



ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

Φωτοβιολογία (ΒΙΟΛ-463)

1^η Ενότητα

Φωτονιακή πληροφορία και
φωτοελεγχόμενες αποκρίσεις

Κοτσαμπάσης 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

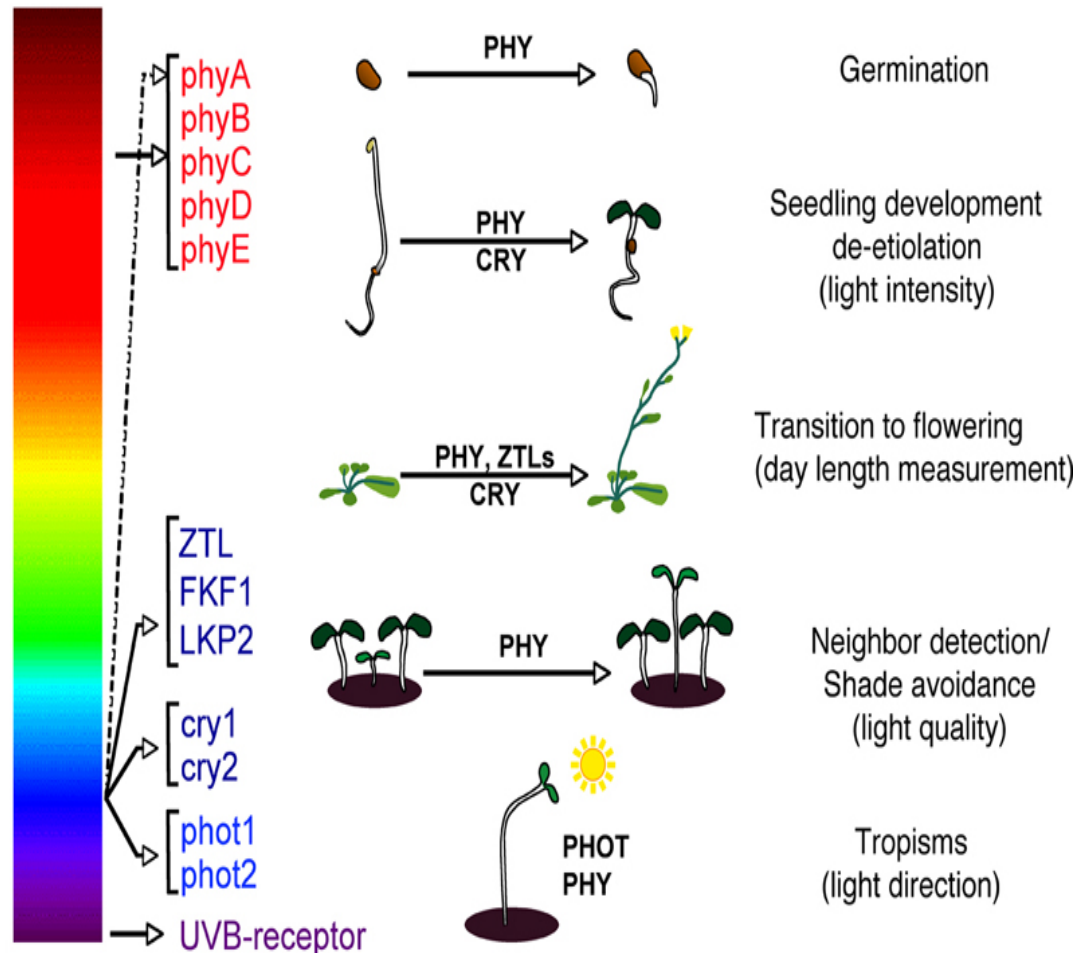
- Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά, Μη Εμπορική Χρήση, Όχι Παράγωγο Έργο 4.0 [1] ή μεταγενέστερη, Διεθνής Έκδοση. Εξαιρούνται τα αυτοτελή έργα τρίτων π.χ. φωτογραφίες, διαγράμματα κ.λ.π., τα οποία εμπεριέχονται σε αυτό και τα οποία αναφέρονται μαζί με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

ΦΩΤΟΒΙΟΛΟΓΙΑ

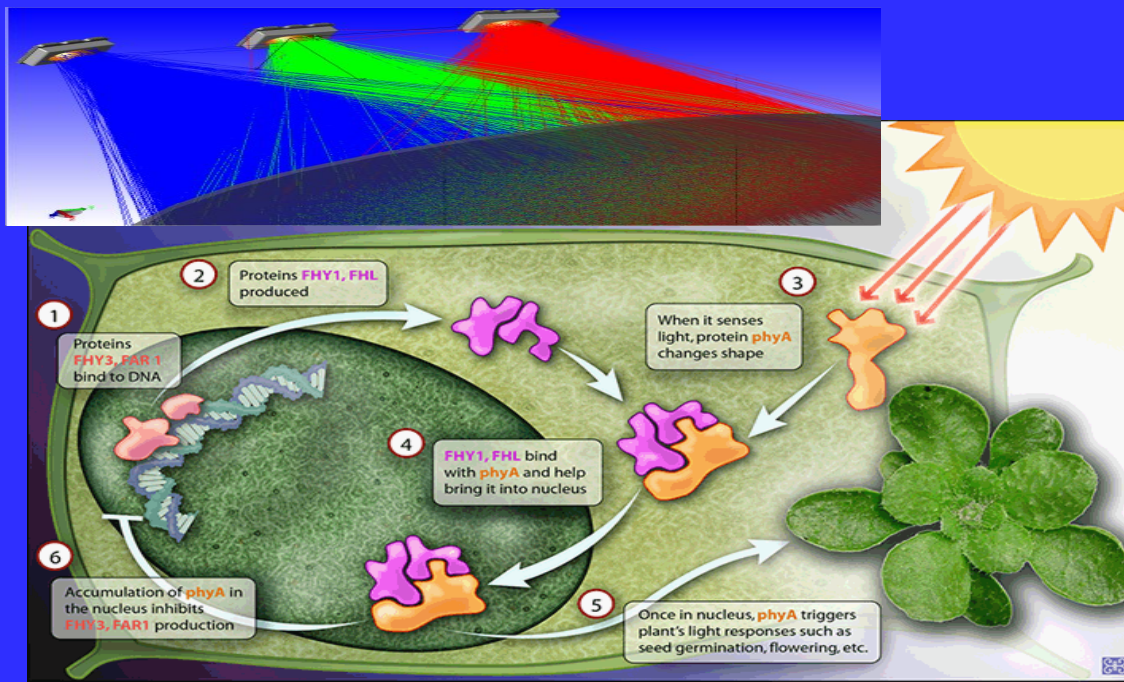


<http://www.unil.ch/cig/en/home/menuinst/research/research-groups/prof-fankhauser.html>

