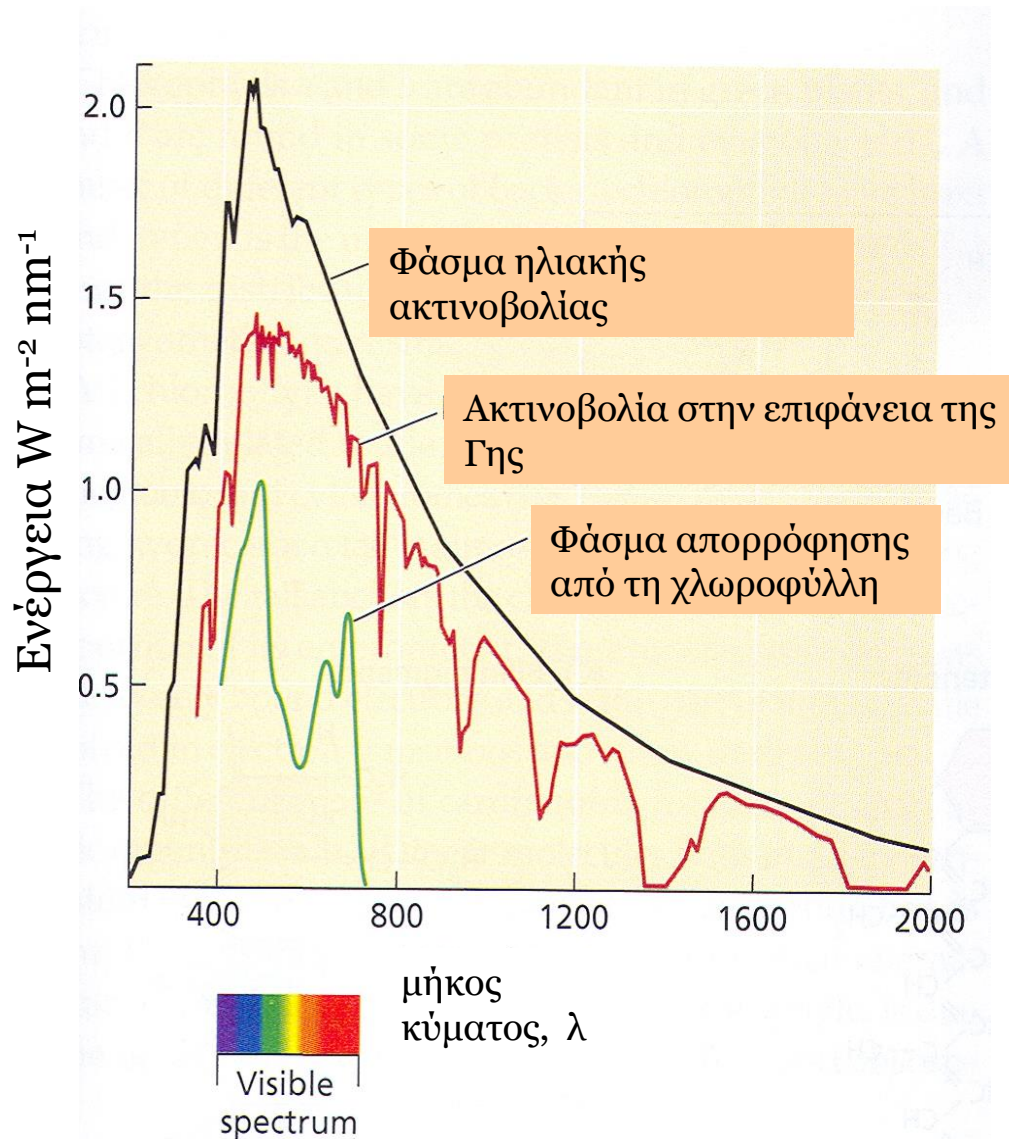
- Φωτοπεριοδισμός και κερκαδικό ρολόϊ
- Βλάστηση σπερμάτων
- Αποχλώρωση- Φωτομορφογένεση
- Αναπτυξιακές διαδικασίες
- Φωτοτροπισμος
- Σύνδρομο αποφυγής σκιασμού
- Κίνηση στομάτων και χλωροπλαστών
- Ρύθμιση μεταβολικών μονοπατιών



Φάσμα ηλεκτρομαγνητ

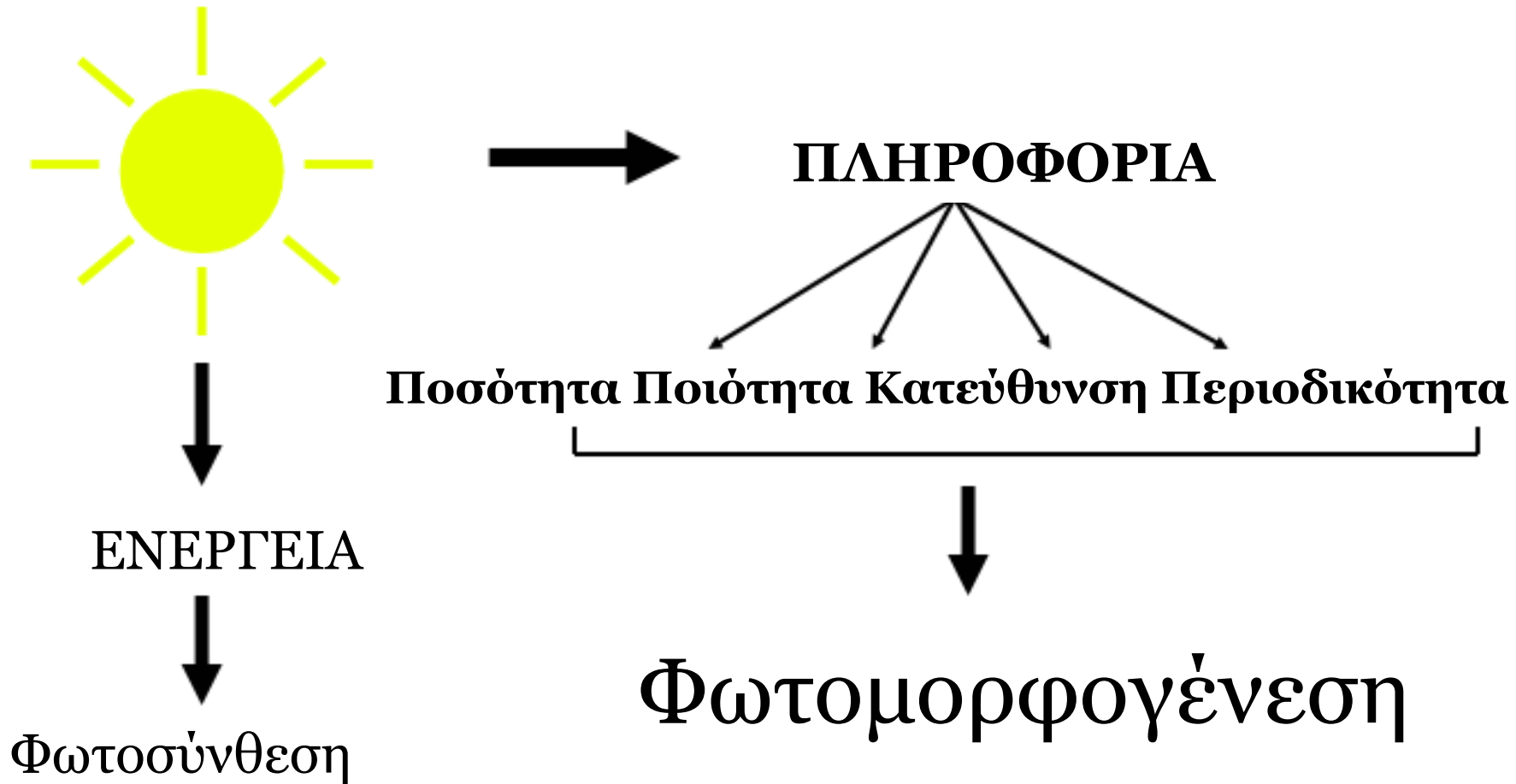


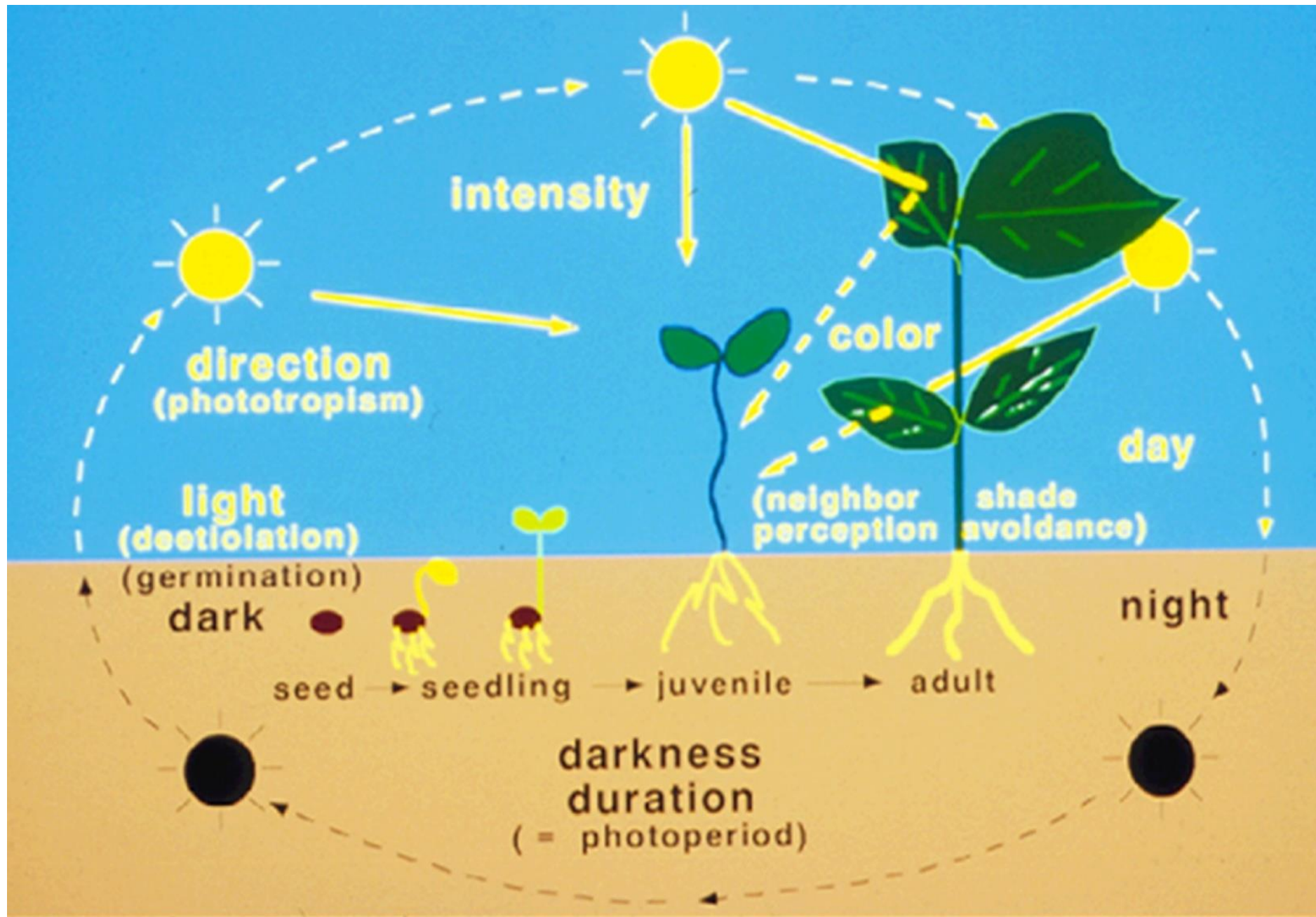
Η ηλιακή ακτινοβολία μεταφέρει φωτόνια με διαφορετικά μήκη κύματος



Τι βλέπουν τα φυτά;

Ο ρόλος του φωτός στη ζωή των φυτών





- **Φωτοσύνθεση**
 - Ποσότητα φωτός
- **Φωτομορφογένεση**
 - Ποιότητα φωτός
- **Φωτοπεριοδισμός**
 - Διάρκεια φωτός
- **Φωτοτροπισμός**
 - Κατεύθυνση φωτός

Εκβλάστηση στο σκοτάδι και στο φως

(A) Light-grown corn



(B) Dark-grown corn



(C) Light-grown bean



(D) Dark-grown bean





Dark



Red



Red Far-red

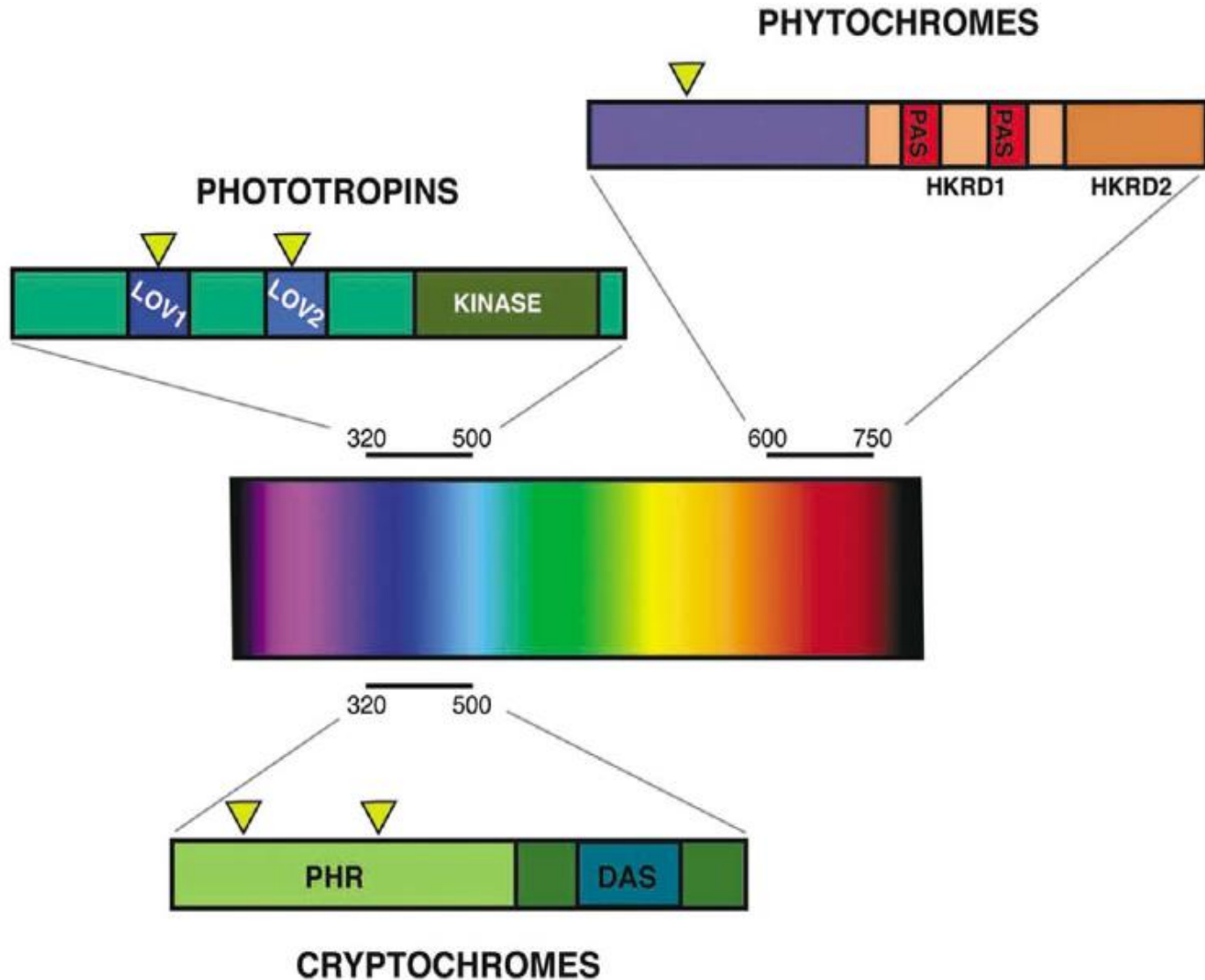


Red Far-red Red



Red Far-red Red Far-red

Φωτοϋποδοχείς των φυτών



Φωτοϋποδοχείς των φυτών



Blue/UV-A

Red/Far-red

Phototropins

Cryptochromes

Phytochromes

Tropic Growth
Chloroplast-
Relocation

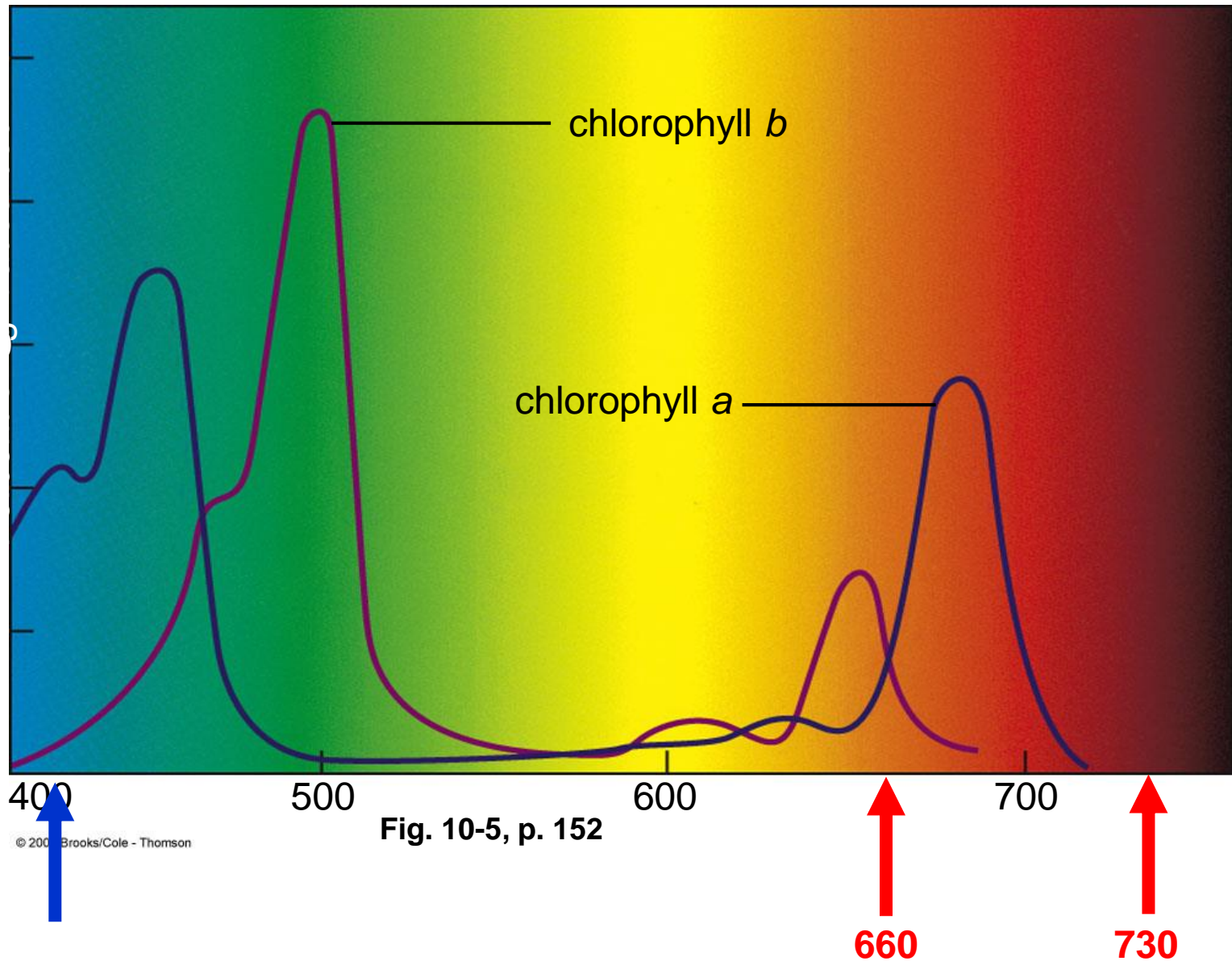
De-etiolation
Flowering

Seed Germination
De-etiolation
Flowering Time

Circadian
Clock



Absorption spectra of Chlorophyll a and b



φυτοχρώματα

- Τα φυτοχρώματα είναι χρωμοπρωτεΐνη-φωτοδέκτης μέσω της οποίας τα φυτά αντιλαμβάνονται ποιοτικές μεταβολές στο φωτεινό καθεστώς
- ένας φωτοδέκτης που μπορεί να απορροφά στα 660 και 730nm

