



ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

Φωτοβιολογία (ΒΙΟΛ-463)

2^η Ενότητα

Μοριακή δομή και λειτουργία
φωτοϋποδοχέων- Φυτοχρώματα,
Κρυπτοχρώματα, UVB-φωτοϋποδοχέας

Κοτζαμπάσης Κυριάκος

Καθηγητής

Τμήμα Βιολογίας

Χρηματοδότηση

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό έχει αναπτυχθεί στα πλαίσια του εκπαιδευτικού έργου του διδάσκοντα.
- Το έργο «Ανοικτά Ακαδημαϊκά Μαθήματα στο Πανεπιστήμιο Κρήτης» έχει χρηματοδοτήσει μόνο τη αναδιαμόρφωση του εκπαιδευτικού υλικού.
- Το έργο υλοποιείται στο πλαίσιο του Επιχειρησιακού Προγράμματος «Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση» και συγχρηματοδοτείται από την Ευρωπαϊκή Ένωση (Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο) και από εθνικούς πόρους.



Σημείωμα αδειοδότησης

- Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά, Μη Εμπορική Χρήση, Όχι Παράγωγο Έργο 4.0 [1] ή μεταγενέστερη, Διεθνής Έκδοση. Εξαιρούνται τα αυτοτελή έργα τρίτων π.χ. φωτογραφίες, διαγράμματα κ.λ.π., τα οποία εμπεριέχονται σε αυτό και τα οποία αναφέρονται μαζί με τους όρους χρήσης τους στο «Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων».



[1] <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

- Ως **Μη Εμπορική** ορίζεται η χρήση:
 - που δεν περιλαμβάνει άμεσο ή έμμεσο οικονομικό όφελος από την χρήση του έργου, για το διανομέα του έργου και αδειοδόχο
 - που δεν περιλαμβάνει οικονομική συναλλαγή ως προϋπόθεση για τη χρήση ή πρόσβαση στο έργο
 - που δεν προσπορίζει στο διανομέα του έργου και αδειοδόχο έμμεσο οικονομικό όφελος (π.χ. διαφημίσεις) από την προβολή του έργου σε διαδικτυακό τόπο
- Ο δικαιούχος μπορεί να παρέχει στον αδειοδόχο ξεχωριστή άδεια να χρησιμοποιεί το έργο για εμπορική χρήση, εφόσον αυτό του ζητηθεί.

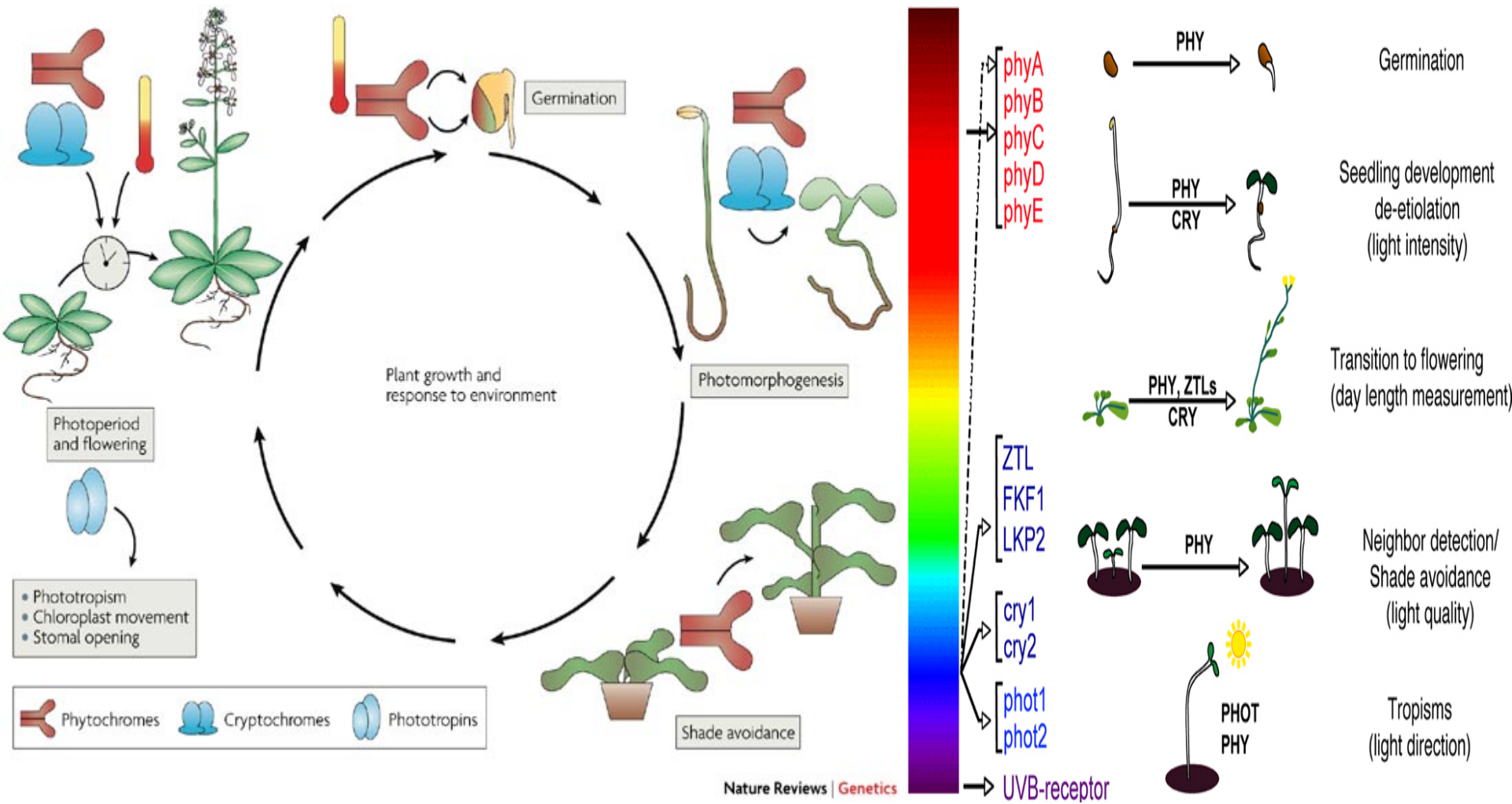
ΦΩΤΟΥΠΟΔΟΧΕΙΣ

Φυτοχρώματα: Μοριακή δομή και λειτουργία

Το φυτόχρωμα αποτελεί τον κυριότερο πρωτογενή φωτοϋποδοχέα στα ανώτερα φυτά. Πρόκειται για ένα πρωτεϊνικό διμερές, όπου κάθε μονομερές έχει μοριακό βάρος περίπου 124 kDa και φέρει ως χρωμοφόρο ένα «ανοικτό» τετραπυρρόλιο, δεμένο ομοιοπολικά στην κυστεΐνη 374 του αμινοτελικού άκρου. Έχουν χαρακτηριστεί πέντε φυτοχρώματα (Phy A, B, C, D, E), αλλά τα περισσότερα μελετημένα είναι το PhyA και PhyB.

Το φυτόχρωμα βρίσκεται σε δύο διαφορετικές λειτουργικές μορφές, το ανενεργό φυτόχρωμα (Pr) και το ενεργό φυτόχρωμα (Pfr). Απορρόφηση ερυθράς κυρίως ακτινοβολίας (665nm) από το χρωμοφόρο του Pr προκαλεί στερεοχημική αλλαγή της δομής του χρωμοφόρου από *cis* σε *all-trans* μορφή (Pfr). Η στερεοχημική αυτή αλλαγή επιφέρει όπως είναι φυσικό διαφοροποιήσεις και στο πρωτεϊνικό σκέλος του φωτοϋποδοχέα, όπως αυτό παρουσιάζεται στο δομικό μοντέλο του Pfr. Η μορφή αυτή του φυτοχρώματος σηματοδοτεί την έναρξη μιας φωτορυθμιζόμενης απόκρισης. Φωτισμός του Pfr με βαθυκόκινη ακτινοβολία (730nm) επαναφέρει το χρωμοφόρο του φυτοχρώματος από την *all-trans* μορφή στην αρχική *cis* με αποτέλεσμα την επαναφορά και του πρωτεϊνικού σκέλους του φυτοχρώματος στην αρχική του ανενεργή μορφή (Pr). Η φωτομετατροπή του Pr σε Pfr αλλά και η επαναφορά του στην Pr μορφή, περιλαμβάνει μια σειρά ενδιάμεσες μη σταθερές φυτοχρωμικές μορφές, που χαρακτηρίζονται σύμφωνα με τους Eilfeld και Rüdiger (1985), βάσει των φασματοφωτομετρικών τους χαρακτηριστικών.

Φωτοελεγχόμενες Αποκρίσεις

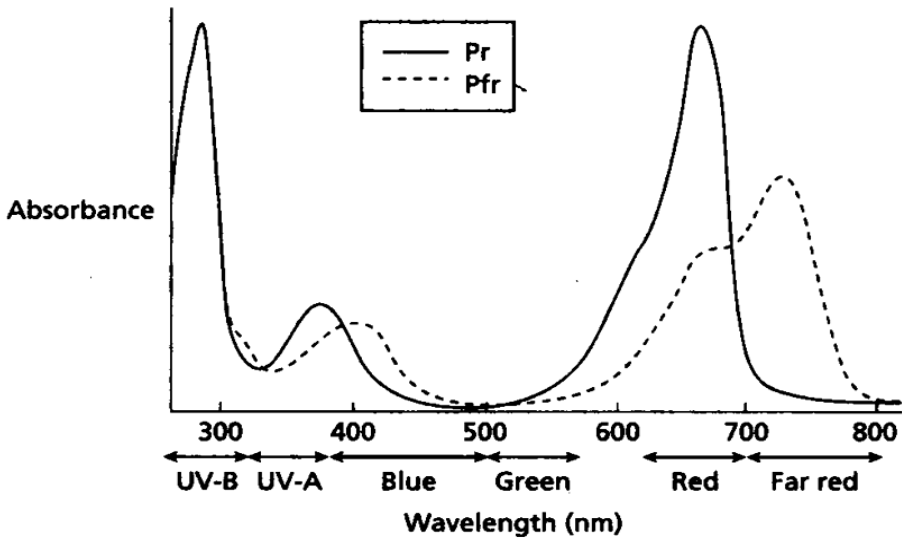


Nature Reviews | Genetics

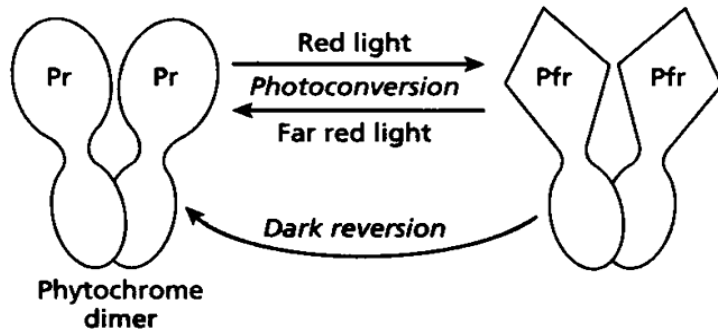
<http://www.unil.ch/cig/en/home/menuinst/research/research-groups/prof-fankhauser.html>

Jiao et al. (2007). Nature Reviews Genetics 8: 217-230

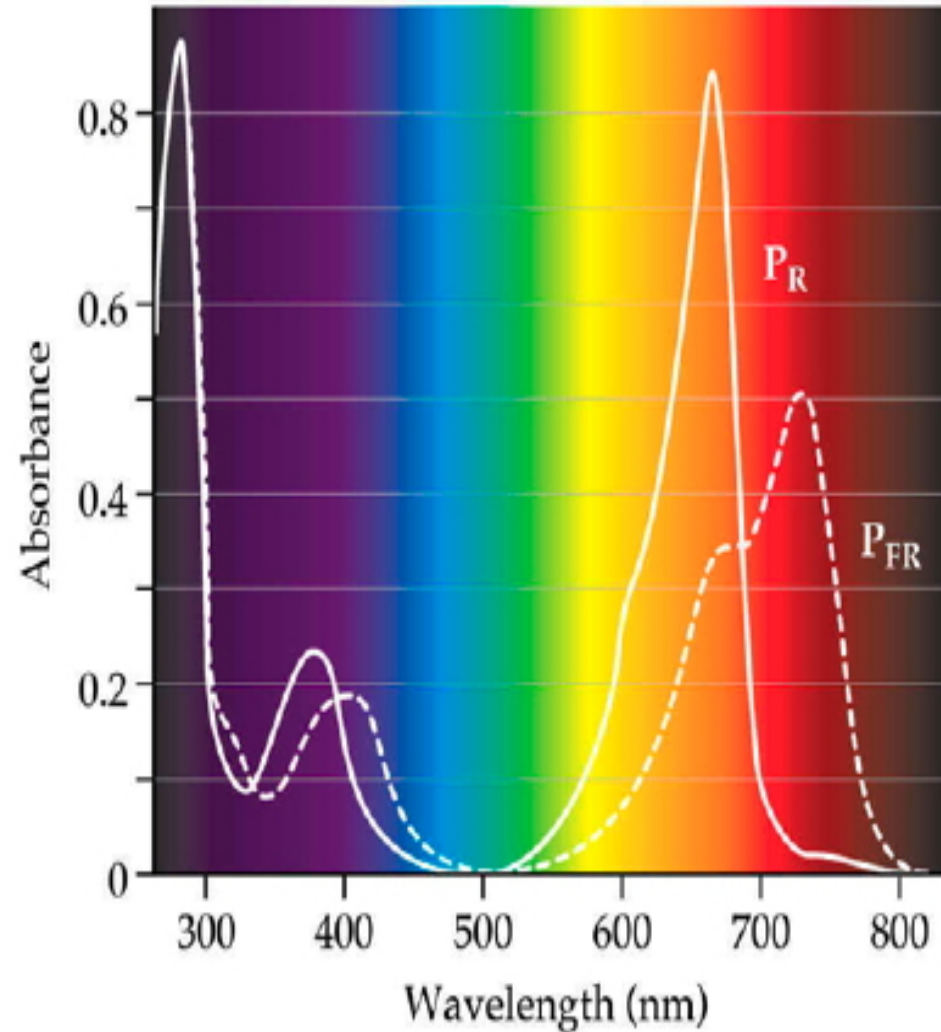
Φυτοχρώματα – Δομή και λειτουργία



(a) Absorption spectra



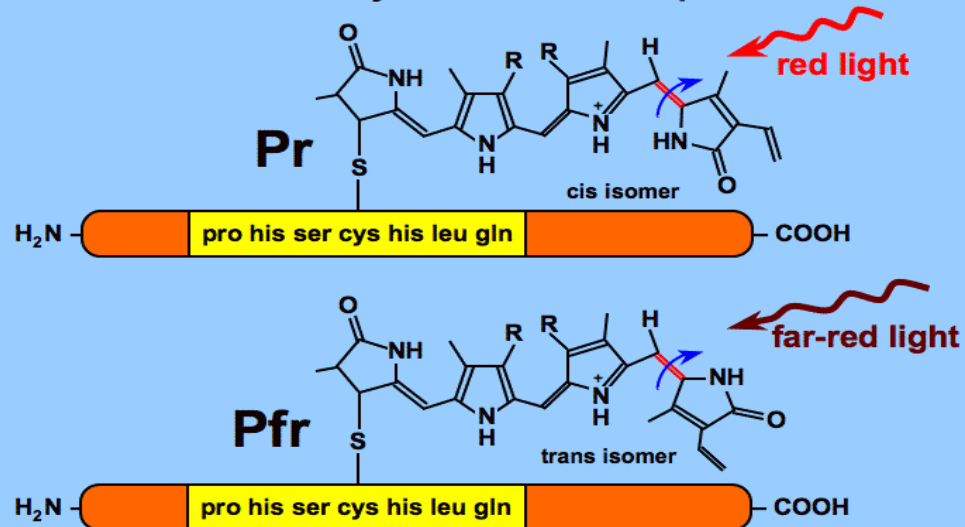
(b) Photoconversion and dark reversion



<http://www.photobiology.info/Shinkle.html>

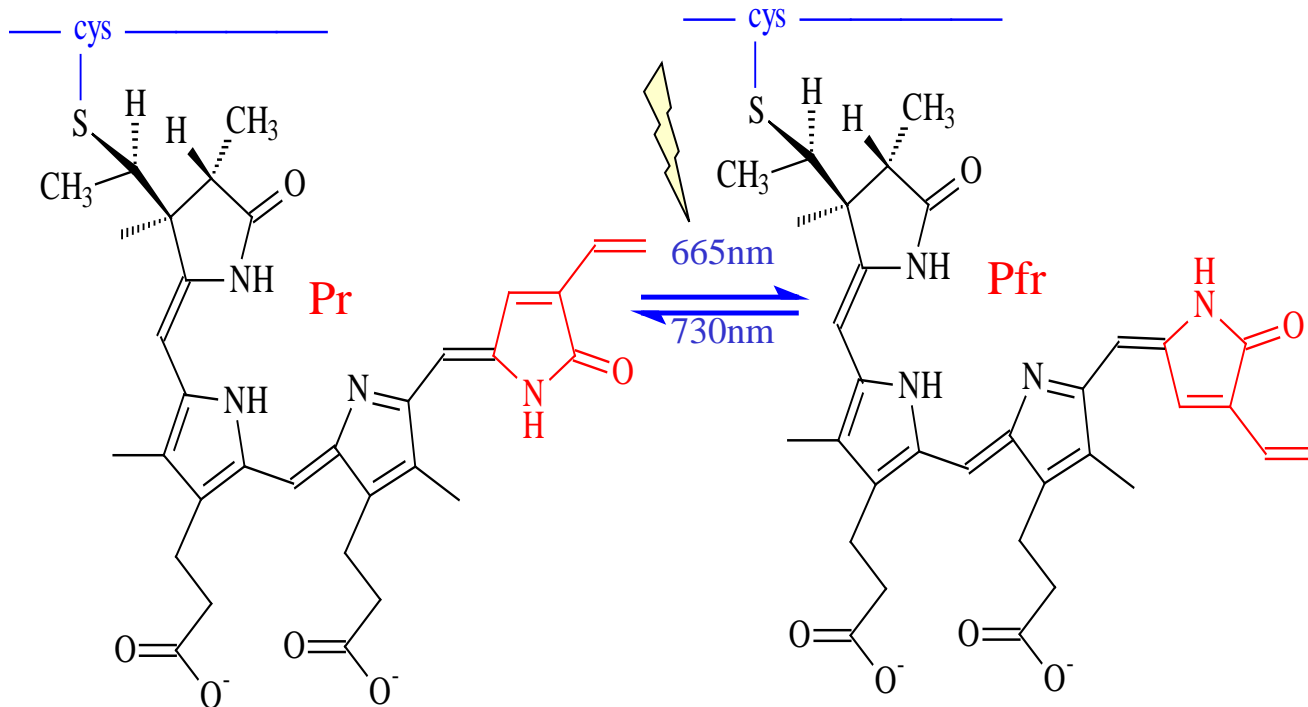
Από τα παραπάνω γίνεται κατανοητό ότι η καταγραφή ενός φάσματος δράσης μιας φυτοχρωμικά ελεγχόμενης απόκρισης θα μας έδινε ένα φάσμα όμοιο με το φάσμα απορρόφησης του Pr (κύριο μέγιστο γύρω στα 665nm), ενώ αναστολή της απόκρισης θα μας έδινε ένα αντίστοιχο φάσμα δράσης όμοιο με το φάσμα απορρόφησης του Pfr (κύριο μέγιστο στα 730nm).

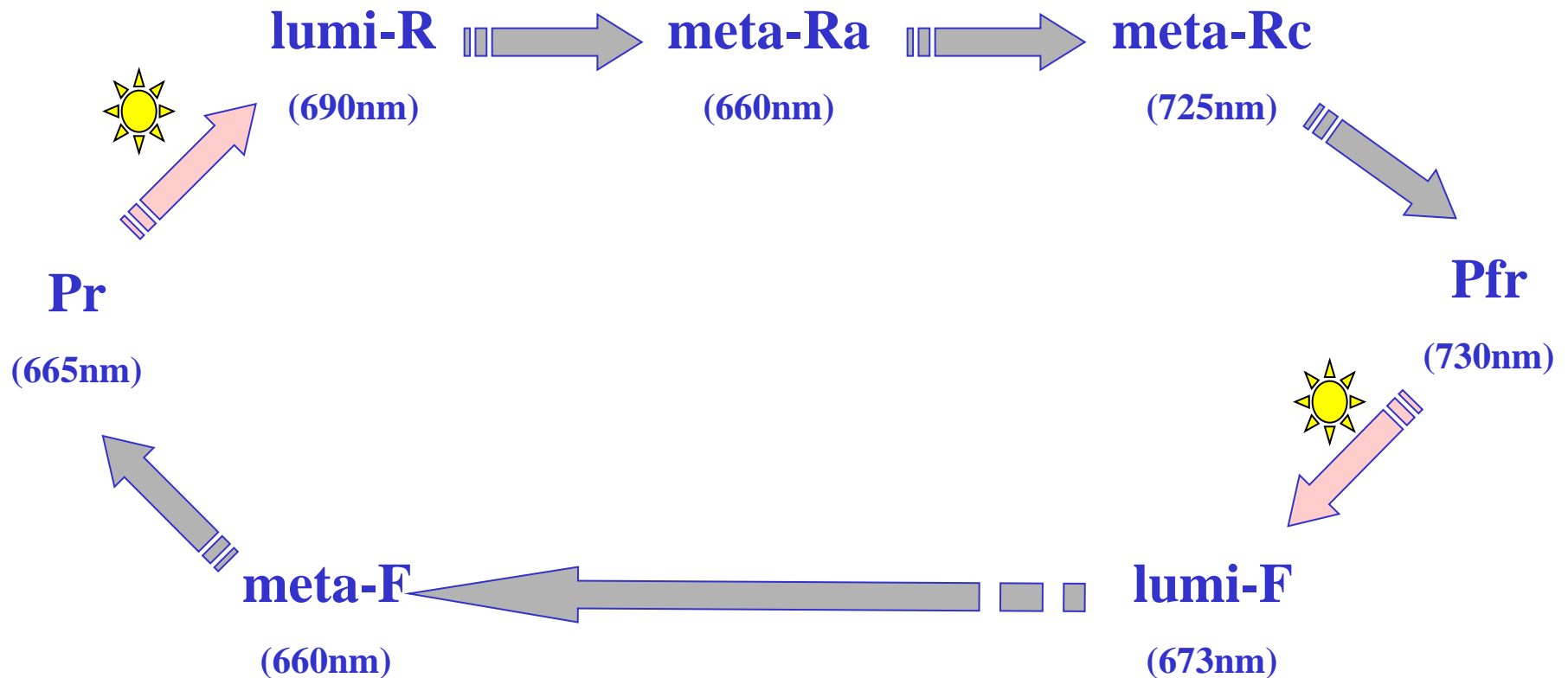
Photoconversion of Phytochrome chromophore



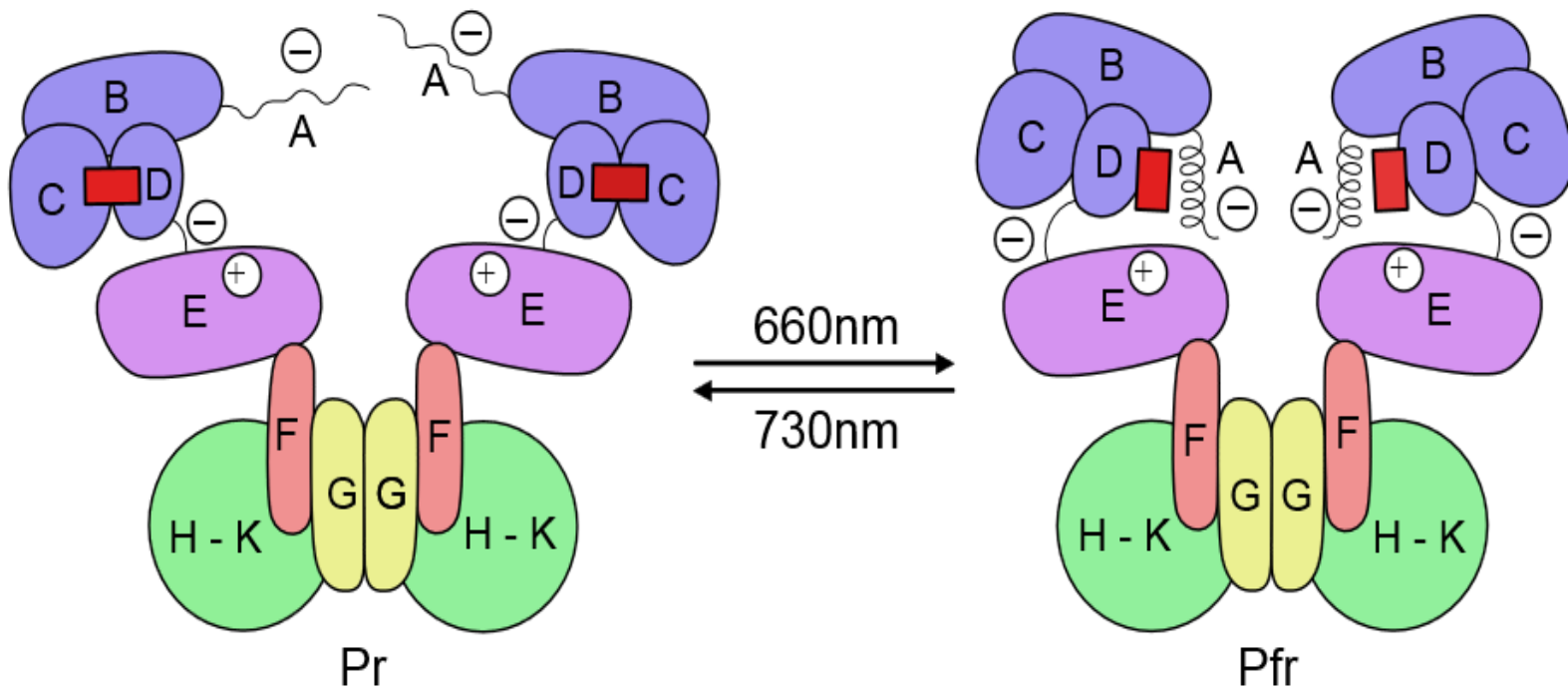
In red light, the phytochrome is in Pfr (trans) form
In far-red light, the phytochrome is in Pr (cis) form

http://plantphys.info/plant_physiology/phytochrome.shtml





Ενδιάμεσα στάδια της φωτομετατροπής της Pr μορφής του φυτοχρώματος σε Pfr, αλλά και της Pfr σε Pr (πάνω). Αλλαγές στη δομή του φυτοχρωμικού χρωμοφόρου κατά την φωτομετατροπή της Pr μορφής σε Pfr (κάτω).