ΦΩΤΟΝΙΑΚΗ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΑ ΚΑΙ ΦΩΤΟΕΛΕΓΧΟΜΕΝΕΣ ΑΠΟΚΡΙΣΕΙΣ

Η προσπίπτουσα στην γη ακτινοβολία δεν αποτελεί μόνο μια αστείρευτη ενεργειακή πηγή για την βιόσφαιρα (μέσω της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης), αλλά αποτελεί και τον μεταφορέα σειράς πληροφοριών που συνίστανται από την ποσότητα, την ποιότητα, την ασυμμετρία και τον φωτοπεριοδισμό της ηλιακής ακτινοβολίας. Αυτή η πληροφορία συμμετέχει στη ρύθμιση βασικών βιολογικών διαδικασιών, που με την σειρά τους διαμορφώνουν έναν φαινότυπο άριστα προσαρμοσμένο στο φωτονιακό περιβάλλον. Η διαδικασία του ελέγχου της μορφής ενός φυτικού οργανισμού από το φως ονομάζεται **φωτομορφογένεση**.

Η φωτομορφογένεση, ο ρυθμιζόμενος από το φως μεταβολισμός, οι κινήσεις και οι αλλαγές κατεύθυνσης οργάνων σε εξάρτηση από το φως (**φωτοτροπισμός**), μαζί με την φωτοσύνθεση αποτελούν συστατικά μέρη της **φωτοβιολογίας**. Λόγω της σπουδαιότητας της η φωτοσύνθεση συνηθίζεται να εξετάζεται ξεχωριστά από την υπόλοιπη φωτοβιολογία.



Η κατανόηση της φωτονιακής «γλώσσας» επικοινωνίας των φυτών με το περιβάλλον τους ανοίγει ένα νέο κεφάλαιο κατανόησης βασικών βιολογικών διαδικασιών

Values	EGYPTIAN		SEMITIC	LATER EQUIVALENTS.		
	Hieroglyphic	Hieratic.	Phoenician	Greek	Roman.	Hebrew
a	eagle		𓆎	Α	A	א
b	crane		𓆏	Β	B	ב
k (g)	throne		𓆑	Γ	C	ג
t (d)	hand		𓆒	Δ	D	ד
h	mæander		𓆓	Ε	E	ה
f	cerastes		𓆔	Υ	F	ו
z	duck		𓆕	Ζ	Z	ז
χ (kh)	sieve		𓆖	Η	H	ח
θ (th)	tongs		𓆗	Θ	...	ט
i	parallels		𓆘	Ι	I	י
k	bowl		𓆙	Κ	K	כ
l	lioness		𓆚	Λ	L	ל
m	owl		𓆛	Μ	M	מ
n	water		𓆜	Ν	N	נ
s	chairback		𓆝	Ξ	X	ס