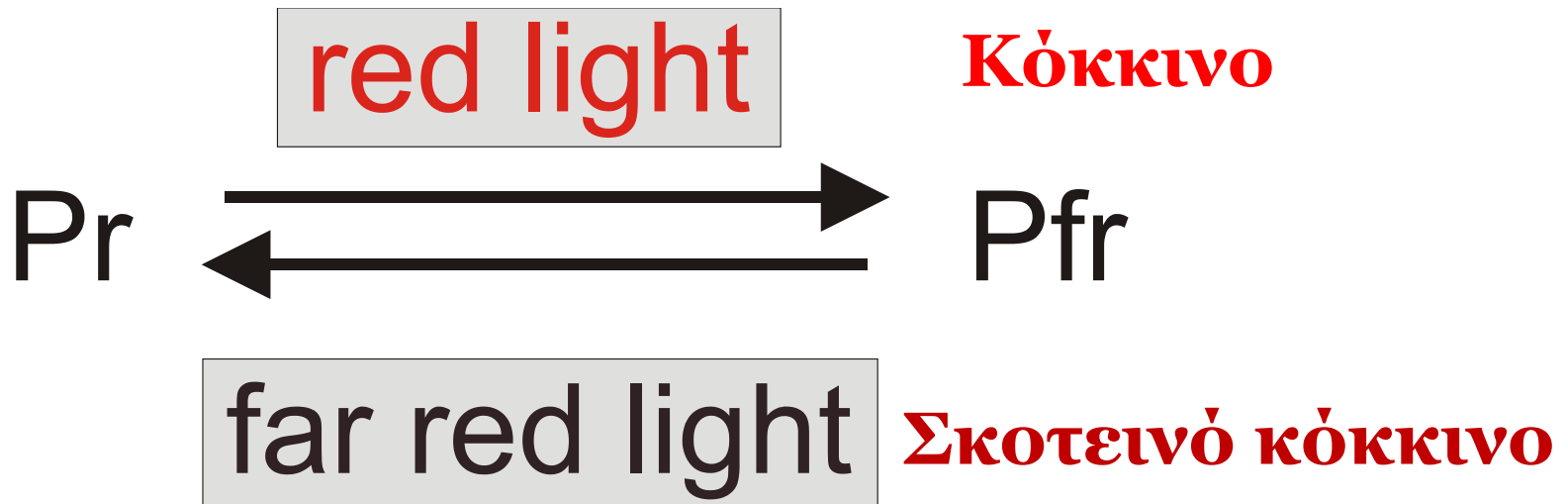
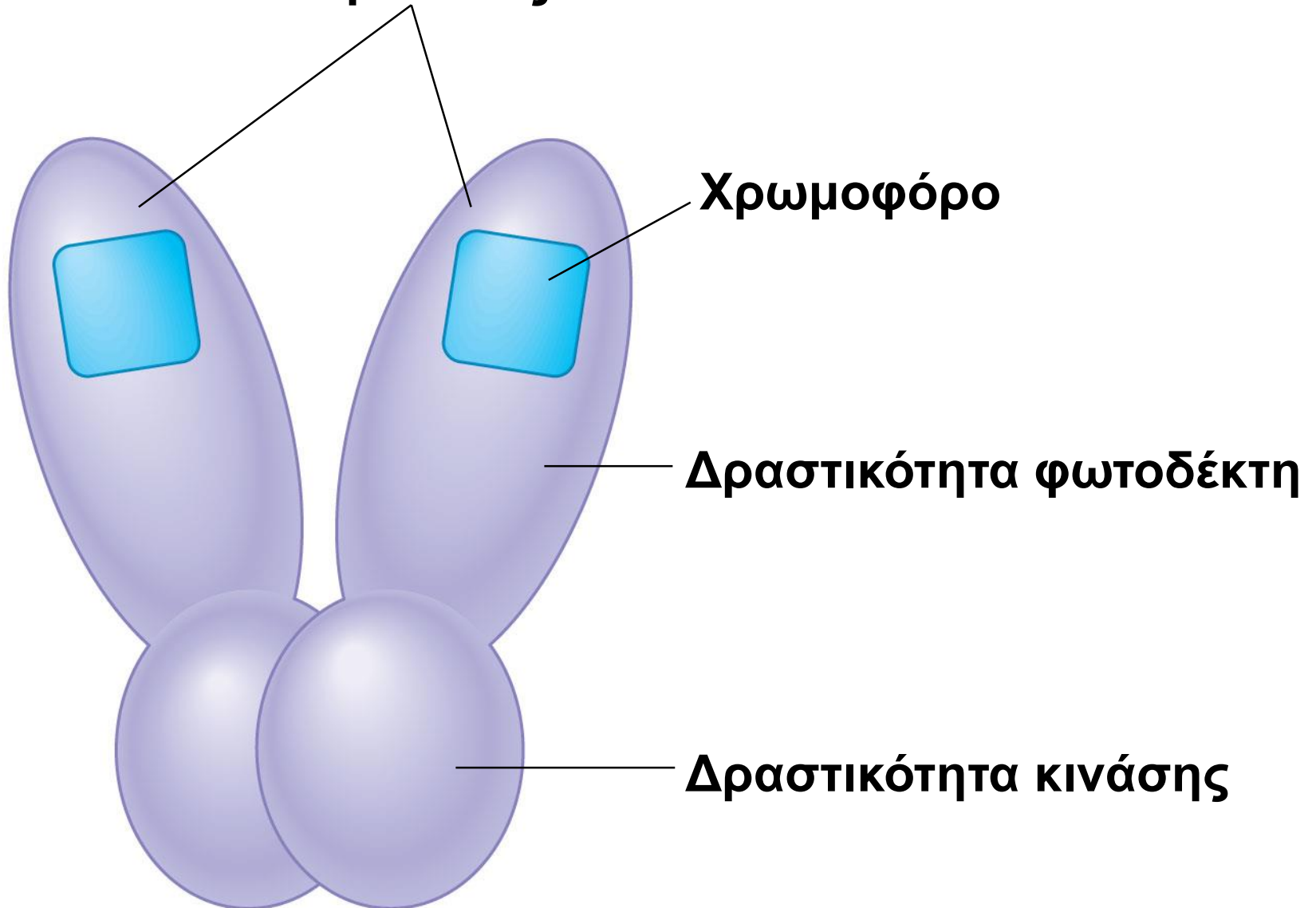
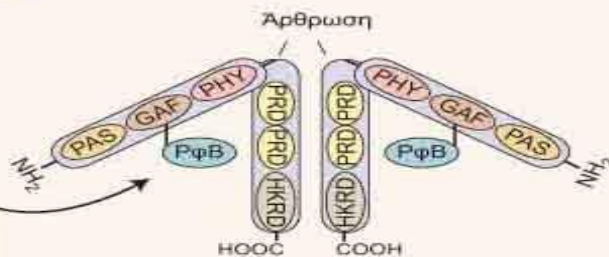


Figure 39.18

Διο υπομονάδες



Κυτοδιάλυμα



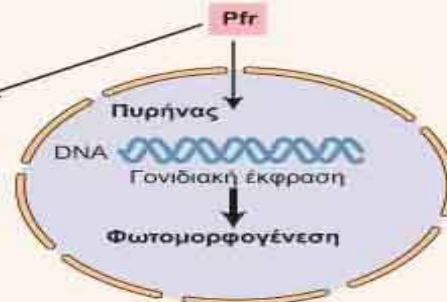
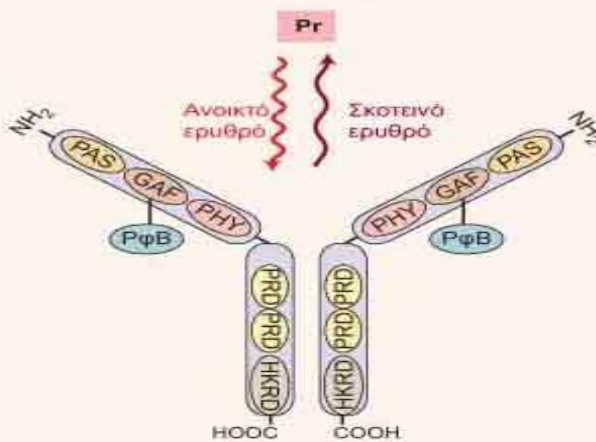
1. Το χρωμοφόρο PφB προσαρτάται στην επικράτεια GAF, σε ένα συντηρημένο κατάλοιπο κυστεΐνης, και έτσι παράγεται η ολοπρωτεΐνη.

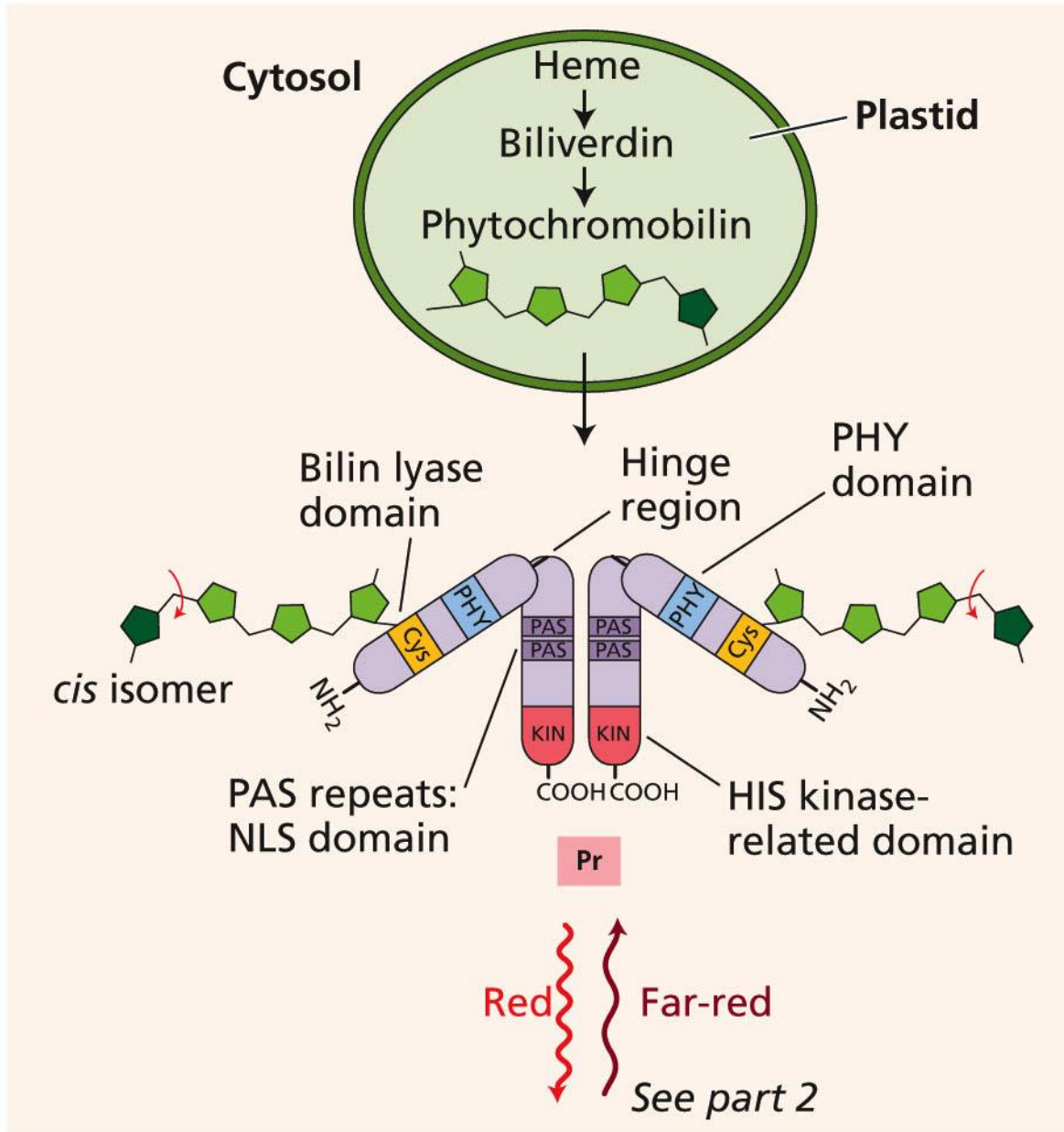
2. Με την ενεργοποίηση από το ΑΕ, ο δακτύλιος D του PφB περιστρέφεται, προκαλώντας την αλλαγή της στερεοδιαμόρφωσης της ολοπρωτεΐνης και έτσι αποκαλύπτονται αλληλουχίες πρωτεϊνικού εντοπισμού (NLS) στις επικράτειες PRD.

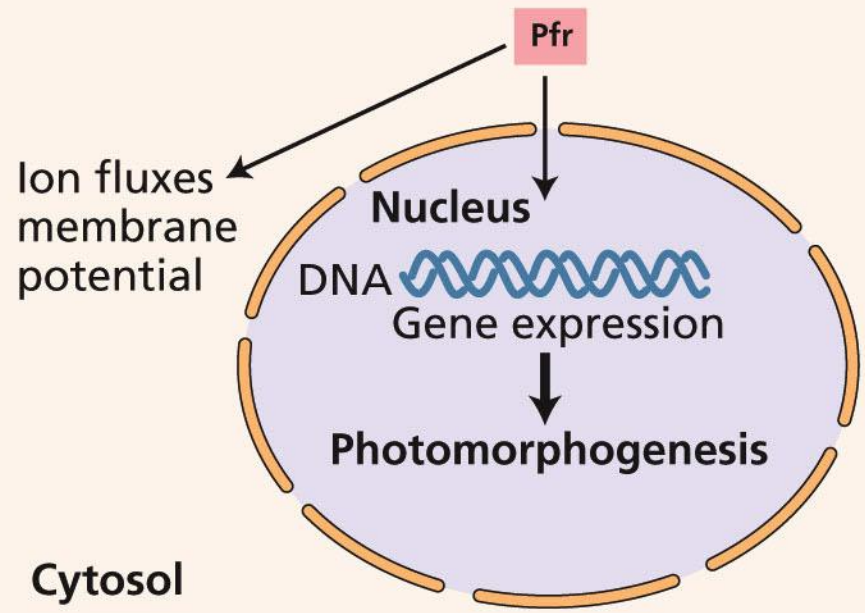
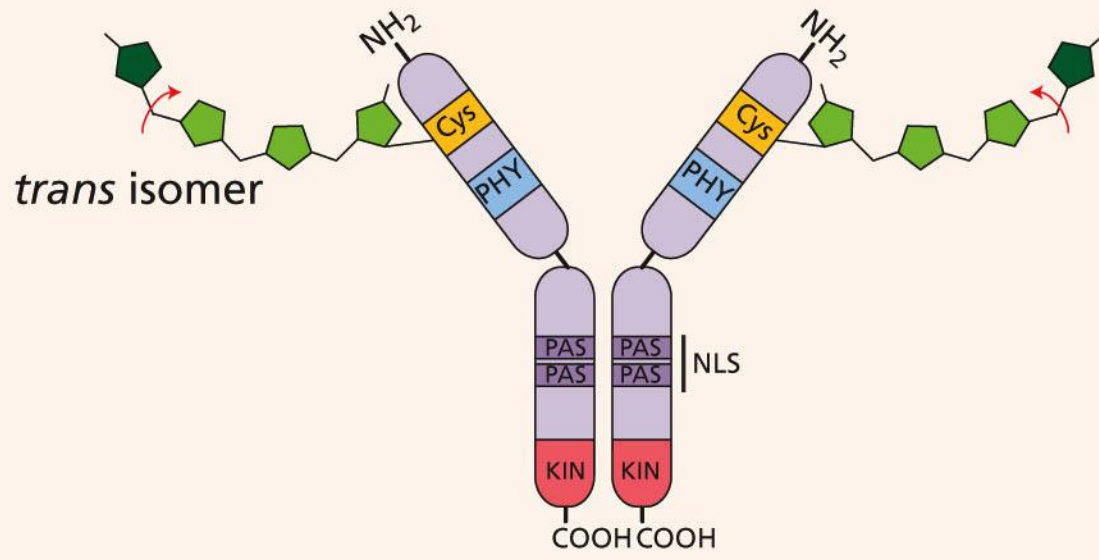
3. Η πλειονότητα των μορίων του φυτοχρώματος μετακινούνται και εισέρχονται στον πυρήνα, όπου ρυθμίζουν την πρωτεϊνική έκφραση.

Ιοντικές ροές, μεταβολές μεμβρανικού δυναμικού

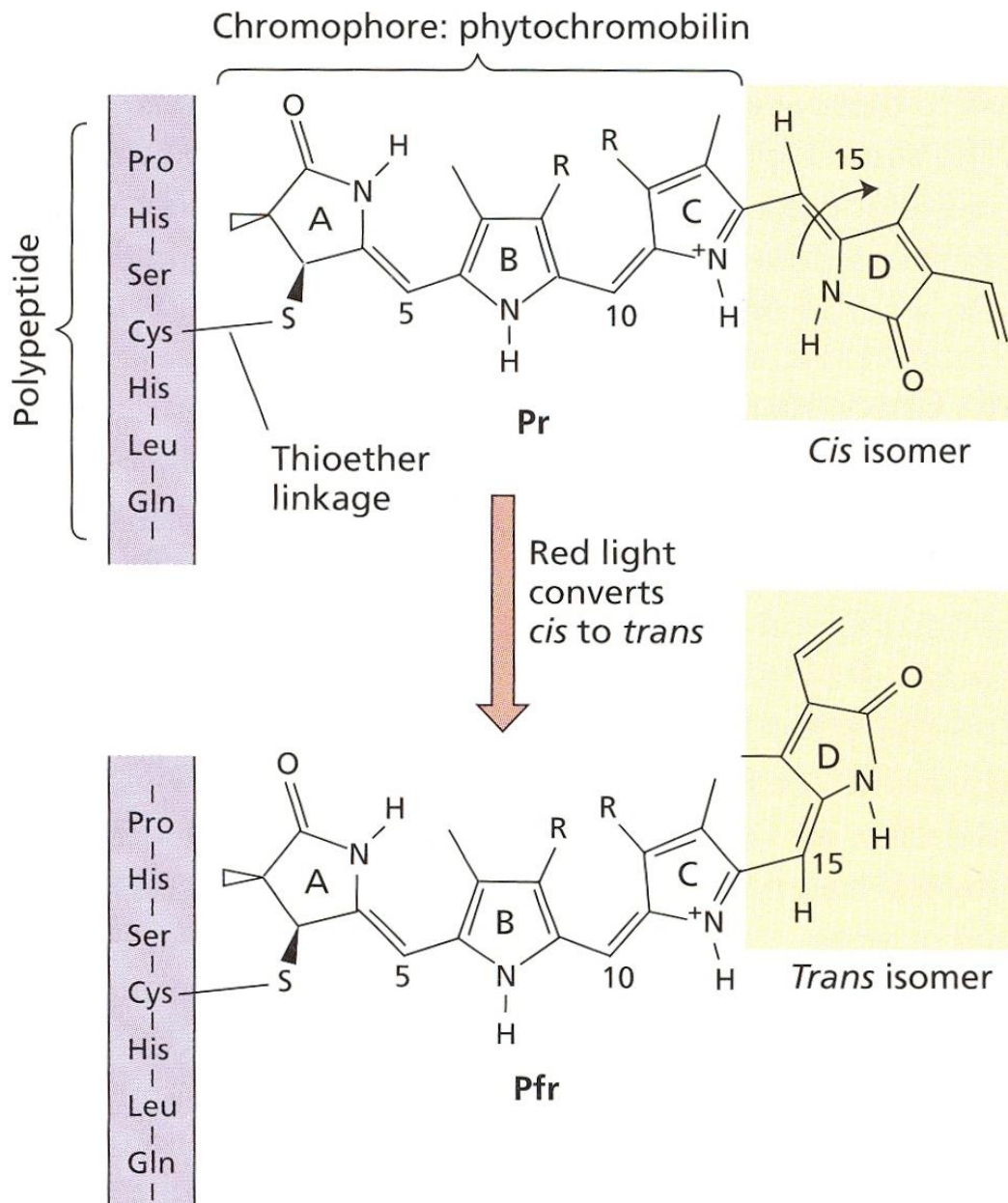
4. Μία μικρή δεξαμενή φυτοχρώματος παραμένει στο κυτοδιάλυμα και μεσολαβεί σε γρήγορες αποκρίσεις.