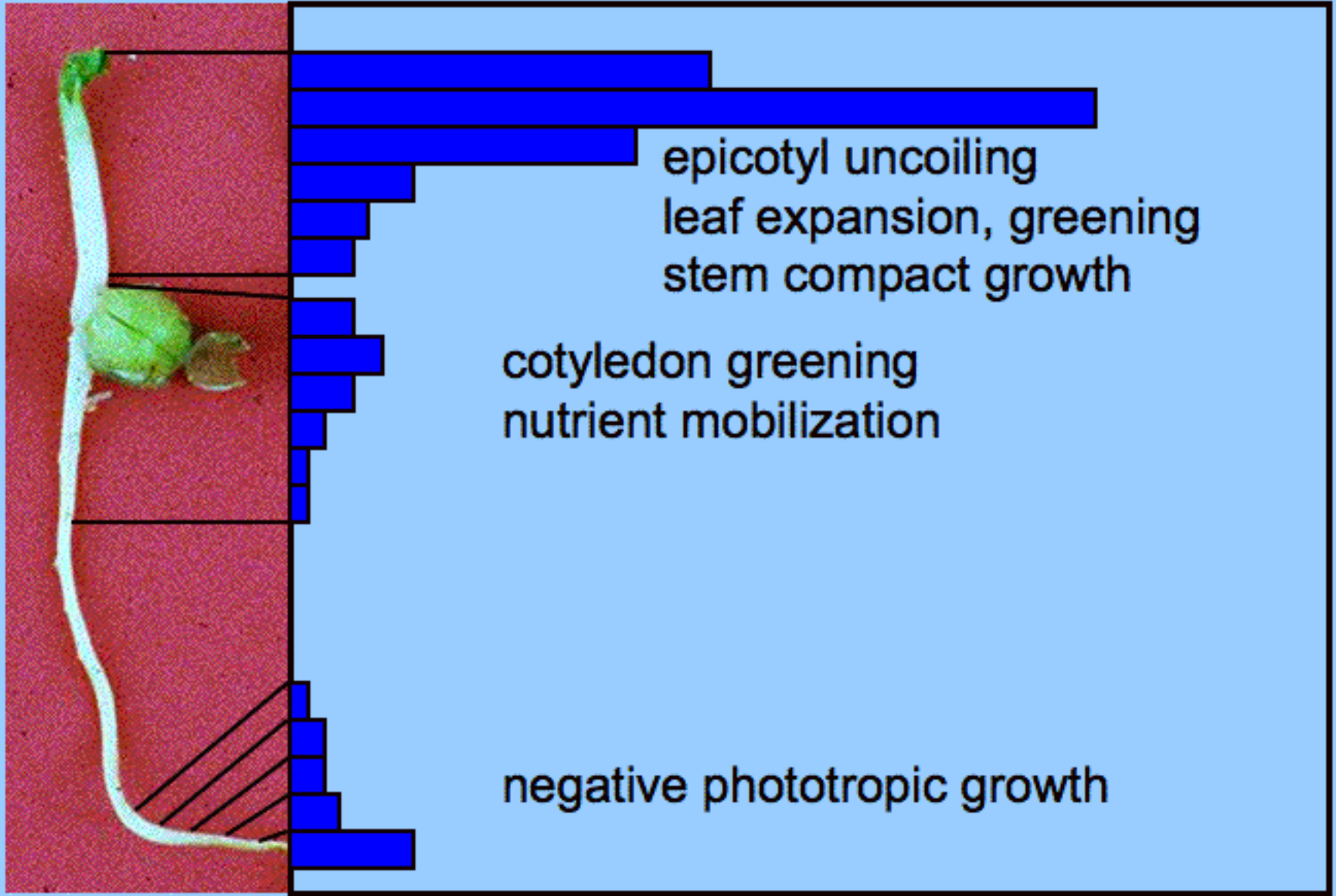


http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/8f/Pr_Pfr.svg

Μοντέλο δομικής διαφοροποίησης του φυτοχρώματος κατά την φωτομετατροπή του από την Pr στην Pfr μορφή του. Οι ενδείξεις A-K αποτελούν επιμέρους περιοχές (domains) της αποπρωτεΐνης. Το A είναι το αμινοτελικό άκρο. Το κόκκινο τετράγωνο στην περιοχή D υποδηλώνει το χρωμοφόρο.

The concentration of phytochrome varies within a plant

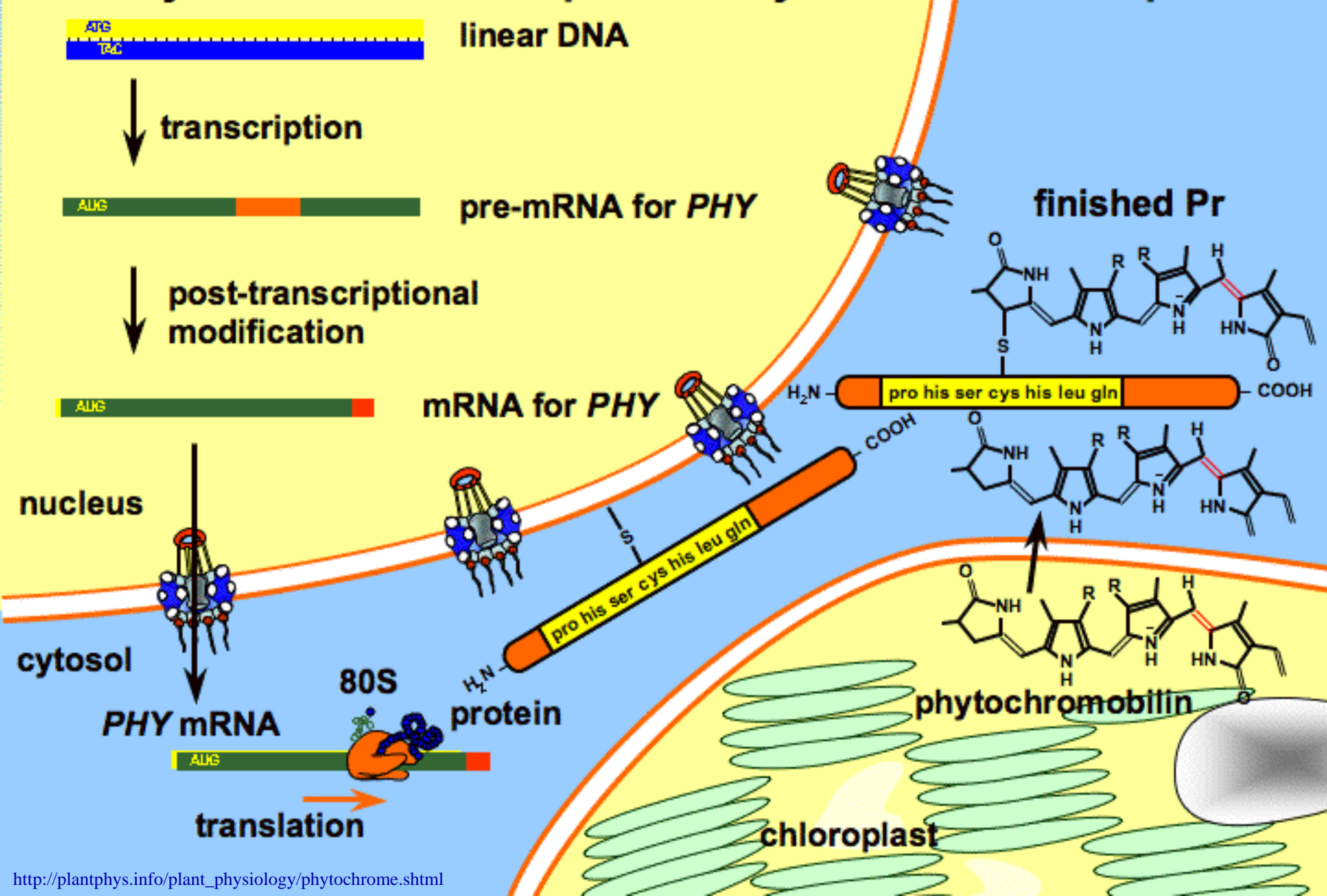
http://mac122.icu.ac.jp/gen-ed/higher-plants-etc-gifs/04/Pea_seedlings.jpg



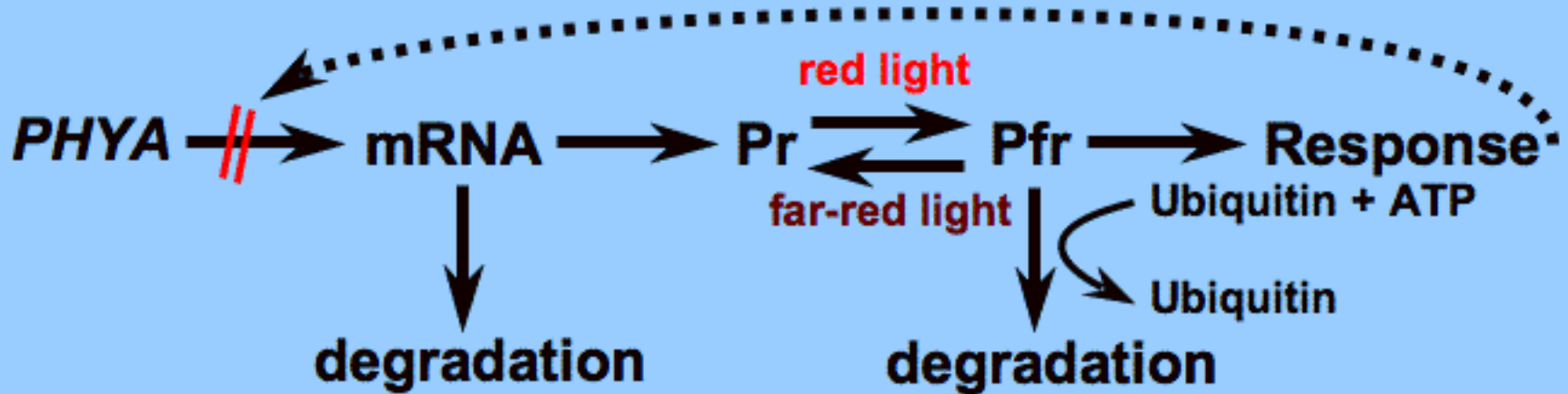
Phytochrome Concentration

The Phytochrome protein is synthesized on 80S ribosomes

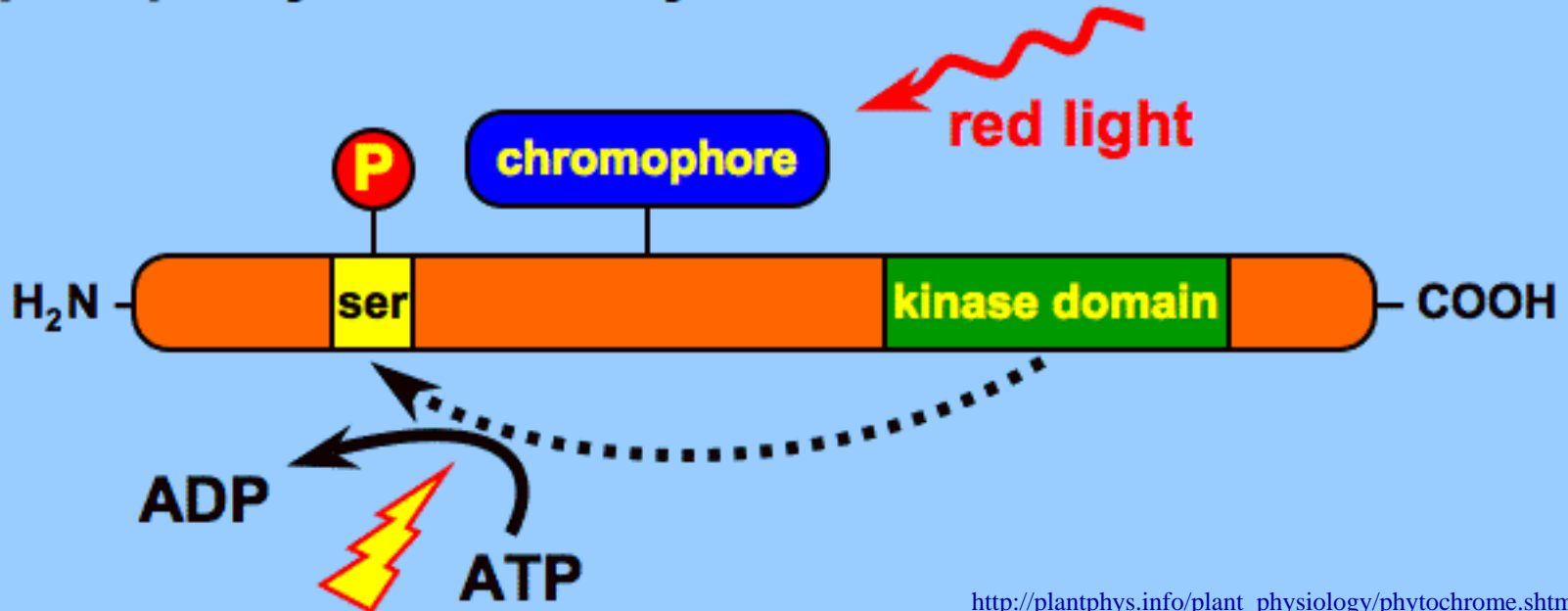
The Phytochrome chromophore is synthesized in the plastid

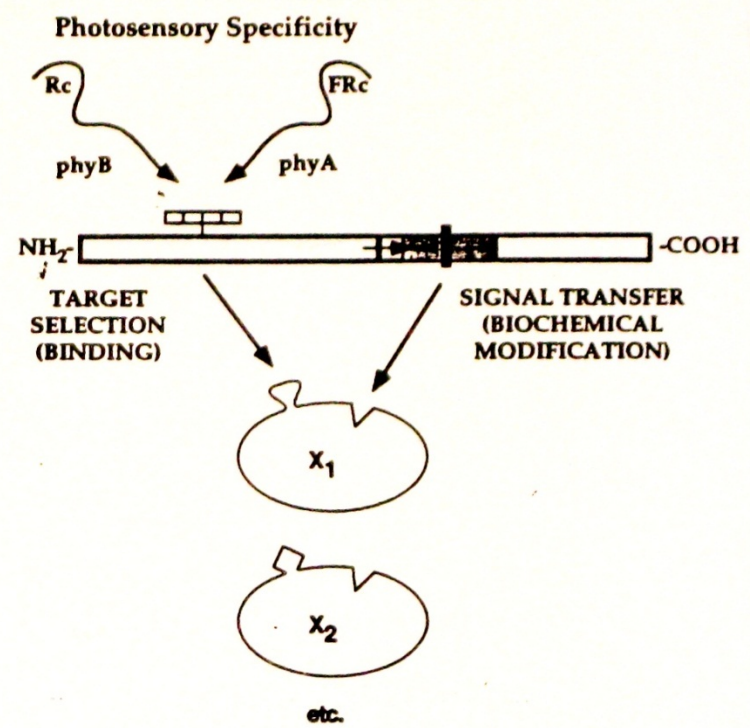
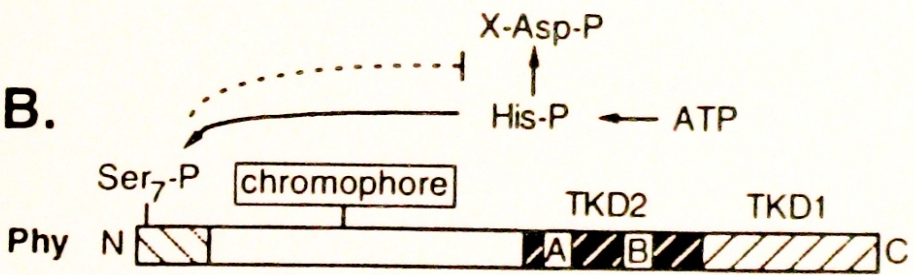
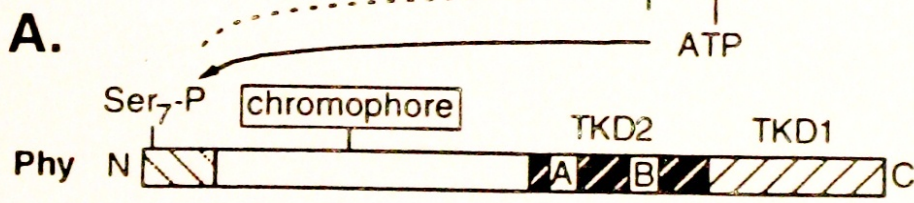
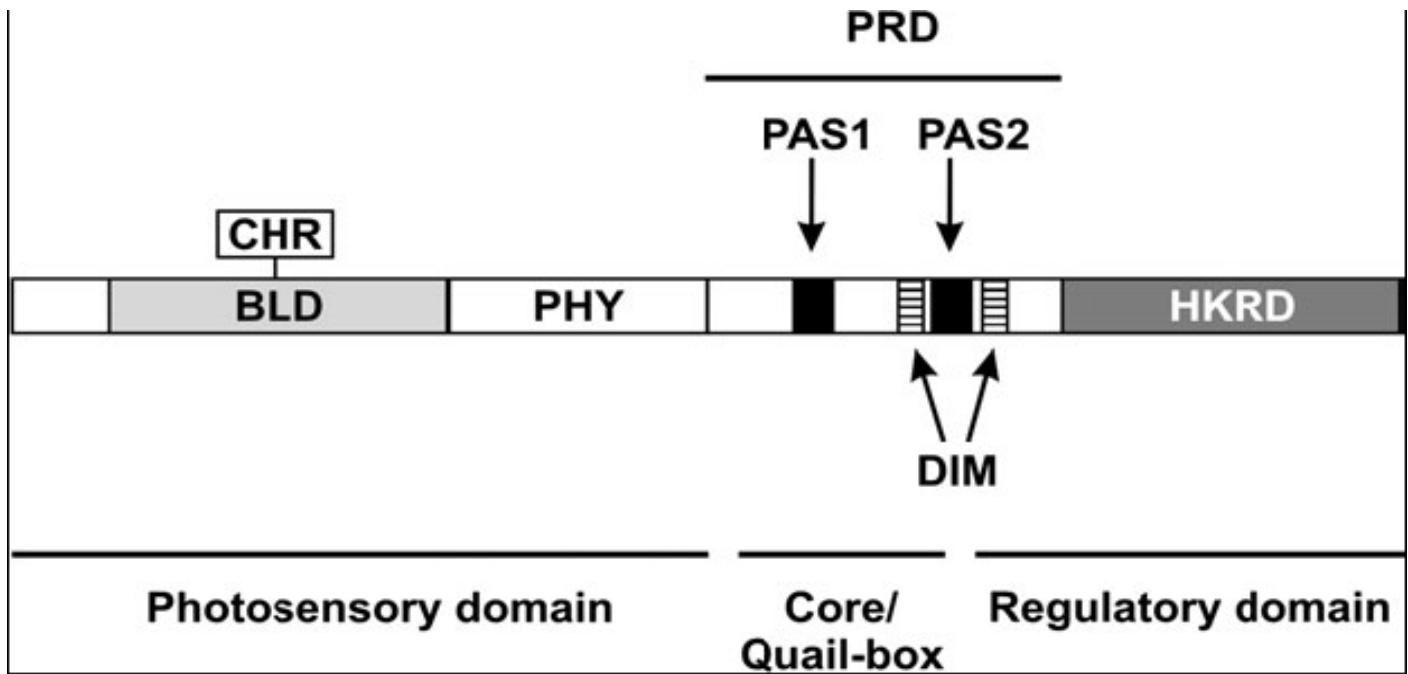


Phytochrome Gene Expression Can Be Regulated



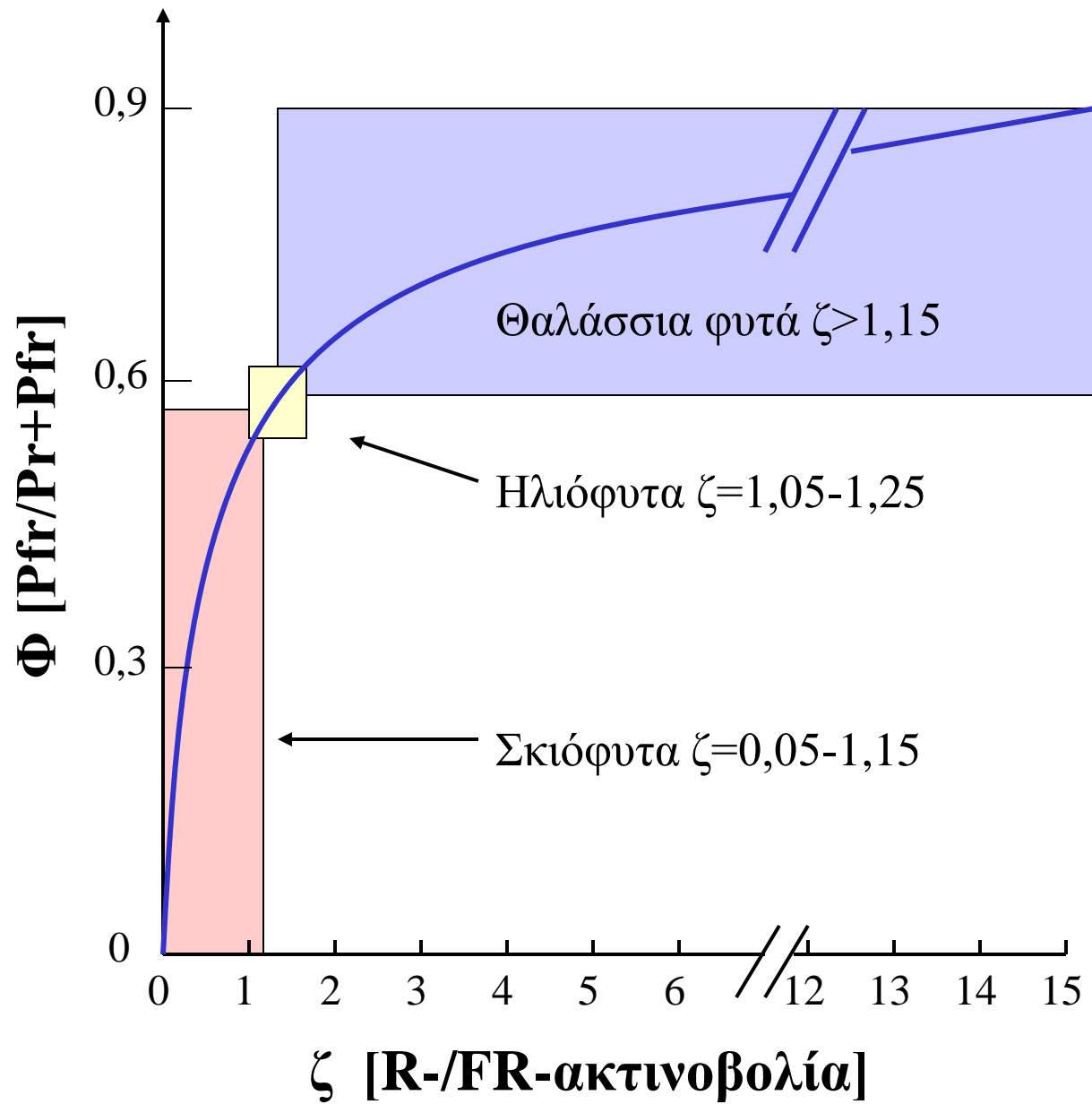
Autophosphorylation of Phytochrome Protein





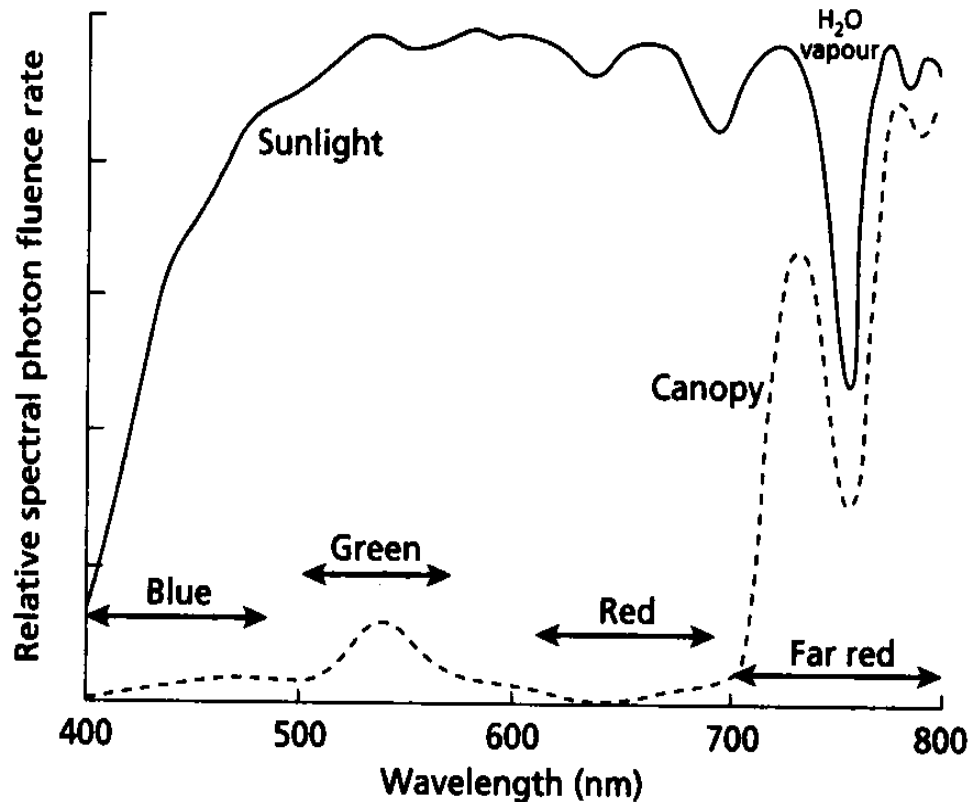
Φυτοχρωμική φωτοϊσορροπία «Φ»

Για την ενεργοποίηση μιας φυτοχρωμικά ελεγχόμενης απόκρισης το φυτό δεν προσμετρά την απόλυτη ένταση της R- ή της FR-ακτινοβολίας, αλλά τη σχέση του ενεργού φυτοχρώματος προς το ολικό φυτόχρωμα (P_{fr}/P_r+P_{fr}). Η σχέση αυτή χαρακτηρίζεται ως **φυτοχρωμική φωτοϊσορροπία** και συμβολίζεται με το Φ . Οι τιμές Φ , που καταγράφονται στη διάρκεια μιας ημέρας, εξαρτώνται κυρίως από τη σχέση της R- προς την FR-ακτινοβολία (R:FR) που δέχεται το φυτό (και όχι από την ένταση των επιμέρους ακτινοβολιών) και συμβολίζεται ως ζ ($\zeta = \mathbf{R:FR}$). Η σχέση του παράγοντα ζ με τον Φ μας δίνει την καμπύλη της φυτοχρωμικής φωτοϊσορροπίας, όπως αυτή παρουσιάζεται στην παρακάτω εικόνα. Από την καμπύλη αυτή φαίνεται ότι όλα τα ηλιόφυτα στη διάρκεια της ημέρας είναι εκτεθειμένα σε ένα φωτονιακό περιβάλλον, που μεταβάλλει τη φυτοχρωμική φωτοϊσορροπία Φ ελάχιστα, εφόσον αλλάζει ελάχιστα ο παράγοντας ζ ($\zeta=1,05-1,25$). Αντίθετα, φυτά που αναπτύσσονται σε σκιά (σκιόφυτα) παρουσιάζουν τιμές Φ από 0,05 έως 1,15. Ο σκιασμός, που γίνεται κυρίως από άλλα φυτά, οφείλεται στην απορρόφηση της προσπίπτουσας ηλιακής ακτινοβολίας από τις χλωροφύλλες των υπερκειμένων φύλλων. Το κύριο μέγιστο απορρόφησης των χλωροφυλλών βρίσκεται γύρω στα 660nm, με αποτέλεσμα να απορροφάται η R-ακτινοβολία και να μειώνεται η σχέση $\zeta = \mathbf{R:FR}$ της ακτινοβολίας, που φτάνει στα σκιάφυτα, με αποτέλεσμα να μειώνεται και η φυτοχρωμική φωτοϊσορροπία $\Phi = P_{fr}/P_r+P_{fr}$.

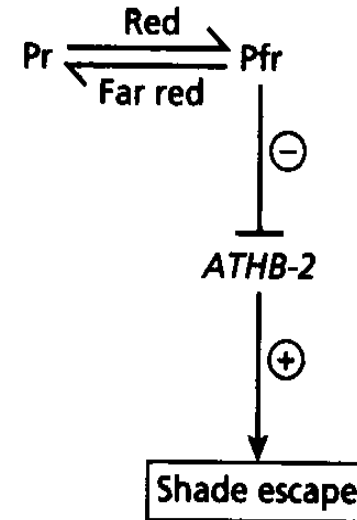




Η μείωση του Φ σηματοδοτεί στα φυτά φωτομορφογενετικές αποκρίσεις στον σκιασμό. Για να γίνει πιο κατανοητό, αν αναπτυχθούν φυτά στην ίδια ένταση ακτινοβολίας διαφοροποιώντας επιλεκτικά μόνο την σχέση $\zeta = R:FR$ τότε θα προκύψουν τελείως διαφορετικοί φαινότυποι. Φυτά, που αναπτύσσονται σε υψηλό ζ παρουσιάζουν τον φαινότυπο ενός ηλιόφυτου (μεταξύ άλλων βραχύς βλαστός), ενώ φυτά που αναπτύσσονται σε χαμηλό ζ παρουσιάζουν φαινότυπο σκιάφυτου (μακρύς βλαστός) σαν απόκριση αποφυγής σκιασμού.