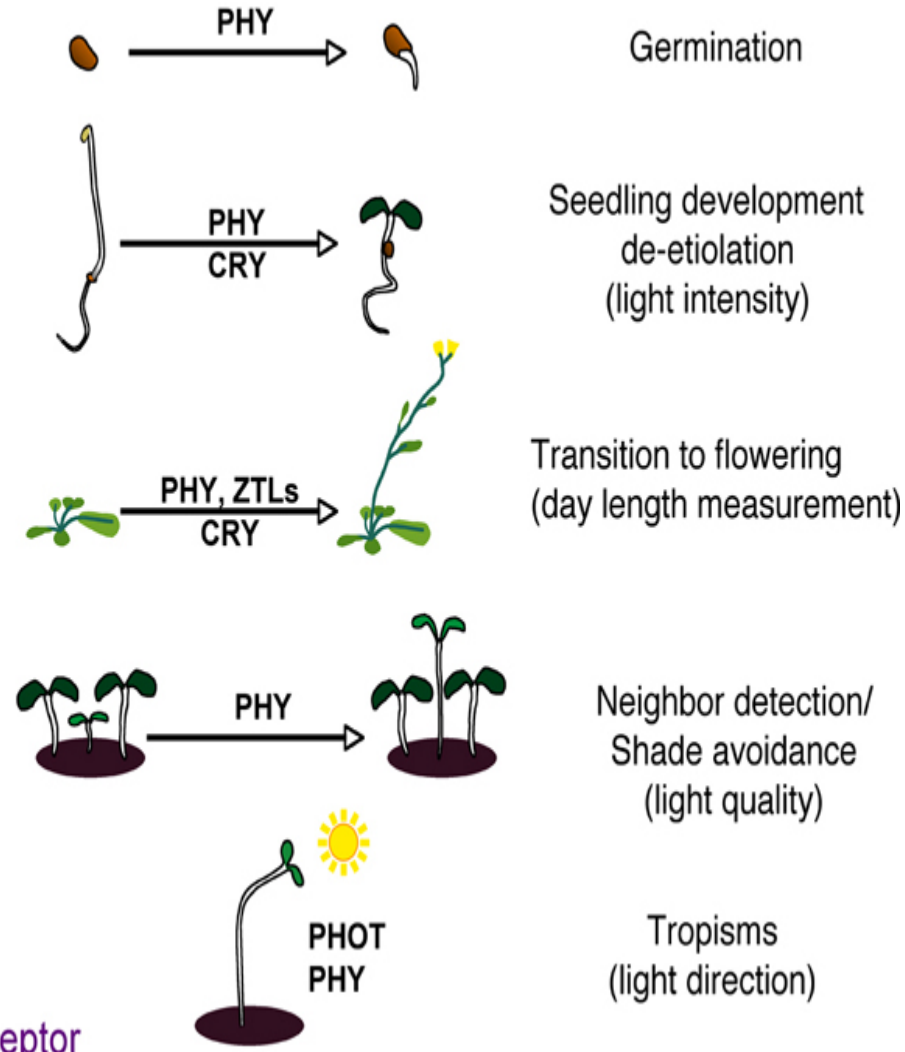
- phyA
- phyB
- phyC
- phyD
- phyE

- ZTL
- FKF1
- LKP2

- cry1
- cry2

- phot1
- phot2

- UVB-receptor



Ηλιακό φάσμα και φωτονιακή πληροφορία

Το ηλιακό φάσμα, που προσπίπτει στην γη, φιλτράρεται μέσα από την στρατόσφαιρα και την ατμόσφαιρα μειώνοντας την ένταση συγκεκριμένων φασματικών περιοχών. Πιο συγκεκριμένα, το λεπτό στρώμα του στρατοσφαιρικού όζοντος απορροφά την φασματική περιοχή της UV-B ακτινοβολίας (280-320nm), που είναι ιδιαίτερα επικίνδυνη για όλους τους οργανισμούς. Περνώντας από την ατμόσφαιρα η ηλιακή ακτινοβολία απορροφάται τόσο από υδρατμούς όσο και από το οξυγόνο με αποτέλεσμα την τελική διαφοροποίηση του φάσματος της προσπίπτουσας ηλιακής ακτινοβολίας.

Το ηλιακό φάσμα μας δίνει την φωτονιακή σύσταση της ηλιακής ακτινοβολίας, βάσει του μήκους κύματος των συμμετεχόντων φωτονίων. Το μήκος κύματος ενός φωτονίου προσδιορίζει την ενέργεια, που μεταφέρει το εν λόγω φωτόνιο, μέσω της εξίσωσης:

$$E = h \cdot n \cdot \nu \quad \nu = C/\lambda$$

Όπου:

E= Ενέργεια ακτινοβολίας

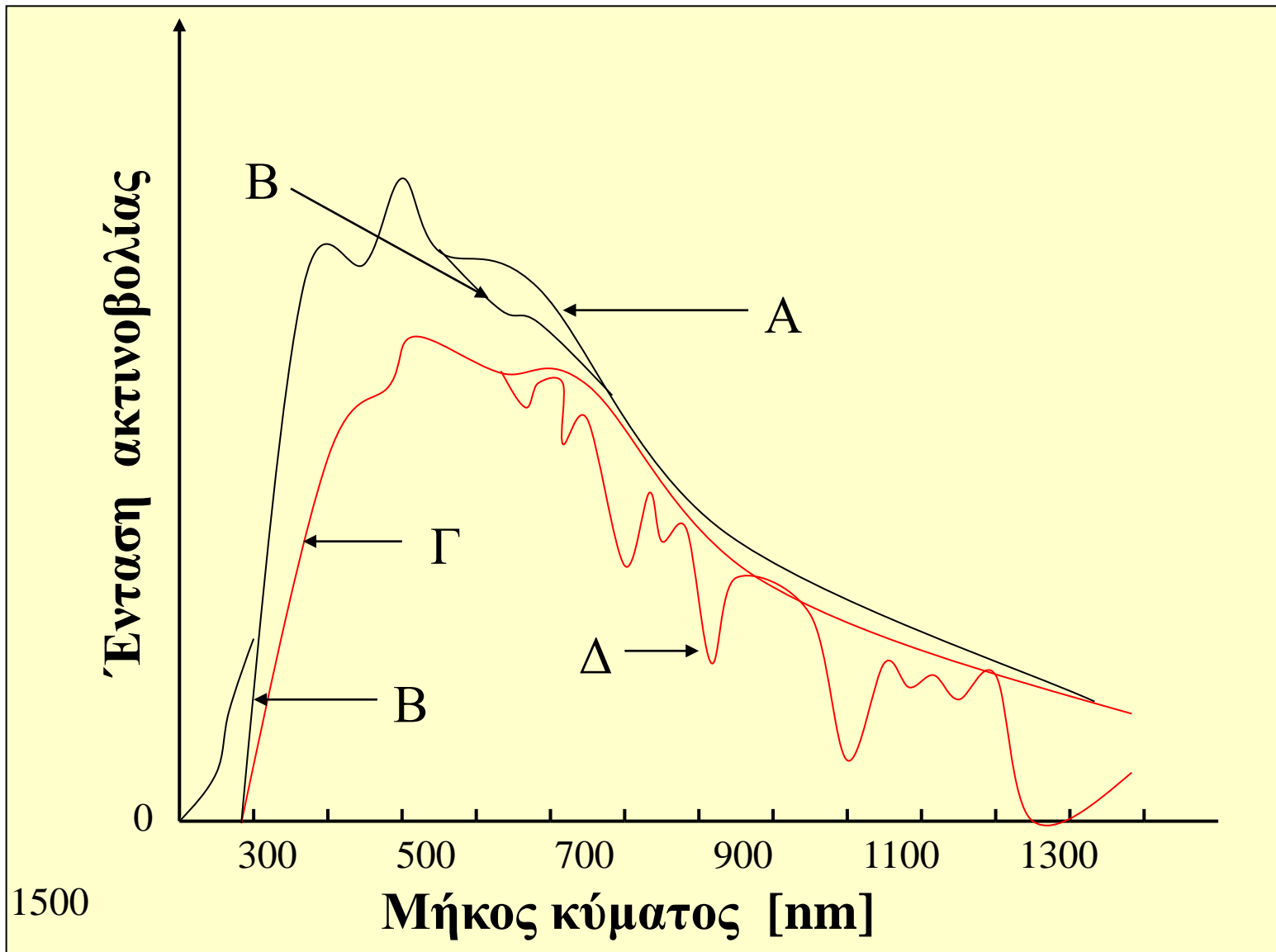
n= Αριθμός φωτονίων

h= Τιμή του Planck = $6,6256 \cdot 10^{-34}$ J.s

ν = Συχνότητα του φωτός

C= Ταχύτητα του φωτός

λ = Μήκος κύματος



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.

Το φάσμα της ηλιακής ακτινοβολίας πριν εισέλθει στην στρατόσφαιρα (A), μετά την απορρόφηση του στρατοσφαιρικού όζοντος (B), μετά από σκεδασμό σε μικροσωματίδια της ατμόσφαιρας (Γ) και μετά από την απορρόφηση της από τους υδρατμούς και το οξυγόνο της ατμόσφαιρας (Δ).