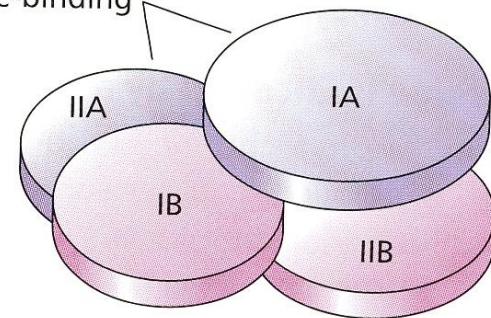




Δομή φυτοχρώματος



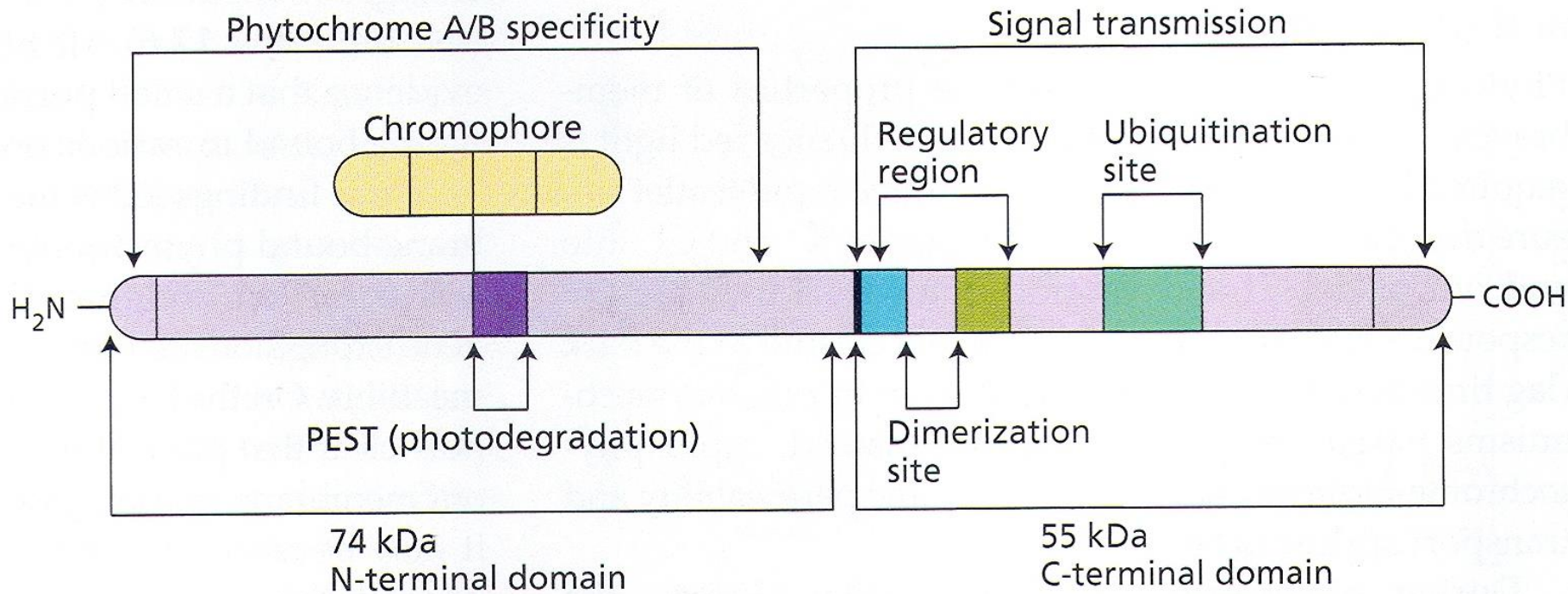
Chromophore-binding domains



Το πρωτεϊνικό μέρος αποτελείται από δύο όμοιες υπομονάδες με M.B. 120 kDa η κάθε μια. Η χρωμοφόρος ομάδα είναι ίδιας μορφής με εκείνης των φυκοκυανινών των κυανοβακτηρίων, δηλ. είναι ένα ανοικτό τετραπυρόλιο. Το πρωτεϊνικό μέρος (αποπρωτεΐνη του φυτοχρώματος) συνδέεται ομοιοπολικά με τη χρωμοφόρο ομάδα μέσω της σουλφυδρυλικής ομάδας μιας κυστεΐνης

Η μετατροπή της μιας μορφής του φυτοχρώματος στην άλλη περιλαμβάνει αλλαγές στη διαμόρφωση τόσο της χρωμοφόρου ομάδας, όσο και της αποπρωτεΐνης

- Οι αλλαγές στη χρωμοφόρο ομάδα περιλαμβάνουν μεταπτώσεις ηλεκτρονίων των πυρολικών δακτυλίων, ανάλογες εκείνων που διαδραματίζονται στο μόριο της χλωροφύλλης, και την αναδιάταξη του χρωμοφόρου στην πολυπεπτιδική αλυσίδα
- η διαμόρφωση της αποπρωτεΐνης μεταβάλλεται κατά τη μετατροπή από τη μορφή Pr (με τυχαία αναδίπλωση, κυρίως στο N-άκρο) στη μορφή Pfr (α-έλικα στη περιοχή του N-άκρου)

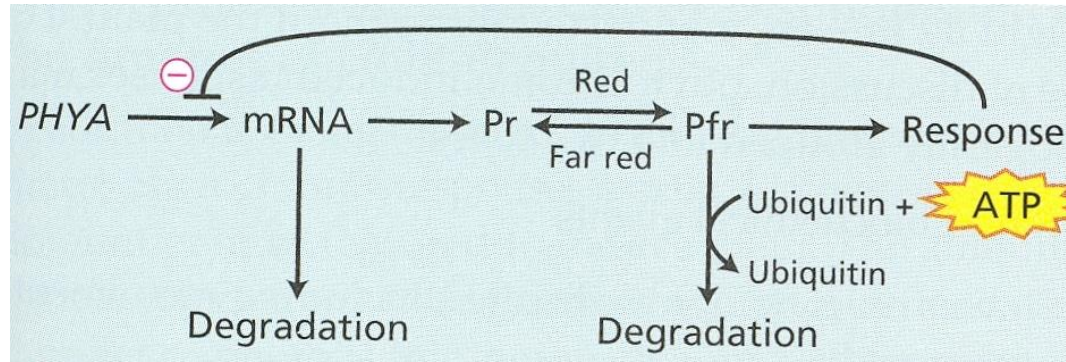


Λειτουργικές επικράτειες της ολοπρωτεΐνης

Φυτοχρώμα: οικογένεια γονιδίων

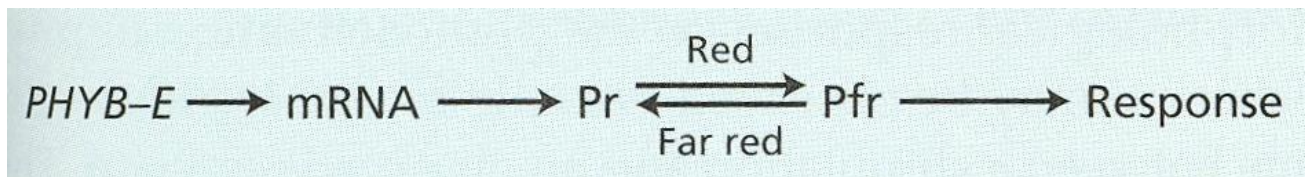
PHYA

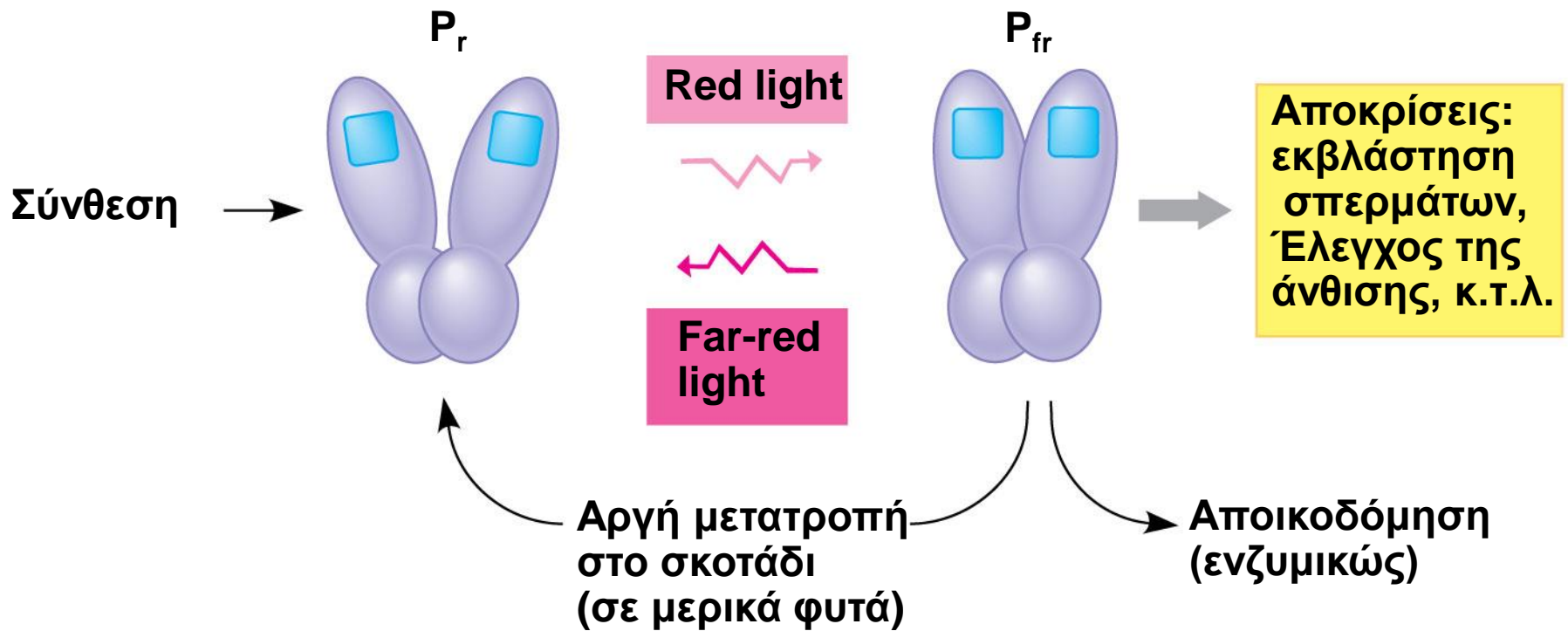
τύπος I: μεταγραφικά ενεργά σε χλωρωτικά αρτίβλαστα- αναπτύσσονται στο σκοτάδι. Σε σπέρματα που απαιτούν φως για να εκβλαστήσουν, αναστολή της σύνθεσης mRNA και αποδόμηση του/ πρωτεόλυση από το φως). Προάγει την άνθιση



PHYB-E

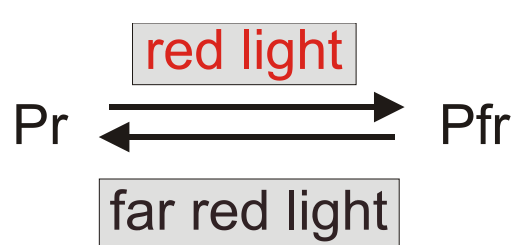
τύπος II: τόσο σε χλωρωτικά όσο και αποχλωρωτικά φυτά, περισσότερο σταθερή Pfr μορφή. Αποφυγή σκίασης





✓ Η μετατροπή σε P_{fr} είναι ταχύτερη της μετατροπής σε P_r

Η δυναμική φωτοϊσοροπία των δύο μορφών του φυτοχρώματος αποτελεί τον ρυθμιστικό παράγοντα της φωτομορφογένεσης



$$\phi = \frac{[P_{fr}]}{[P_{fr}] + [P_r]} = \frac{[P_{fr}]}{[P_{ολ}]}$$

Η μορφή P_r απορροφά ελάχιστα στο σκοτεινό κόκκινο, αλλά τα φάσματα απορρόφησης των μορφών P_r και P_{fr} επικαλύπτονται σημαντικά στην κόκκινη περιοχή. Αυτό σημαίνει ότι φωτισμός με κόκκινο φως (μέγιστο 660 nm) προκαλεί συνεχή αλληλομετατροπή μεταξύ των δύο μορφών, ενώ το ϕ παίρνει μια τιμή γύρω στο 0,8 που είναι και το ανώτερο όριο

Με άλλα λόγια σε κάθε χρονική στιγμή, υπό το φως, το 98% του ολικού φυτοχρώματος $[P_{ολ}]$ βρίσκεται με τη μορφή P_{fr} και το υπόλοιπο 2% με τη μορφή P_r

Η δυναμική φωτοϊσοροπία (ϕ) αποκτά επομένως μέγιστη τιμή στο κόκκινο φως, ενώ ελαττώνεται κατακόρυφα στην περιοχή του σκοτεινού ερυθρού ($\phi < 0,05$). Μικρές τιμές του ϕ (0,3) παρατηρούνται και στην μπλε περιοχή

- Για τον ακριβή υπολογισμό της φασματικής κατανομής ενεργείας ακτινοβολίας κόκκινου-σκοτεινού κόκκινου χρησιμοποιείται ο όρος ζ . Το ζ εκφράζει το πηλίκο της φωτονικής ροής ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$) περιοχών με εύρος 10 nm, με κέντρο τα 660 nm και 730 nm αντίστοιχα:

$$R / FR = \zeta = \frac{\text{φωτονιακή ένταση περιοχής } 10 \text{ nm με κέντρο τα } 660 \text{ nm}}{\text{φωτονιακή ένταση περιοχής } 10 \text{ nm με κέντρο τα } 730 \text{ nm}}$$

- Οι τιμές που παίρνει το ζ κυμαίνονται από 1,15 περίπου σε πλήρες ηλιακό φως ως 0,05 περίπου κάτω από πυκνή βλάστηση

Ο μηχανισμός του φυτοχρώματος ελέγχει μια σειρά σημαντικές λειτουργίες

Βλάστηση σπορίων περιδόφυτων

Βλάστηση φωτοευαίσθητων σπερμάτων

Ανάπτυξη οργανιδίων (πλαστίδια - μιτοχόνδρια - περοξυσώματα)

Περατότητα και ηλεκτρικό δυναμικό μεμβρανών

Έλεγχος δραστηριότητας - σύνθεση ενζύμων

Επιμήκυνση μεσογονατίων διαστημάτων (HFR)

"Κινήσεις ύπνου" φύλλων

Κινήσεις χλωροπλαστών φυκών (LFR)

Ανάπτυξη χλωροπλαστών

Πτώση φύλλων φυλλοβόλων

Άνθηση στα φωτοευαίσθητα είδη (HFR)

Λήθαργος οφθαλμών

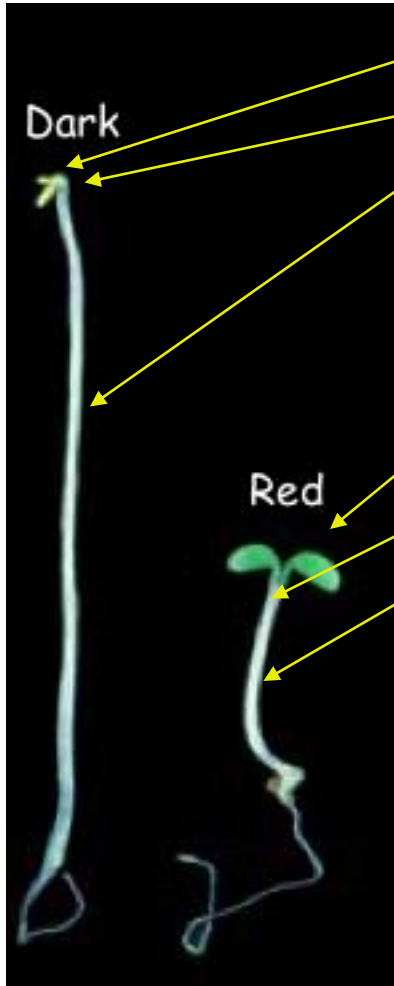
Γαιωτροπική - φωτοτροπική ευαισθησία

Σχηματισμός καταβολών ρίζας - φύλλων

Σύνθεση ανθοκυανινών (HFR)

Αύξηση κολεοπτύλων εκχλωιωτικών φυταρίων (VLFR)

Το φυτόχρωμα προάγει την αποχλώρωση

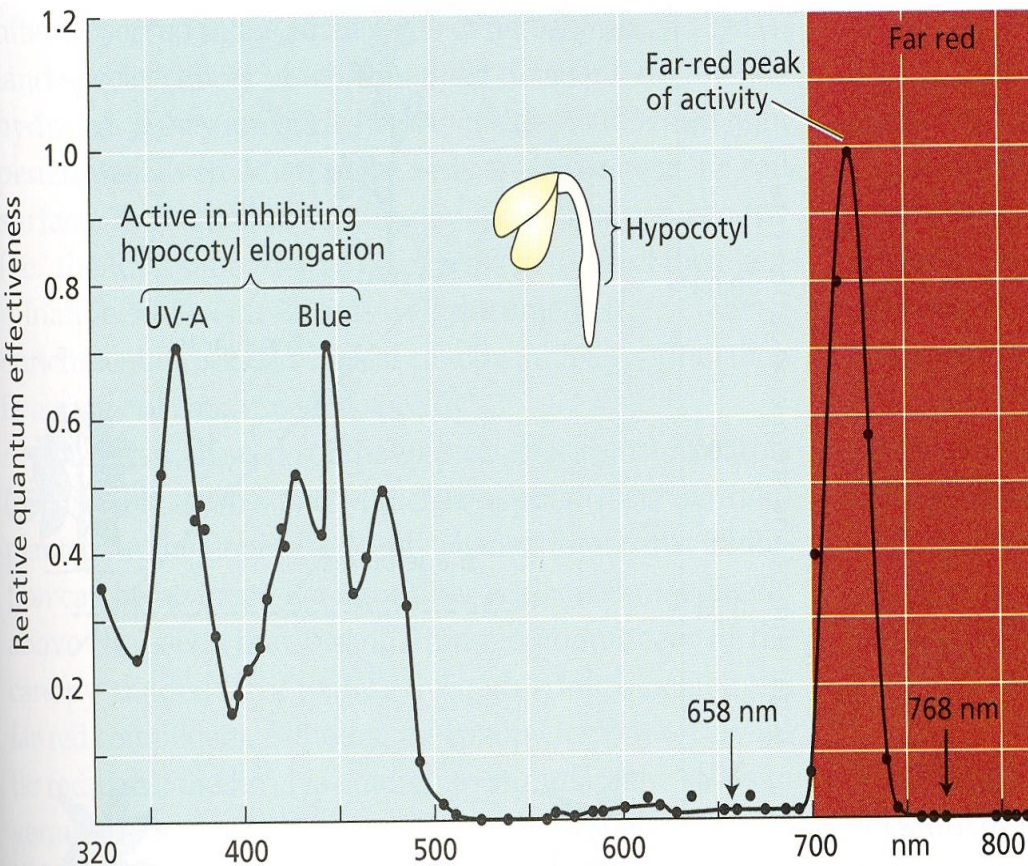


ανάπτυξη χλωροπλαστών
εκταση φύλλων
ανάπτυξη κοτυληδόνων

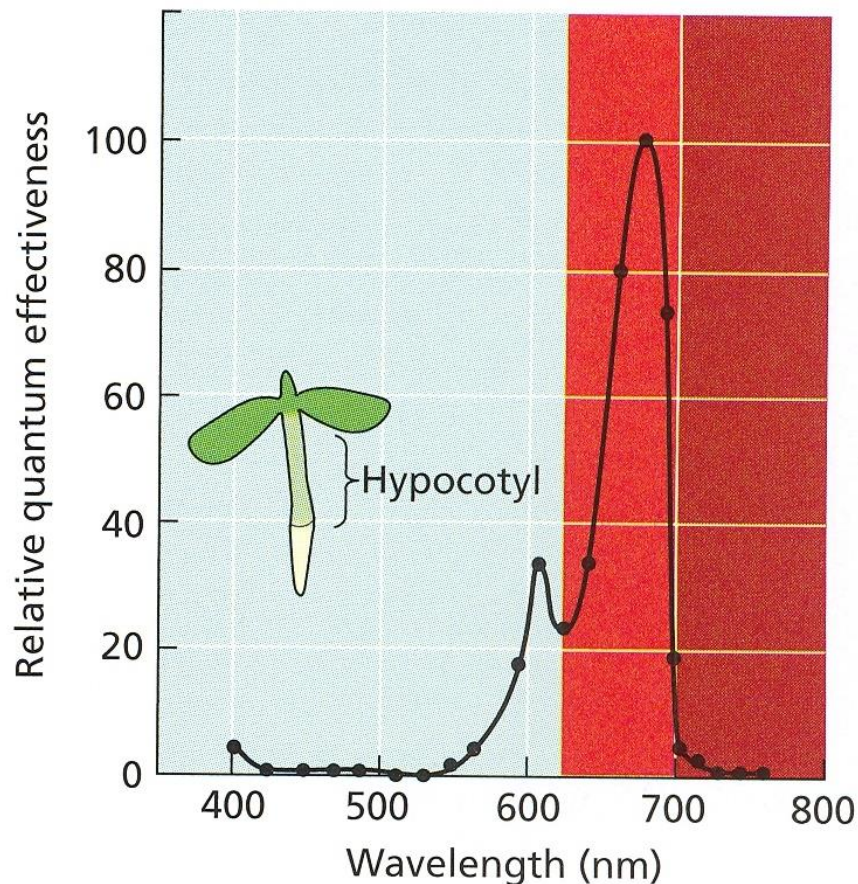


Βελτιστο φωτοσύνθεσης

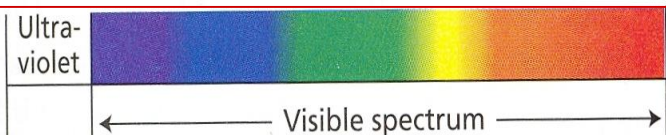
Φάσμα δράσης για αναστολή επιμήκυνσης υποκοτυλίου σε αρτίβλαστα,