(a) Light intensity at different wavelengths in sunlight and beneath a canopy



(b) The effects of red and far red light on shade escape

http://www.controlledenvironments.org/Light1994Conf/2_1_Smith/Smith%20text.htm

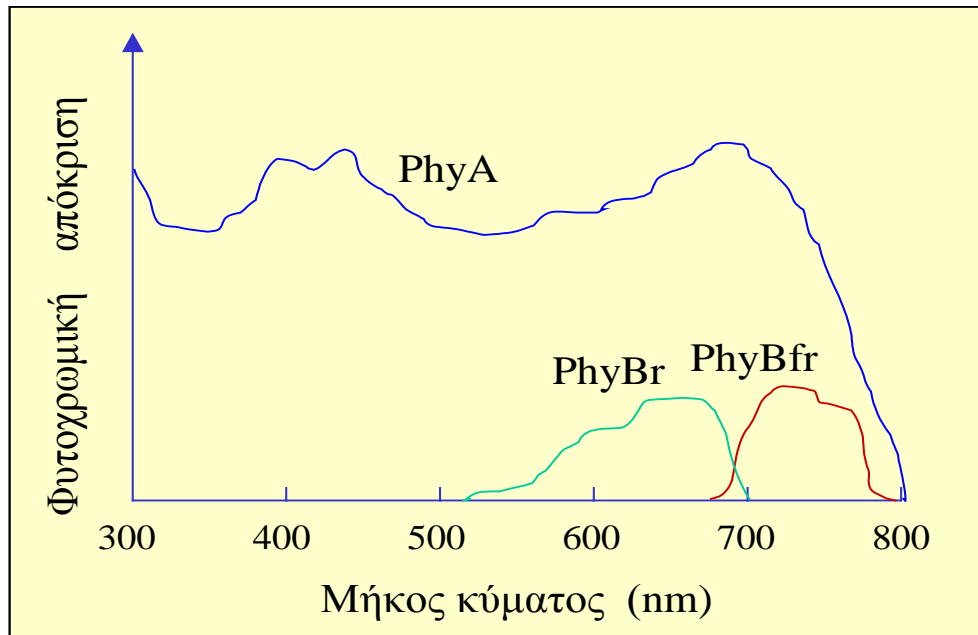
Διαφοροποίηση των φασματικών χαρακτηριστικών της προσπίπτουσας ακτινοβολίας σε ένα σκιάφυτο (διαφοροποίηση της σχέσης R/FR) και μοριακός μηχανισμός επαγωγής φωτομορφογενετικών αποκρίσεων για την αποφυγή του σκιασμού.

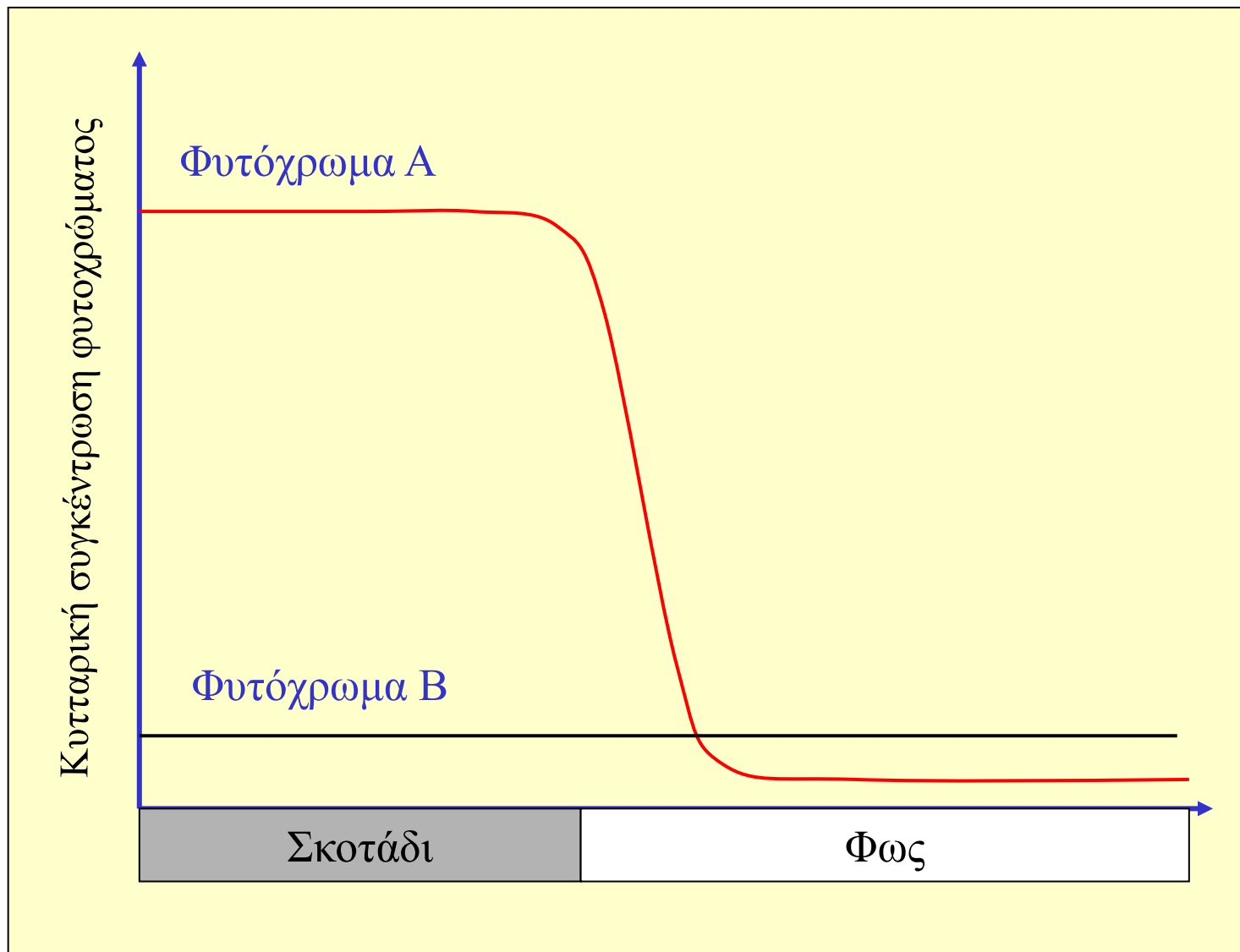
Σε αντίθεση με τα χερσαία οικοσυστήματα, οι θαλάσσιοι φυτικοί οργανισμοί δέχονται ηλιακή ακτινοβολία με υψηλό ζ , που αυξάνει με το βάθος. Αυτό συμβαίνει γιατί η ηλιακή ακτινοβολία απορροφάται εν μέρει από το νερό με διαφορετικό τρόπο. Φασματικές περιοχές με μεγάλο μήκος κύματος και ως εκ τούτου μικρής ενέργειας, σε αντίθεση με αντίστοιχες μικρού μήκους κύματος απορροφούνται ευκολότερα και φθάνουν σε μικρότερα βάθη. Επειδή η FR-ακτινοβολία είναι μεγαλύτερου μήκους κύματος από την R-ακτινοβολία, απορροφάται ευκολότερα. Για αυτό, αυξάνεται ο παράγων ζ με το βάθος της θάλασσας και ως εκ τούτου και ο Φ που φθάνει σε τιμές πολύ υψηλότερες του 1,15.

Το φυτόχρωμα αποτελεί ένα φωτονιακό αισθητήρα, που συμμετέχει στην ρύθμιση πολλών φωτοελεγχόμενων αποκρίσεων, όπως η βλάστηση, η αποχλώρωση (περιορισμός της αύξησης του υποκοτυλίου, ανάπτυξη του χλωροπλάστη), η απόκριση στον σκιασμό, η άνθιση, η ενεργοποίηση μεταβολικών μονοπατιών (π.χ. βιοσύνθεση ανθοκυανινών), κλπ. Αυτές οι αποκρίσεις δεν είναι ενός συγκεκριμένου τύπου αλλά καλύπτουν όλες τις μορφές φωτορυθμιζόμενων αποκρίσεων, όπως επαγόμενες, αποκρίσεις συνεχούς φωτισμού, αποκρίσεις που ελέγχονται από τον φωτοπεριοδισμό, κλπ. Αυτό το γεγονός αναδεικνύει την ευαισθησία του φυτοχρώματος τόσο στη φασματική σύσταση του φωτός (R:FR), όσο και στην διάρκεια του φωτισμού, στην ένταση της ακτινοβολίας και στον φωτοπεριοδισμό.

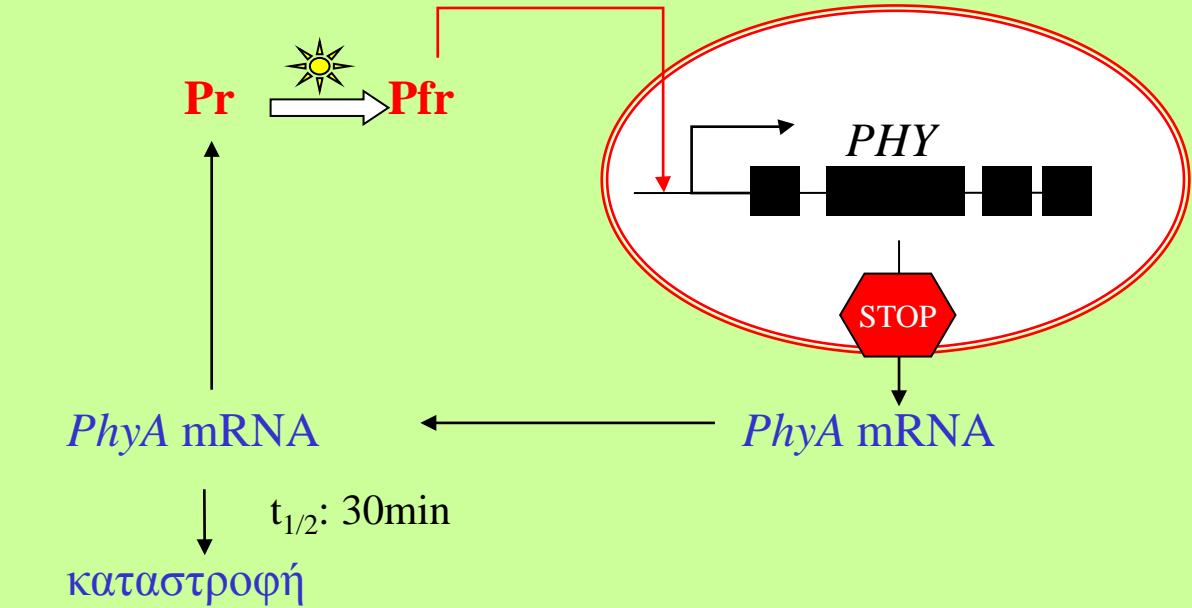
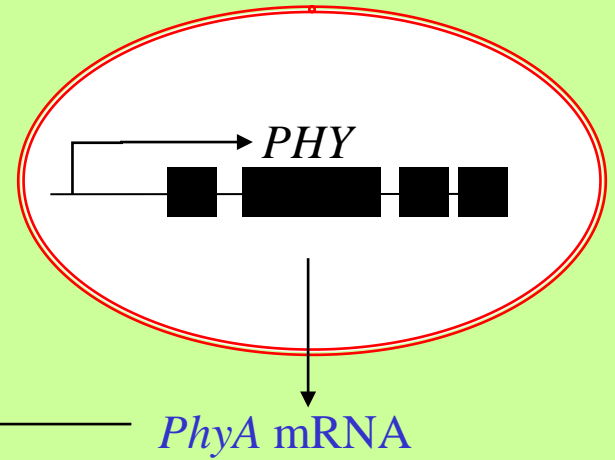
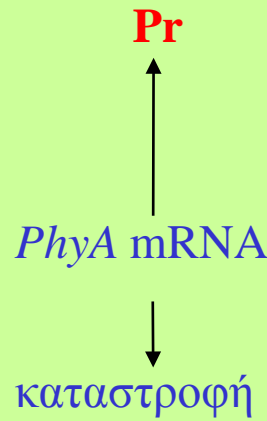
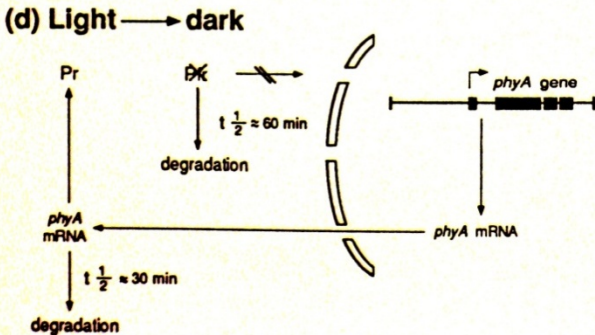
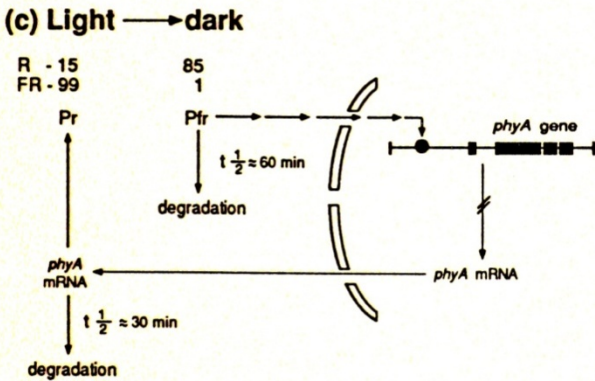
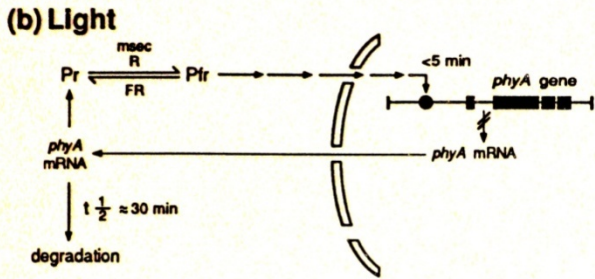
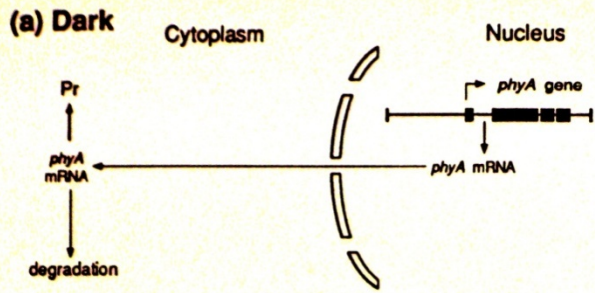
Γονιδιακή έκφραση και αυτορύθμιση του φυτοχρώματος

Όπως προαναφέρθηκε έχουν εντοπιστεί πέντε διαφορετικά φυτοχρώματα (PhyA-E). Τα πιο συνήθη φυτοχρώματα που εμπλέκονται σε φωτοελεγχόμενες αποκρίσεις είναι το PhyA και το PhyB. Οι φασματοφωτομετρικές ιδιότητες/ιδιαιτερότητες των δύο αυτών μορφών του φυτοχρώματος είναι διαφορετικές. Το φάσμα απορρόφησης του PhyB και ως εκ τούτου το φάσμα δράσης μιας από το PhyB ελεγχόμενης απόκρισης διαφοροποιείται ανάλογα με την ακτινοβολία. Επαγωγή μιας απόκρισης γίνεται με ερυθρά ακτινοβολία (~660nm) [Pr→Pfr] ενώ η αναστολή [Pfr →Pr] αυτής της αντίδρασης γίνεται με FR-ακτινοβολία (~730nm). Αυτό φαίνεται και από τα αντίστοιχα φάσματα δράσης της επαγωγής και της αναστολής μιας τέτοιας απόκρισης (Εικ. 14.7). Σε αντίθεση με το PhyB, το PhyA απορροφά ουσιαστικά όλο το φάσμα της ορατής ακτινοβολίας με αποτέλεσμα ένα αντίστοιχο φάσμα δράσης για τις ελεγχόμενες από το PhyA αποκρίσεις.





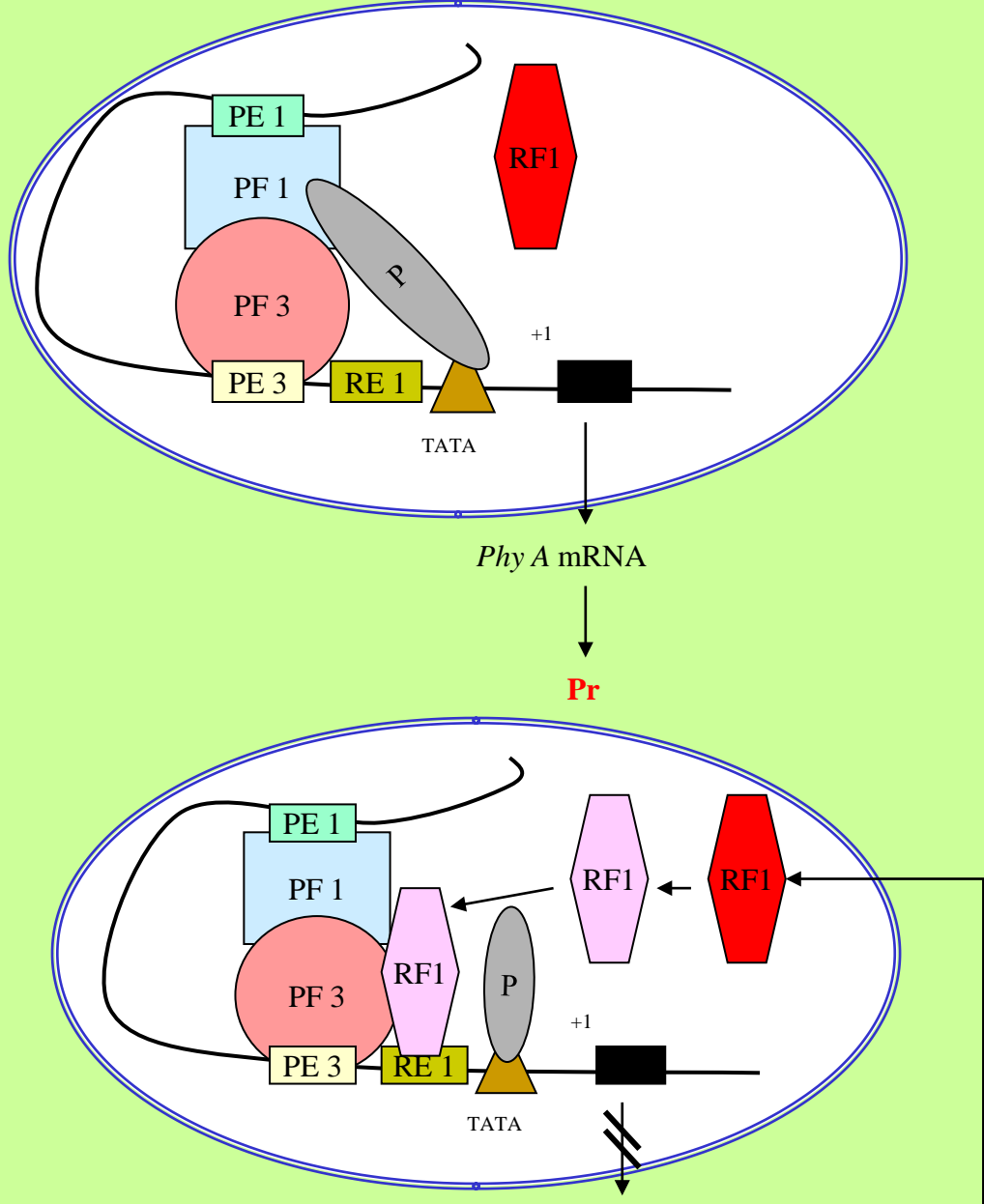
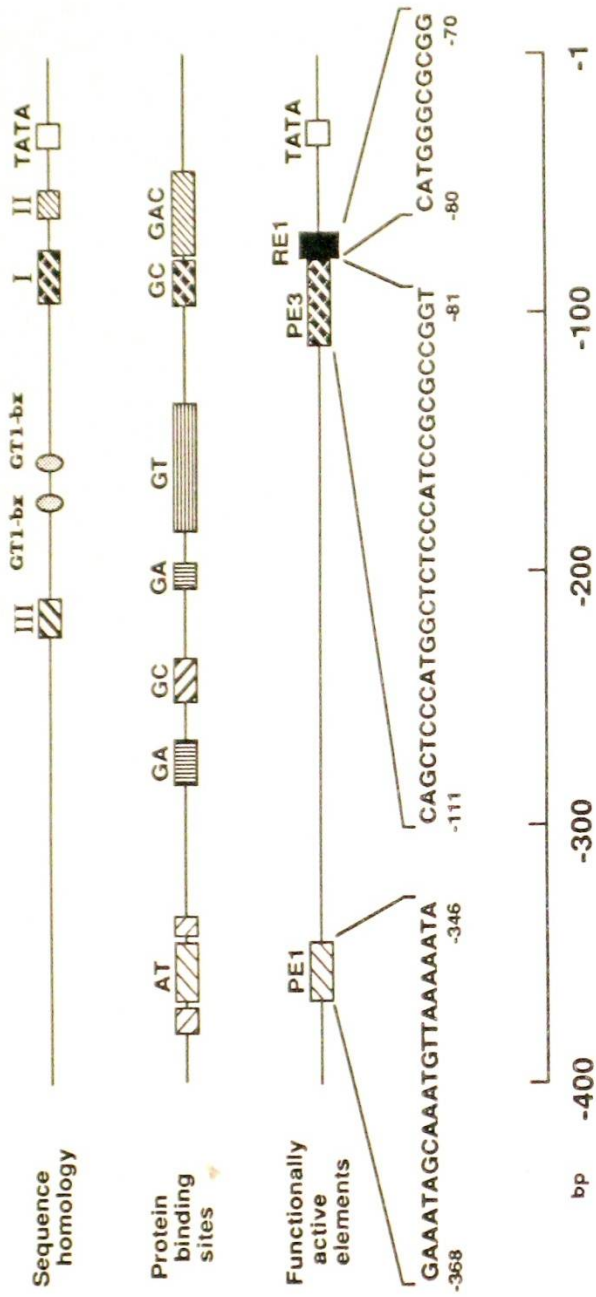
Η βιοσύνθεση της αποπρωτεΐνης του PhyA γίνεται αποκλειστικά στο σκοτάδι, ενώ του PhyB τόσο στο σκοτάδι όσο και στο φως. Η ρύθμιση της γονιδιακής έκφρασης και κατ'επέκταση της βιοσύνθεσης του PhyA γίνεται μέσω της Pfr μορφής του PhyA.



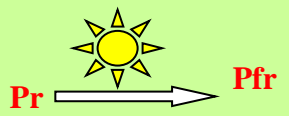
Όπως φαίνεται στην παραπάνω Εικόνα, στο σκοτάδι γίνεται συνεχής γονιδιακή έκφραση του γονιδίου *PhyA* και συσσωρεύεται στο κυτόπλασμα ως Pr μορφή. Με την έκθεση στο φως, η Pr μορφή του *PhyA* φωτομετατρέπεται σε Pfr, η οποία με την σειρά της επιδρά στον υποκινητή του γονιδίου *PhyA* και αναστέλλει την έκφραση του. Η επίδραση αυτή είναι ταχεία και γίνεται μέσα στα πρώτα 5min από την εμφάνιση της Pfr μορφής του *PhyA*. Η μεταφορά του φυτού από το φως στο σκοτάδι δεν ενεργοποιεί αμέσως την γονιδιακή έκφραση του *PhyA*, γιατί η ήδη υπάρχουσα μορφή Pfr συνεχίζει να την αναστέλλει. Ο χρόνος ημιζωής ($t_{1/2}$) της Pfr μορφής του *PhyA* στο σκοτάδι (περίπου 60min) και το επίπεδο του Pfr στο κυτόπλασμα καθορίζουν τον χρόνο έναρξης της γονιδιακής έκφρασης του *PhyA*.

Ο ρυθμιστικός ρόλος του Pfr στην βιοσύνθεση του *PhyA* γίνεται μέσω τριών στοιχείων του υποκινητή του γονιδίου: **PE1** (-368 έως -346), **PE3** (-111 έως -81) και **RE1** (-80 έως -70). Οι αντίστοιχοι μεταγραφικοί παράγοντες, που προσδένονται στα παραπάνω στοιχεία είναι οι **PF1**, **PF3** και **RF1**. Στο σκοτάδι (απουσία Pfr) οι παράγοντες PF1 και PF3 προσδένονται στα ανάλογα στοιχεία, ενώ ο παράγων αναστολής της γονιδιακής έκφρασης RF1 παραμένει ελεύθερος επιτρέποντας την σύνδεση της πολυμεράσης στο TATA-box και την έναρξη της γονιδιακής έκφρασης. Στο φως, η Pfr μορφή του *PhyA* επιδρά στον παράγοντα RF1, με αποτέλεσμα τη σύνδεση του RF1 στο στοιχείο RE1, την παρεμπόδιση πρόσδεσης της πολυμεράσης και κατ'επέκταση της γονιδιακής έκφρασης. Από τα παραπάνω φαίνεται ότι η αυτορύθμιση της γονιδιακής έκφρασης του φυτοχρώματος στηρίζεται στις «μικροαλλαγές» της τριτοταγούς δομής της αποπρωτεΐνης και του χρωμοφόρου της Pfr μορφής σε σχέση με την Pr.

Oat *phyA3* Promoter

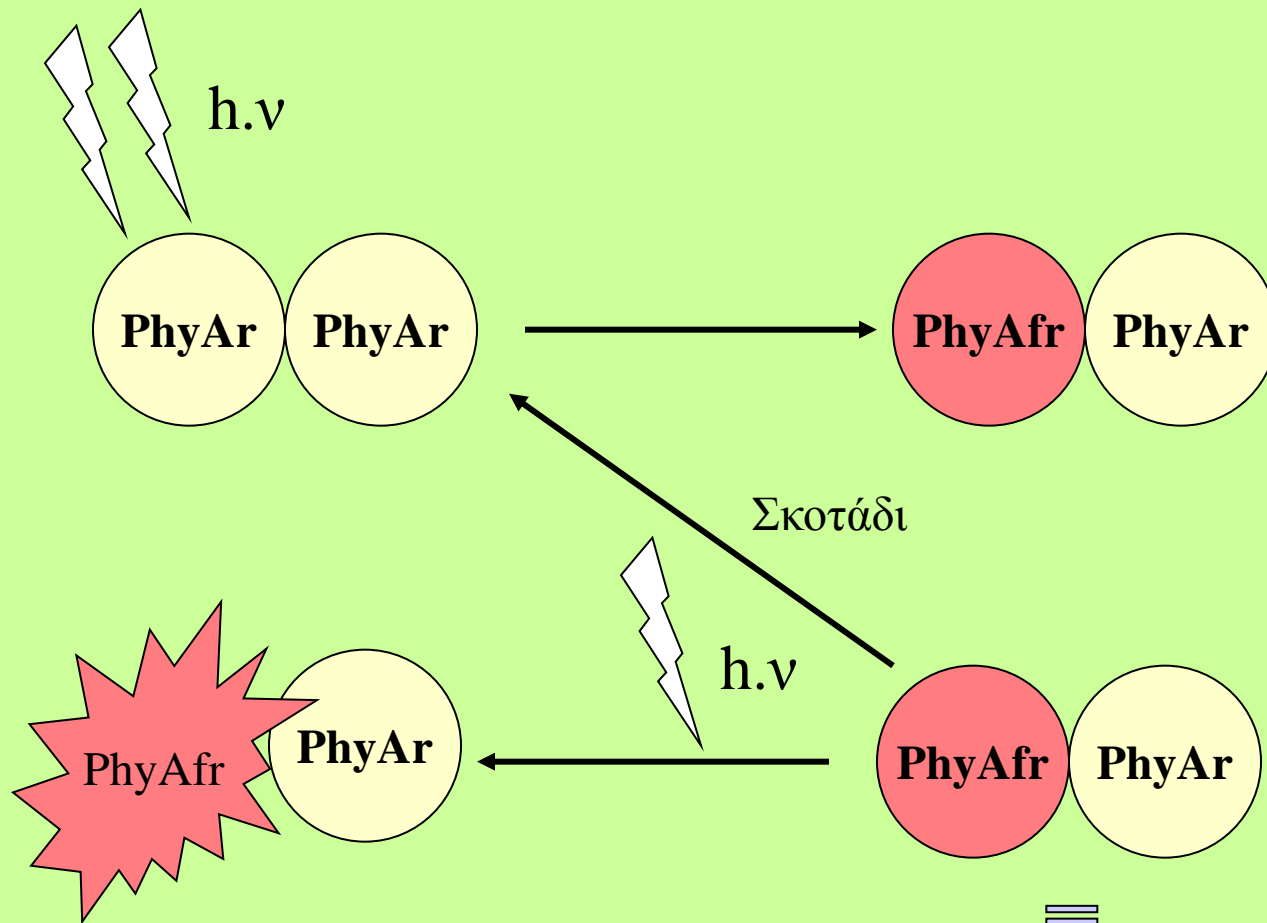


Κ. Κοτζαμπάσης (2003). Φωτοβιολογία (Κεφ. #13) από την Φυσιολογία Φυτών (επιμ. Κ.Α. Ρουμπελάκη-Αγγελάκη). Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, ISBN 960-524-168-4. Σελ. 499-528.