Από την παραπάνω εξίσωση γίνεται σαφές ότι όσο μικρότερο είναι το μήκος του ηλεκτρομαγνητικού κύματος, τόσο μεγαλύτερη είναι η ενέργεια που μεταφέρει. Η προσπίπτουσα στη γη ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία καλύπτει μια ευρεία κλίμακα μηκών κύματος. Το ορατό από τον άνθρωπο φάσμα αποτελεί ένα τμήμα μόνο της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, που εκτείνεται από τα 400 έως τα 720nm και είναι αυτό, που παίζει τον κυρίαρχο ρόλο στην διαδικασία της φωτονιακής πληροφορίας στη βιόσφαιρα. Οποιαδήποτε αλλαγή στο μήκος κύματος αναγνωρίζεται ως χρωματική απόχρωση. Μήκη κύματος 380-455nm έχουν βιολετί απόχρωση, 455-500nm έχουν μπλε, 500-580nm πράσινο, 580-595nm κίτρινο, 595-620nm πορτοκαλί, 620-700nm κόκκινο και 700-780nm βαθύ κόκκινο χρώμα. Εκτός από την ποιοτική εκτίμηση της φωτονιακής ακτινοβολίας, που γίνεται μέσω της φασματικής σύστασης της, κύριοι παράγοντες, που μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την ποσοτική εκτίμηση του φωτισμού είναι:

Η φωτεινότητα. Πρόκειται για την εκτίμηση της έντασης του φωτός μετρούμενη βάσει της ευαισθησίας του ανθρώπινου ματιού. Χρησιμοποιούμενη μονάδα μέτρησης είναι το **lx** (**lx=lm.m⁻²**). Πρόκειται για μια «υποκειμενική» ποσοτική εκτίμηση του φωτισμού.

Η ένταση ακτινοβολίας. Πρόκειται για την καταγραφή της έντασης του ολικού φάσματος της ακτινοβολίας, ανεξαρτήτως της ευαισθησίας του ματιού μας. Χρησιμοποιούμενη μονάδα μέτρησης είναι το **1W.cm⁻² =1J.cm⁻².s⁻¹**.

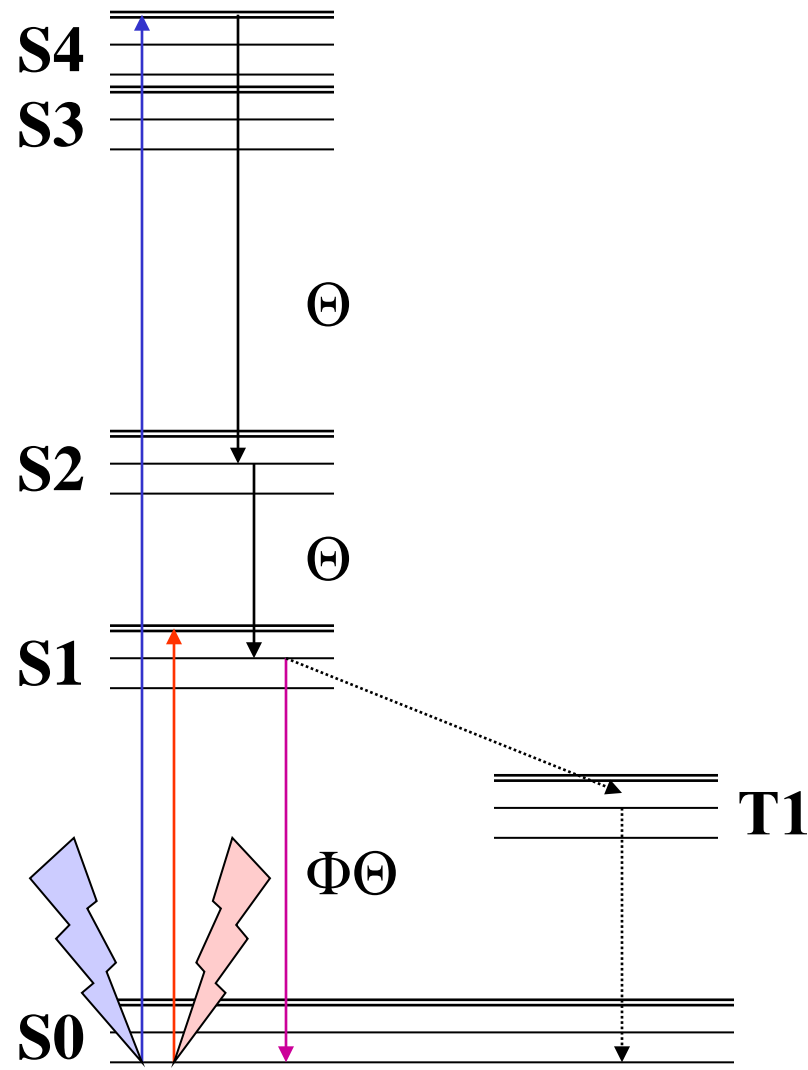
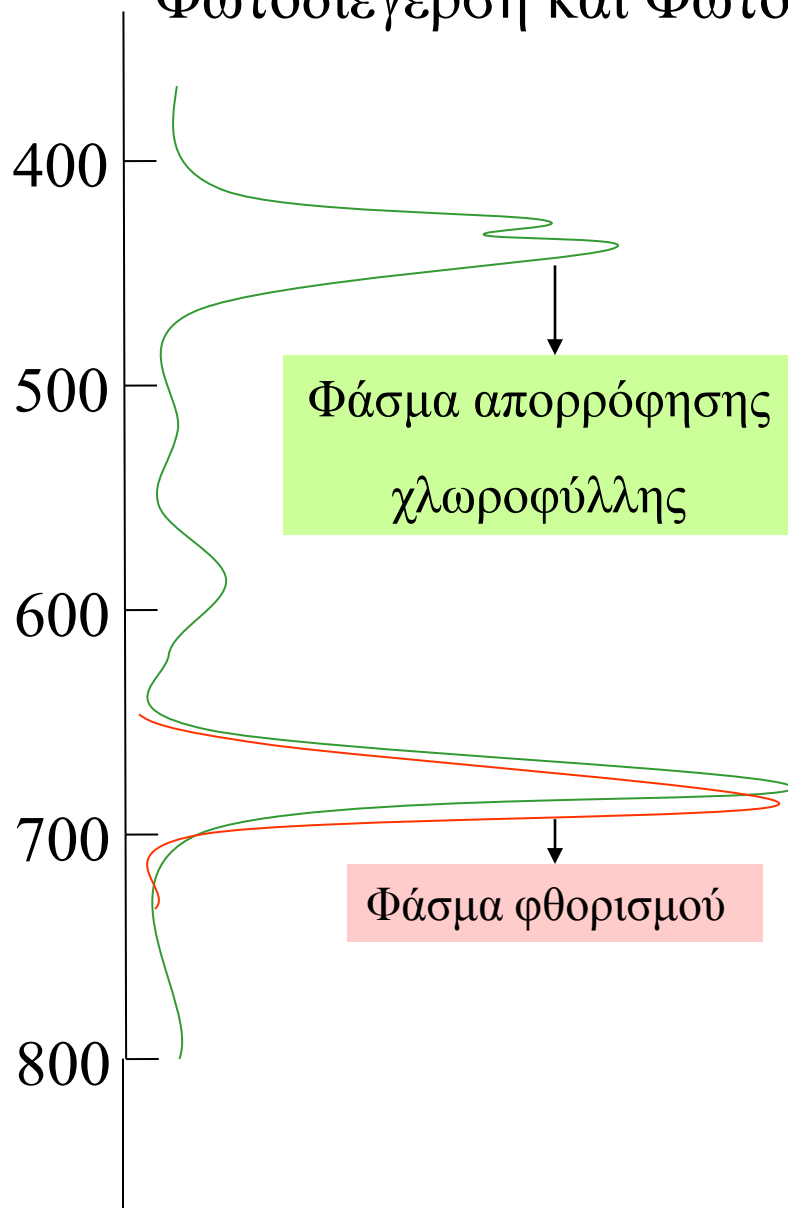
Η φωτονιακή ροή (photon flux). Πρόκειται για την εκτίμηση του αριθμού των φωτονίων, που συναντούν μια επιφάνεια στην μονάδα του χρόνου. Μονάδα μέτρησης είναι το **1E. cm⁻².s⁻¹ = 6,023.10²³ quanta.cm⁻² .s⁻¹** [1E = 1Einstein = 1mol quanta = 6,023.10²³ (σταθερά του Avogadro)].