που μεγαλώνουν στο σκοτάδι (FR-HIR)



που μεγαλώνουν στο φως (R-HIR)





Dark



Red



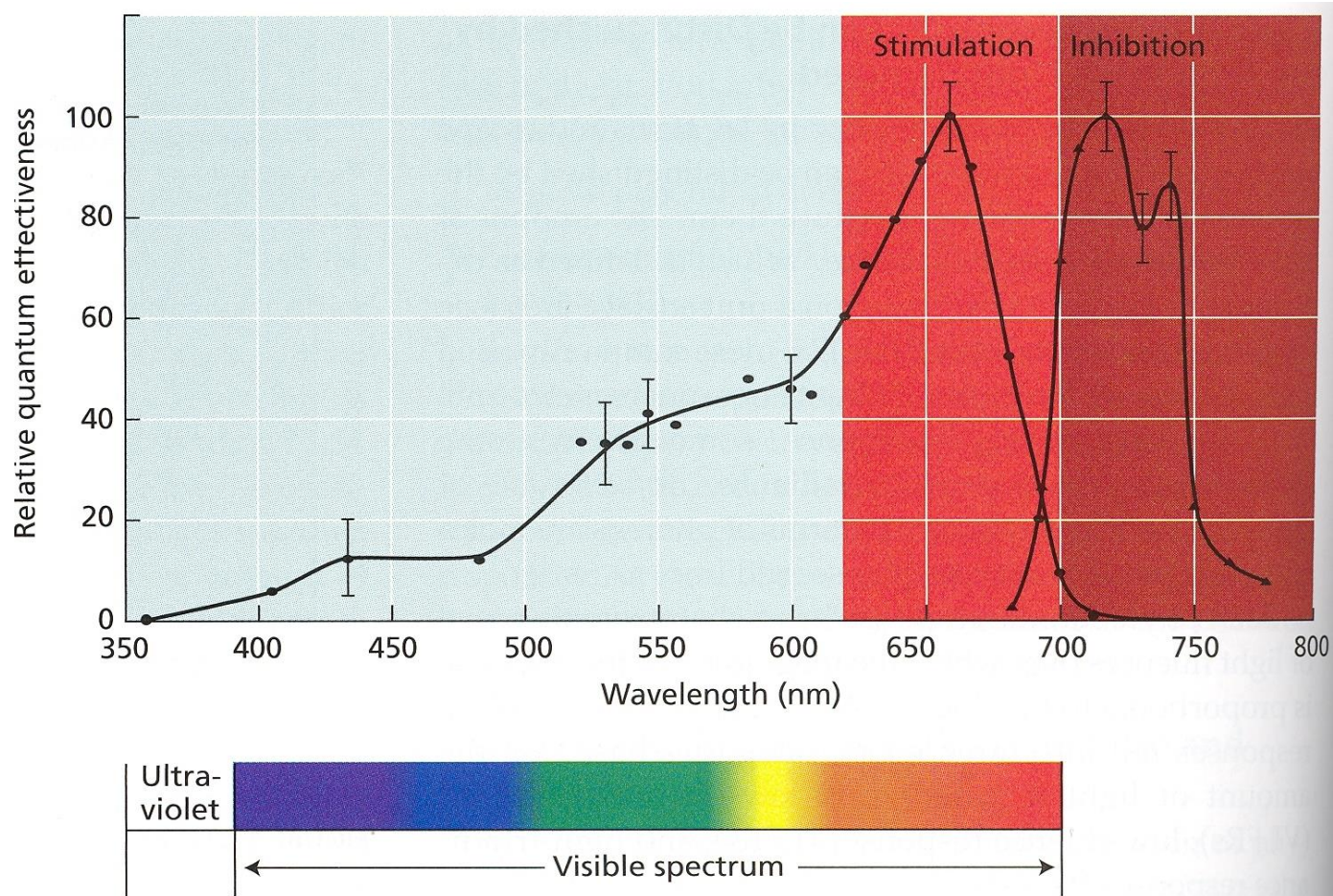
Red Far-red



Red Far-red Red

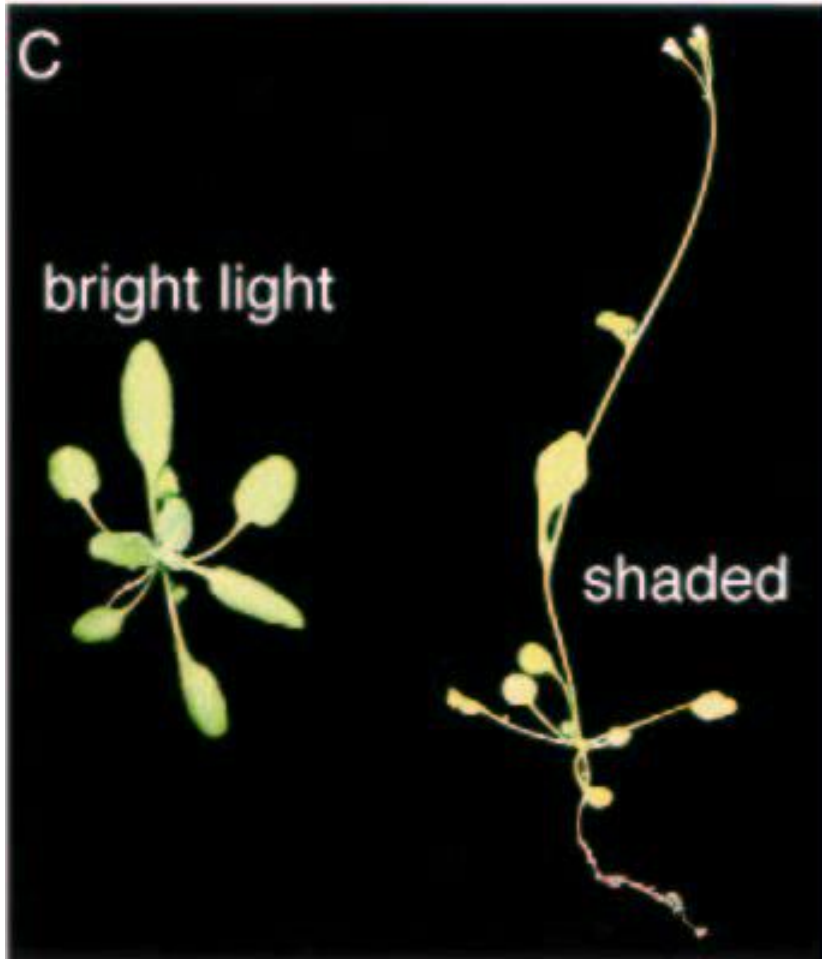


Red Far-red Red Far-red



Φάσμα δράσης για βλάστηση σπερμάτων Arabidopsis (LFR)

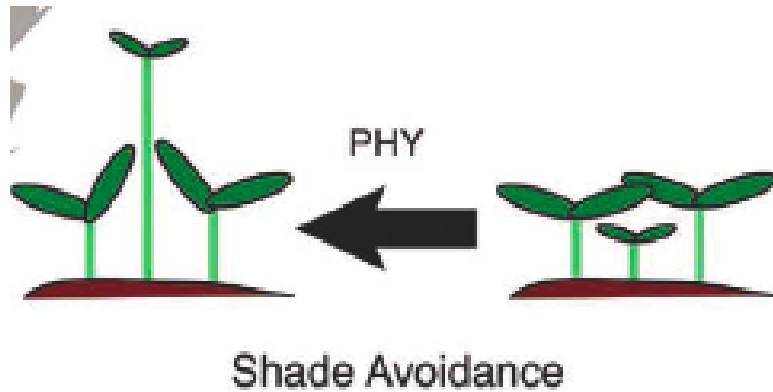
Σύνδρομο αποφυγής σκίαση



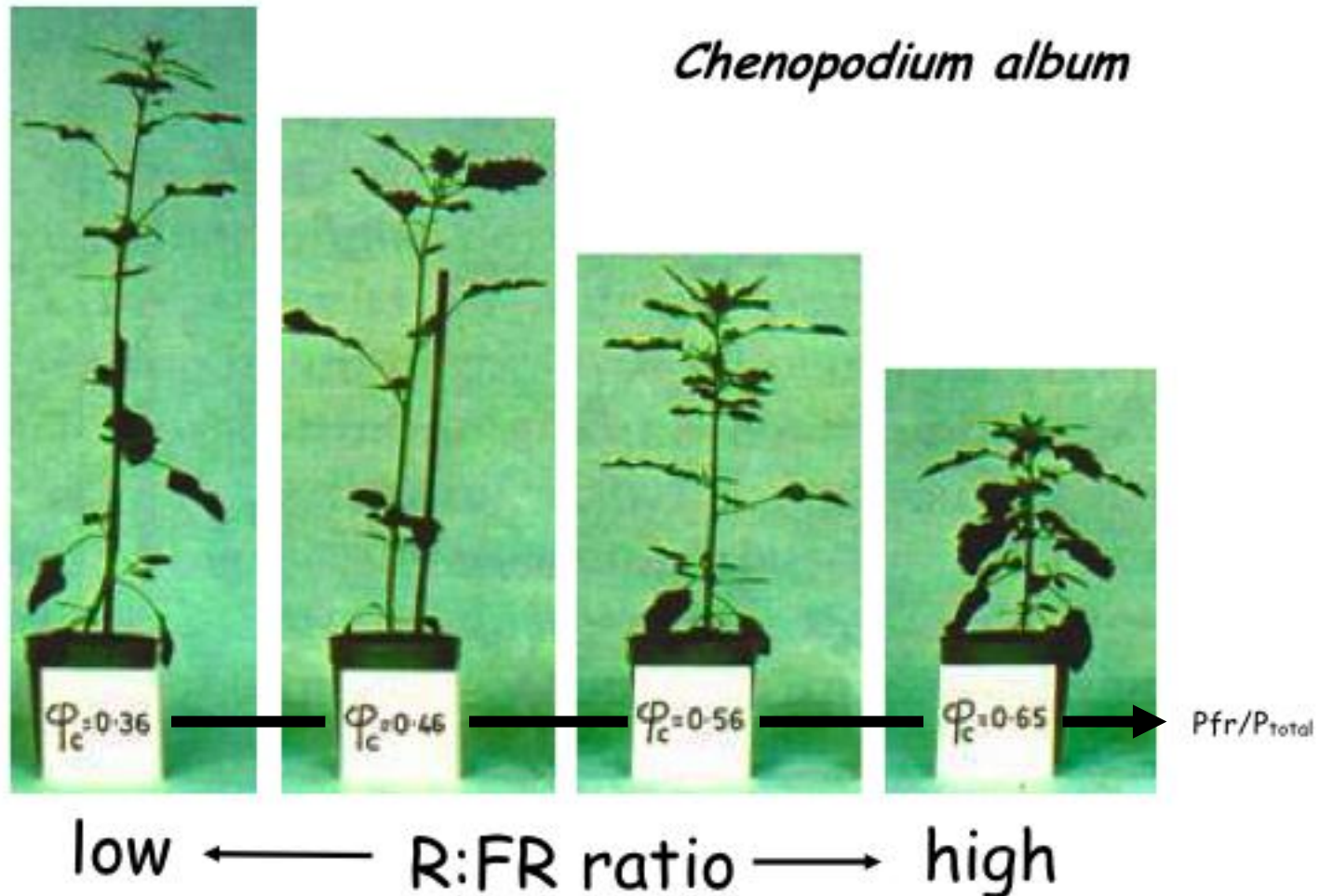
Φωτομορφογένεση

- Επιμήκυνση μεσογονατίων διαστημάτων
- Προσαρμογή στη σκίαση (Shade Tolerant)
- Καμία απόκριση
- Αποφυγή σκίασης (Shade Sensitive)
- Low Red : Far-Red αναλογία
- Σκίαση φυτοκάλυψης
- ταχύτερη επιμήκυνση
- Διαφυγή από τη σκίαση

Το φυτόχρωμα ελέγχει την αποφυγή σκίασης



Αποφυγή σκίασης και Red:Far Red αναλογία

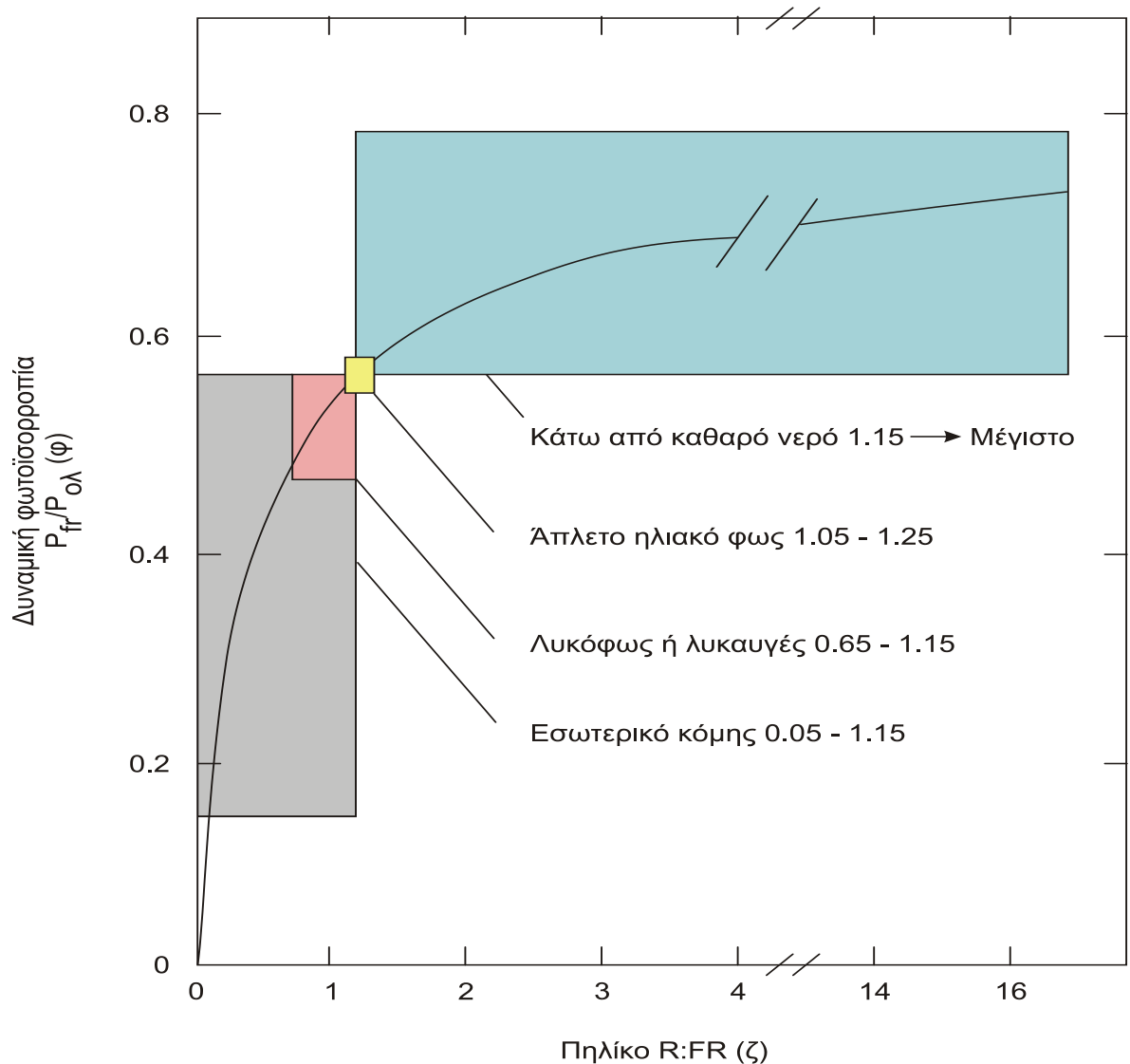


Active phytochrome

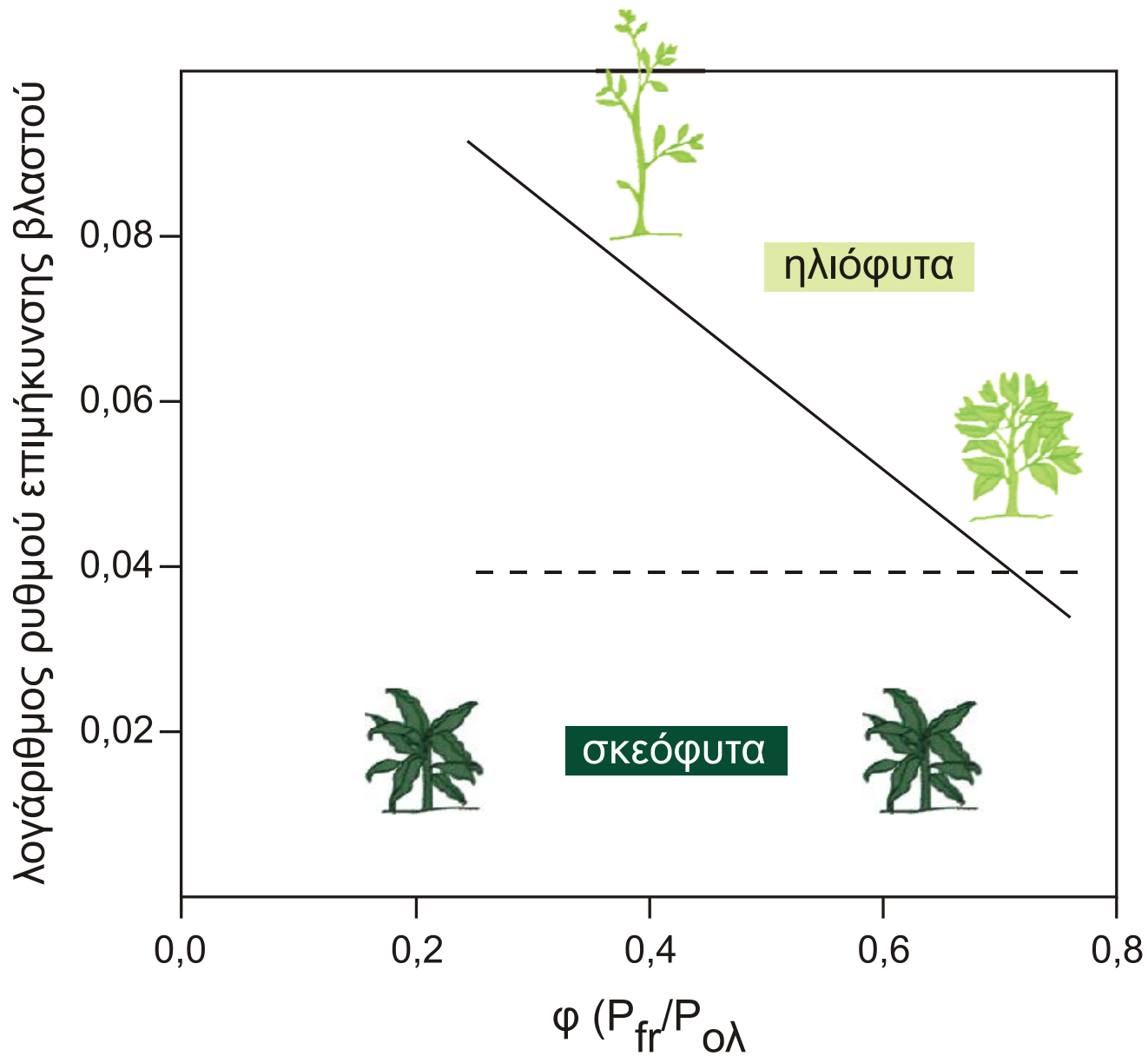
Το φως υπό φυτοκάλυψη είναι εμπλουτισμένο σε σκοτεινό ερυθρό