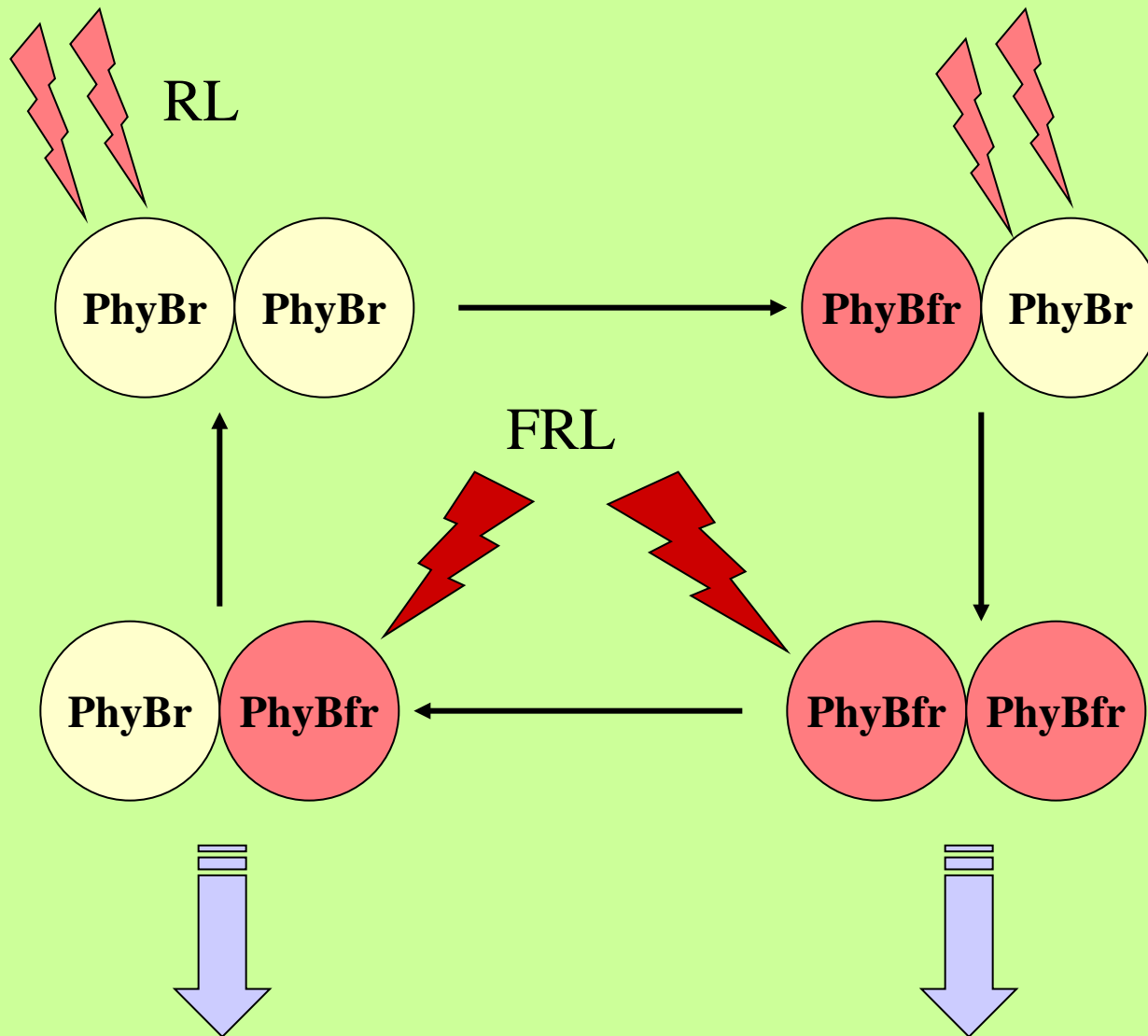
Φυτοχρωμικά μοντέλα δράσης

Η διαφορετικότητα των φυτοχρωμικών αποκρίσεων που ελέγχονται από το PhyA και το PhyB, τα διαφορετικά φάσματα δράσης των αντίστοιχων αποκρίσεων, αλλά και τα διαφορετικά επίπεδα των επιμέρους φυτοχρωμάτων (στο σκοτάδι πολύ υψηλά επίπεδα PhyA που με το φως μειώνονται δραστικά, ενώ το επίπεδο του PhyB παραμένει περίπου σταθερό τόσο στο σκοτάδι όσο και στο φως), οδήγησαν κατά καιρούς τις τελευταίες δύο δεκαετίες τους ερευνητές σε προτάσεις λειτουργικών φυτοχρωμικών μοντέλων δράσης. Ένα μοντέλο φυτοχρωμικής δράσης του PhyA και PhyB που προτάθηκε πρόσφατα (μοντέλο «ομοδιμερών/ετεροδιμερών»), φαίνεται να είναι ολοκληρωμένο και να δικαιολογεί όλες τις επιμέρους ιδιαιτερότητες των δύο φυτοχρωμάτων. Σύμφωνα με το μοντέλο αυτό, το PhyA και PhyB είναι διμερή με δύο χρωμοφόρα (ένα για κάθε μονομερές). Στο σκοτάδι και τα δύο μονομερή του PhyA βρίσκονται σε Pr μορφή (PhyAr/PhyAr). Με το φως (λευκό φως) αρχικά μετατρέπεται ένα μονομερές σε Pfr μορφή και σχηματίζεται ένα ενεργό ετεροδιμερές (PhyAfr/PhyAr) από το οποίο μπορεί να ξεκινήσει κάποια αλυσίδα μεταφοράς σήματος για τον έλεγχο κάποιας απόκρισης. Συνέχιση του φωτισμού μπορεί να οδηγήσει σε αποδιοργάνωση του ετεροδιμερούς, ενώ επιστροφή στο σκοτάδι το μετατρέπει σε ανενεργό ομοδιμερές (PhyAr/PhyAr) και σταματά την παραπέρα μεταφορά σήματος.



Το PhyB βρίσκεται και αυτό στο σκοτάδι ως ανενεργό ομοδιμερές (PhyBr/PhyBr) και η έκθεση του σε ερυθρά ακτινοβολία το μετατρέπει σε ετεροδιμερές (PhyBfr/PhyBr). Σε αντίθεση με το PhyA, αυτό παραμένει ανενεργό (δεν ξεκινά κάποια αλυσίδα μεταφοράς σήματος). Περαιτέρω έκθεση στην ερυθρά ακτινοβολία δημιουργεί ένα ενεργό ομοδιμερές (PhyBfr/PhyBfr), το οποίο μπορεί να επάγει κάποια απόκριση. Με την έκθεση του ομοδιμερούς σε FR-ακτινοβολία μετατρέπεται σε ετεροδιμερές (PhyBfr/PhyBr), που παραμένει ενεργό. Περαιτέρω έκθεση σε FR-ακτινοβολία το μετατρέπει σε ανενεργό ομοδιμερές (PhyBr/PhyBr).

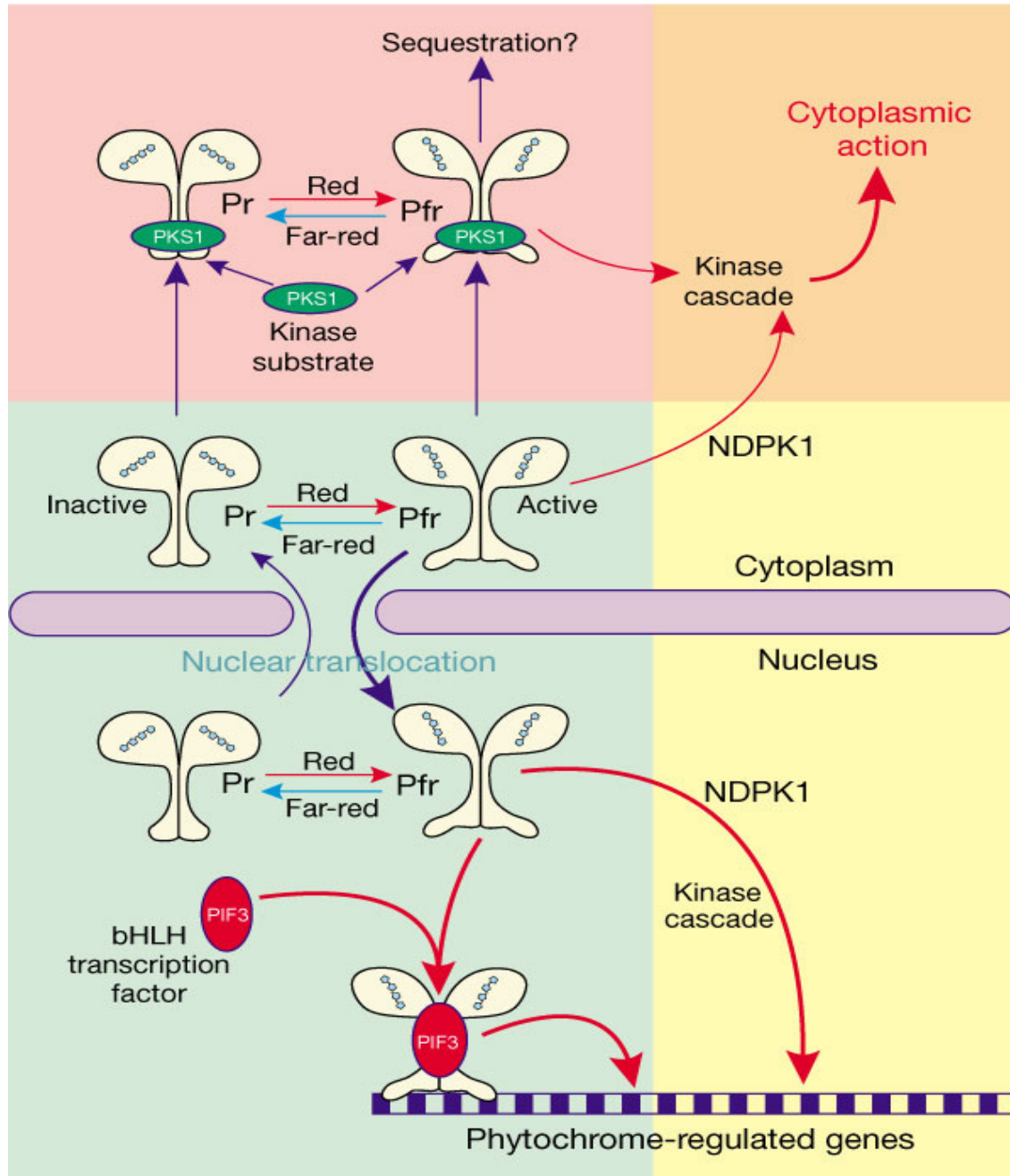
Αυτό το μοντέλο λειτουργίας των φυτοχρωμάτων δικαιολογεί τη μεγαλύτερη ευαισθησία του PhyA σε σχέση με το PhyB, λόγω του ότι η ενεργοποίηση του PhyA γίνεται και στην ετεροδιμερή του μορφή, της οποίας ο σχηματισμός απαιτεί πολύ μικρότερη φωτονιακή ροή από ότι ο σχηματισμός του ομοδιμερούς PhyBfr/PhyBfr. Επίσης, η ραγδαία μείωση του PhyA κατά τη μεταφορά χλωρωτικών φυτών στο φως, όπως αυτή φαίνεται στην Εικόνα 14.11, δικαιολογείται στο μοντέλο από την αποδιάταξη και καταστροφή του PhyA στην Pfr μορφή του κατά την συνεχή έκθεση του στο φως. Σε αντίθεση με το PhyA, το επίπεδο του PhyB παραμένει σχεδόν σταθερό τόσο στο σκοτάδι όσο και στο φως.



Ενεργοποίηση αλυσίδα
μεταφοράς σήματος

Ενεργοποίηση αλυσίδα
μεταφοράς σήματος

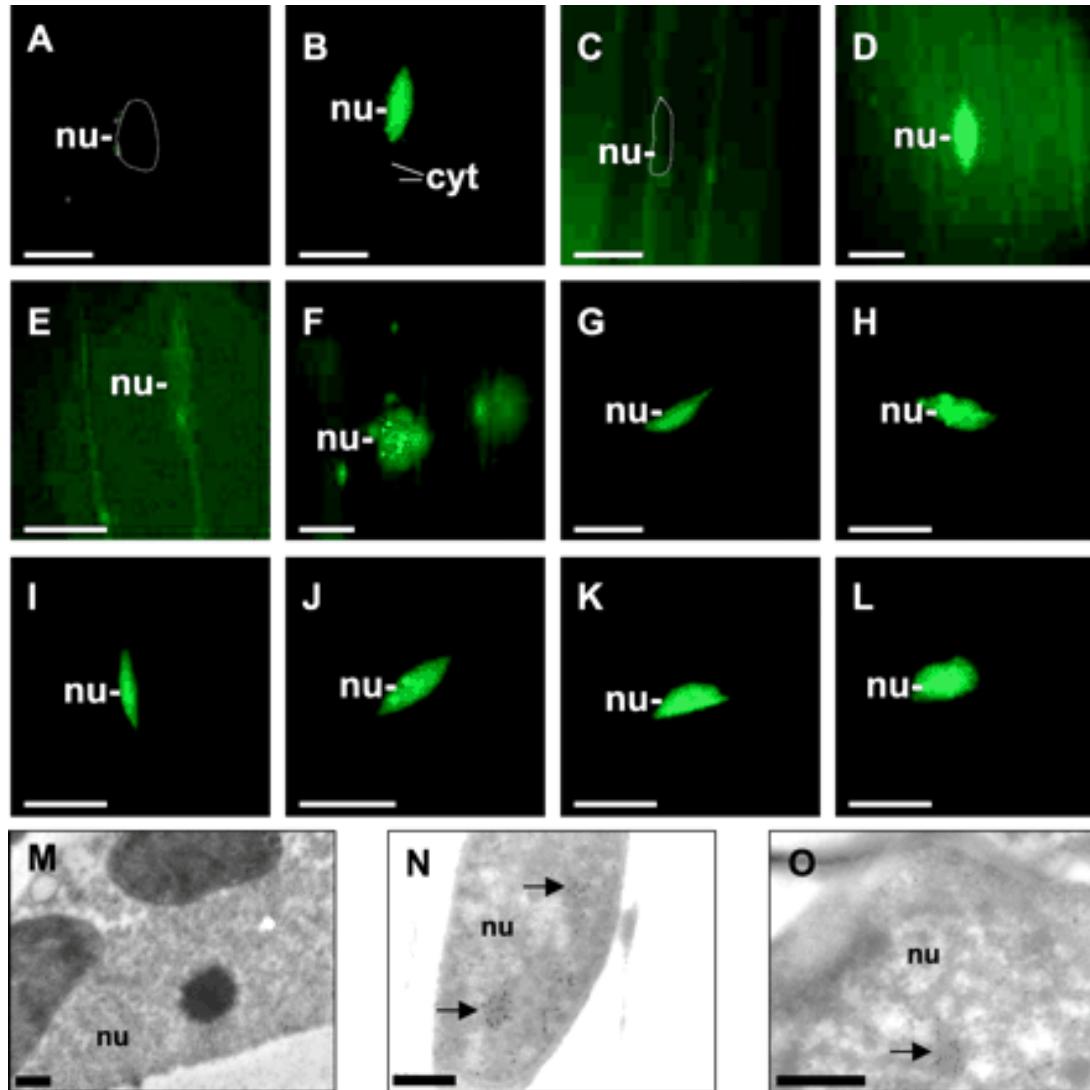
Φυτοχρωματικά ελεγχόμενες αποκρίσεις

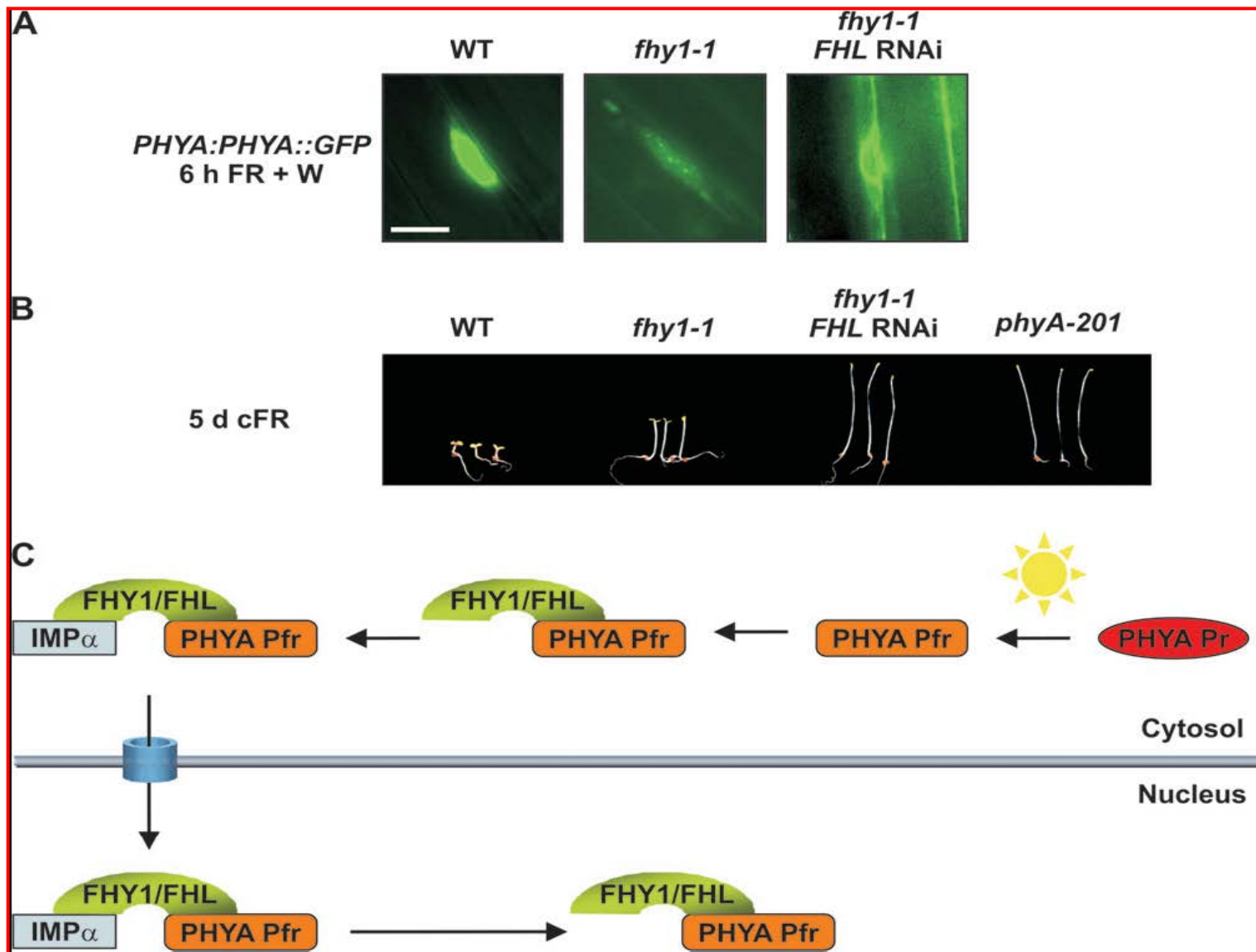


Πυρηνοπλασματική διανομή και σχηματισμός phyA - phyE: GFP στιγμάτων σε αναπτυγμένα στο σκοτάδι σπορόφυτα των οποίων η βλάστηση επάχθηκε με 18 ώρες WL.

(A) έως (L) εικόνες επιφθορισμού κυττάρων του υποκοτυλίου διαγονιδιακών φυτών *Arabidopsis* που εκφράζουν το PhyA: GFP ([A] έως [D]), phyB: GFP ([E] και [F]), phyC: GFP ([G] και [H]), PhyD: GFP ([I] και [J]) και phyE: GFP ([K] και [L]). Εικόνες επιφθορισμού των πυρήνων από σπορόφυτα στο σκοτάδι ([A], [C], [E], [G], [I], και [K]) και αντίστοιχων μετά από έκθεση 10 λεπτών WL (B) ή 6 ωρών ([F], [H], [J] και [L]) ή FR για 6 ώρες (D).

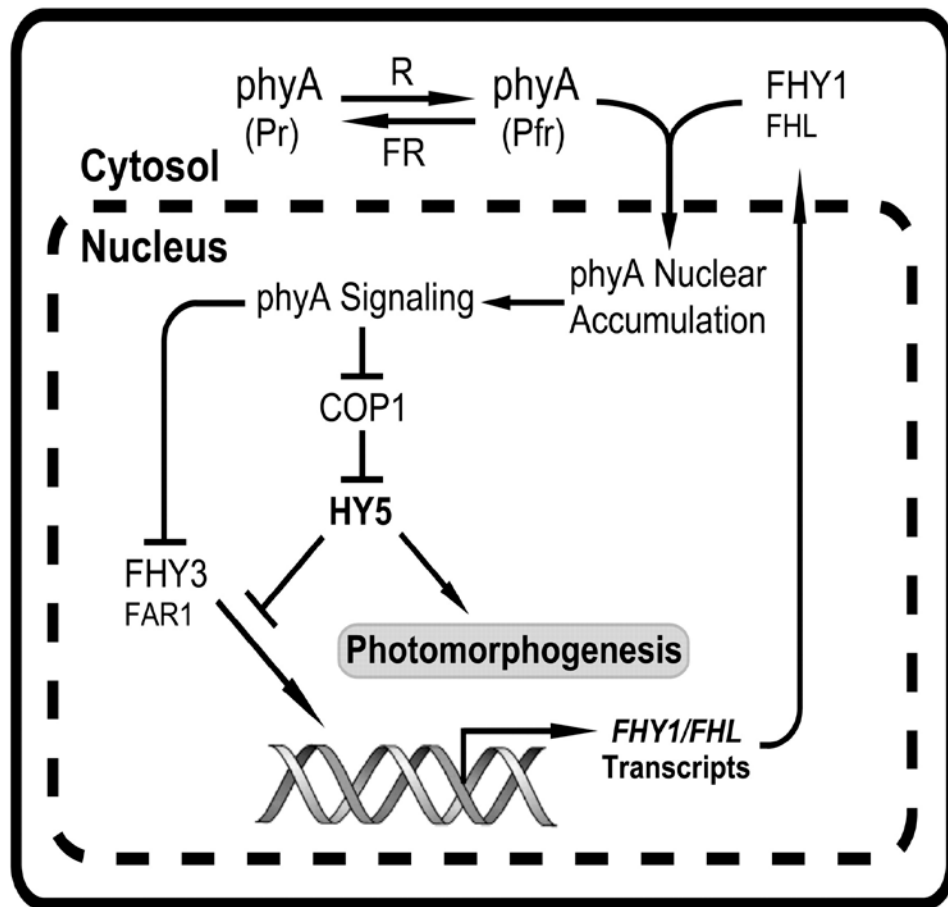
(M) έως (O) εικόνες ηλεκτρονικής μικροσκοπίας της κυτταρικής κατανομής του phyB. Σπόροι από διαγονιδιακά *Arabidopsis* (γραμμή AB0 13) που υπερεκφράζουν phyB φύτευσαν και αναπτύχθηκαν στο σκοτάδι. Εικόνες ηλεκτρονικού μικροσκοπίου των πυρήνων των κυττάρων κοτυληδόνων από σπορόφυτα στο σκοτάδι (M) και από σπορόφυτα που μεταφέρθηκαν σε R για 4 h ([N] και [O]). Τα βέλη υποδεικνύουν τις θέσεις των πυρηνικών περιοχών υψηλά εμπλουτισμένο για phyB. Οι ράβδοι αντιπροσωπεύουν 10 μm σε (A) έως (L) και 0.5 μm σε (M) έως (O).