Φωτονιακή διέγερση και φωτοϋποδοχείς

Η αναγνώριση της πληροφορίας μια φωτονιακής ακτινοβολίας από το φυτό απαιτεί την ύπαρξη κατάλληλων φωτονιακών αισθητήρων, των **φωτοϋποδοχέων**. Πρόκειται για συγκεκριμένα μόρια που διεγείρονται από την ακτινοβολία. Διέγερση σημαίνει απορρόφηση της ακτινοβολίας από τον φωτοϋποδοχέα, δηλαδή μεταφορά της ενέργειας κάποιου φωτονίου σε ένα από τα ηλεκτρόνια (e^-) του φωτοϋποδοχέα και τη μετάβαση του e^- στην επόμενη τουλάχιστον ηλεκτρονική στοιβάδα. Έτσι, ο φωτοϋποδοχέας μεταπίπτει σε διεγερμένη κατάσταση (για περισσότερες πληροφορίες βλέπε κεφάλαιο «Φωτοσύνθεση»). Ο διεγερμένος φωτοϋποδοχέας ενεργοποιεί με τη σειρά του δευτερογενείς μεταφορείς του φωτονιακού σήματος, σχηματίζοντας μια **αλυσίδα μεταφοράς σήματος** που καταλήγει στην τελική απόκριση.

Στην πορεία της εξέλιξης, επιλέχθηκαν συγκεκριμένα μόρια για πρωτογενείς φωτοϋποδοχείς με κάποια γενικά χαρακτηριστικά. Τα μόρια αυτά είναι πλούσια σε π-ηλεκτρόνια, ως αποτέλεσμα της εναλλαγής μονών-διπλών δεσμών και ως εκ τούτου είναι ευκολότερη (απαιτείται μικρότερη φωτονιακή ενέργεια) η μεταφορά αυτών των ηλεκτρονίων σε άλλη ηλεκτρονική στοιβάδα. Τέτοια μόρια, μεταξύ άλλων, είναι οι τετραπυρρολικές ενώσεις, οι φλαβίνες, οι πτερίνες και τα καροτενοειδή. Τα μόρια αυτά αποτελούν τους φωτονιακούς αισθητήρες φωτοϋποδοχέων και ονομάζονται **χρωμοφόρα**. Η ένωση του χρωμοφόρου με την αποπρωτεΐνη του δημιουργεί έναν λειτουργικό φωτοϋποδοχέα. Οι δύο κύριες κατηγορίες φωτοϋποδοχέων στα φυτά είναι τα **φυτοχρώματα** (αισθητήρες κυρίως της ερυθράς ακτινοβολίας) και τα **κρυπτοχρώματα** (αισθητήρες κυρίως της κυανής ακτινοβολίας). Τα χρωμοφόρα αυτών των φωτοϋποδοχέων είναι «ανοικτά» τετραπυρρόλια στα φυτοχρώματα, φλαβίνες και πτερίνες στα κρυπτοχρώματα.

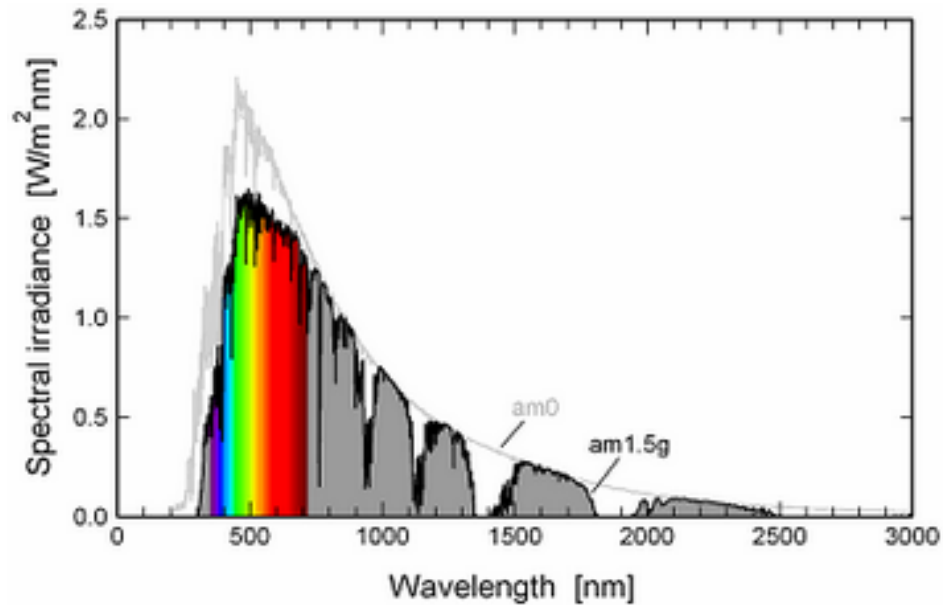
Φωτοδιέγερση και Φωτοελεγχόμενες Αποκρίσεις