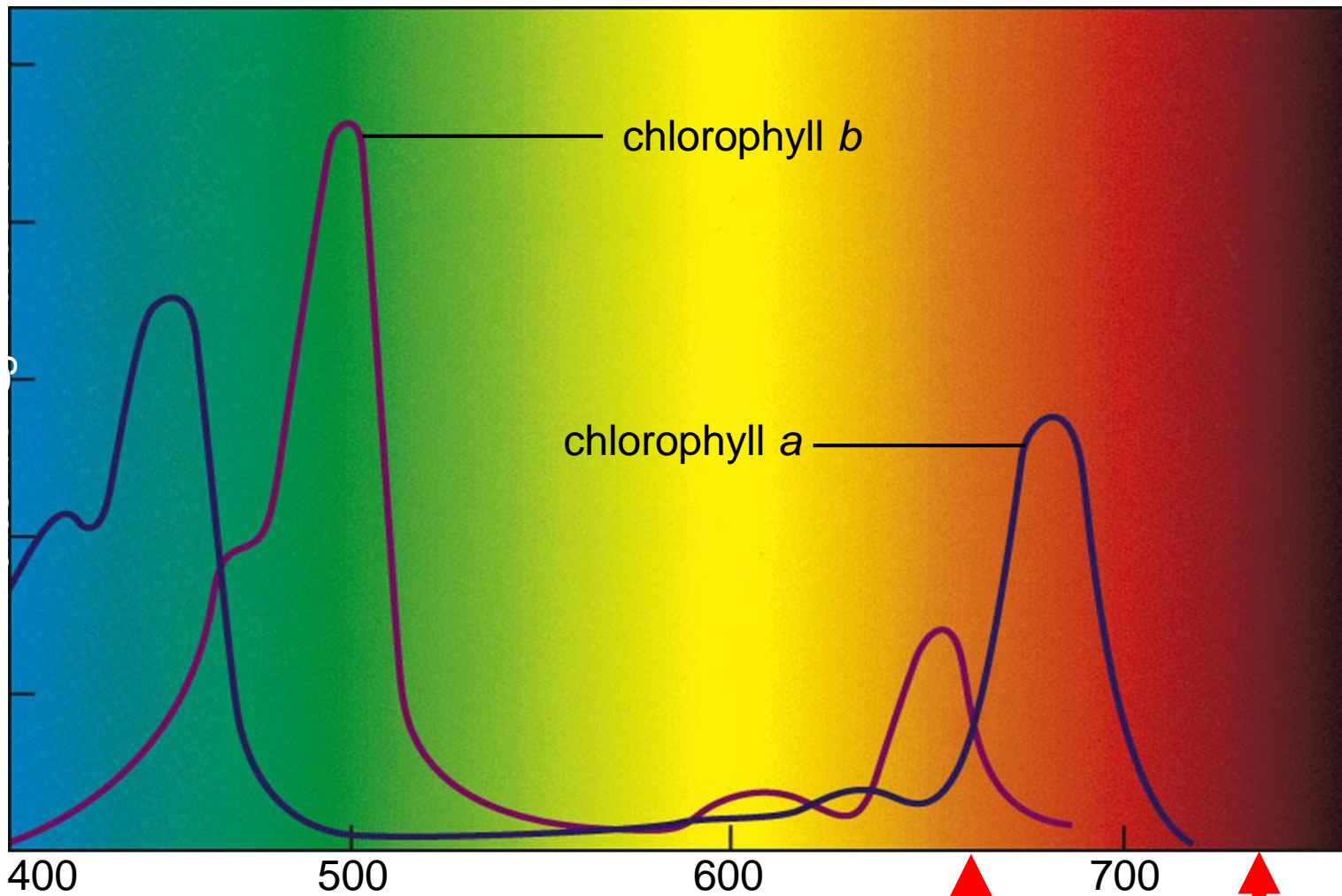
TABLE 17.4 Approximate values of R/FR (ζ) for canopy filtered light.

Canopy	R/FR
Wheat	0.5
Maize	0.20
Oak woodland	0.12–0.17
Maple woodland	0.14–0.28
Spruce forest	0.15–0.33
Tropical rainforest	0.22–0.30



Η σημαντικότερη λειτουργία του μηχανισμού του φυτοχρώματος φαίνεται ότι αφορά την αντίληψη της ποιότητας της ακτινοβολίας που δέχονται τα φυτά, και με τον τρόπο αυτόν μπορούν να ανταποκρίνονται κάθε χρονική στιγμή στις ισχύουσες συνθήκες





© 2006 Brooks/Cole - Thomson

Fig. 10-5, p. 152

660
730

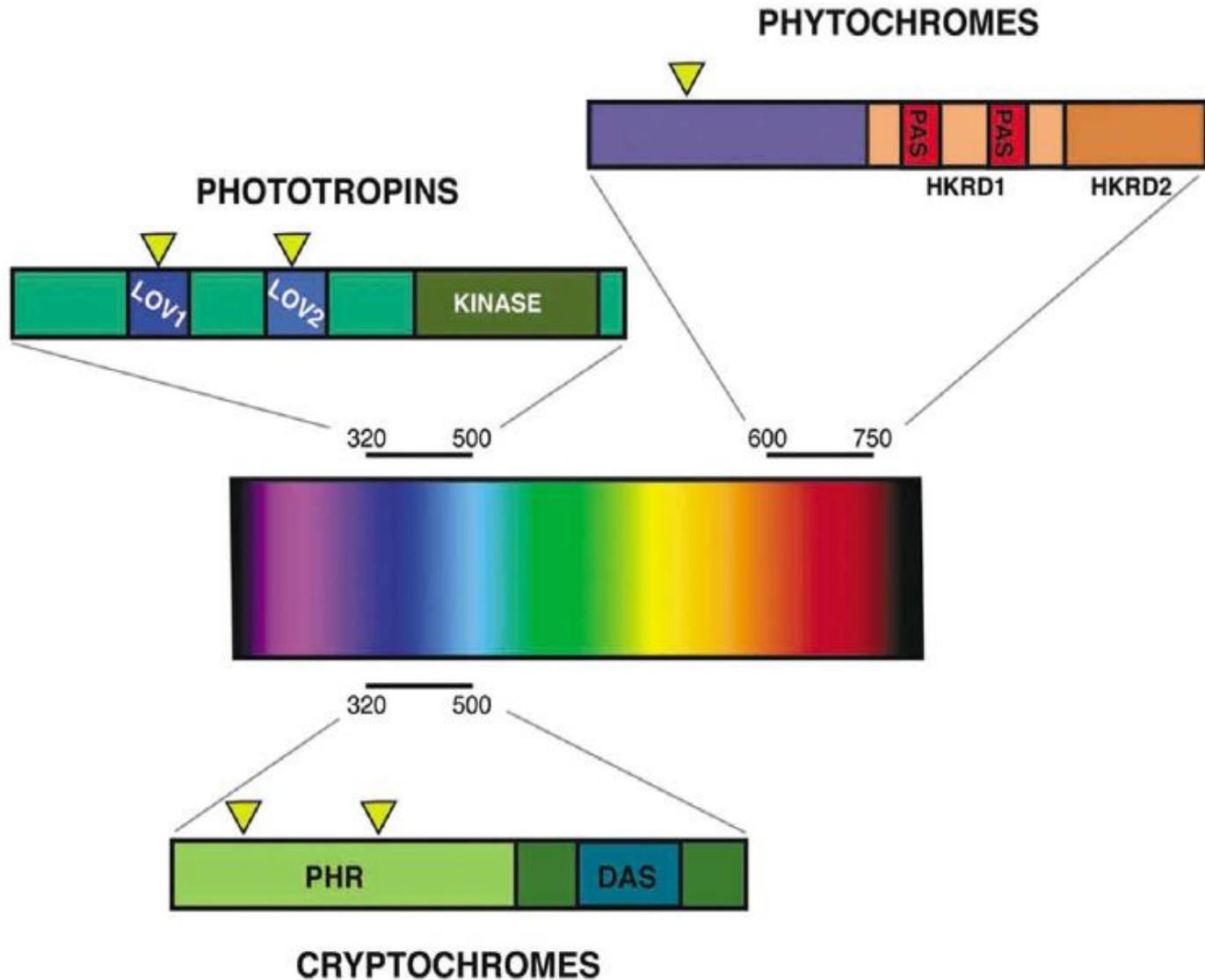
Η αναλογία του Κόκκινου (660 nm) προς το Σκοτεινό Κόκκινο (730 nm) θα είναι χαμηλή κάτω από τα πράσινα φύλλα που απορροφούν το φως ανάμεσα σε 640 και 700 nm.

Απόκριση στη διάρκεια της ημέρας

ΑΠΟΚΡΙΣΗ	ΜΗΚΟΣ ΗΜΕΡΑΣ	ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑΤΑ
Μακροήμερα φυτά	>9-16 h	τριφύλι > 9h βρώμη > 12h Χειμερινο σιτάρι > 12h
Βραχυήμερα φυτά (Φυτά «μεγάλης νύχτας»)	< 10-16 h	Χρυσάνθεμο < 15h Poinsettia
Ουδέτερα φυτά	Δεν αποκρίνονται	Αγγουριά Αραβόσιτος



Φωτοϋποδοχείς των φυτών

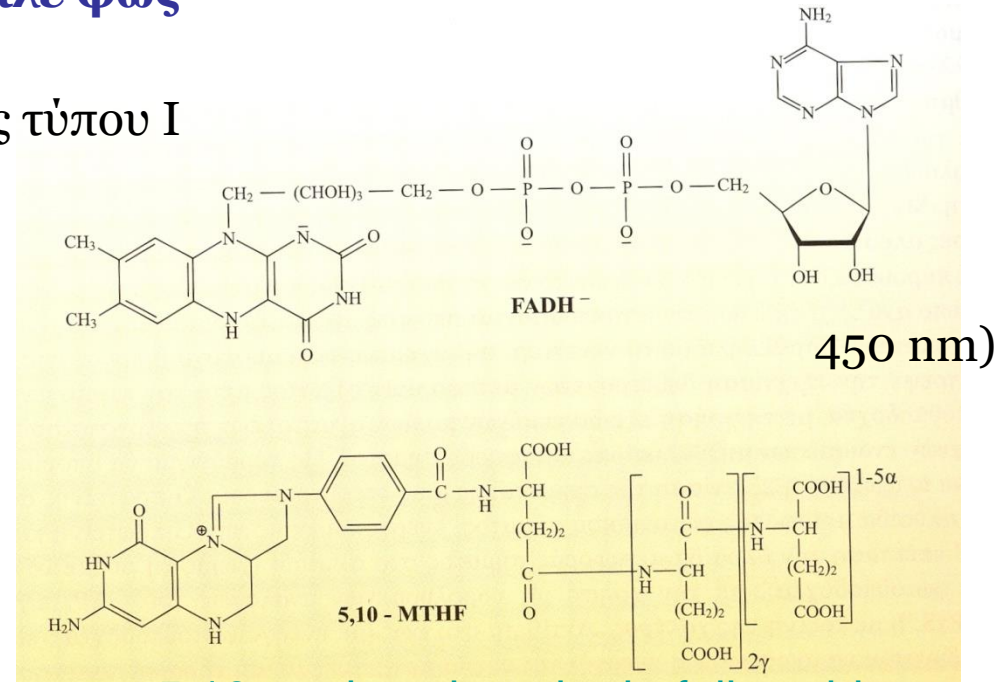


ΚΡΥΠΤΟΧΡΩΜΑΤΑ

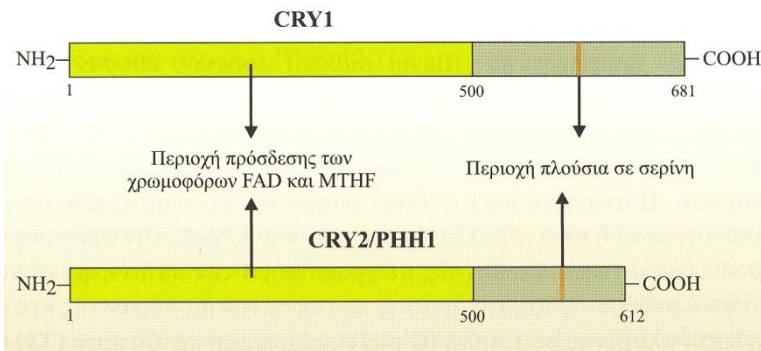
Απόκριση σε μπλε φως

✿ CRY1 και CRY2 : DNA φωτολυάσες τύπου I

✿ Χρωμοφόρα: FAD / πτερίνη



450 nm)



5,10-methenyltetrahydrofolic acid

(380 nm)

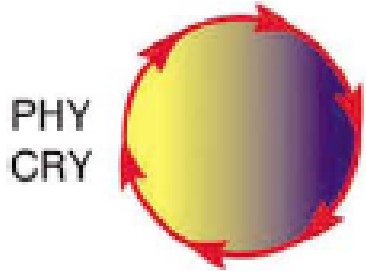
- Αναστολή επιμήκυνσης υποκοτυλίου κατά την αποχλώρωση
- Άνοιγμα και κλείσιμο στομάτων
- ΚΙΡΚΑΔΙΚΟΙ ΡΥΘΜΟΙ

PHYB, CRY1

Μόνο υπό χαμηλή ένταση φωτός PHY2. CRY@

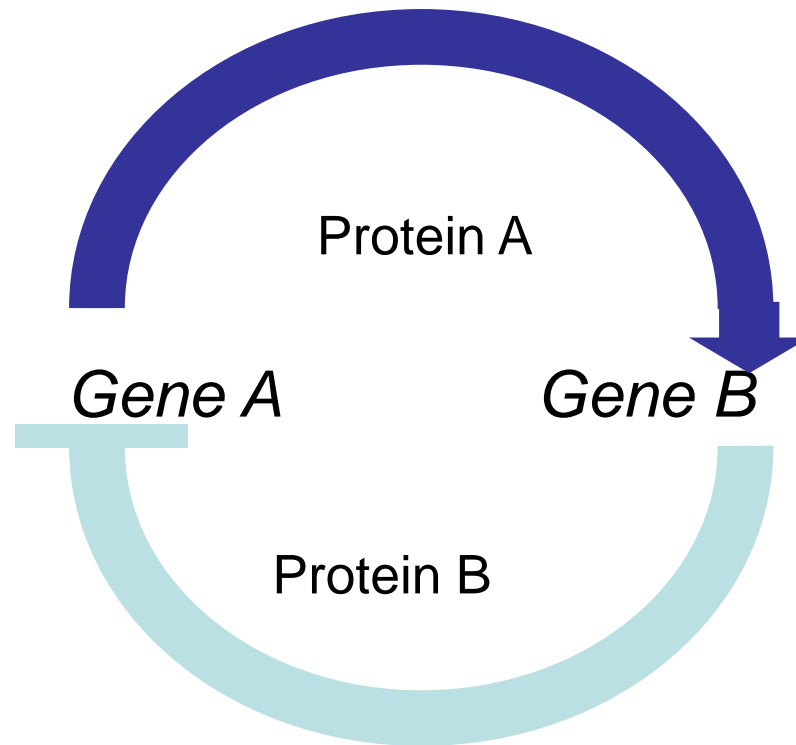
Πίνακας 14.1. Παραδείγματα ημερήσιων βιολογικών ρυθμών σε φυτικούς οργανισμούς

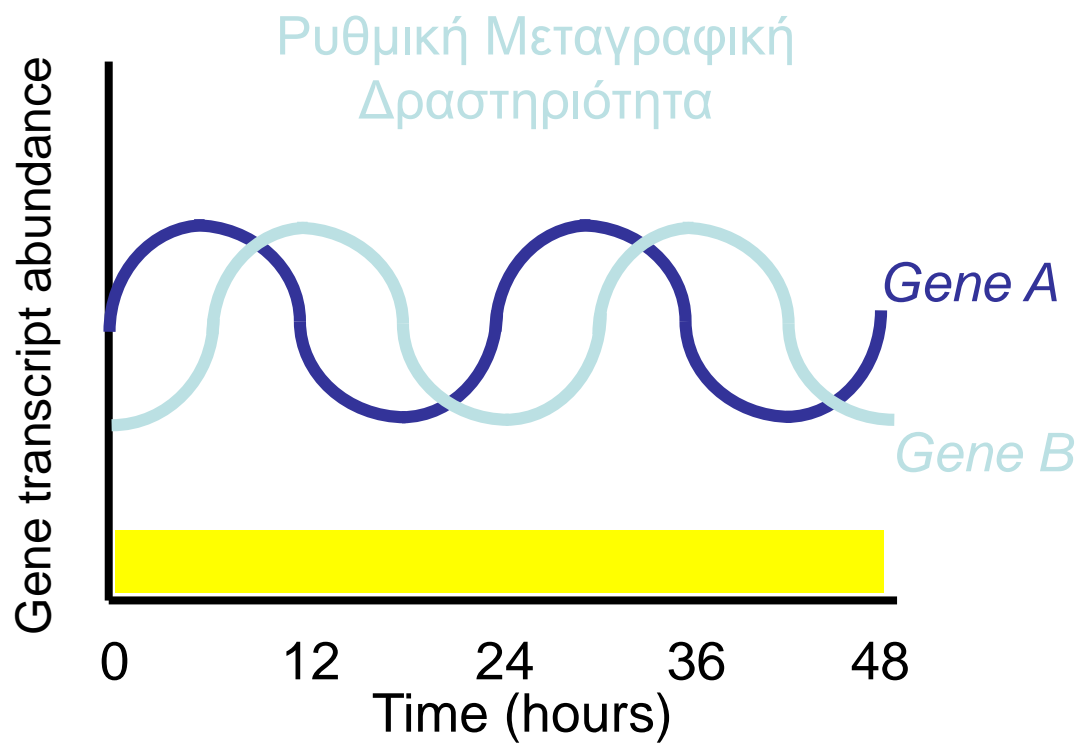
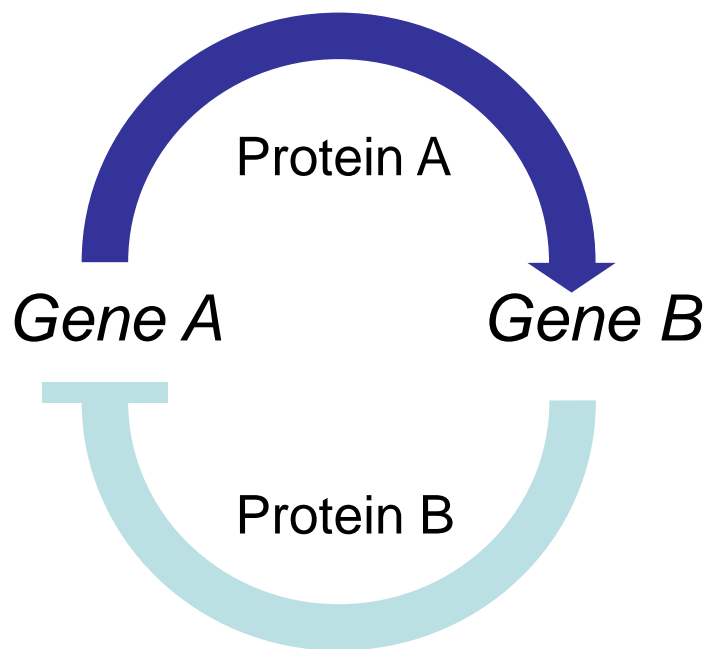
Φυτικός οργανισμός	Λειτουργία	Φασματική περιοχή αποτελεσματική στον συγχρονισμό
ΕΥΚΑΡΥΩΤΙΚΑ ΦΥΚΗ		
<i>Gonyaulax polyedra</i>	Βιοφωταύγεια Φωτοσυνθετική ικανότητα Κυτταρική διαίρεση	Κυανή, ερυθρή
<i>Euglena</i>	Κυτταρική διαίρεση Φωτοτακτισμός	
ΑΝΩΤΕΡΑ ΦΥΤΑ		
Οικογένεια Fabaceae	Κινήσεις φύλλων Κινήσεις καταφρακτικών κυττάρων	Κυανή, ερυθρή, υπέρυθρη
Φυτά CAM	Αφομοίωση CO ₂ Ριζική πίεση Δραστηριότητες ενζύμων Έκφραση ενζύμων Κίνηση πετάλων Κινήσεις καταφρακτικών κυττάρων Κυτταρικές διαιρέσεις Ρυθμός αύξησης	Ερυθρή
<i>Chenopodium rubrum</i>	Ρυθμός αύξησης βλαστού	
<i>Rosa hybrida</i>	Εκπομπή πτητικών ουσιών από τα άνθη	
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Έκφραση γονιδίων, Βλ. Πίνακα 14.2	