Η μεταφορά του ενεργού φυτοχρώματος αλληλεπιδρά με συγκεκριμένες πρωτεΐνες πριν ενωθεί με την IMP α που θα την εισάγει στον πυρήνα για τον έλεγχο της γονιδιακής έκφρασης συγκεκριμένων φυτοχρωματικά ελεγχόμενων γονιδίων

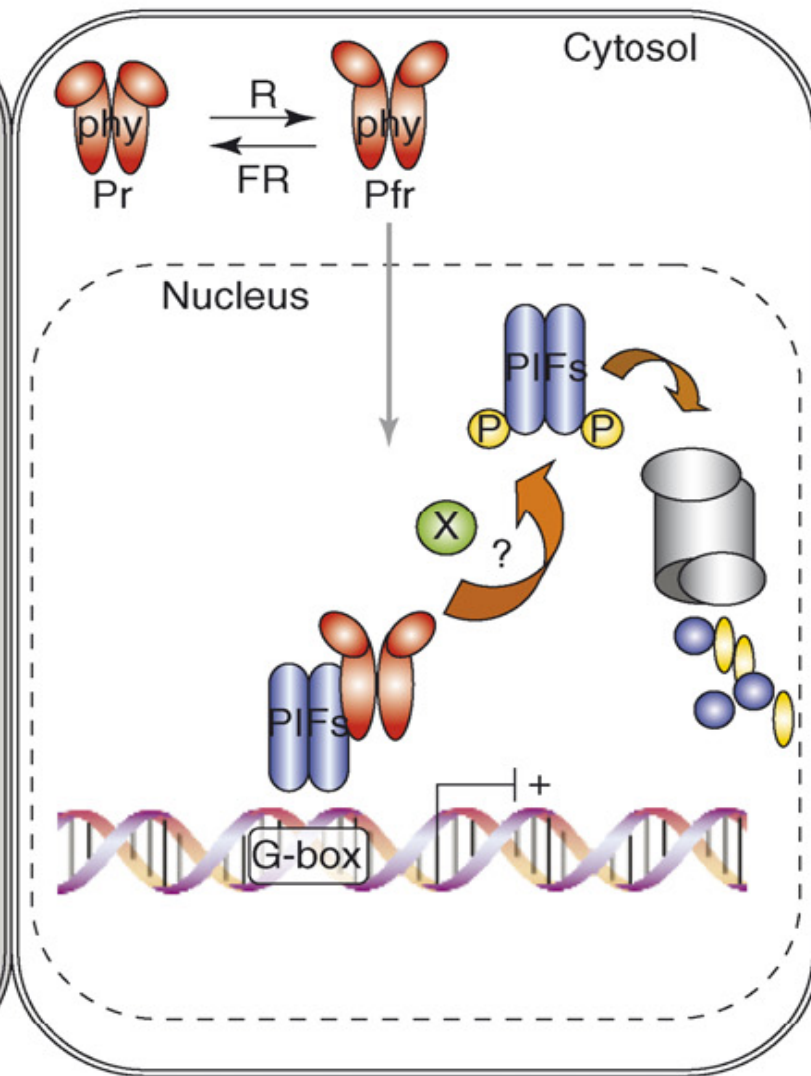
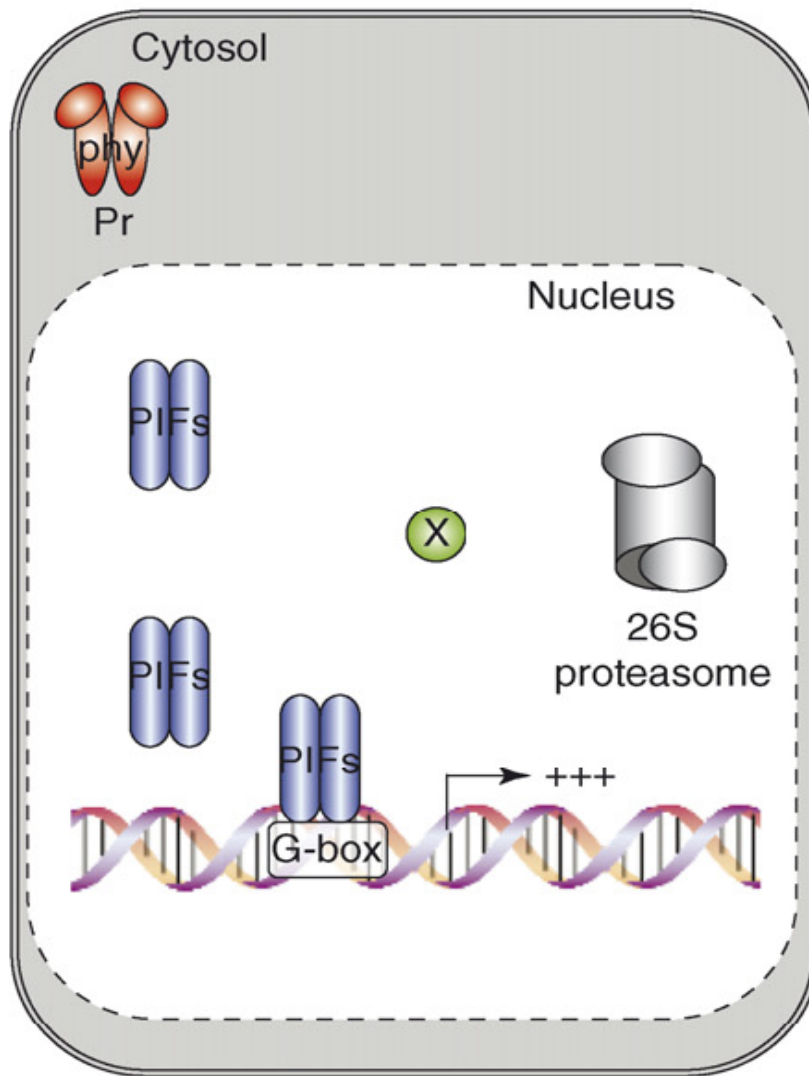
Μοντέλο επίδρασης του HY5 στη ρύθμιση της αλυσίδας μεταφοράς σήματος από το PhyA



Απουσία φωτός, οι FHY3 και FAR1 επάγουν την έκφραση του FHY1 και FHL εν αναμονή φωτεινού σήματος. Συσσώρευση των FHY1 και FHL πρωτεϊνών στο σκοτάδι εξασφαλίζουν την γρήγορη και επαρκή πυρηνική συσσώρευση του PhyA κατά την έκθεση στο φως. Μετά την έκθεση στο φως, η μορφή Pfr του PhyA έχει εισαχθεί στον πυρήνα μέσω του συμπλόκου FHY1 / FHL και έτσι πυροδοτεί μία PhyA ελεγχόμενη σηματοδότηση, που οδηγεί σε πολλαπλές φωτοελεγχόμενες αντιδράσεις, συμπεριλαμβανομένης της μείωσης της COP1 στον πυρήνα και τη συσσώρευση του HY5 που ρυθμίζει τα επίπεδα FHY3 και FAR1.

Li et al. (2010) The Plant Cell, Vol. 22: 3634–3649; <http://www.plantcell.org/content/22/11/3634.full>
<http://www.plantcell.org/content/22/11/3634/F10.large.jpg>

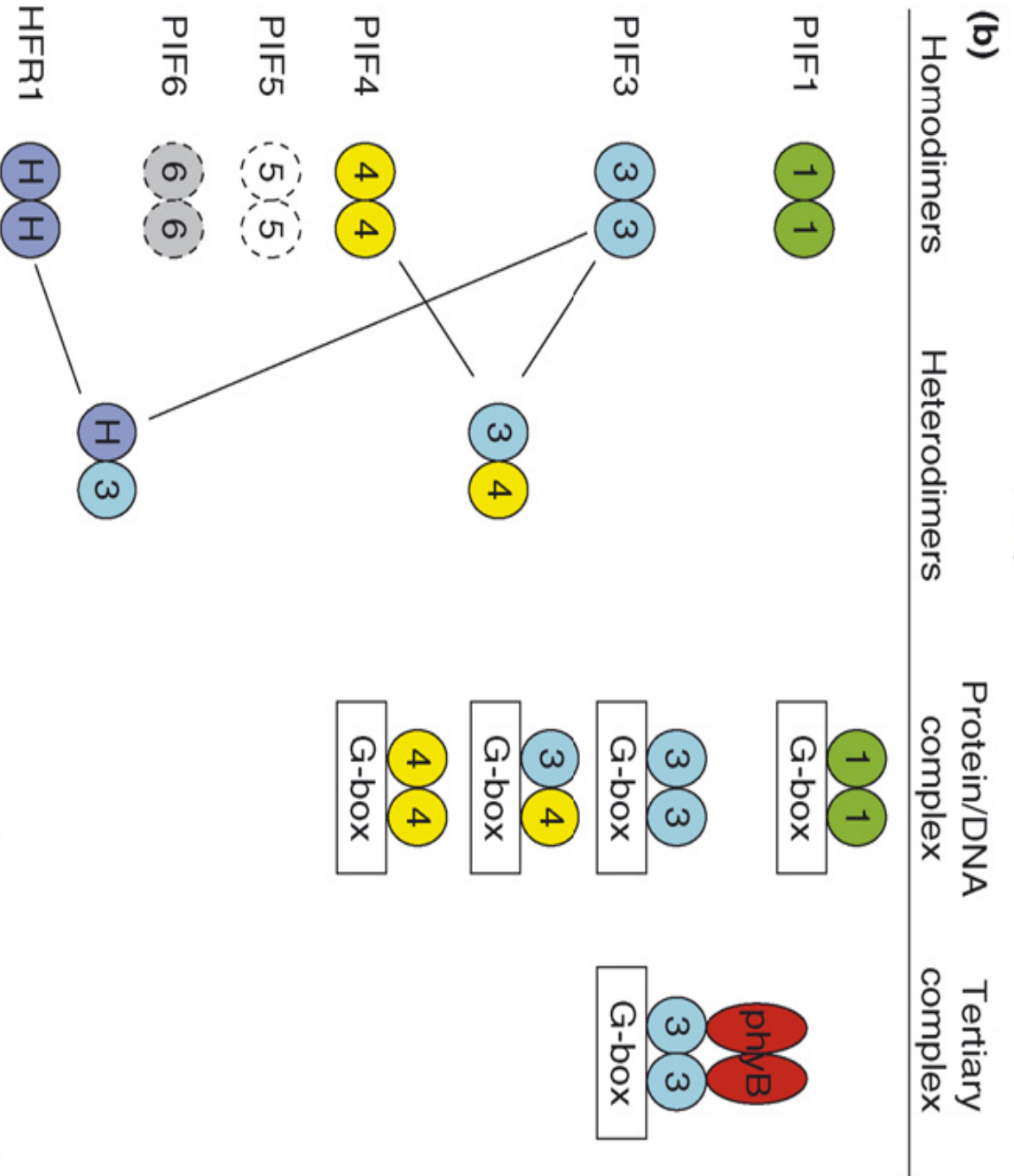
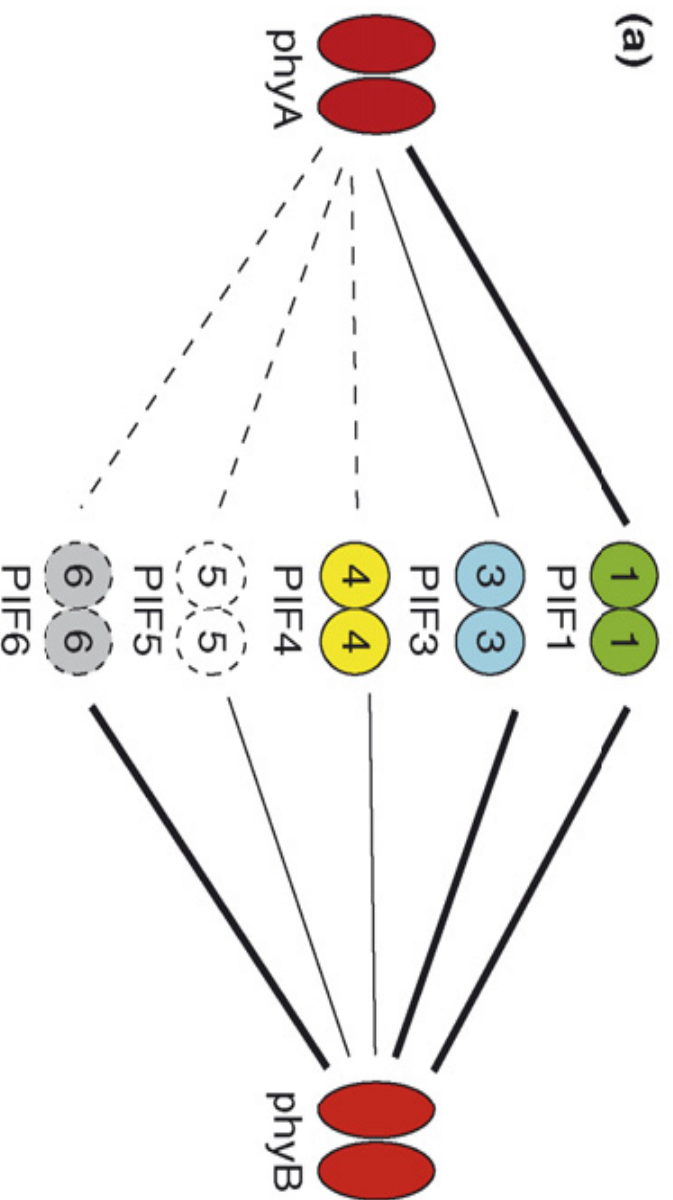
Ο HY5 παίζει διπλό ρόλο στην ελεγχόμενη από το PhyA σηματοδότηση: επάγει τη φωτομορφογένεση και μειώνει τα μεταγραφικά επίπεδα FHY1 / FHL με ρύθμιση των δραστηριοτήτων των μεταγραφικών ενεργοποιητών FHY3 και FAR1. FHY3 και FHY1 είναι οι πιο κυρίαρχοι παράγοντες στη διαδικασία μεταφορά σήματος από το PhyA σε σύγκριση με τα αντίστοιχα ομόλογα τους FAR1 και FHL.

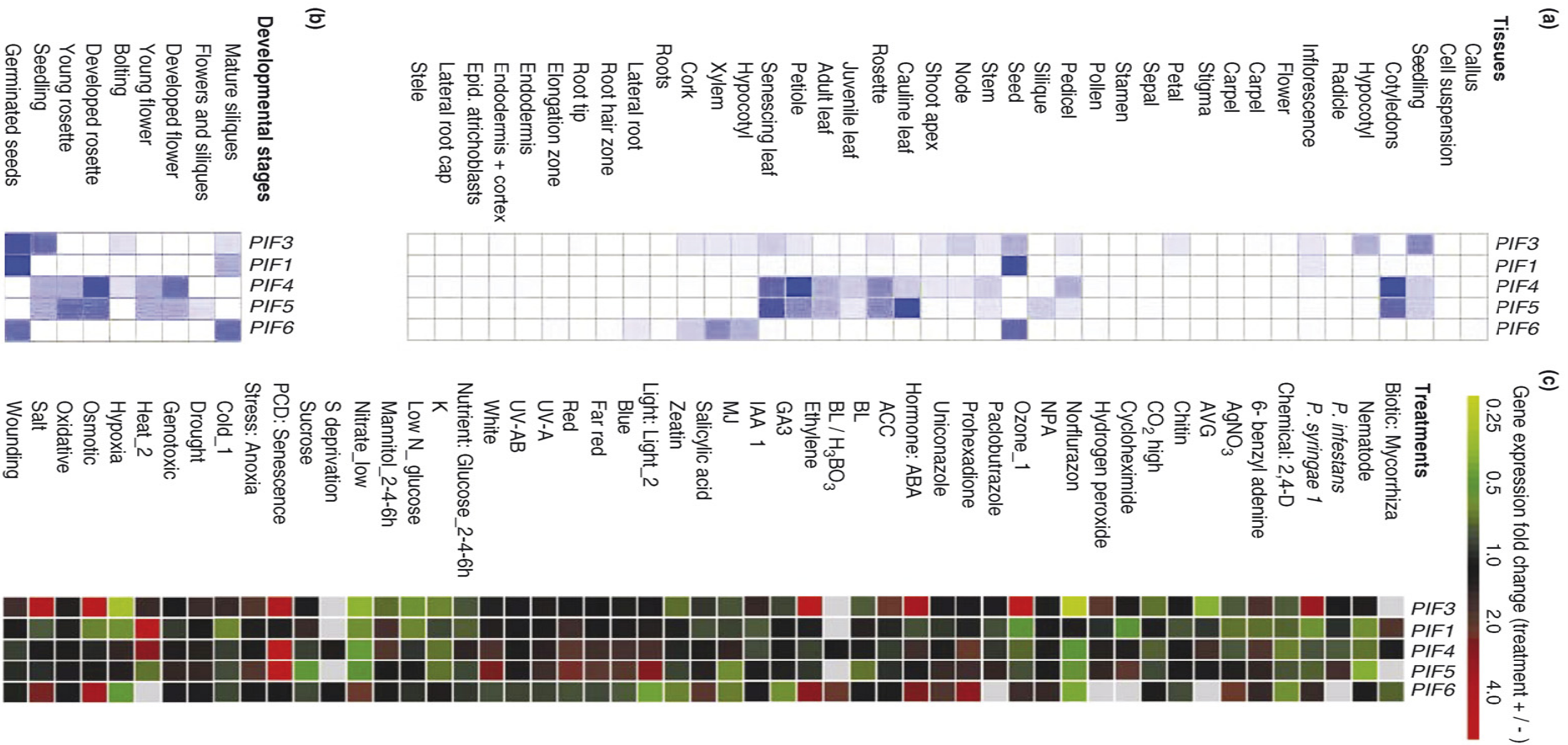


Castillon et al. (2007). Trends in Plant Science 12: 514-521

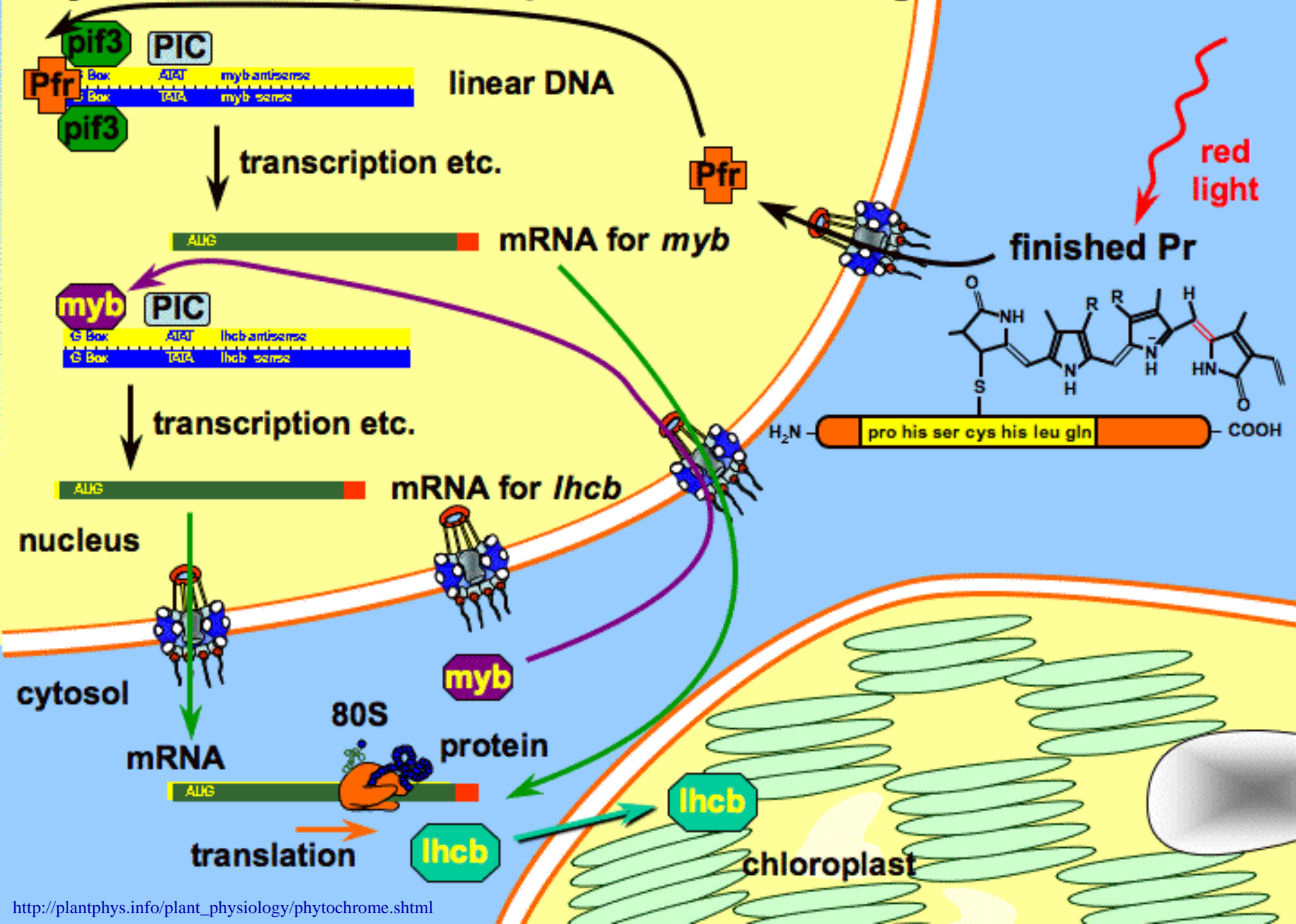
TRENDS in Plant Science

Η αλληλεπίδραση του Pfr με διμερή των PIFs, σε συνδυασμό με την ύπαρξη διαφορετικών PIFs και διαφοροποίηση του επιπέδου τους σε διαφορετικά μέρη του φυτού, σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια και σε διαφορετικές περιβαλλοντικές συνθήκες, δικαιολογεί τη ρύθμιση πολλαπλών βιολογικών διαδικασιών από ένα φωτοϋποδοχέα.

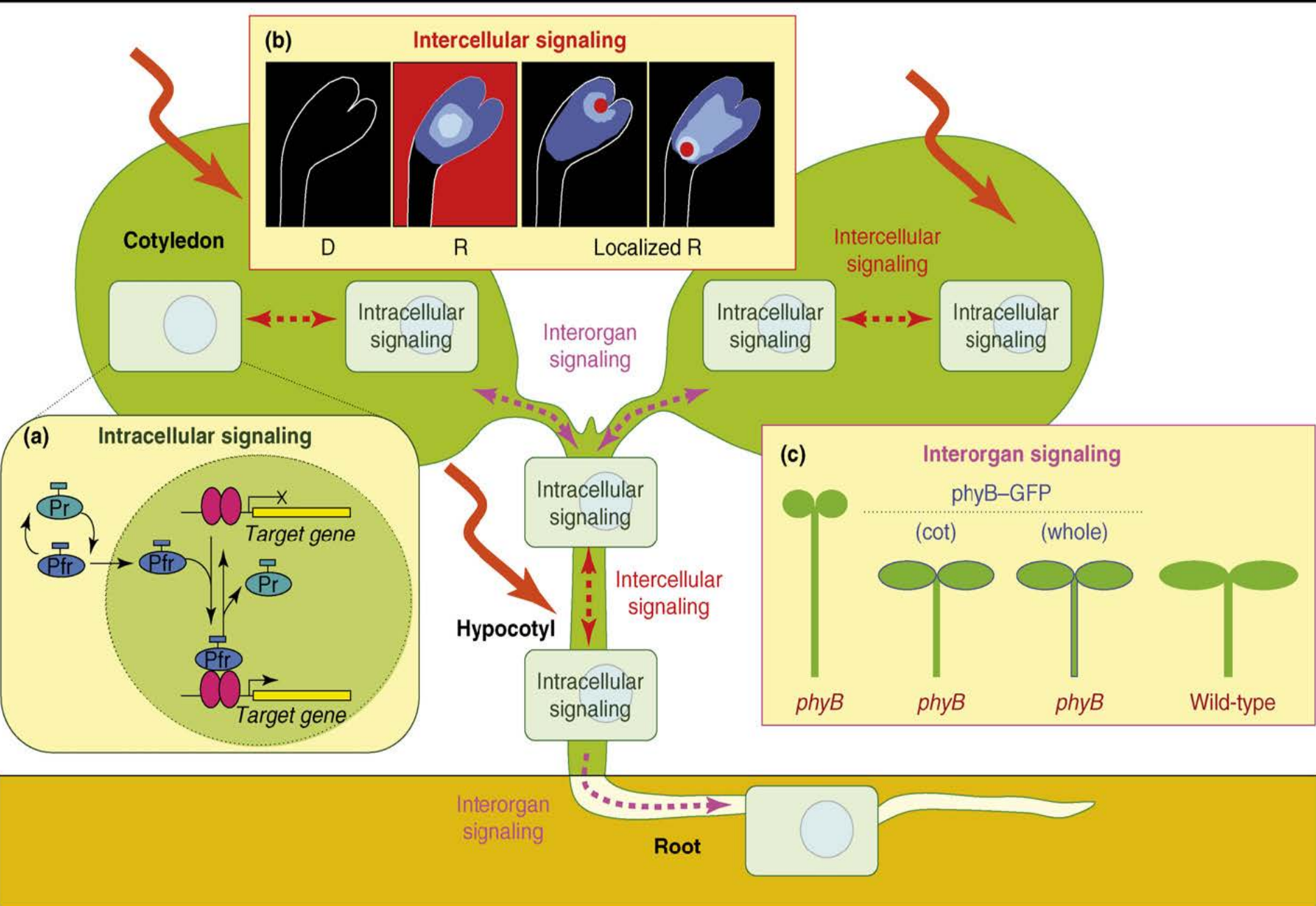




Phytochrome impacts expression of other genes



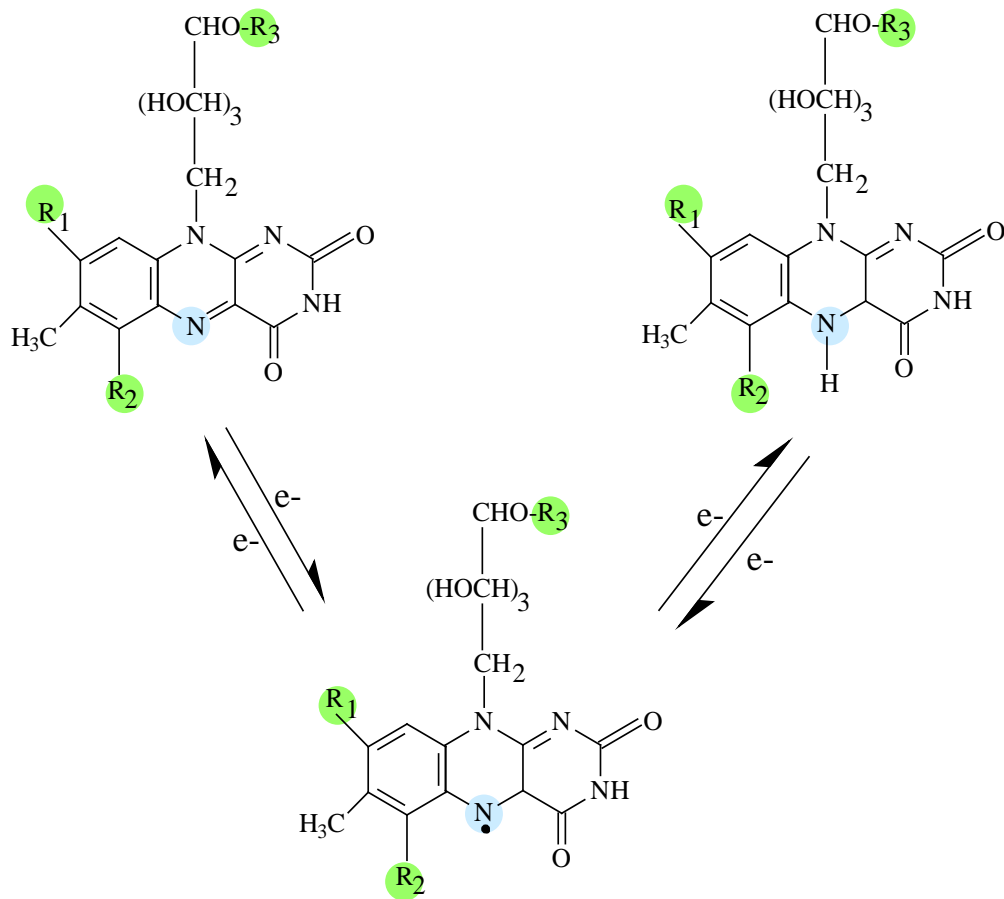
Διάδοση του φυτοχρωματικού σήματος σε επίπεδο κυττάρου, οργάνου και φυτού



Μοριακή δομή και λειτουργία κρυπτοχρωμικών φωτοϋποδοχέων

Ο όρος «κρυπτόχρωμα» αναφέρεται στην κατηγορία των φωτοϋποδοχέων, που απορροφούν και διεγείρονται κυρίως από την κυανή (και UV-A) ακτινοβολία. Η ποικιλομορφία των φασμάτων δράσης από κυανή ακτινοβολία και η σύγκριση τους με αντίστοιχα γνωστά φάσματα απορρόφησης υποψήφιων χρωμοφόρων κατέληξε σε διαφορετικά αποτελέσματα. Ως πιθανά χρωμοφόρα κρυπτοχρωμικών φωτοϋποδοχέων αναφέρθηκαν κατά καιρούς οι φλαβίνες, τα καροτενοειδή και οι περίνες. Οι φλαβίνες με τις ιδιαιτερότητες τους να δέχονται $1e^-$ ή $2e^-$ και να παρουσιάζουν μεγάλες φασματικές διαφοροποιήσεις μεταξύ οξειδωμένων, αναγμένων και ήμιαναγμένων (flavin radical) μορφών, έθεσαν σοβαρή «υποψηφιότητα» ως κρυπτοχρωμικά χρωμοφόρα. Από πιθανά μονοπάτια χημικής αντίδρασης φωτοδιεγερμένων φλαβινών, φαίνεται ότι οι φλαβίνες στο πρώτο ενεργειακό επίπεδο (S_1) μπορούν να δεχθούν $1e^-$ αλλά και $2e^-$ χωρίς κανένα ενδιάμεσο. Η αναγωγή με $1e^-$ δίδει φάσμα απορρόφησης που υποδηλώνει ότι, εκτός από την κυανή ακτινοβολία, απορροφά την UV-A, την πράσινη και την ερυθρά ακτινοβολία. Φλαβοένζυμα ως φωτοϋποδοχείς με χρωμοφόρο την ημιαναγμένη μορφή φλαβίνης θα δικαιολογούσαν φάσματα δράσης που εκτείνονται πέραν της κυανής ακτινοβολίας. Διέγερση φλαβίνης σε τριπλή (triplet) ενεργειακή κατάσταση (T_1) κάνει το pK στην θέση N5 του μορίου της φλαβίνης περισσότερο βασικό (pK=5) από ότι στην μη διεγερμένη κατάσταση (S_0). Αυτό επιτρέπει στο μόριο την μεταφορά πρωτονίων κατά μήκος μιας μεμβράνης, λειτουργώντας σαν πρωτονιακή αντλία. Η στερεοχημική δομή της φλαβίνης στην αναγμένη της μορφή με $2e^-$ παρουσιάζει μία κύρτωση που μας επιτρέπει να πιθανολογήσουμε ότι επιφέρει και κάποιες αλλαγές στην τριτοταγή δομή της αποπρωτεΐνης της.