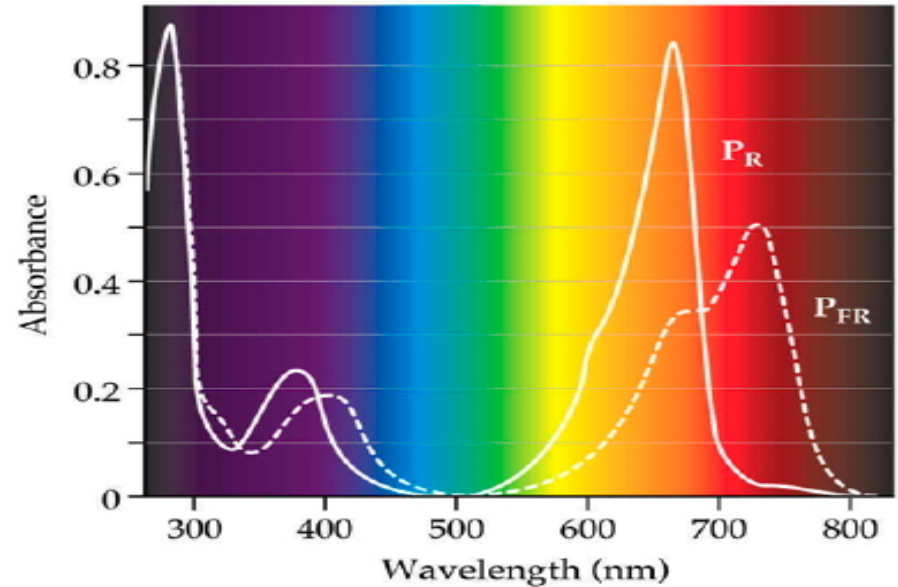
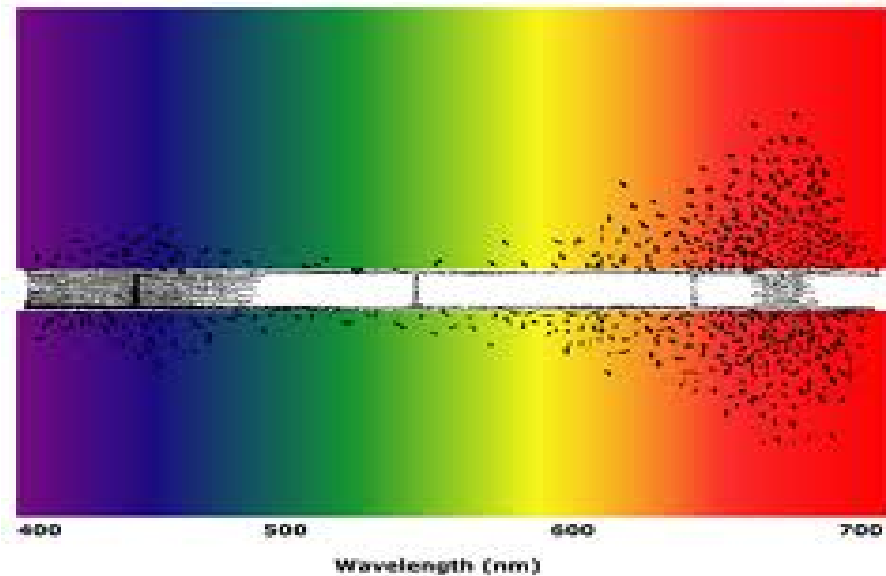
Φάσμα δράσης και χαρακτηρισμός φωτοϋποδοχέα

Για την διαλεύκανση οποιασδήποτε φωτορυθμιζόμενης απόκρισης, απαιτείται πρωτίστως ο φασματικός χαρακτηρισμός του πρωτογενή φωτοϋποδοχέα. Αυτό γίνεται με τον προσδιορισμό ενός φάσματος δράσης (action spectrum). **Φάσμα δράσης** είναι το φάσμα που προκύπτει από την καταγραφή μίας συγκεκριμένης φωτοαπόκρισης σε συνάρτηση με μονοχρωματική ακτινοβολία διαφορετικού μήκους κύματος, ίδιας φωτονιακής ροής που καλύπτει όλο το ορατό φάσμα. Το φάσμα δράσης αναδεικνύει τα μήκη κύματος, που είναι αποτελεσματικά για την διέγερση του φωτοϋποδοχέα, που ρυθμίζει την εν λόγω απόκριση. Επειδή, όπως είπαμε και παραπάνω (βλέπε κεφάλαιο «Φωτοσύνθεση»), διέγερση ενός μορίου από ένα φωτόνιο σημαίνει απορρόφηση του φωτονίου, το φάσμα δράσης είναι όμοιο με το φάσμα απορρόφησης του πρωτογενή φωτοϋποδοχέα της απόκρισης, που εξετάζεται. Ουσιαστικά πρόκειται για χαρακτηρισμό του χρωμοφόρου του φωτοϋποδοχέα, μιας και το πρωτεϊνικό μέρος δεν απορροφά ορατή ακτινοβολία. Έτσι στην πραγματικότητα με το φάσμα δράσης χαρακτηρίζεται το χρωμοφόρο του φωτοϋποδοχέα και ως εκ τούτου η κατηγορία του φωτοϋποδοχέα (π.χ. φυτόχρωμα, κρυπτόχρωμα, κλπ.). Ένα απόλυτα σωστό φάσμα δράσης, προϋποθέτει την επιλογή της κατάλληλης έντασης ακτινοβολίας. Αυτό απαιτεί πρωτίστως την καταγραφή της εξεταζόμενης απόκρισης σε διαφορετικές εντάσεις μονοχρωματικής ακτινοβολίας, για όλα τα χρησιμοποιούμενα μήκη κύματος, έτσι ώστε να επιλεγεί η καταλληλότερη φωτονιακή ροή για το συγκεκριμένο φάσμα δράσης.