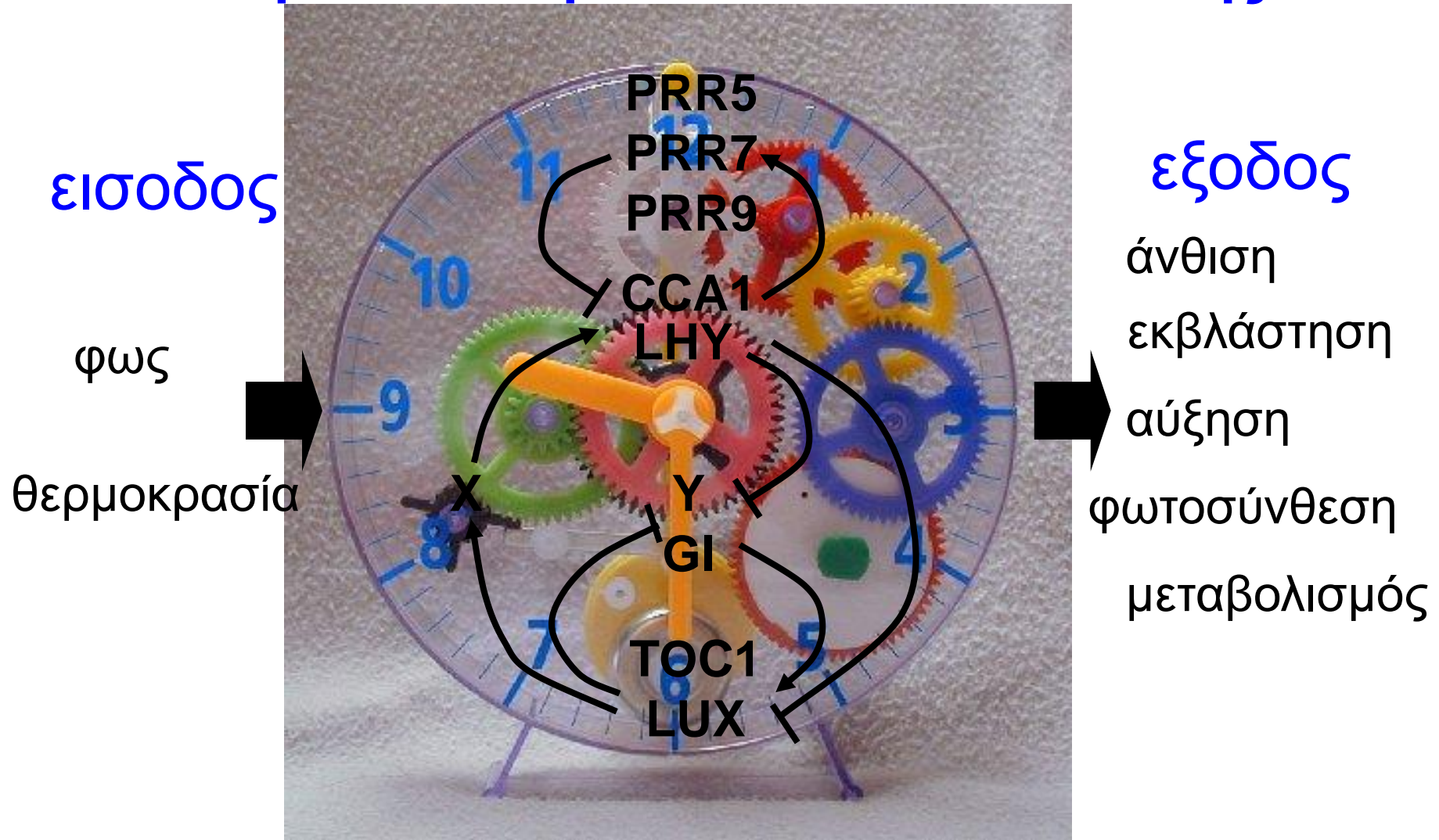
Circadian entrainment

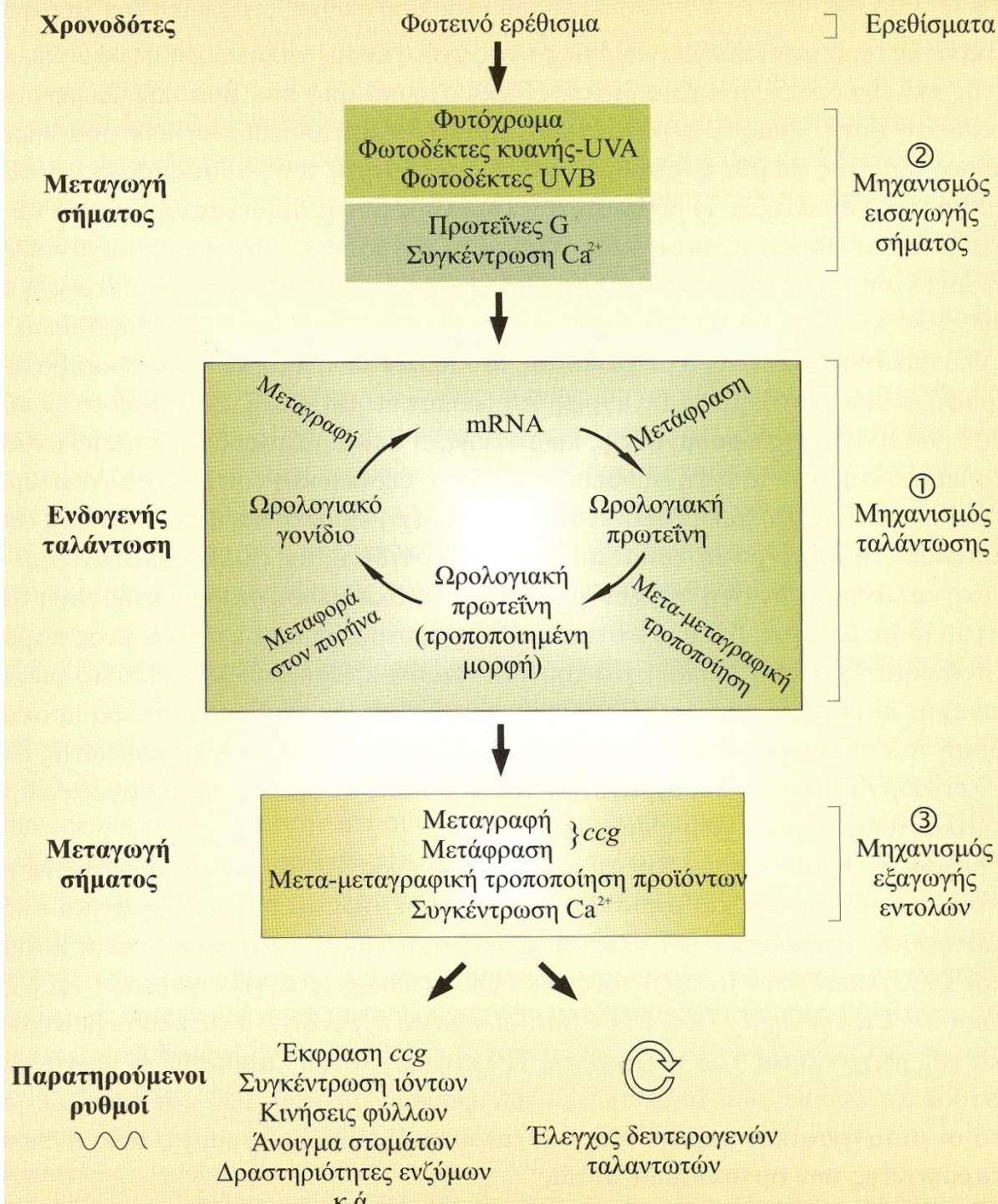
Ο κυρκαδικός ταλαντωτής



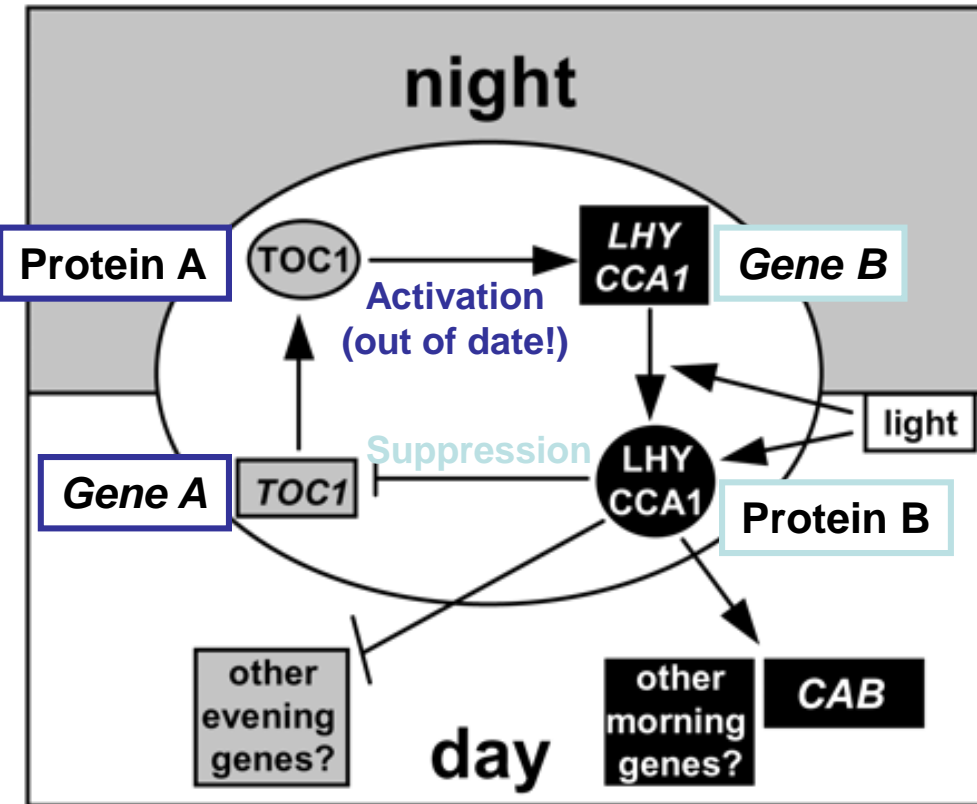


Το κερκαδικό ρολόι στα φυτά- αλληλοσυνδεόμενοι κύκλοι ταλάντωσης



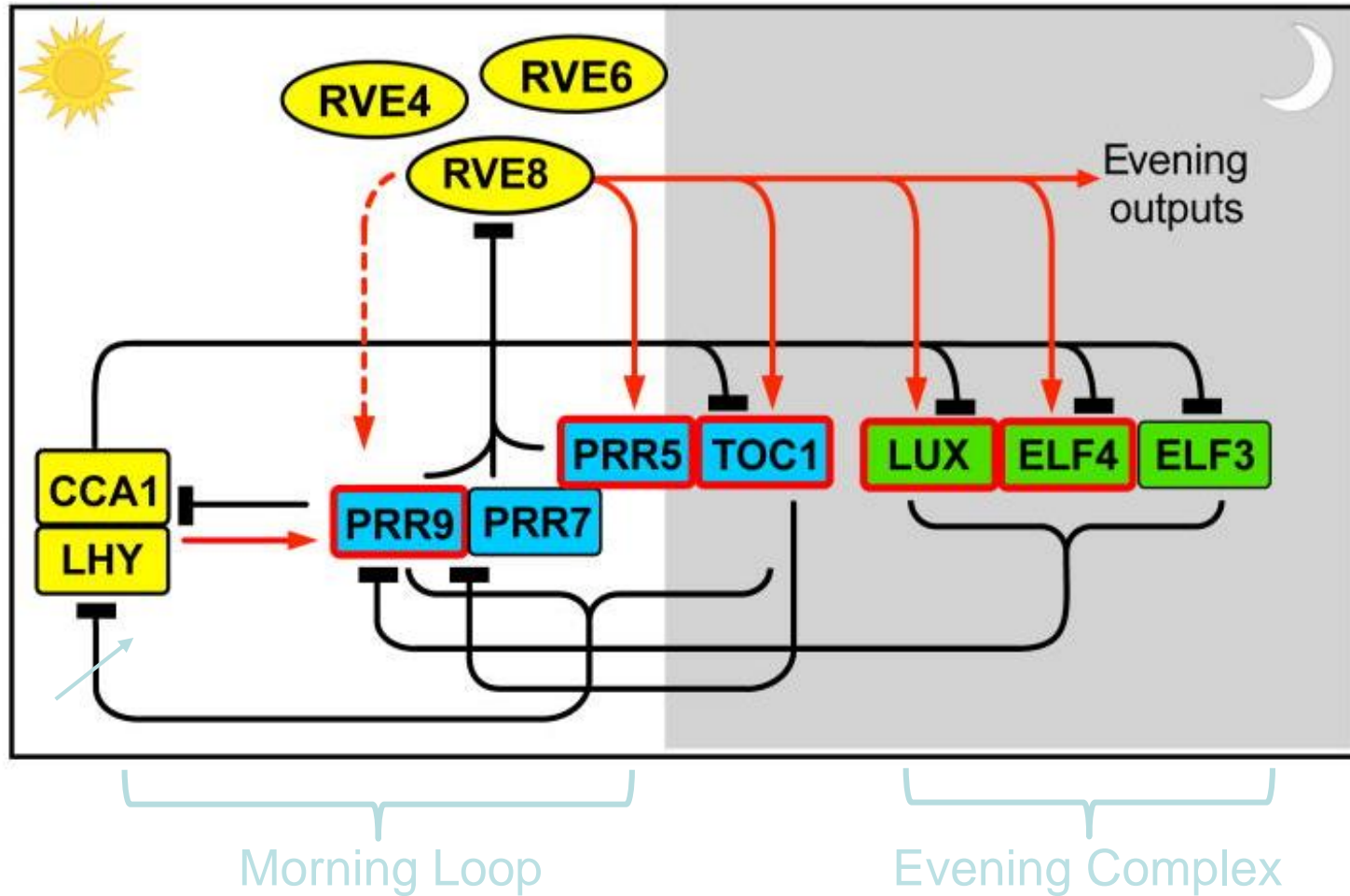


Αρχικό μοντέλο στο Arabidopsis

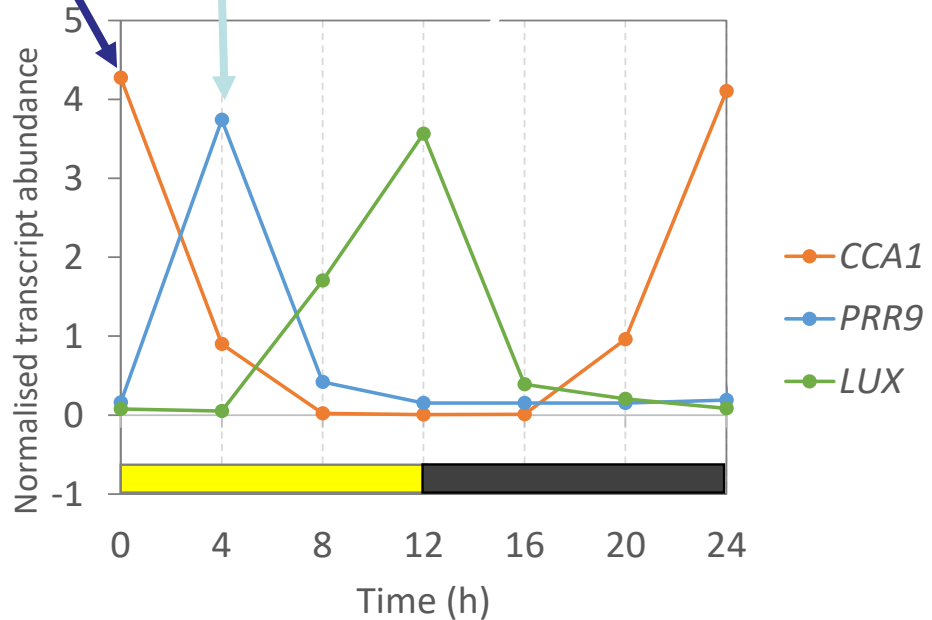
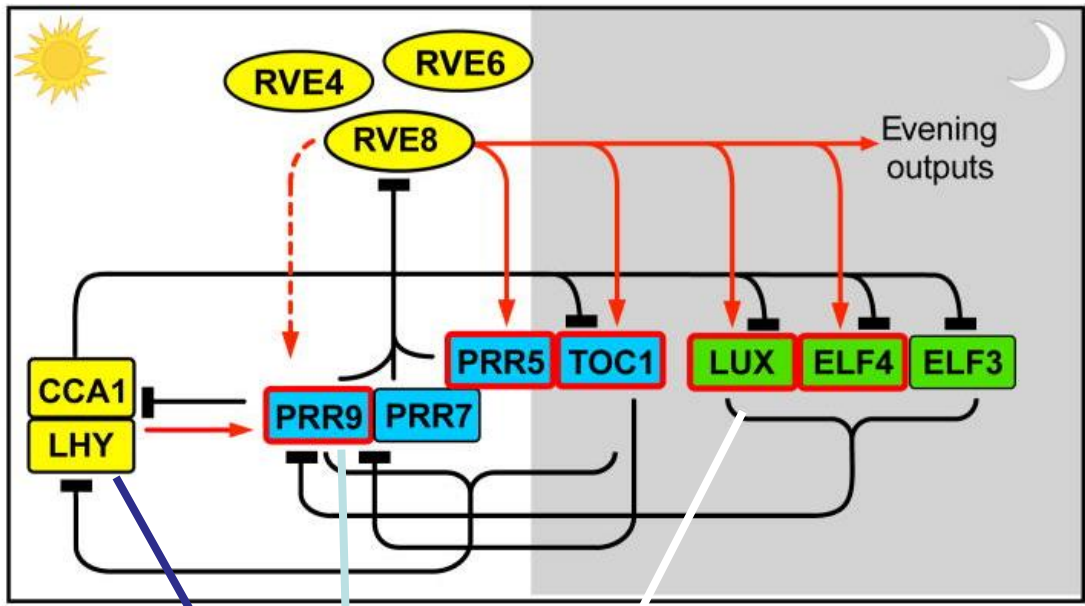


- It is an oscillator with activation and suppression feedback (compare with previous slide)
- The main genes involved are *TOC1*, *LHY* and *CCA1*
- The model is out of date (*TOC1* actually suppresses *CCA1*), but provides an example of oscillator structure

Μοντέλο κερκαδίου ταλαντωτή στα φυτά



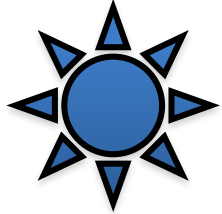
Τα διαφορετικά
μέρη του ρολογιού
εκφράζονται σε
διαφορετικές
στιγμές της μέρας



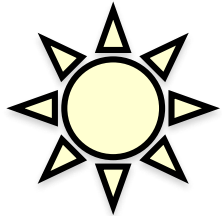
Περιβαλλοντικά σήματα «συγχρονίζουν» τον ταλαντωτή



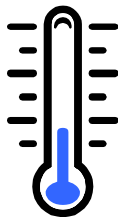
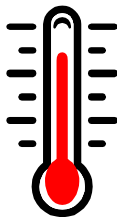
Ερυθρό φως
(φυτοχρώματα)



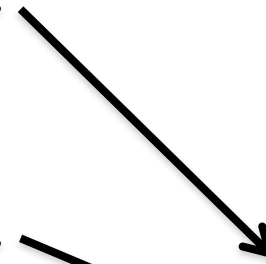
Μπλε φως
(κρυπτοχρωματα)