Κρυπτοχρώματα – Δομή και Λειτουργία χρωμοφώρων

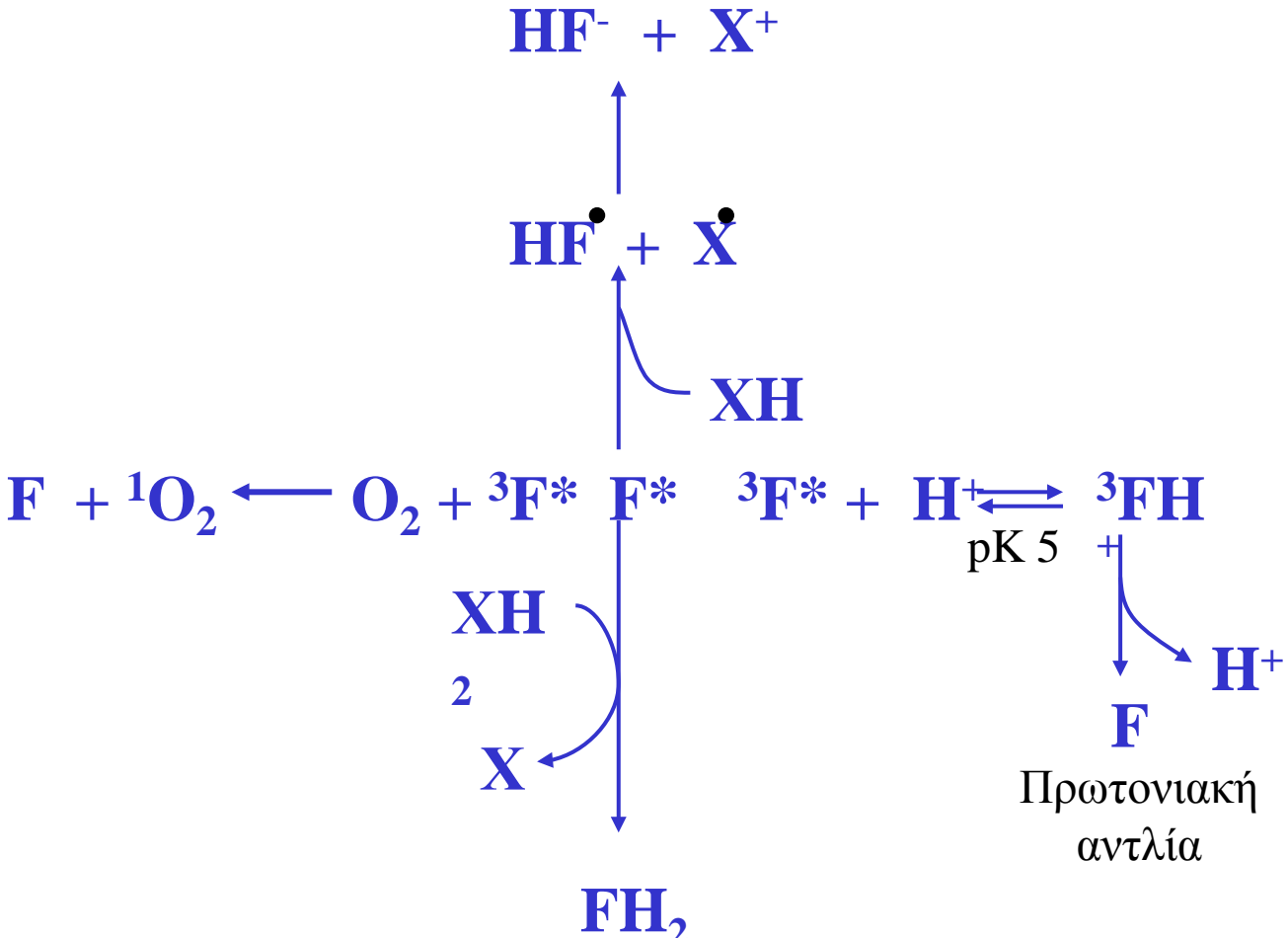


	R_1	R_1	R_1
--	-------	-------	-------

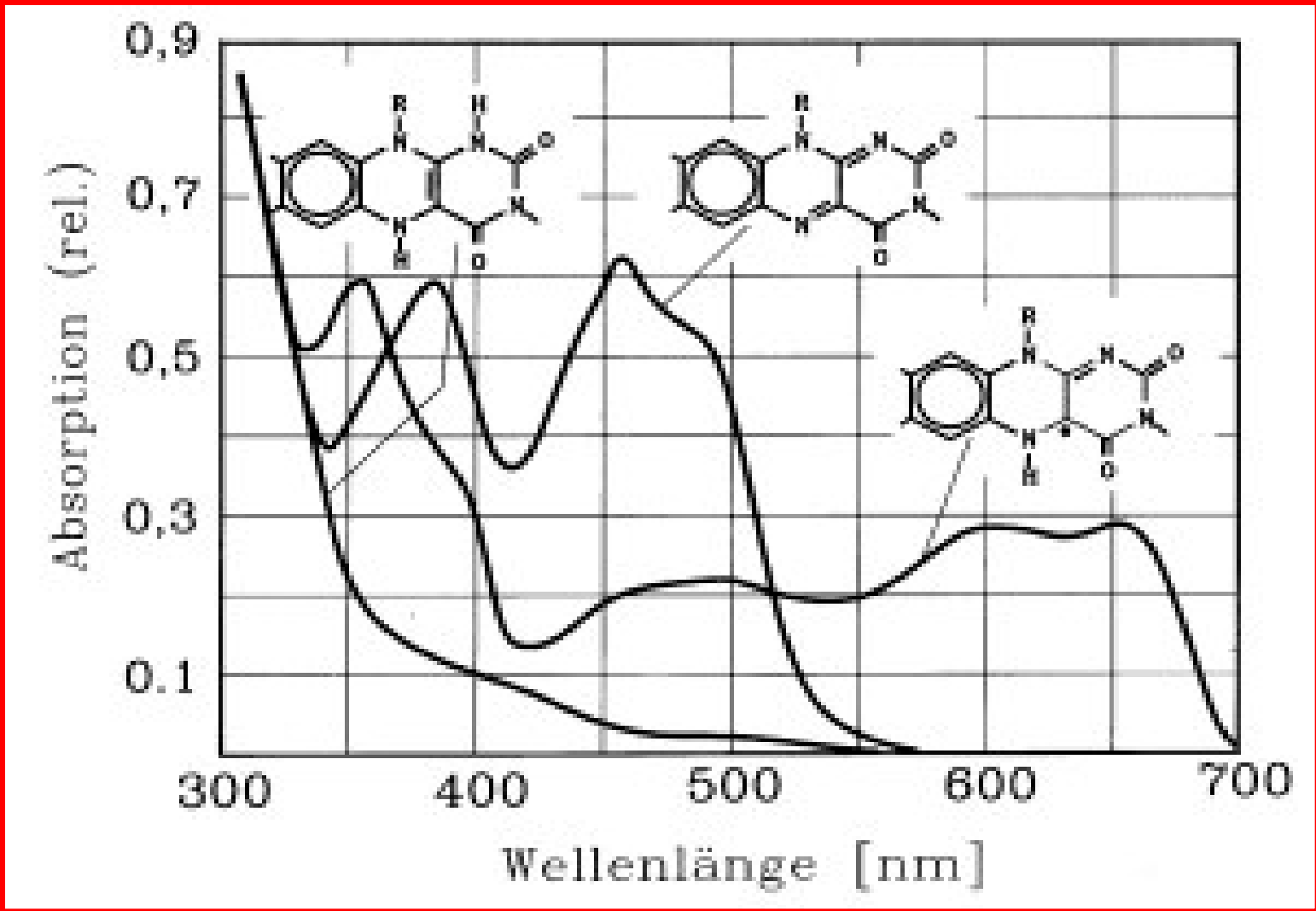
Ριβοφλαβίνη	CH_3	H	H
FMN	CH_3	H	PO_3H_2
FAD	CH_3	H	PO_3AMP

Ο όρος «κρυπτόχρωμα» αναφέρεται στην κατηγορία των φωτοϋποδοχέων, που απορροφούν και διεγείρονται κυρίως από την κυανή (και UV-A) ακτινοβολία. Η ποικιλομορφία των φασμάτων δράσης από κυανή ακτινοβολία και η σύγκριση τους με αντίστοιχα γνωστά φάσματα απορρόφησης υποψήφιων χρωμοφώρων κατέληγε σε διαφορετικά αποτελέσματα. Ως πιθανά χρωμοφόρα κρυπτοχρωμικών φωτοϋποδοχέων αναφέρθηκαν κατά καιρούς οι φλαβίνες, τα καροτενοειδή και οι πτερίνες. Οι φλαβίνες με τις ιδιαιτερότητες τους να δέχονται $1e^-$ ή $2e^-$ και να παρουσιάζουν μεγάλες φασματικές διαφοροποιήσεις μεταξύ οξειδωμένων, αναγμένων και ήμιαναγμένων (flavin radical) μορφών, έθεσαν σοβαρή «υποψηφιότητα» ως κρυπτοχρωμικά χρωμοφόρα.

Από πιθανά μονοπάτια χημικής αντίδρασης φωτοδιεγερμένων φλαβινών, φαίνεται ότι οι φλαβίνες στο πρώτο ενεργειακό επίπεδο (S1) μπορούν να δεχθούν 1e⁻ αλλά και 2e⁻ χωρίς κανένα ενδιάμεσο. Διέγερση φλαβίνης σε τριπλή (triplet) ενεργειακή κατάσταση (T1) κάνει το pK στην θέση N5 του μορίου της φλαβίνης περισσότερο βασικό (pK=5) από ότι στην μη διεγερμένη κατάσταση (S0). Αυτό επιτρέπει στο μόριο την μεταφορά πρωτονίων κατά μήκος μιας μεμβράνης, λειτουργώντας σαν πρωτονιακή αντλία. Η στερεοχημική δομή της φλαβίνης στην αναγμένη της μορφή με 2e⁻ παρουσιάζει μία κύρτωση που μας επιτρέπει να πιθανολογήσουμε ότι επιφέρει και κάποιες αλλαγές στην τριτοταγή δομή της αποπρωτεΐνης της.

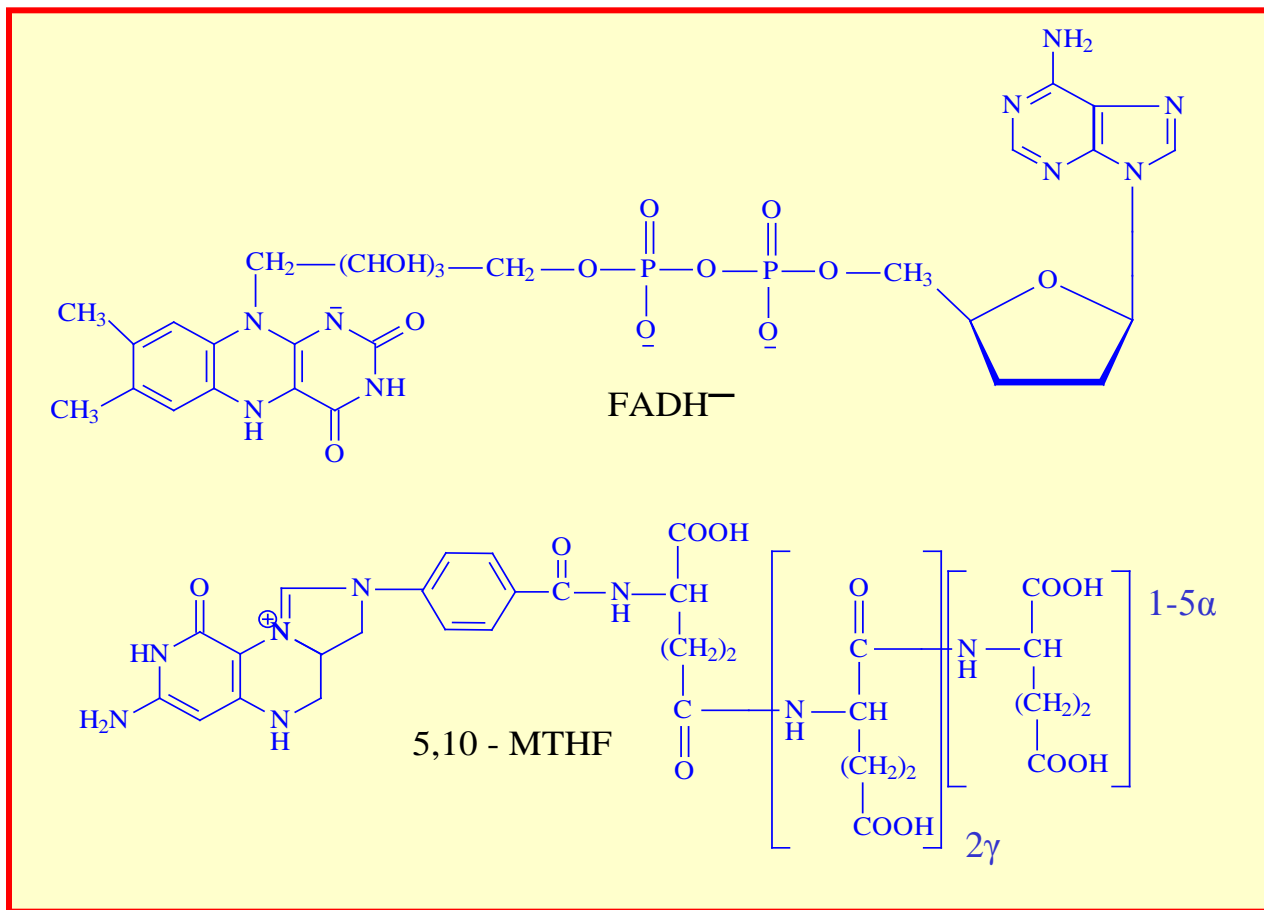


Η αναγωγή με $1e^-$ δίδει φάσμα απορρόφησης που υποδηλώνει ότι, εκτός από την κυανή ακτινοβολία, απορροφά την UV-A, την πράσινη και την ερυθρά ακτινοβολία. Φλαβοένζυμα ως φωτοϋποδοχείς με χρωμοφόρο την ημιαναγμένη μορφή φλαβίνης θα δικαιολογούσαν φάσματα δράσης που εκτείνονται πέραν της κυανής ακτινοβολίας.

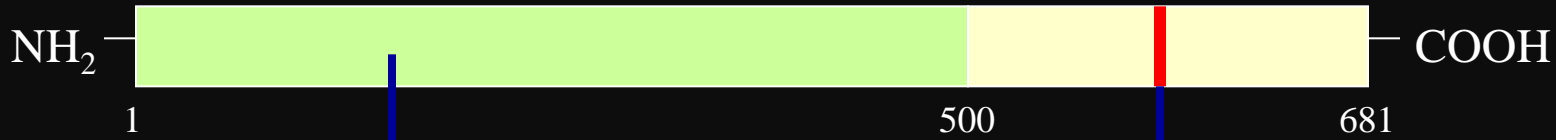


Κρυπτοχρωματικοί Φωτοϋποδοχείς

Σήμερα είναι γνωστοί τρεις κρυπτοχρωμικοί φωτοϋποδοχείς, ο CRY1, ο CRY2 και η φωτοτροπίνη. Ο CRY1 και ο CRY2 παρουσιάζουν μια ουσιαστική ομοιότητα με τις DNA-φωτολυάσες τύπου I, τουλάχιστον στο τμήμα των πρώτων 500 αμινοξέων του αμινοτελικού άκρου, όπου προσδένονται δύο χρωμοφόρα, η φλαβίνη FADH⁻ και η πτερίνη MTHF (5,10-methenyl tetrahydrofolate), που υπάρχουν και στις DNA-φωτολυάσες. Ενώ η ομολογία των δύο φωτοϋποδοχέων στο αμινοτελικό άκρο φτάνει το 54%, είναι τελείως διαφορετικοί στο καρβοξυτελικό άκρο, εκτός μιας πλούσιας σε σερίνη περιοχής.



CRY1



Περιοχή πρόσδεσης των
χρωμοφώρων FAD και MTHF

Πλούσια σε σερίνη περιοχή

CRY2/PHH1



Φωτοτροπίνη

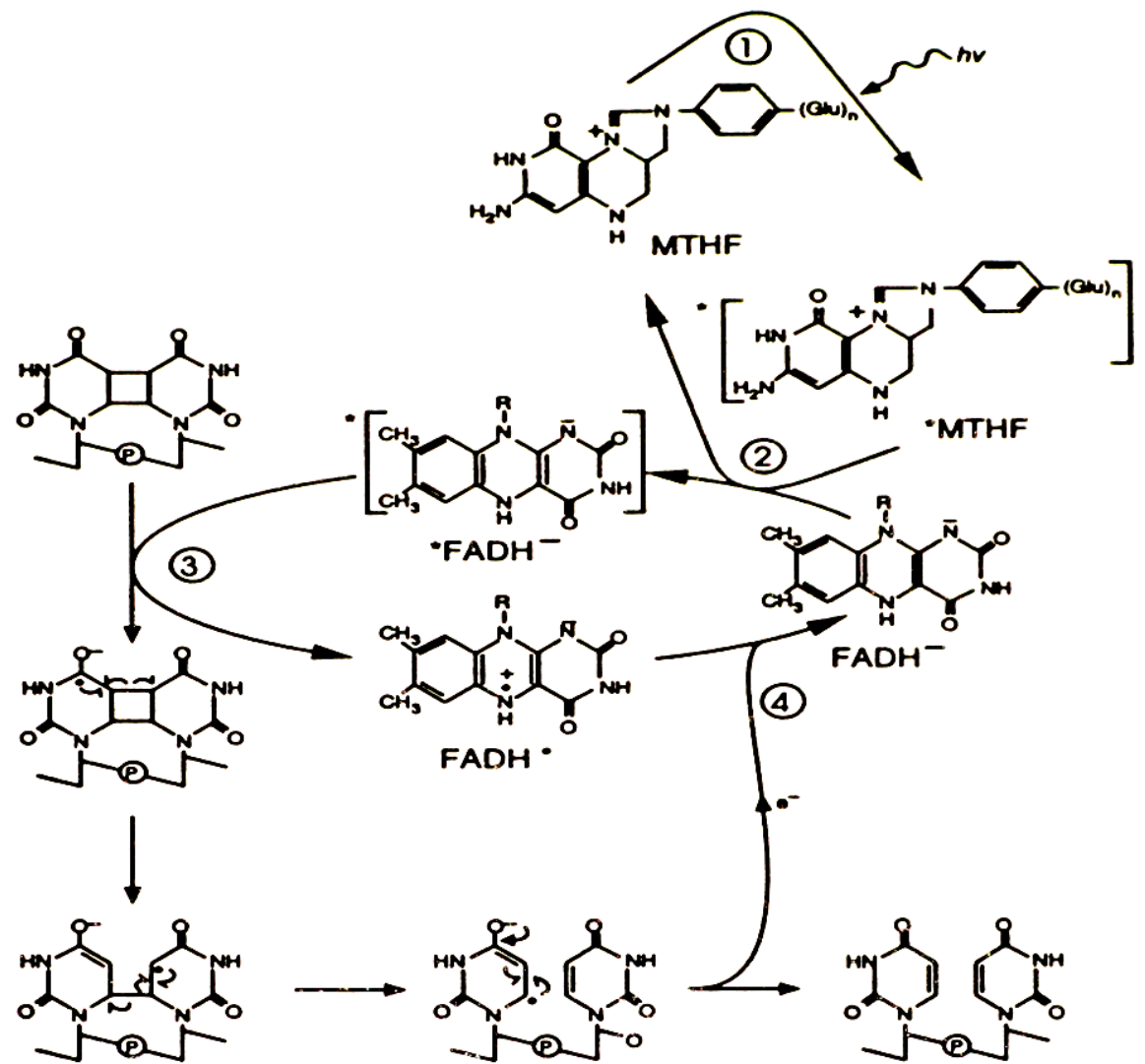
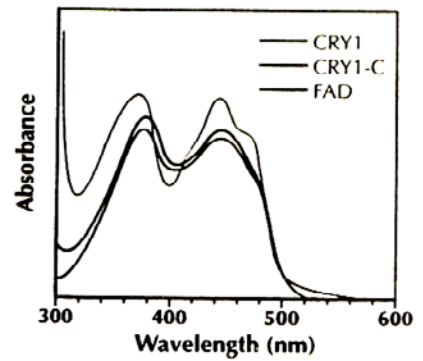
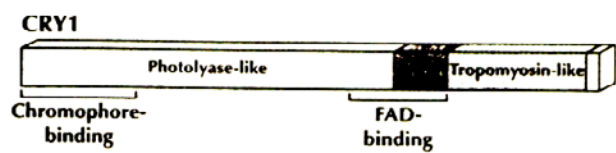


LOV1

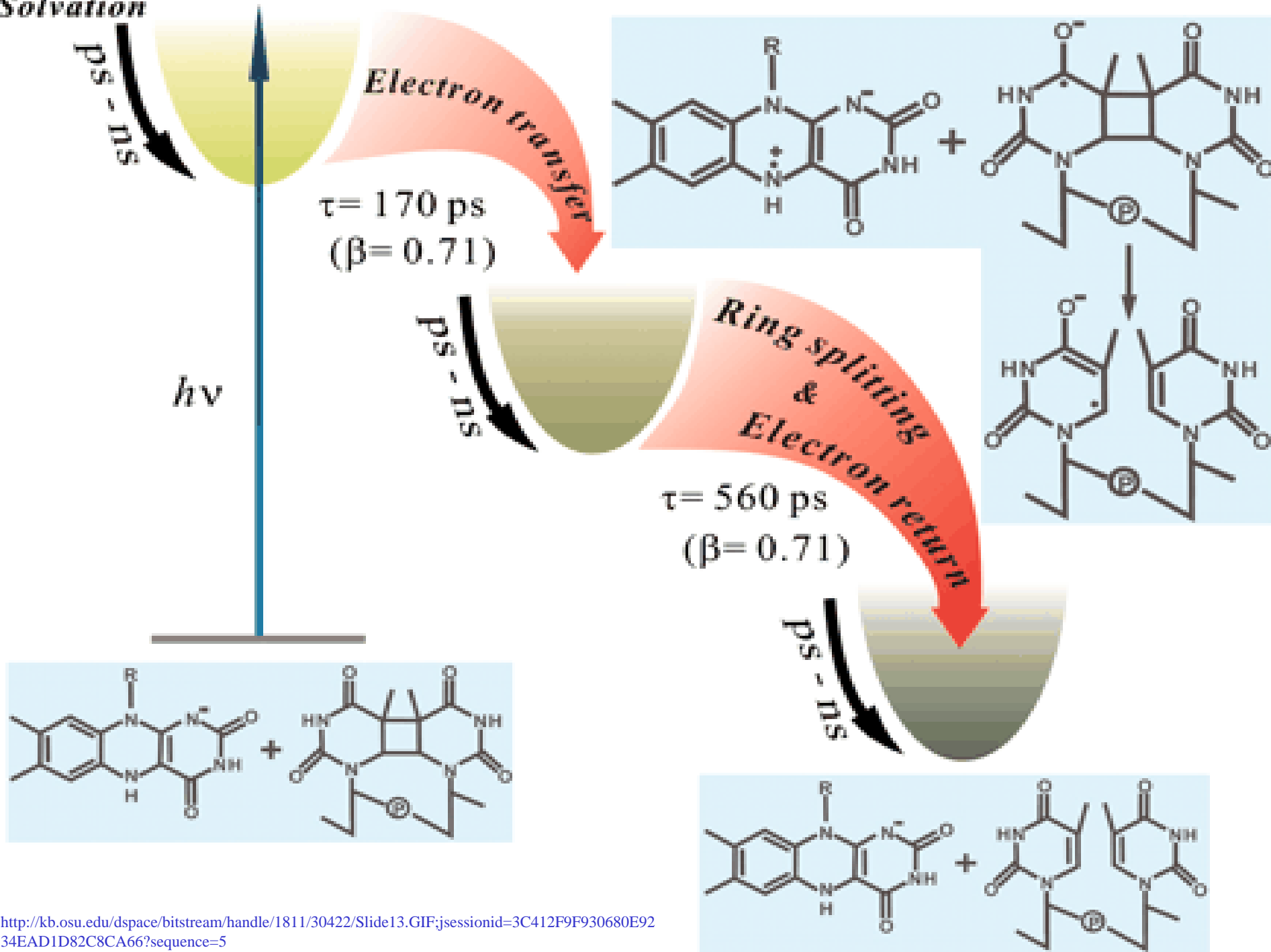
LOV2

Περιοχή κινάσης
σερίνης/θρεονίνης

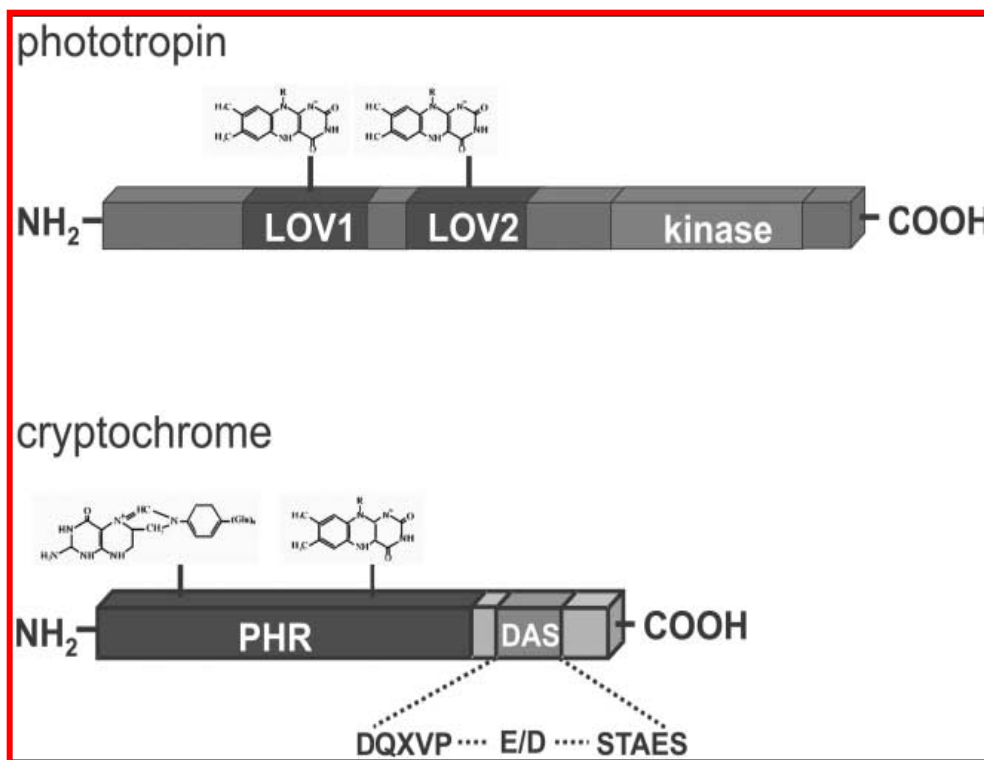
Οι πληροφορίες για την λειτουργία αυτών των κρυπτοχρωμικών φωτοϋποδοχέων προέρχονται κυρίως από τις φωτολυάσεις. Οι **CRY** φωτοϋποδοχείς πιστεύεται, όπως και οι DNA-Φωτολυάσεις, ότι διεγείρονται πρωτίστως μέσω απορρόφησης της κυανής ακτινοβολίας από το δεύτερο χρωμοφόρο, συνήθως την πτερίνη (MTHF), που με την σειρά της μεταφέρει την ενέργεια στο χρωμοφόρο της φλαβίνης από την οποία ουσιαστικά ξεκινά η απόκριση.