Φάσμα δράσης και χαρακτηρισμός του πρωτογενή Φωτοϋποδοχέα



[http://www.pvlighthouse.com.au/resources/courses/altermatt/The%20Solar%20Spectrum/The%20global%20standard%20spectrum%20\(AM1-5g\).aspx](http://www.pvlighthouse.com.au/resources/courses/altermatt/The%20Solar%20Spectrum/The%20global%20standard%20spectrum%20(AM1-5g).aspx)



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

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

Φωτορυθμιζόμενες Αποκρίσεις

A) Επαγωγικές

Το αποτέλεσμα είναι ανάλογο του αριθμού φωτονίων που απορροφήθηκαν από τον πρωτογενή φωτοϋποδοχέα (νόμος του Bunsen-Roscoe). Πρόκειται για αμφίδρομες αντιδράσεις.

B) HIR (High Intensity Response) Αποκρίσεις

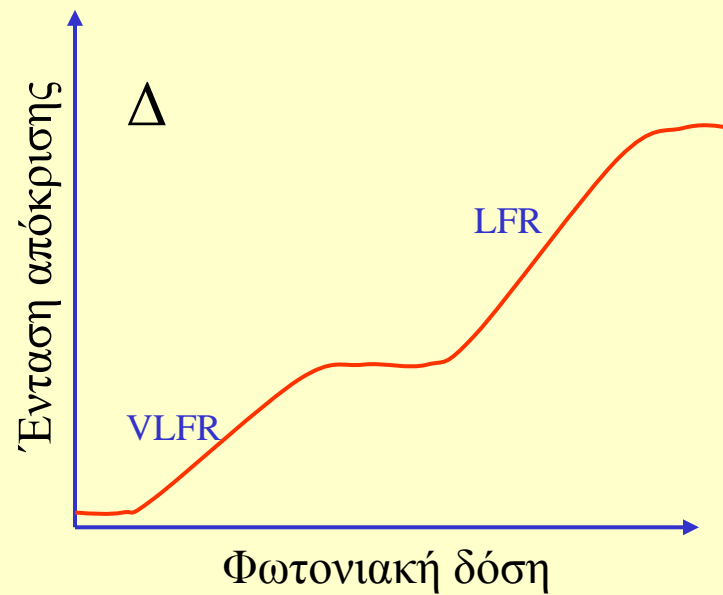
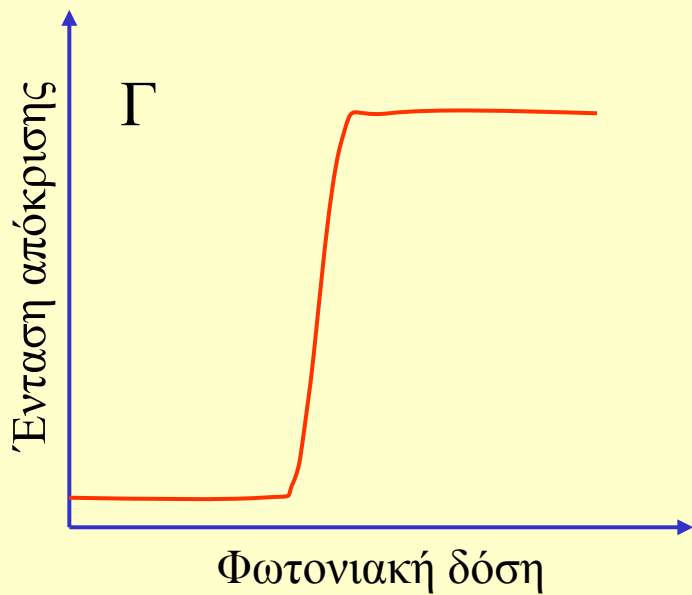
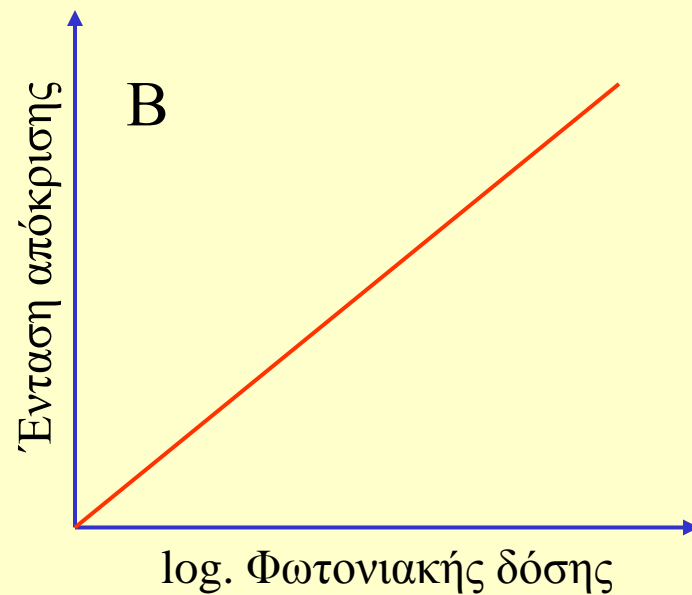
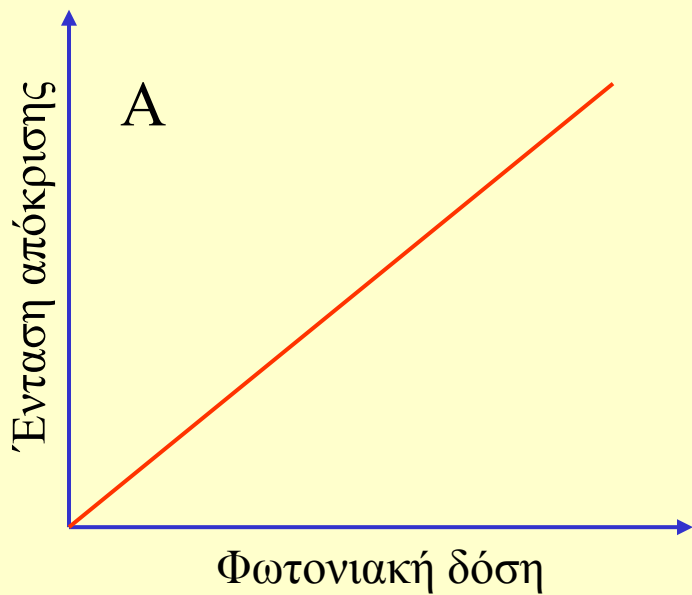
Δεν ισχύει ο νόμος του Bunsen-Roscoe. Ο χρόνος έκθεσης στο φως είναι αποφασιστικός παράγοντας. Δεν είναι αμφίδρομες.