Σάκχαρα (από τη φωτοσύνθεση)



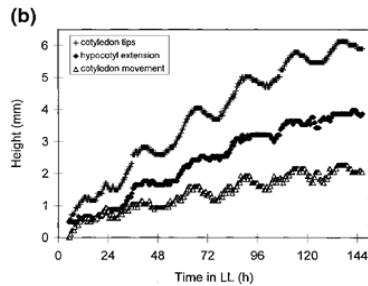
Μεταβολή της θερμοκρασίας



Κιρκαδικος
ταλαντωτής

Πολλαπλοί Ρόλοι στην Αυξηση και Αναπτυξη

Αυξηση: Επιμήκυνση υποκοτυλίου

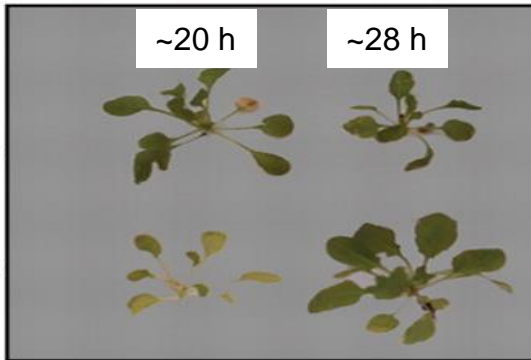


toc1-2 *ztl-27*

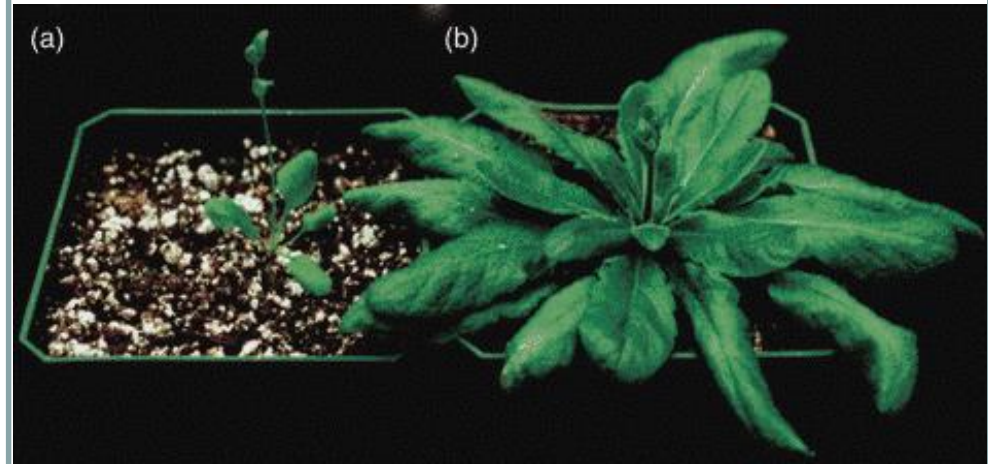
~20 h

~28 h

10L / 10D
(= 20 h)
14L / 14D
(= 28 h)



Ανάπτυξη: Φωτοπερίοδος



Wildtype

Circadian clock
mutant (*gigantea*)

Figure 39.20

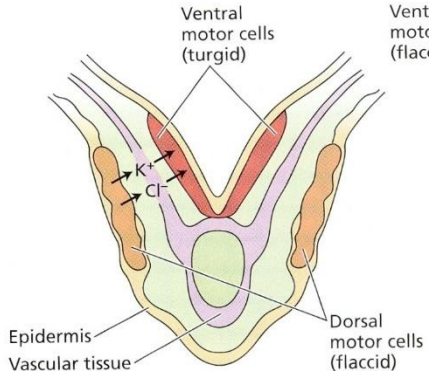


Noon

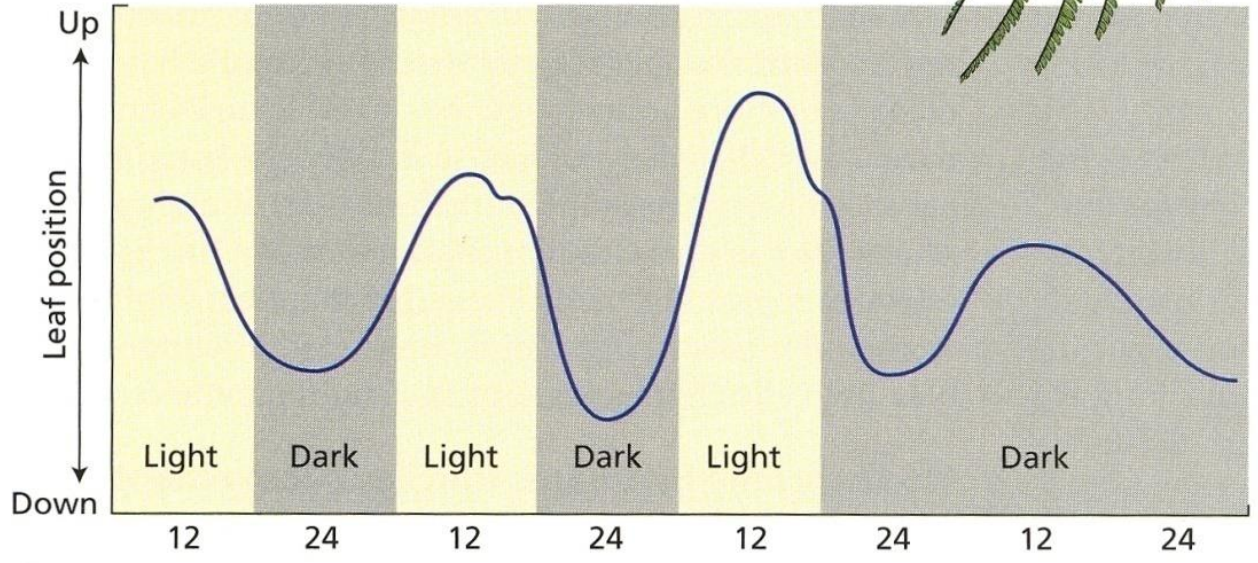
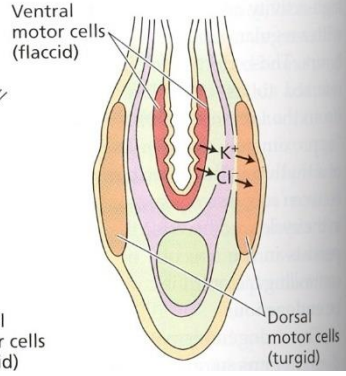


Midnight

(A) Open



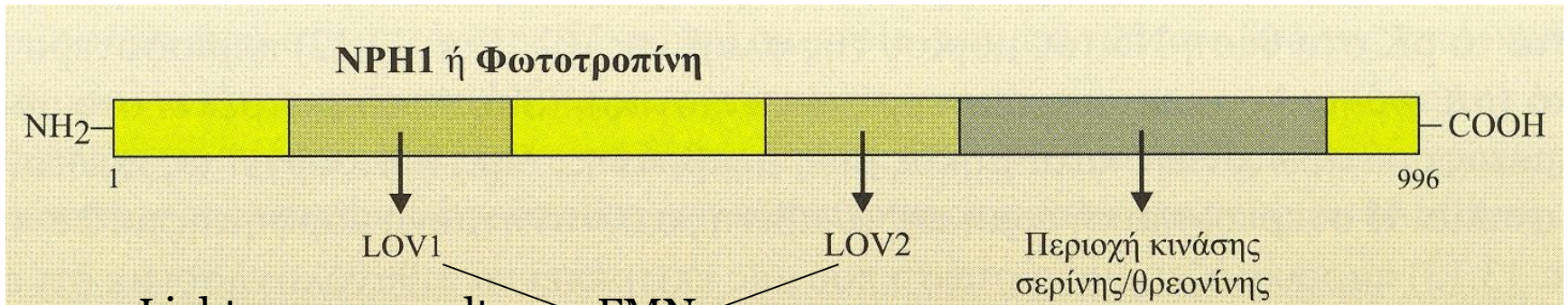
(B) Closed



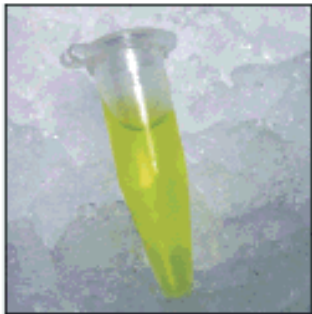
Φωτοτροπίνες

Απόκριση σε μπλε φως- υπεριώδες

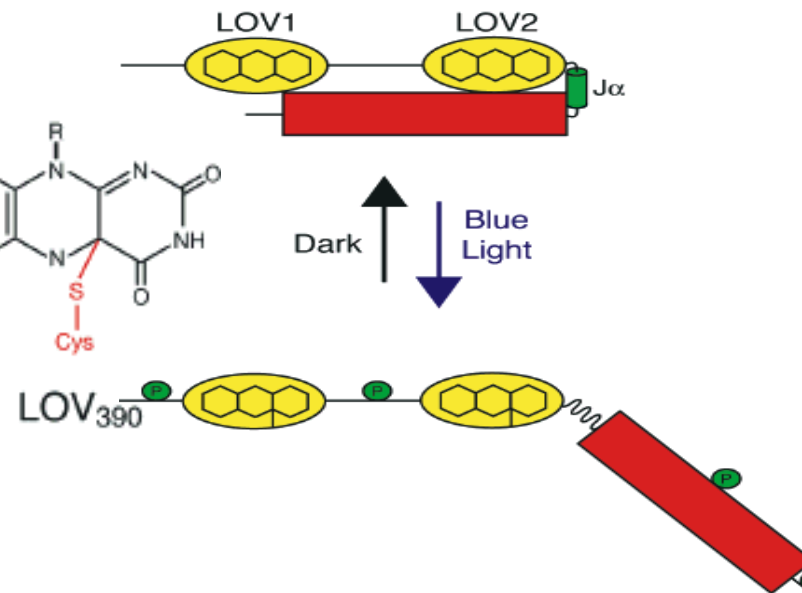
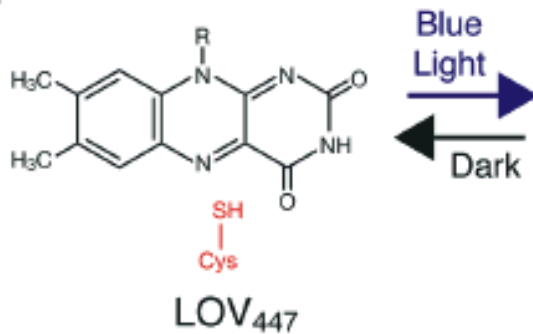
✿ PHOT1/ NPH1 (φλαβοπρωτεΐνη)



Light, oxygen, voltage — FMN
(περιβαλλοντικά ερεθίσματα)



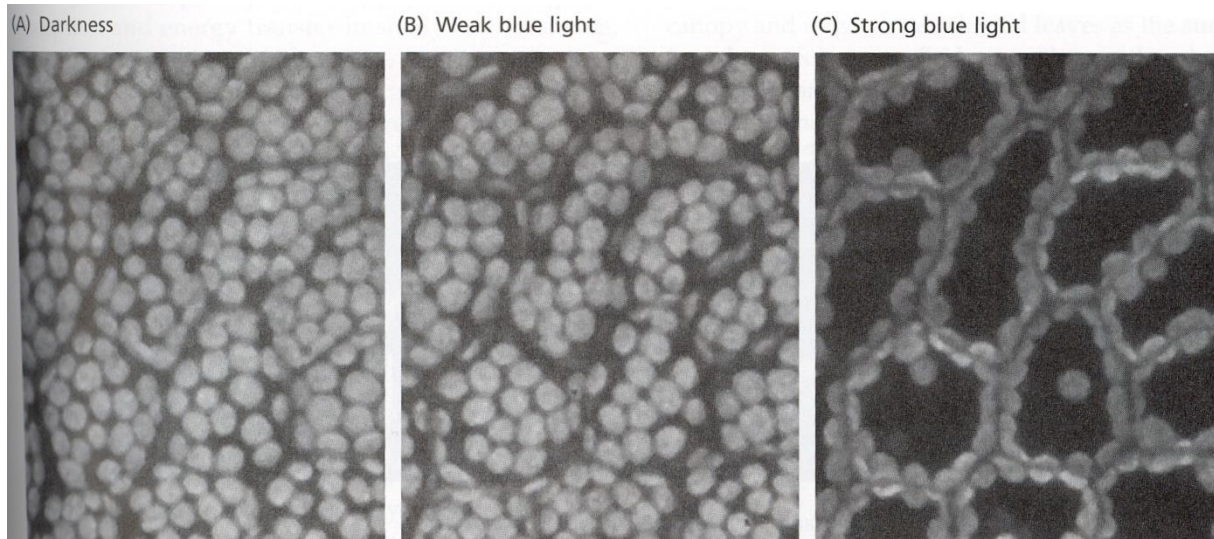
B



Φωτοτροπίνες

Απόκριση σε μπλε φως- υπεριώδες

- Φωτοτροπισμός
- Κίνηση χλωροπλαστών



Αποφυγή έντονου φωτός



[Image: M. Wada]

Φάσμα δράσης για φωτοτροπισμό σε κολεόπτια βρώμης

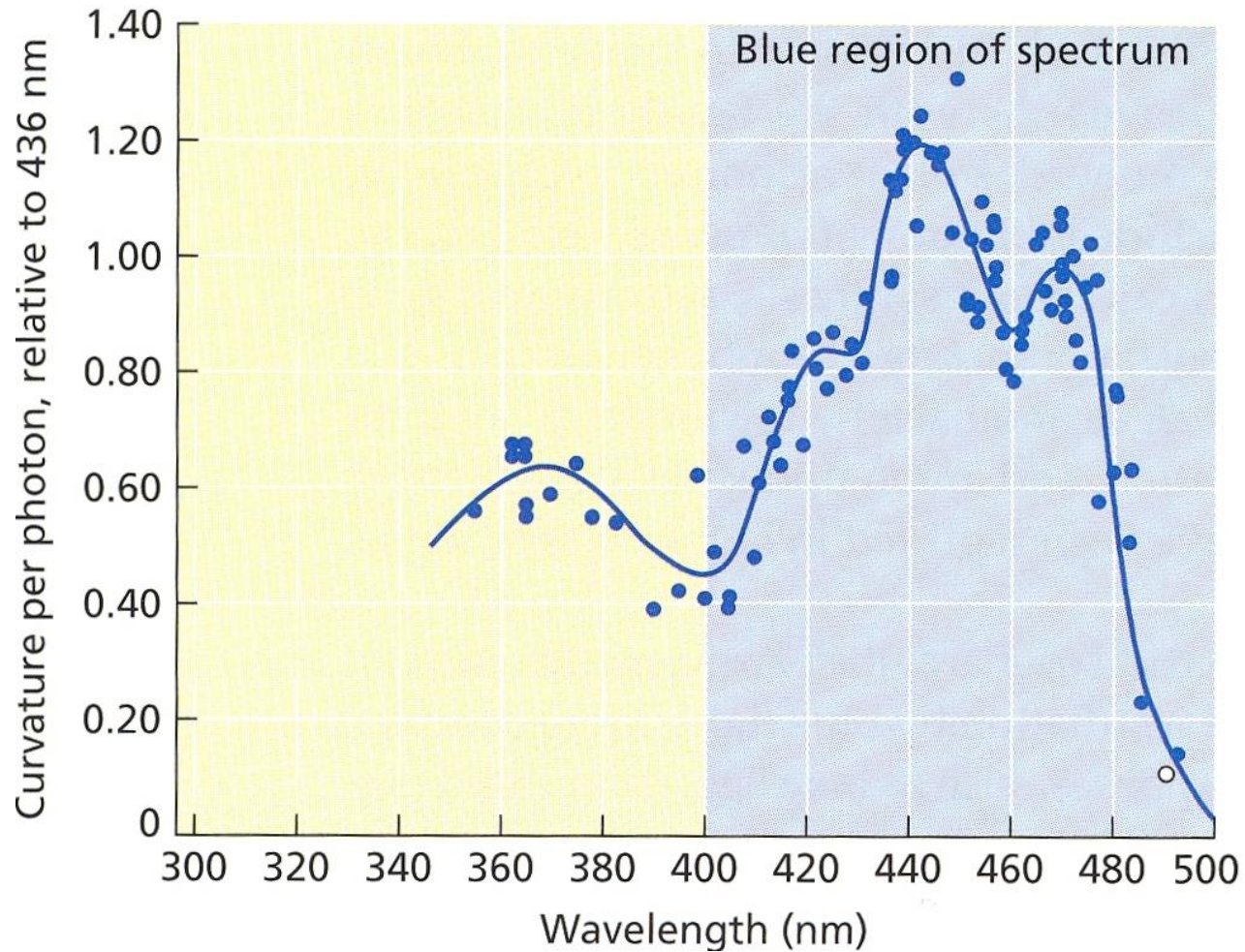
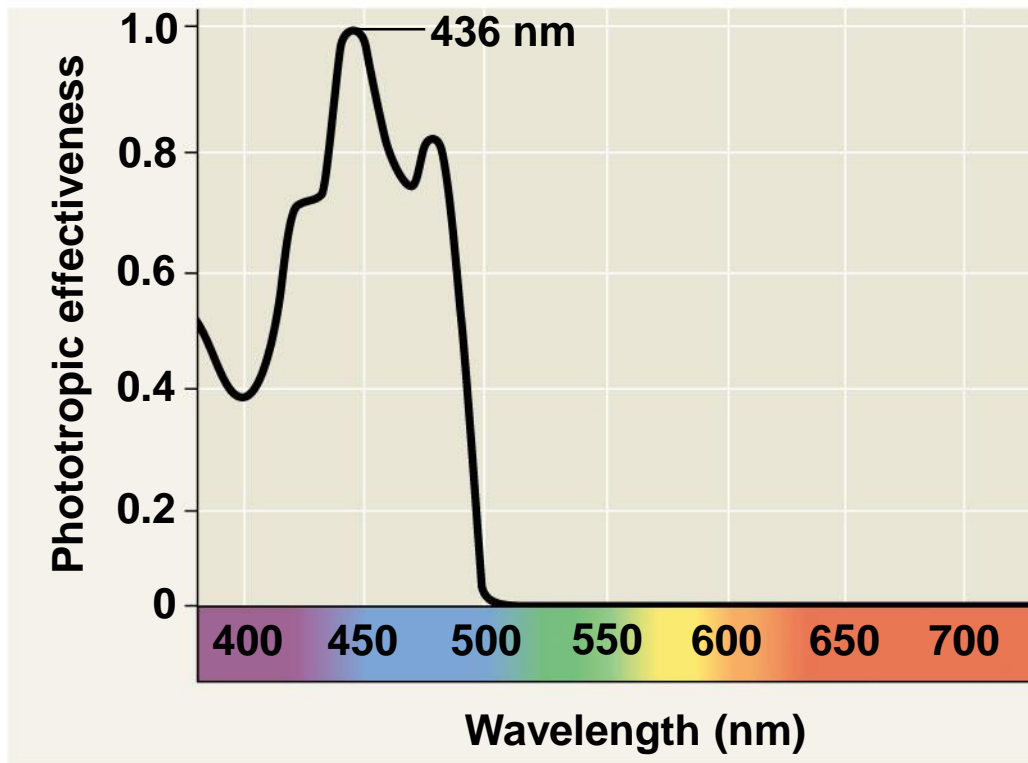
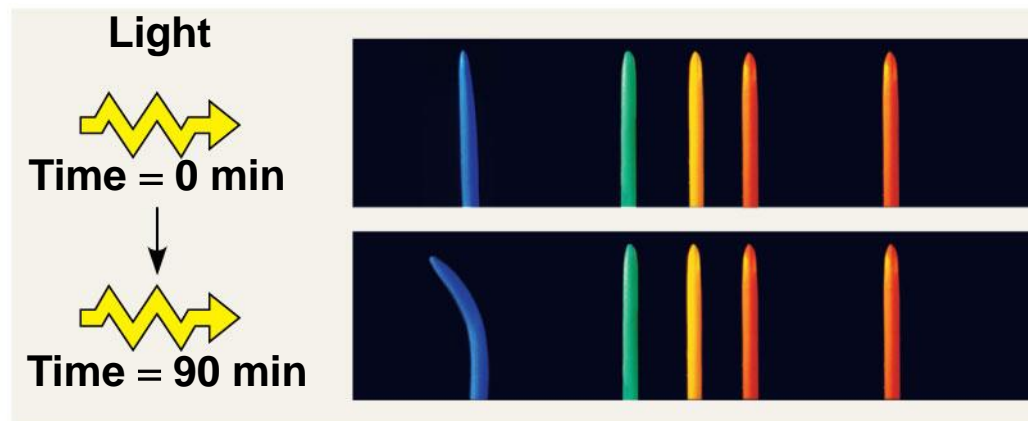