Solvation



Σε αντίθεση με τους φωτοϋποδοχείς CRY1 και CRY2, η **φωτοτροπίνη** είναι μια φλαβοπρωτεΐνη 120 kDa, φέρει στο αμινοτελικό άκρο δύο περιοχές από περίπου 100 αμινοξέα (LOV1 και LOV2) με ομολογία 43%. Οι LOV περιοχές του φωτοϋποδοχέα δίνουν τον χαρακτήρα μιας πρωτεΐνης, που ρυθμίζεται από περιβαλλοντικά ερεθίσματα (Light, Oxygen, Voltage) και κάθε LOV-περιοχή φέρει και ένα χρωμοφόρο φλαβίνης. Το καρβοξυτελικό άκρο του NPH1 περιέχει 11 μοτίβα τυπικά για κινάσες σερίνης-θρεονίνης. Αυτός ο φωτοϋποδοχέας στην *Arabidopsis* βρέθηκε προσδεμένος στην πλασματική μεμβράνη. Οι κρυπτοχρωμικοί φωτοϋποδοχείς CRY1 και CRY2 συμμετέχουν σε σειρά φωτομορφογενετικών διαδικασιών, όπως ο περιορισμός της αύξησης του υποκοτυλίου, η επαγωγή της άνθισης, η βιοσύνθεση των ανθοκυανινών, κ.α. Σε αντίθεση με τους CRY φωτοϋποδοχείς, η δράση της φωτοτροπίνης περιορίζεται κυρίως στον έλεγχο του φωτοτροπισμού, για αυτό ονομάζεται και φωτοτροπίνη.

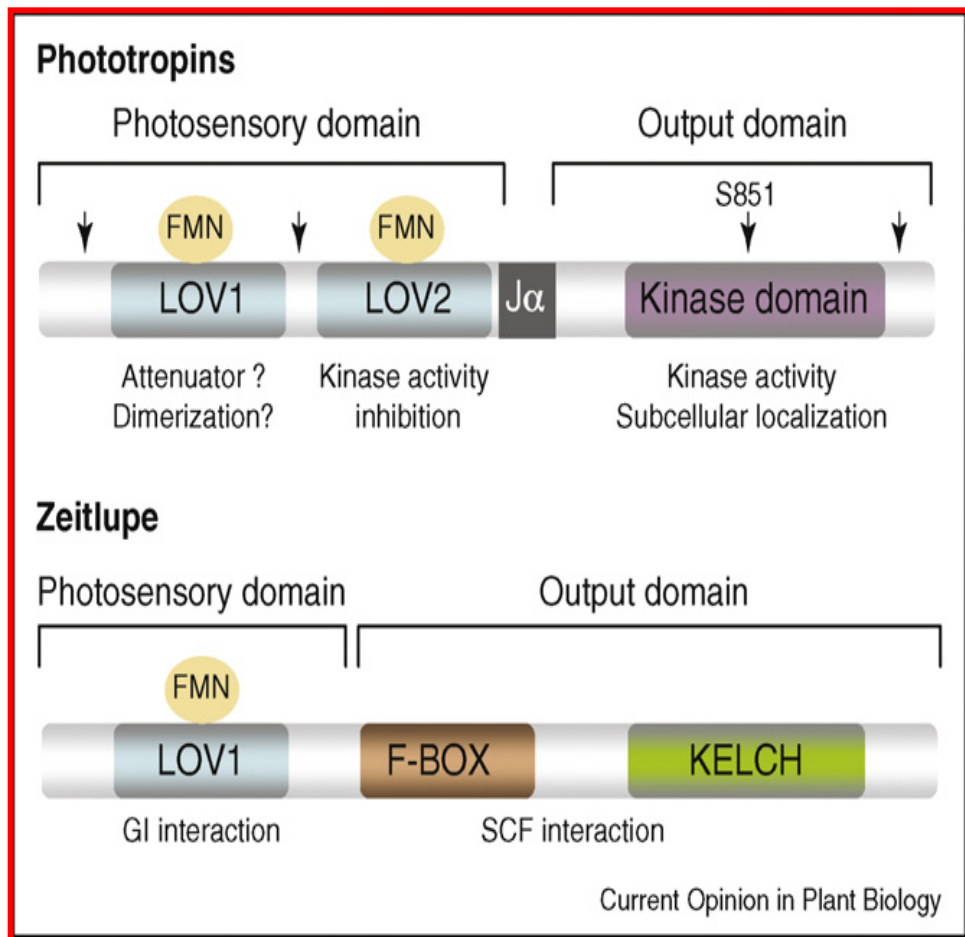


Λειτουργική οργάνωση φωτουποδοχέων τύπου Φωτοτροπίνης και Zeitlupe

Και οι δύο κατηγορίες των φωτουποδοχέων περιέχουν LOV-περιοχές, περίπου 110 αμινοξέων που δεσμεύουν ένα μόριο FMN για την αίσθηση της κυανής ακτινοβολίας. Οι προτεινόμενες λειτουργίες του κάθε τομέα που αναφέρεται παρακάτω.

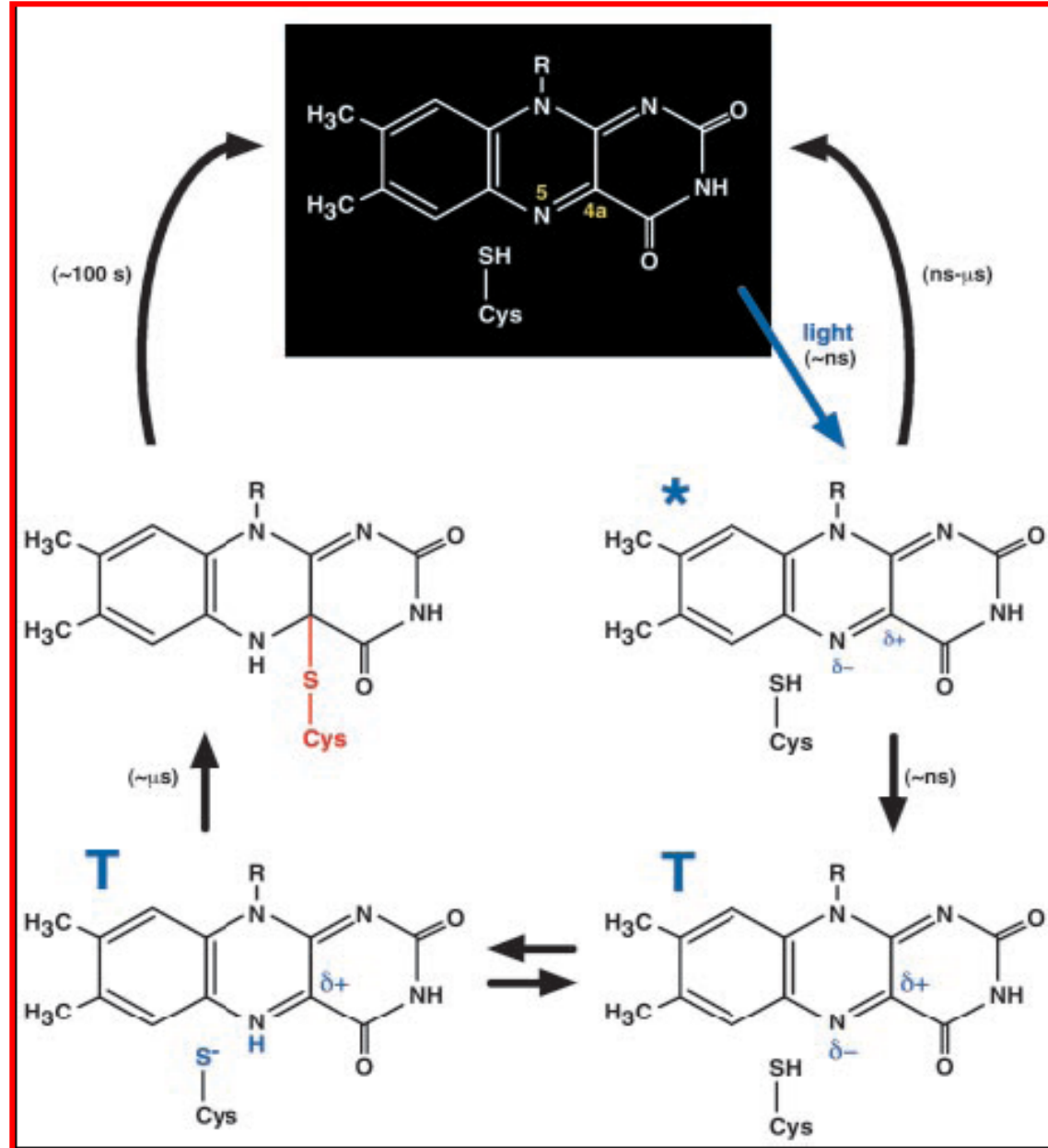
(α) Οι **φωτοτροπίνες** φιλοξενούν δύο LOV-περιοχές (LOV1 και LOV2) στο αμινοτελικό τους άκρο που συνδέονται με δύο FMN μόρια, αλλά και μία περιοχή κινάσης σερίνης / θρεονίνης στο καρβοξυτελικό άκρο (KD). Η Ja-έλικα (Ja) συνδέει την LOV2 περιοχή με το KD. Οι περιοχές που φωσφορωλούνται υποδεικνύονται με βέλη.

(β) Η οικογένεια φωτουποδοχέων **Zeitlupe** φιλοξενεί μία LOV-περιοχή στο αμινοτελικό της άκρο, ακολουθούμενο από ένα μοτίβο F-Box και έξι Kelch επαναλαμβανόμενες περιοχές (KELCH) στο καρβοξυτελικό άκρο. Η KELCH-περιοχή φαίνεται να χρησιμεύει ως περιοχή αλληλεπίδρασης πρωτεΐνης-πρωτεΐνης.

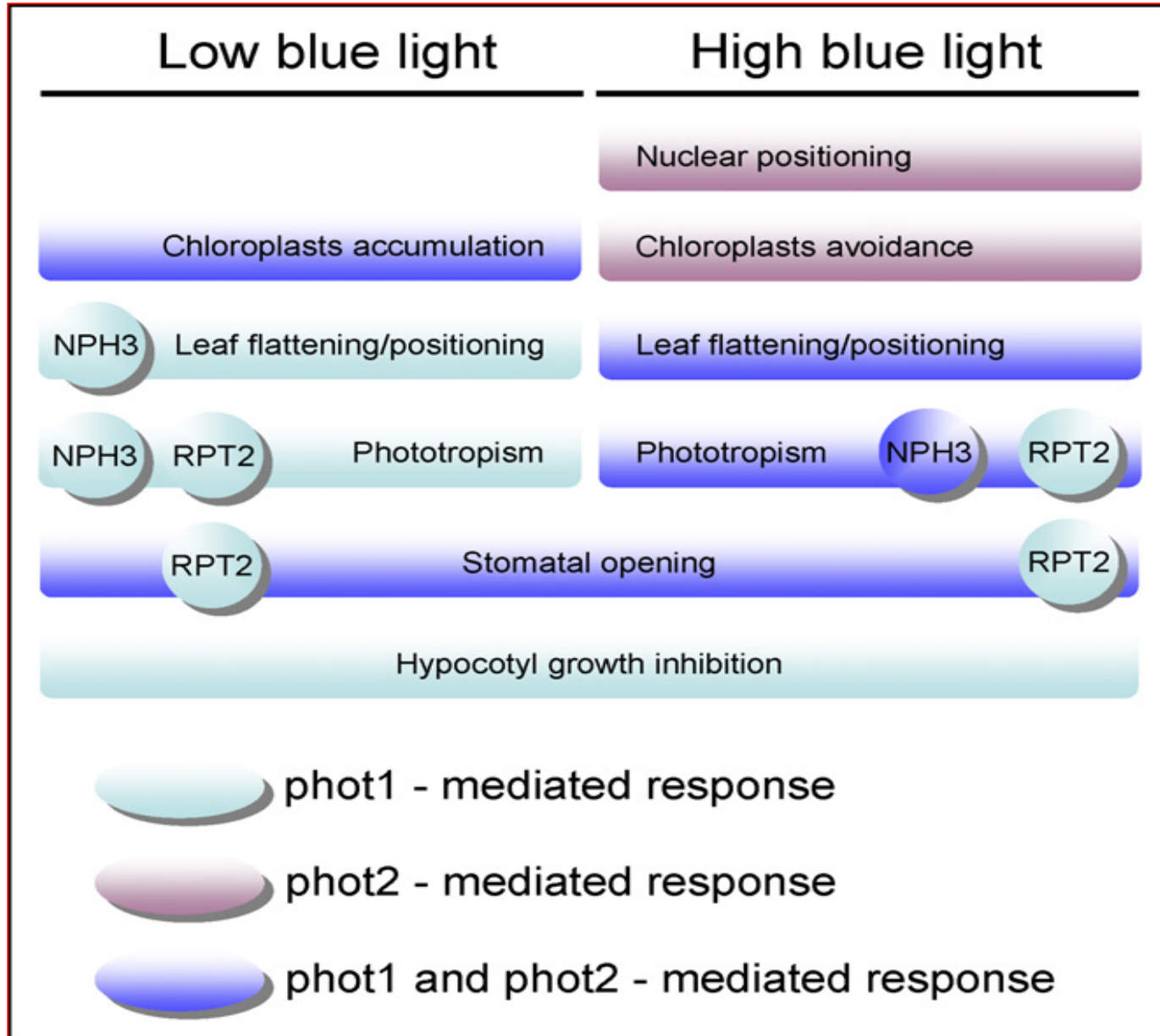


Demarsy and Fankhauser (2009). *Current Opinion in Plant Biology* 12: 69–74

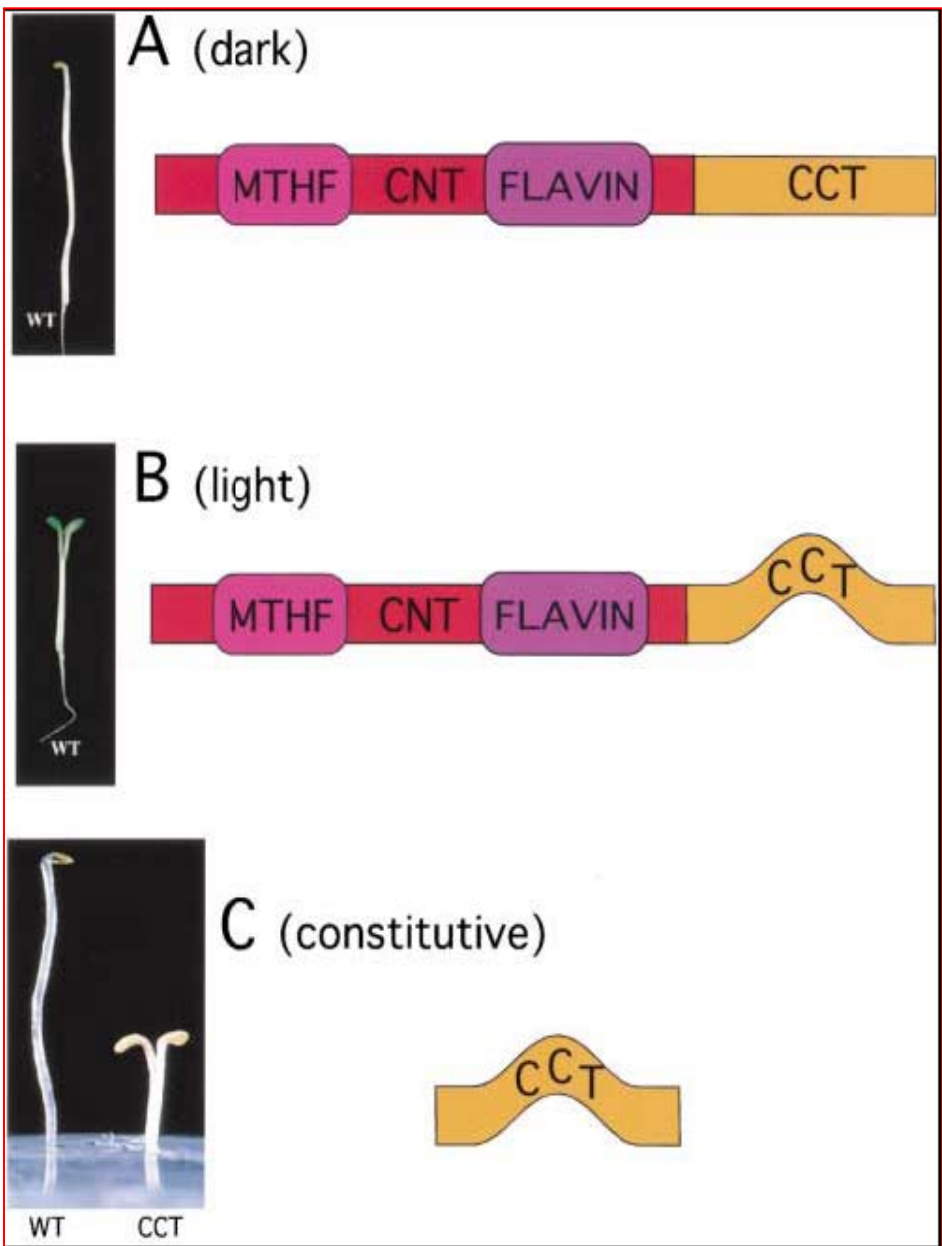
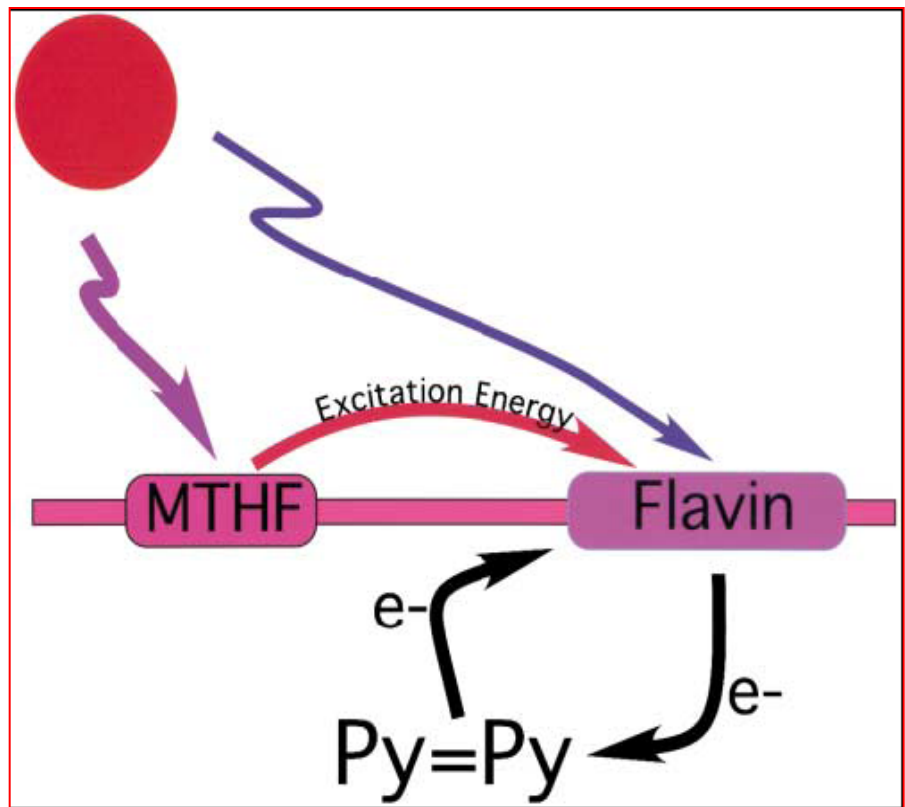
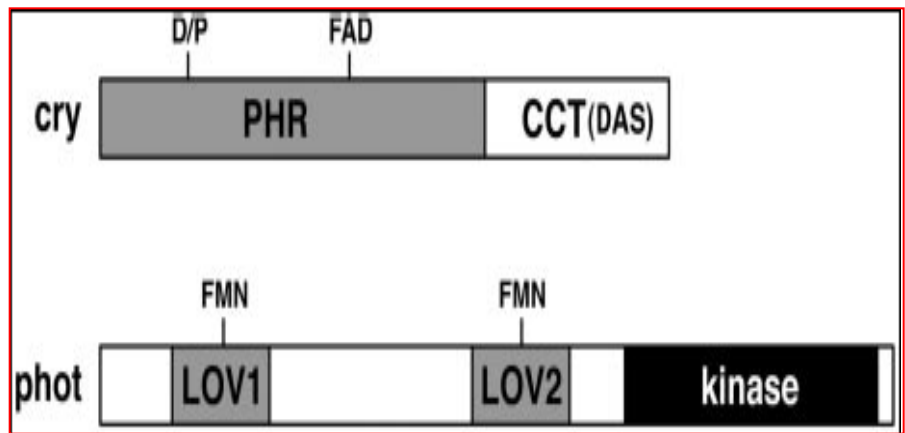
Η αλληλεπίδραση των FMN μορίων με τις LOV-περιοχές των φωτοτροπινών



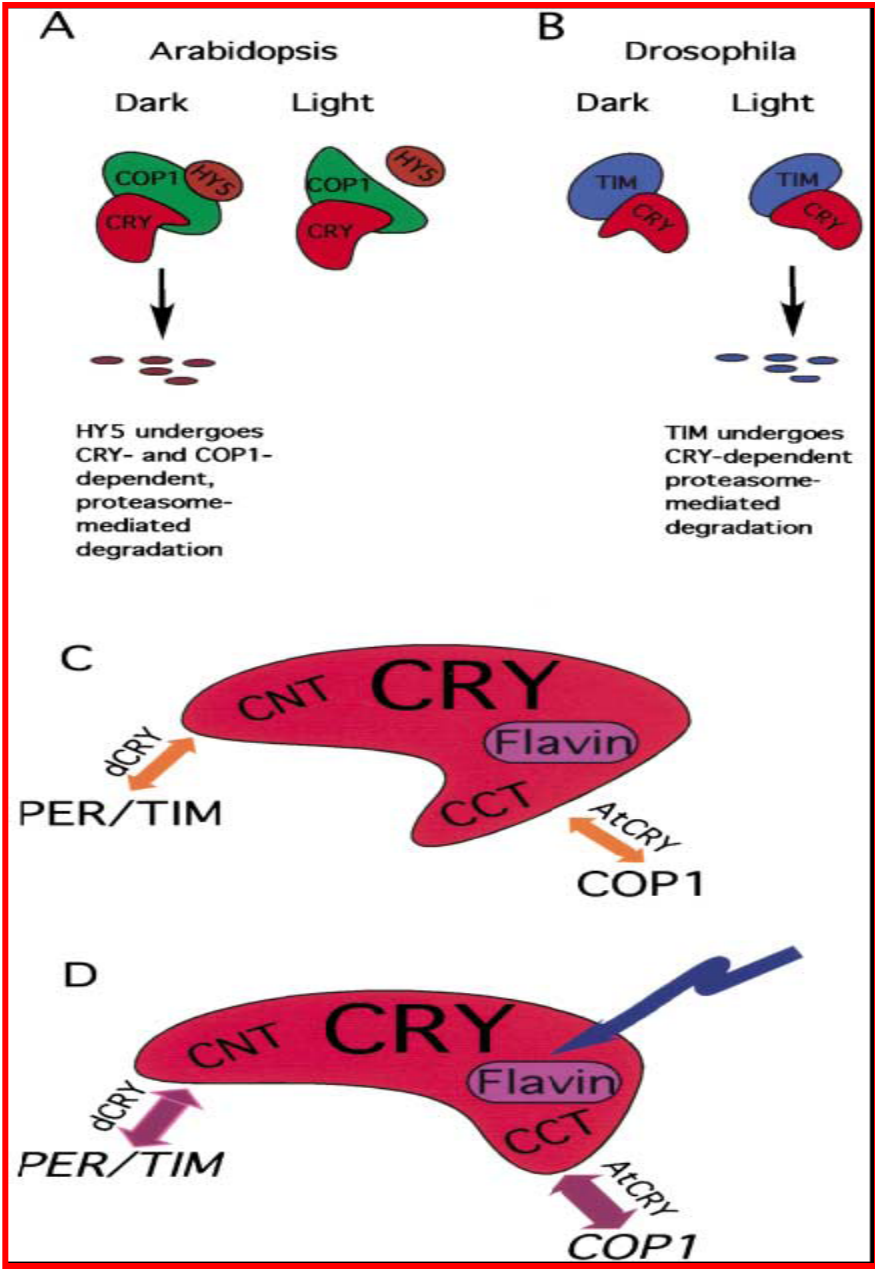
Συμμετοχή της φωτοτροπίνης 1 και 2 σε διαφορετικές βιοχημικές / φωτομορφογενετικές αποκρήσεις σε διαφορετικά φωτονιακά περιβάλλοντα



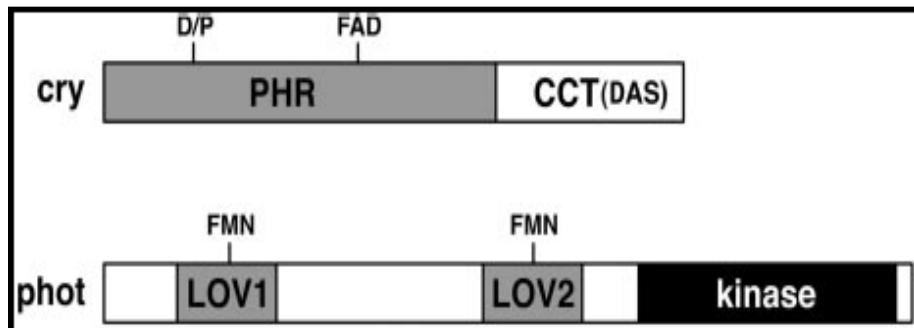
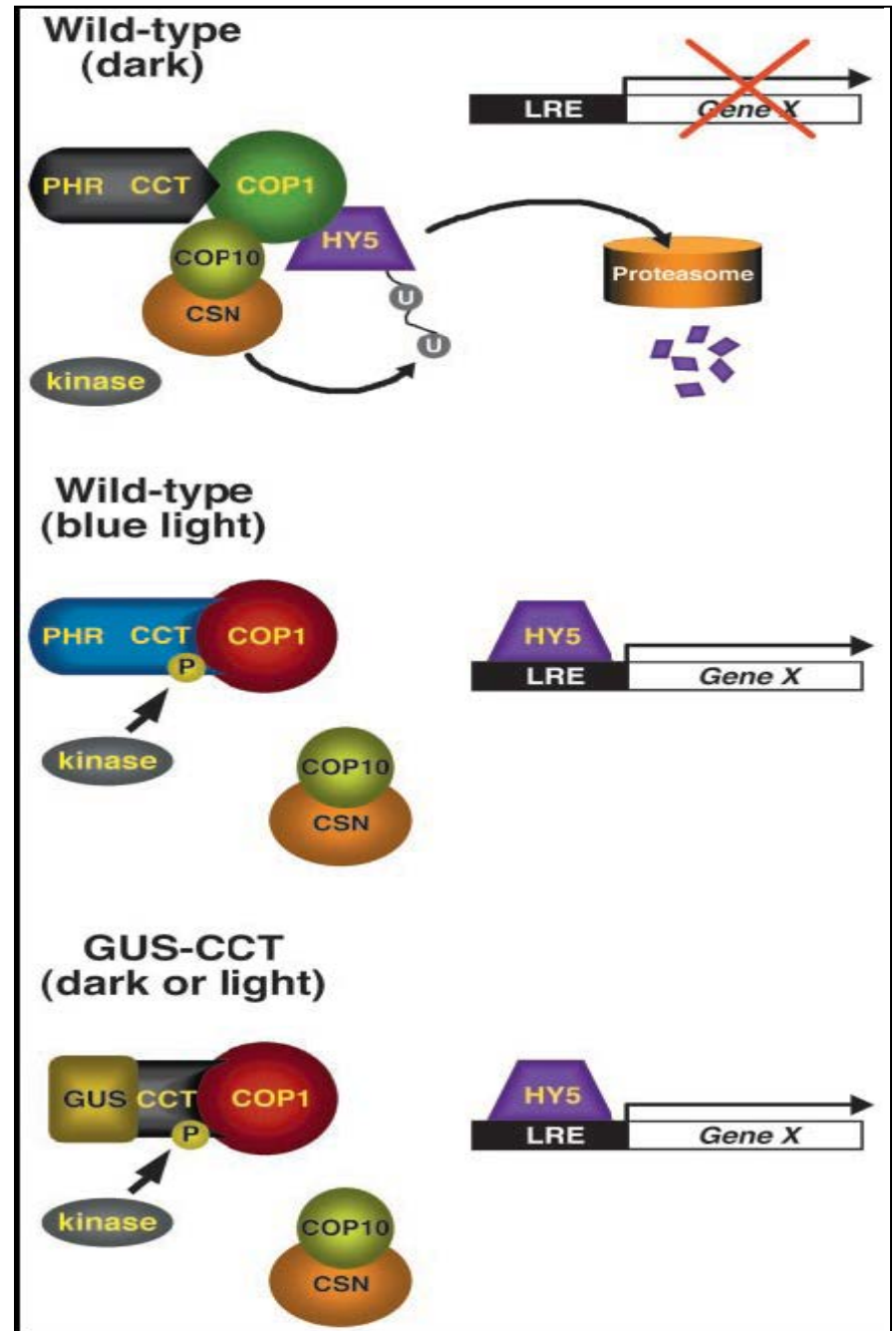
Η επαγωγή μίας κρυπτοχρωματικής απόκρισης ξεκινά με τη δομική διαφοροποίηση του καρβοξυτελικού άκρου του φωτοϋποδοχέα μετά από την φωτονιακή του διέγερση