Πιθανές πρωτογενείς αποκρίσεις μετά την διέγερση του φωτοϋποδοχέα

- Φωτοδιάσπαση ($A + h\nu \rightarrow A^* \rightarrow A1 + A2$)
- Φωτοϊσομερισμός ($cis \rightarrow trans$)
- Αλλαγή της δομής της αποπρωτεΐνης
- Μεταφορά ενέργειας σε άλλο μόριο ($D^* + A \rightarrow D + A^*$)
- Διαμοριακές φωτοχημικές αντιδράσεις – resonance transfer
- Διάσπαση μορίου που δεν είναι φωτοϋποδοχέας ($D^* + S \rightarrow D + S1 + S2$)
- Φωτοαναγωγή μορίων παρουσία φωτοαναγωγικού μέσου ($R + EDTA + h\nu \rightarrow R_{red}$)

Όλες οι ρυθμιζόμενες από το φως αποκρίσεις ανήκουν σε δύο κύριες κατηγορίες, τις επαγόμενες και τις αποκρίσεις συνεχούς φωτισμού (HIR, High Irradiance Response). Οι **επαγόμενες αποκρίσεις** επάγονται από μία συγκεκριμένη φωτονιακή δόση και συνεχίζουν να «τρέχουν» και μετά την λήξη του φωτονιακού ερεθίσματος. Ο αριθμός των φωτονίων και όχι η ένταση ή η διάρκεια του ερεθίσματος καθορίζουν την απόκριση. Όλες οι επαγόμενες αποκρίσεις είναι αμφίδρομες, μετά την απενεργοποίηση του πρωτογενή φωτοϋποδοχέα. Οι φωτοεπαγόμενες αποκρίσεις διακρίνονται σε:

- Επαγόμενες αποκρίσεις όπου η σχέση φωτονιακής δόσης και απόκρισης είναι ευθύγραμμη.
- Επαγόμενες αποκρίσεις όπου το αποτέλεσμα είναι ανάλογο του λογαρίθμου της φωτονιακής δόσης .
- Αποκρίσεις του τύπου «όλα ή τίποτα». Οι εν λόγω αποκρίσεις χρειάζονται συγκεκριμένη φωτονιακή δόση για να εμφανιστούν και μόλις εμφανιστούν οποιαδήποτε αύξηση της ακτινοβολίας δεν επηρεάζει το αποτέλεσμα .
- Διφασικές αποκρίσεις. Πρόκειται για αποκρίσεις, που εμφανίζονται σε πολύ χαμηλή φωτονιακή ροή και μετά από ένα σημείο αύξησης της φωτονιακής ροής δεν παρουσιάζουν αύξηση (αποκρίσεις πολύ χαμηλής φωτονιακής ροής, **VLFR: V**ery **L**ow **F**luence **R**esponse). Περαιτέρω αύξηση της φωτονιακής ροής εμφανίζει μια δεύτερη φάση αύξησης της απόκρισης που χαρακτηρίζεται ως απόκριση χαμηλής φωτονιακής ροής (**LFR: l**ow **f**luence **r**esponse). Οι VLFR αποκρίσεις, σε αντίθεση με τις LFR, αλλά και με όλες τις επαγωγικές αποκρίσεις, δεν είναι αμφίδρομες .
- Οι «**παράδοξες**» αποκρίσεις. Πρόκειται για αποκρίσεις, που επάγονται με πολύ μικρότερη φωτονιακή δόση από ότι οι αντίστοιχες VLFR, αλλά είναι αμφίδρομες.



Στις **HIR αποκρίσεις** καθοριστική δεν είναι η φωτονιακή δόση, αλλά ο χρόνος έκθεσης στο φως. Οι HIR αποκρίσεις, σε αντίθεση με τις επαγόμενες δεν είναι αμφίδρομες. Οι επιμέρους μορφές τους διακρίνονται βάσει της φωτονιακής ποιότητας, που απαιτείται για την διέγερση του πρωτογενή φωτοϋποδοχέα. Οι κύριες μορφές των HIR αποκρίσεων είναι:

Αποκρίσεις όπου ο πρωτογενής φωτοϋποδοχέας διεγείρεται από υπεριώδη (UV), κυανή (B), βαθυκόκκινη (FR) και ερυθρά (R) ακτινοβολία.

Αποκρίσεις, όπου ο φωτοϋποδοχέας διεγείρεται αποκλειστικά από UV-, B- και R-ακτινοβολία.

Αποκρίσεις, όπου ο φωτοϋποδοχέας διεγείρεται από UV- και B-ακτινοβολία.

Από τα παραπάνω γίνεται κατανοητό ότι οι επαγόμενες αποκρίσεις χρειάζονται μικρότερη φωτονιακή δόση ($\leq 200 \text{ J.m}^{-2}$) και μικρότερης διάρκειας ακτινοβολία (ms-min), από ότι οι HIR αποκρίσεις (φωτονιακή δόση $\geq 2000 \text{ J.m}^{-2}$; διάρκεια φωτισμού: ώρες-ημέρες). Οι σαφείς διαφοροποιήσεις μεταξύ HIR και επαγόμενων αποκρίσεων δεν αποκλείουν τον έλεγχο κάποιων αποκρίσεων από τον ίδιο ή από διαφορετικούς φωτοϋποδοχείς, τόσο ως HIR όσο και ως επαγόμενες αποκρίσεις (βλέπε παρακάτω).