Figure 39.16

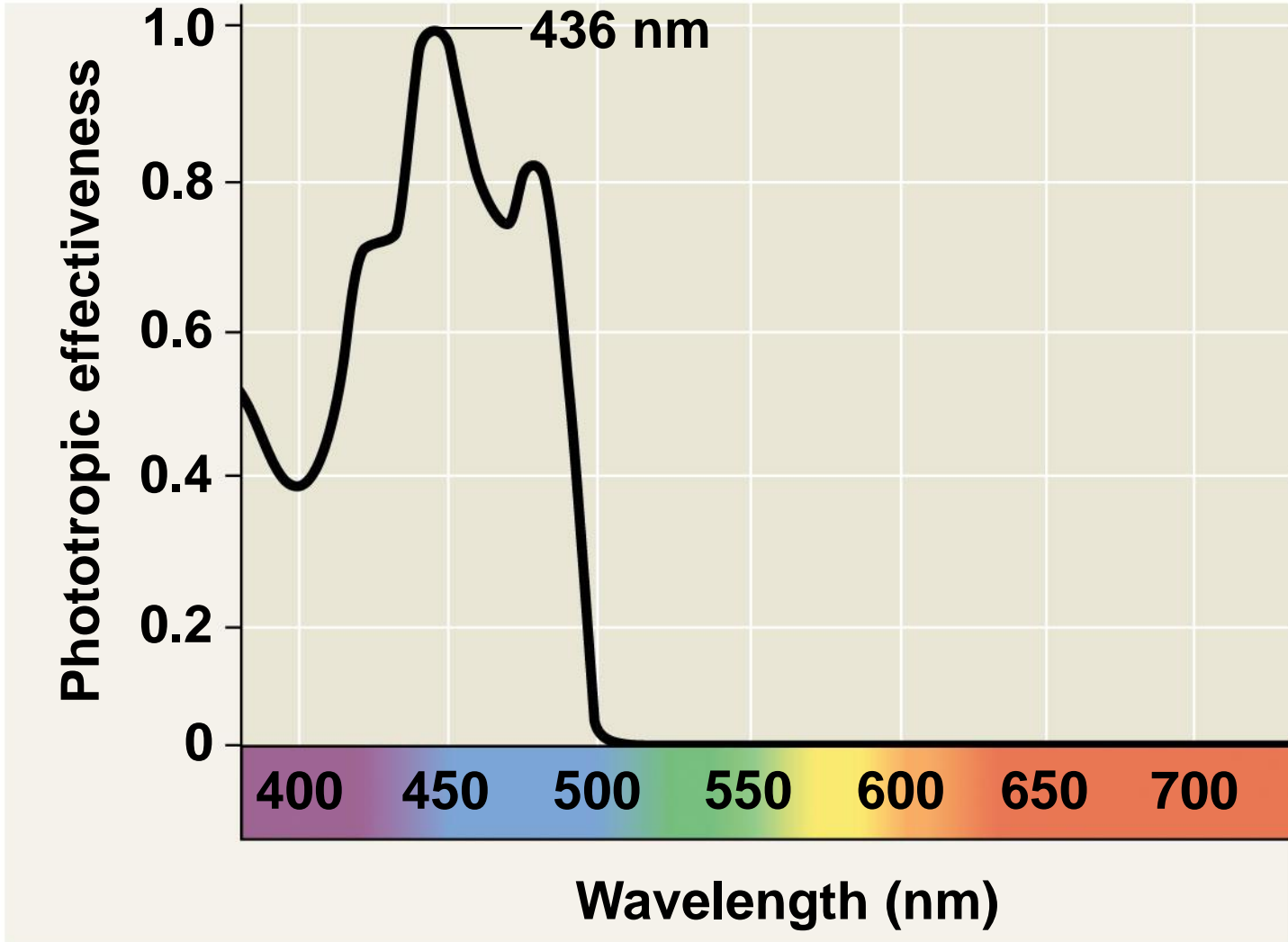


(a) Phototropism action spectrum



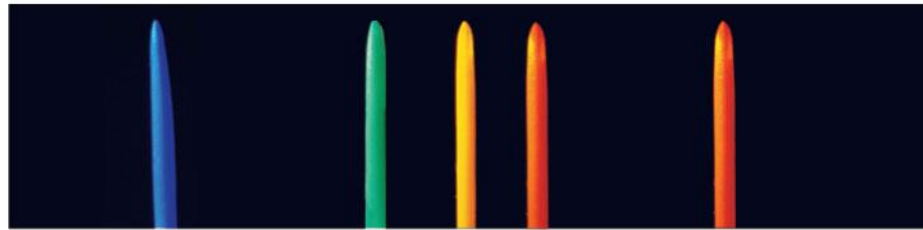
(b) Coleoptiles before and after light exposures

Figure 39.16a



(a) Phototropism action spectrum

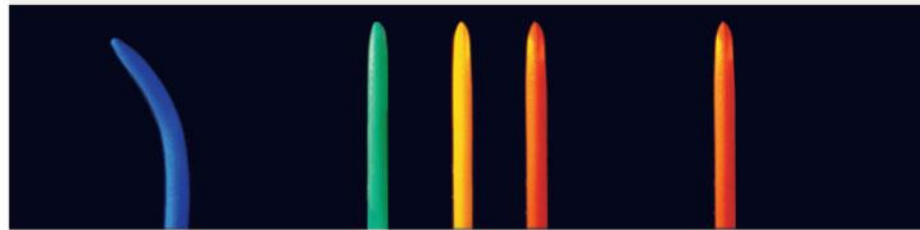
Figure 39.16c



Time = 0 min

© 2011 Pearson Education, Inc.

Figure 39.16d



Time = 90 min

© 2011 Pearson Education, Inc.

Φωτοτροπισμός

Παρα-ηλιοτροπισμός

- παραλληλα με το φως (πχ σογια)

Ορθο-ηλιοτροπισμός

καθετα με το φως (solar tracking) (πχ ηλιοτρόπιο)

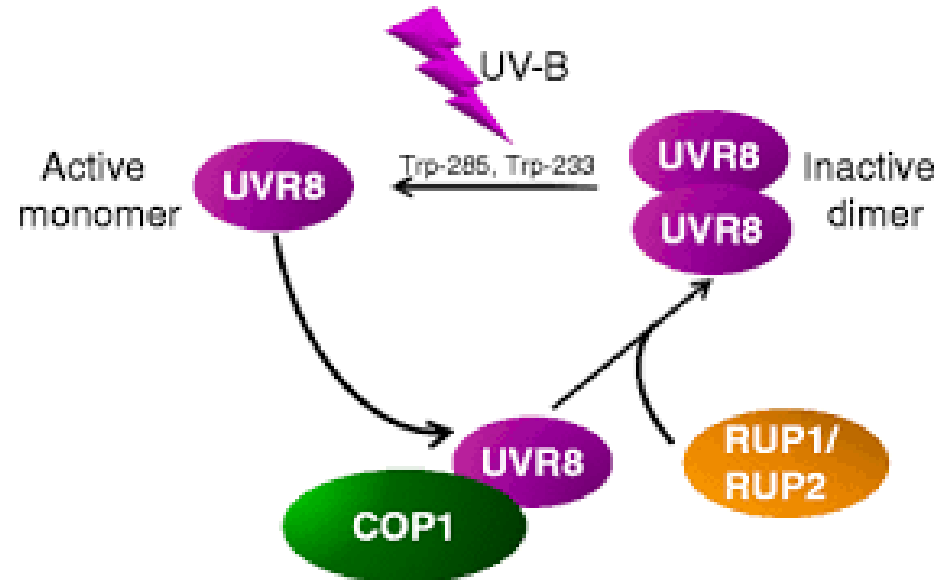
UV Absorbing Pigment

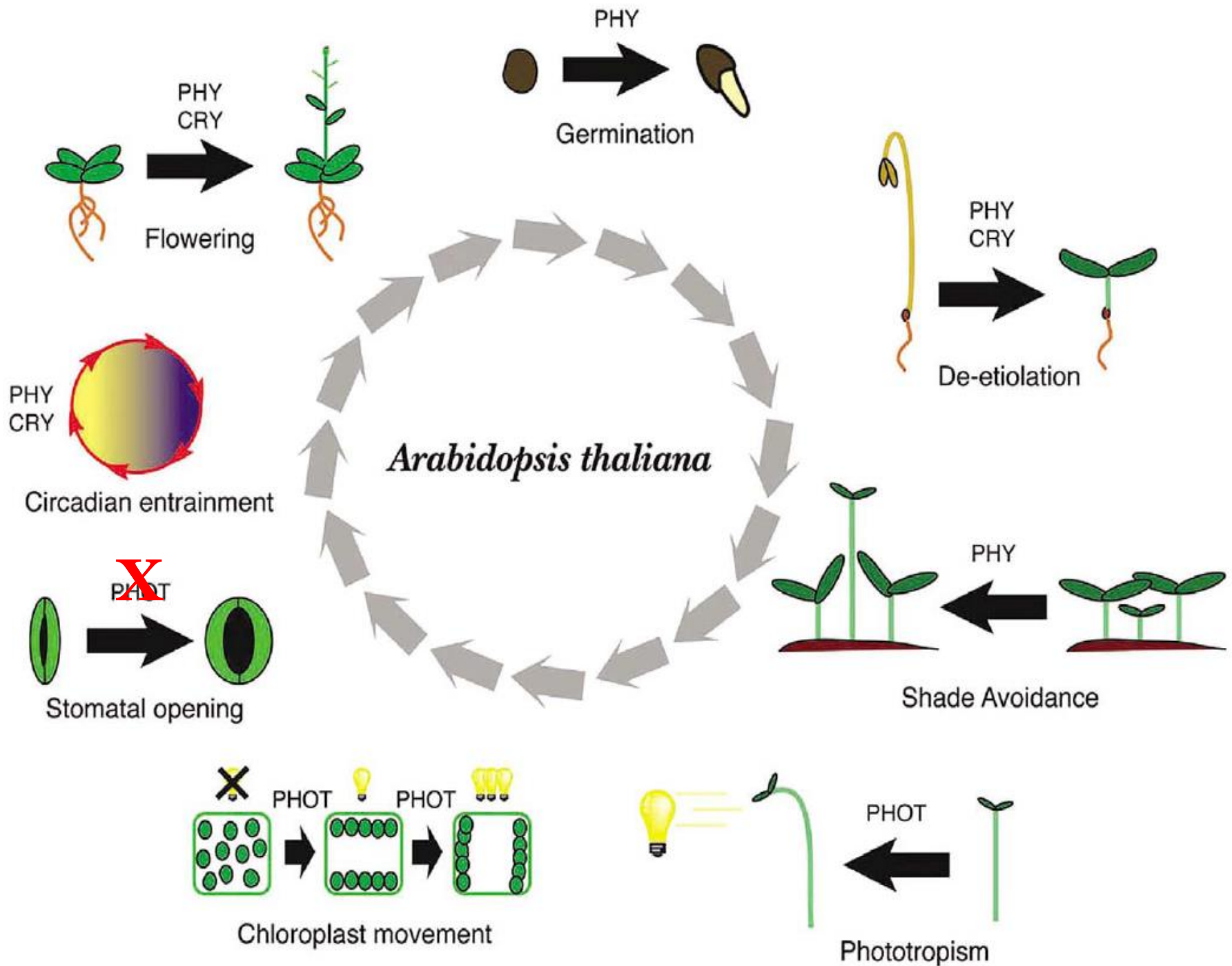
- **UV-B** (280-320 nm)

- UVB εγκλιματισμός
και αντοχή

- **UV-A** (320-400 nm)

Phototropin





Απόκριση στη διάρκεια της ημέρας

ΑΠΟΚΡΙΣΗ	ΜΗΚΟΣ ΗΜΕΡΑΣ	ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑΤΑ
Μακροήμερα φυτά	>9-16 h	τριφύλι > 9h βρώμη > 12h Χειμερινο σιτάρι > 12h
Βραχυήμερα φυτά (Φυτά «μεγάλης νύχτας»)	< 10-16 h	Χρυσάνθεμο < 15h Poinsettia
Ουδέτερα φυτά	Δεν αποκρίνονται	Αγγουριά Αραβόσιτος



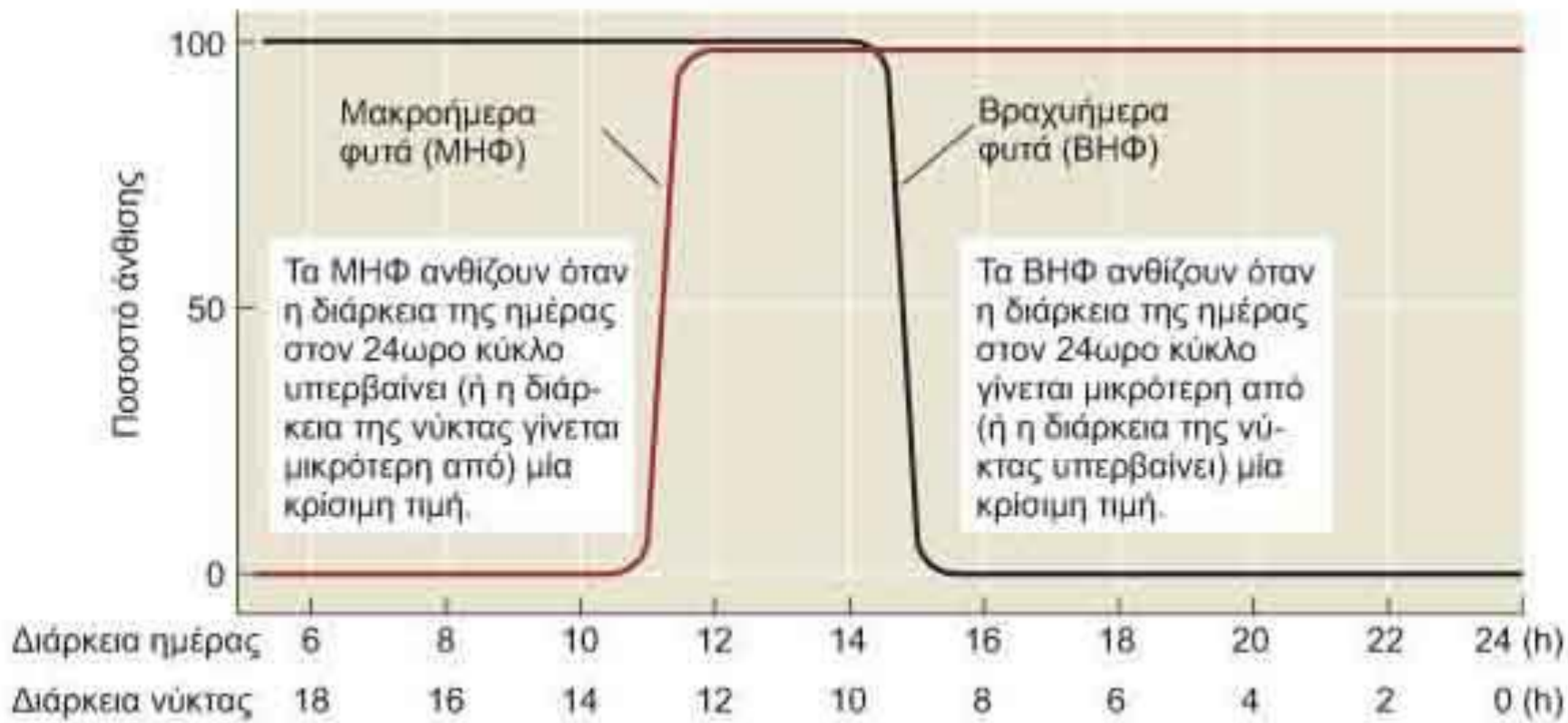
Αντίληψη της διάρκειας ημέρας

Φυτά μικρής ημέρας

- Περίοδος νύχτας μεγαλύτερη από ένα ελάχιστο
- Επίδραση της «διακοπής νύχτας»

Φυτά μεγάλης ημέρας

- Περίοδος νύχτας μικρότερη από ένα μέγιστο



Copyright © 2012 Utopia Publishing

**long day,
short night**



No flowers

**short day,
long night**



flowers

**short day,
interrupted night**



No flowers

**short day,
red interruption**



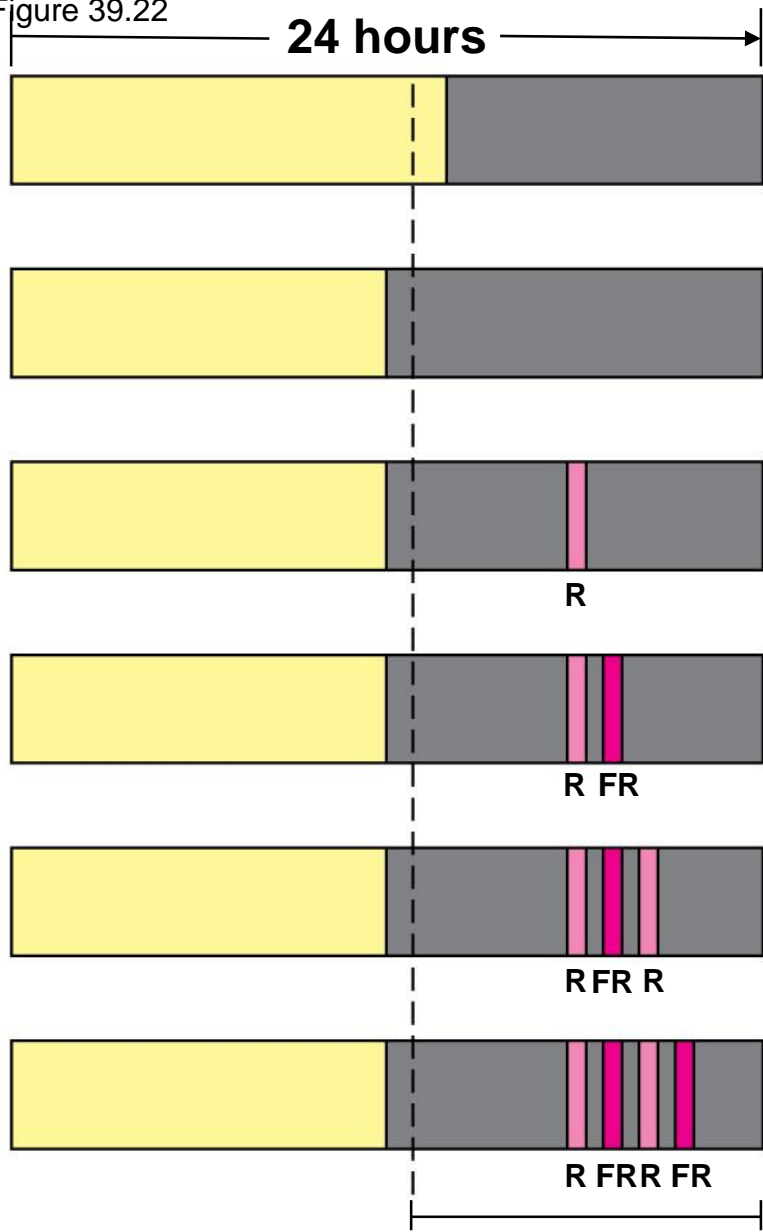
No flowers

**short day,
red followed
by far-red**



flowers

Figure 39.22



Τύποι φωτοπεριοδικής απόκρισης

Υπάρχουν τουλάχιστον 10 διακριτοί τυποι αποκρισης με υποκατηγορίες ως απόκριση στη θερμοκρασία

Short Day Plants – Single Cycle.....Ρυζι

Ένας κύκλος μικρής ημέρας

Ποιοτικώς (συνεχώς) **Poinsettia**

Ποσοτικώς (αριθμός ημερών) **Χρυσάνθεμο**

Long Day Plants – Single Cycle.....Ανιθος

Ένας κύκλος μεγάλης ημέρας

Day Neutral Plants.....Αγγούρι

Καμία φωτοπεριοδική απόκριση

Ambiphotoperiodic Plants.....Setaria

Διακοπή απόκρισης με ίδιο μήκος μέρας -νύχτας

Intermediate Day Plants.....Σακχαροκάλαμο

Ισημερινός