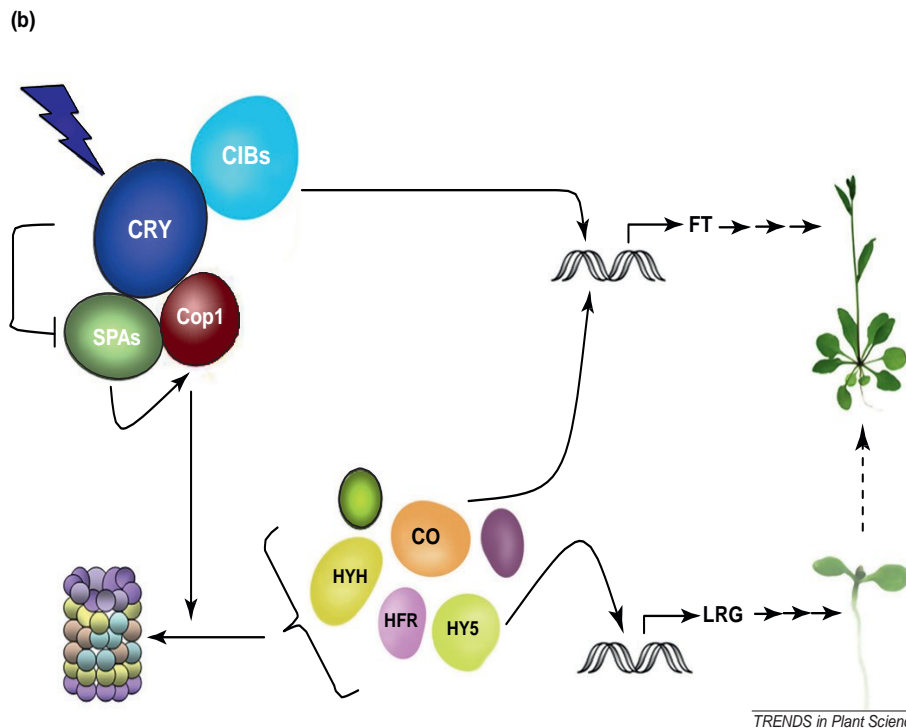
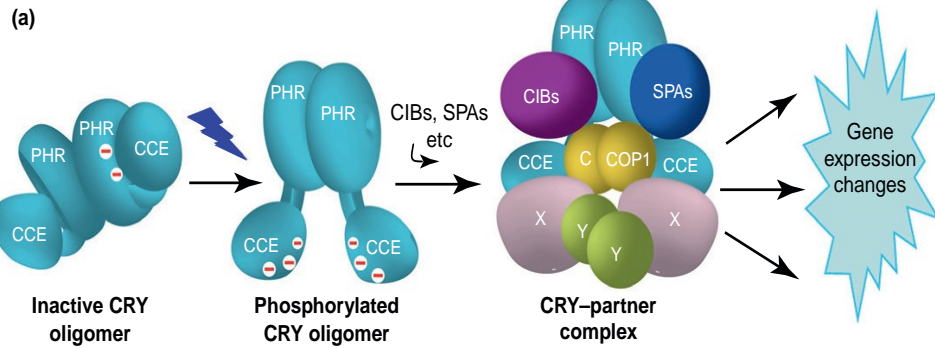
Ο διαφορετική λειτουργικότητα του CRY στα φυτά (Arabidopsis) και στην Drosophila



Αλληλεπίδραση του φωτοϋποδοχέα με τον COP1 στα πλαίσια ελέγχου συγκεκριμένων μεταγραφικών παραγόντων όπως ο HY5, απαραίτητων για την γονιδιακή έκφραση ελεγχόμενων από το φως γονιδίων



Αλυσίδα μεταφοράς σήματος επαγόμενη από το κρυπτόχρωμα

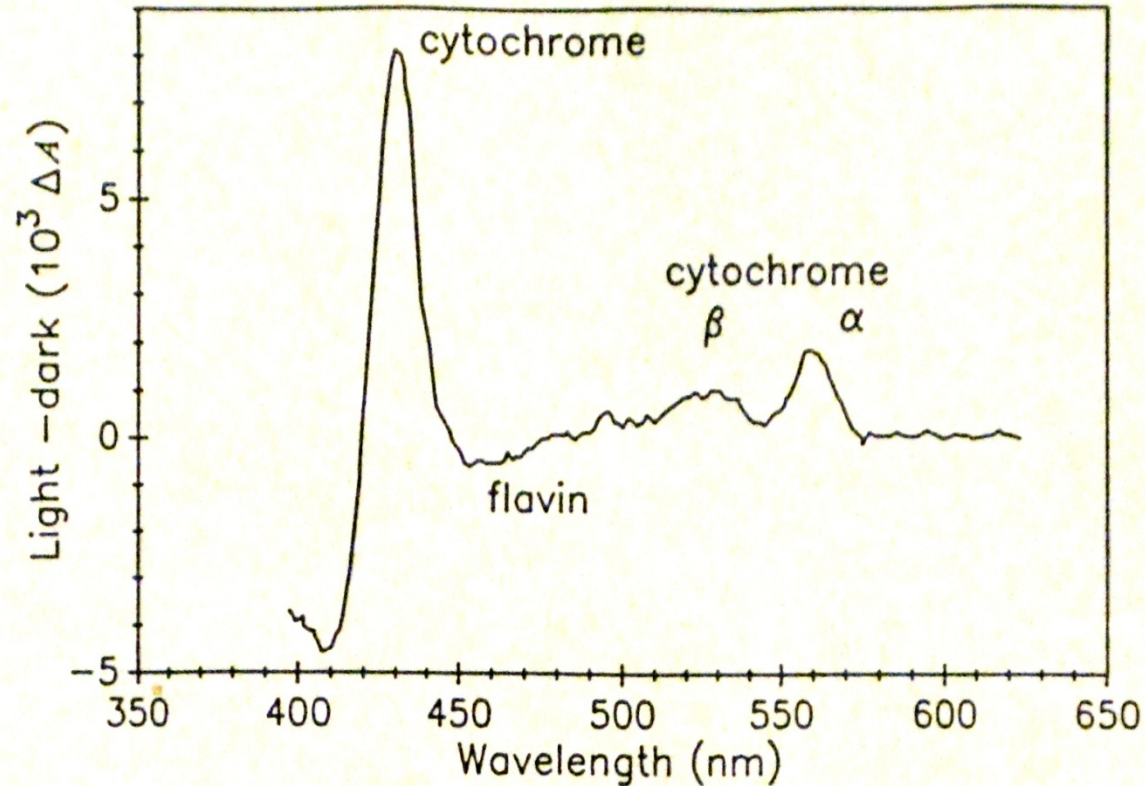


(α) Το φωτοδιεγερμένο κρυπτόχρωμα (CRY) αλλάζει τη διάπλαση του για την επαγωγή της μεταφοράς του φωτονιακού σήματος μέσω αλληλεπίδρασης της με πρωτεΐνες σηματοδότησης. Αυτό το μοντέλο απεικονίζει ομοδιμερισμό του CRY μέσω της περιοχής PHR, φωτοεξαρτώμενη φωσφορυλίωση (εμφάνιση αρνητικών φορτίων), μεταβολές στη χωροδιάταξη της πρωτεΐνης με η απεμπλοκή των PHR και CCE περιοχών, και αλληλεπίδραση με τις πρωτεΐνες εταίρους, συμπεριλαμβανομένων CIBs, SPAs, COP1 και άλλων αγνώστων ακόμη (X και Y).

(β) Δύο μηχανισμοί μεταγωγής σήματος από CRY φωτουποδοχείς: Ρύθμιση της μεταγραφής μέσω φωτοεξαρτώμενης αλληλεπίδρασης του CRY με παράγοντες μεταγραφής (CIB1 και CIB5), και μετα-μεταφραστική ρύθμιση της πρωτεόλυσης μέσω φωτοεξαρτώμενης αλληλεπίδρασης του CRY με SPA1. Οι CIBs που αλληλεπιδρούν με CRY ενεργοποιούν τη μεταγραφή FT για την έναρξη της άνθισης. Οι CRY φωτουποδοχείς αλληλεπιδρούν με πρωτεΐνες SPA για την καταστολή της ενεργοποίησης του COP1 από SPA, που απαιτείται για την αποδόμηση σειράς ρυθμιστών μεταγραφής (όπως των HY5, HYH, CO) οδηγώντας σε αλλαγές μεταγραφής του φωτορυθμιζόμενων γονιδίων (LRG) και σε φωτομορφογένεση.

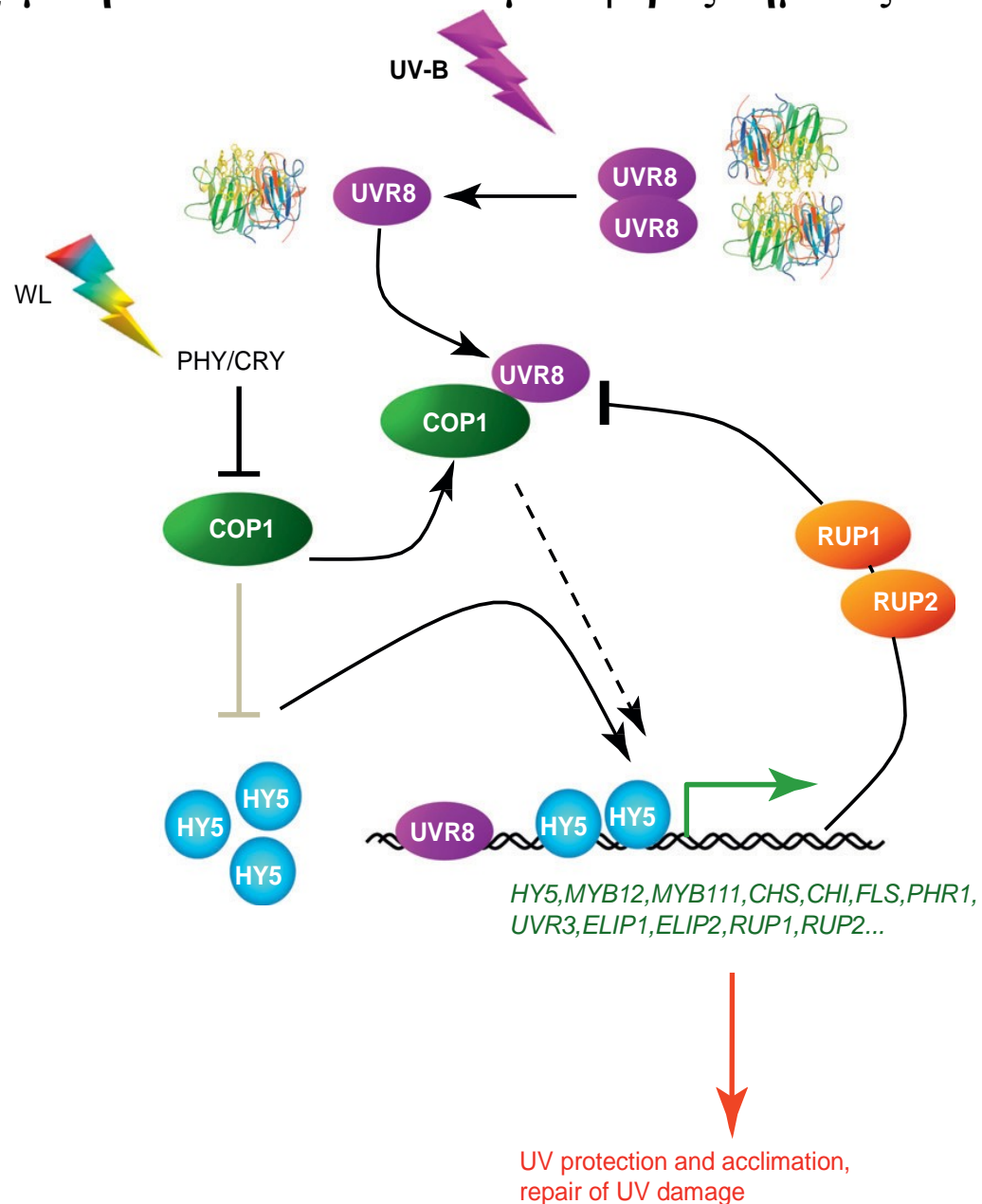
Συνοπτομογραφίες: CCE, καρβοξυτελικό άκρο κρυπτοχρώματος; CIB1, CRY-interacting basic-helix-loop-helix 1; CO, CONSTANS; COP1, CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC1; FT, FLOWERING LOCUS T; HY5, LONG HYPOCOTYL5; HYH, HY5 HOMOLOGUE; PHR, photolyase-homologous region; SPA1, SUPPRESSOR OF PHYA.

LIACs : Κάποιες αποκρίσεις, που ελέγχονται από την κυανή ακτινοβολία, είναι τόσο γρήγορες, ώστε ο χρόνος από το ερέθισμα μέχρι την απόκριση να είναι της τάξεως των sec-min. Η διαφορά του φάσματος απορρόφησης (φως-σκοτάδι) έδωσε ένα χαρακτηριστικό πρότυπο, που συνηγορεί στην φωτοαναγωγή ενός μορίου κυτοχρώματος b από μια φλαβίνη. Ο τρόπος με τον οποίο γίνεται η αναγνώριση της συμμετοχής ενός κυτοχρώματος b σε αυτές τις αποκρίσεις έδωσε και το όνομα του σε αυτές ως **αποκρίσεις φωτοεπαγόμενων φασματικών διαφοροποιήσεων** (**L**ight **I**nduced **A**bsorbance **C**hanges; **LIACs**). Επόμενος αποδέκτης του φωτοαναγμένου κυτοχρώματος b πιθανολογείται κάποια «μικρή» G-πρωτεΐνη της οικογένειας των Ras ή κάποια μικρή οξειδοαναγωγική αλυσίδα κατά μήκος μιας μεμβράνης που οδηγεί σε κάποια διαφορά δυναμικού.



UVB-φωτοϋποδοχέας UVR8 και η ελεγχόμενη από αυτόν αλυσίδα μεταφοράς σήματος

Σε συνθήκες φωτισμού (WL) χωρίς την ύπαρξη UV-B ακτινοβολίας, ο UVR8 φωτοϋποδοχέας παρουσιάζεται ως ομοδιμερές. Η COP1 καταστέλλει τη φωτομορφογένεση επάγοντας την αποικοδόμηση του HY5 (και άλλων μεταγραφικών παραγόντων), αλλά είναι κάτω από αρνητικό έλεγχο φωτοενεργοποιημένων φυτοχρωμάτων και κρυπτοχρωμάτων. Υπό την παρουσία UV-B ακτινοβολίας, ο UVR8 διασπάται σε μονομερή και αλληλεπιδρά με την COP1. Ο μεταγραφικός παράγοντας HY5 σταθεροποιείται και γονίδια ελεγχόμενα από την UV-B ακτινοβολία ενεργοποιούνται. Σε αυτά τα γονίδια περιλαμβάνονται γονίδια που κωδικοποιούν πρωτεΐνες για την UV προστασία (π.χ. μονοπάτι βιοσύνθεσης φαινυλοπροπανοειδών, συμπεριλαμβανομένης της CHS και FLS) και αποκατάστασης των ζημιών (π.χ. φωτολυάσες PHR1 και UVR3), αλλά και οι RUP1 και RUP2 πρωτεΐνες, οι οποίες αποτελούν αρνητική ανάδραση στη δραστηριότητα του UVR8 φωτοϋποδοχέα.



Φωτοχημεία χρωμοφόρων διαφορετικών φωτοϋποδοχέων

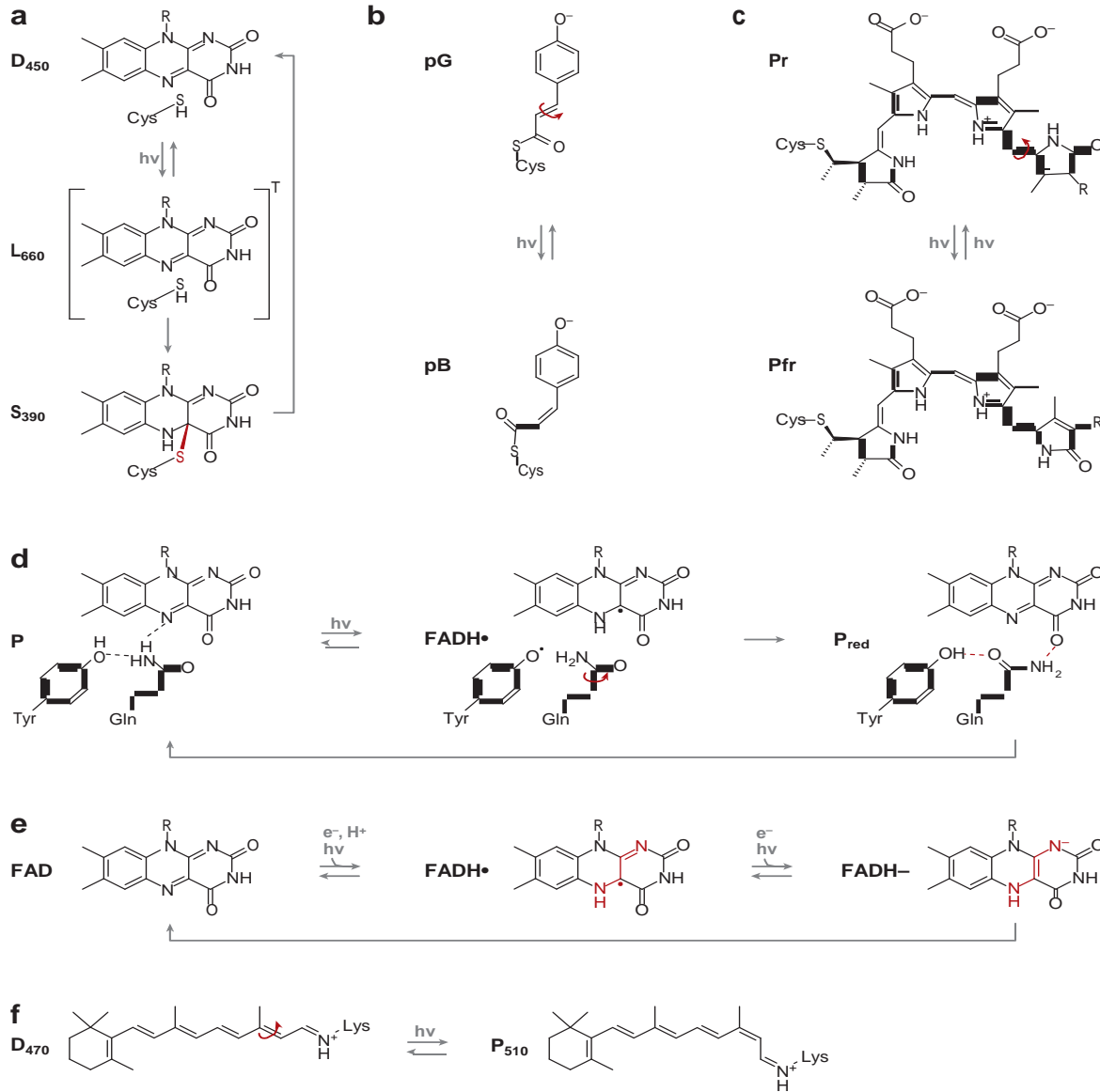
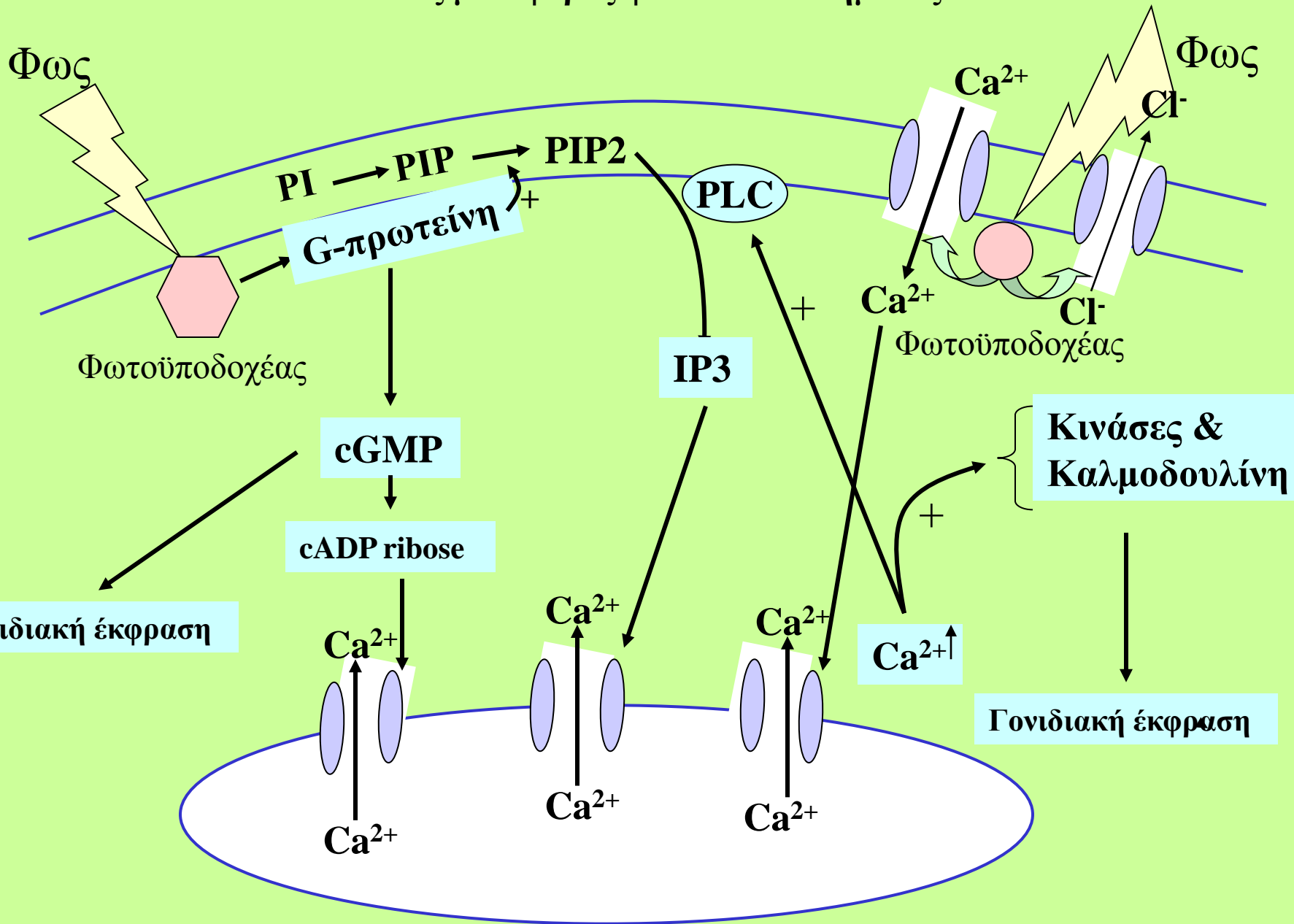


Figure 1

Chromophores and simplified photochemistry of the six photoreceptor classes. (a) Light-oxygen-voltage (LOV). (b) Xanthopsin. (c) Phytochrome. (d) Blue-light sensors using FAD (BLUF). (e) Cryptochrome. (f) Rhodopsin.

Αλυσίδες μεταφοράς φωτονιακού σήματος



Παρότι δεν είναι δυνατόν σε όλες τις ελεγχόμενες από το φως (φυτοχρωμικές και κρυπτοχρωμικές) αποκρίσεις να συμμετέχει η ίδια αλυσίδα μεταφοράς σήματος, αρκετές φορές επιχειρήθηκε να δοθεί μια αντιπροσωπευτική αλυσίδα μεταφοράς φωτονιακού σήματος στα φυτά. Τα μέχρι τώρα ερευνητικά αποτελέσματα ανάδειξαν ορισμένους δευτερογενείς μεταφορείς σήματος, όπως οι ετεροτριμερείς G-πρωτεΐνες, η φωσφατοϊνοσιτόλη, το cGMP, αλλά κυρίως το Ca^{2+} . Στην παραπάνω Εικόνα παρουσιάζονται κάποια εν δυνάμει μονοπάτια μεταφοράς φωτονιακού σήματος στα ανώτερα φυτά. Σύμφωνα με αυτό το σχήμα, ο φωτονιακά διεγερμένος πρωτογενής φωτοϋποδοχέας μπορεί να ενεργοποιήσει μια ετεροτριμερή G-πρωτεΐνη, η οποία θα αυξήσει το επίπεδο του cGMP που με την σειρά του μπορεί να οδηγήσει σε γονιδιακή έκφραση κάποιου γονιδίου ή μέσω cADP-ριβόζης να ενεργοποιήσει κανάλια Ca^{2+} (αύξηση της συγκέντρωσης Ca^{2+}). Ίδιο αποτέλεσμα μπορεί να υπάρξει με την ενεργοποίηση του μονοπατιού της φωσφατοϊνοσιτόλης από την G-πρωτεΐνη, που μέσω της φωσφολιπάσης C (PLC) σχηματίζει IP3 (inositol 1,4,5-triphosphate), που με την σειρά του και αυτό ενεργοποιεί κανάλια Ca^{2+} ευαίσθητα στο IP3. Επίσης, ένας φωτοϋποδοχέας θα μπορούσε να ενεργοποιήσει ένα σύστημα αντίπορτας της πλασματικής μεμβράνης (είσοδος Ca^{2+} / έξοδος Cl^-) με αποτέλεσμα την αύξηση του κυτοπλασματικού Ca^{2+} . Αυτή η αύξηση προκαλεί νέα αύξηση της συγκέντρωσης του Ca^{2+} με το άνοιγμα συγκεκριμένων καναλιών Ca^{2+} που ελέγχονται από το ίδιο το Ca^{2+} . Η αύξηση του Ca^{2+} ενεργοποιεί την καλμοδουλίνη ή κάποιες ελεγχόμενες από το Ca^{2+} κινάσες που οδηγούν άμεσα ή έμμεσα στη γονιδιακή έκφραση κάποιων γονιδίων. Ο συνδυασμός πολλών αλυσίδων μεταφοράς σήματος και ο σχηματισμός ενός ολόκληρου δικτύου, η χωροταξική (σε κυτταρικό ή οργανισμικό επίπεδο), αλλά και η χρονική διαφοροποίηση των ενδιάμεσων μιας αλυσίδας μεταφοράς σήματος, κατοχυρώνουν την ιδιαιτερότητα κάθε απόκρισης.

Αλληλεπίδραση φωτοϋποδοχέων και ορμονών

