



ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

Φωτοβιολογία (ΒΙΟΛ-463)

4^η Ενότητα

Φωτοπεριοδισμός και κερκαδιανό κερκαδικό ρολόι

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/>

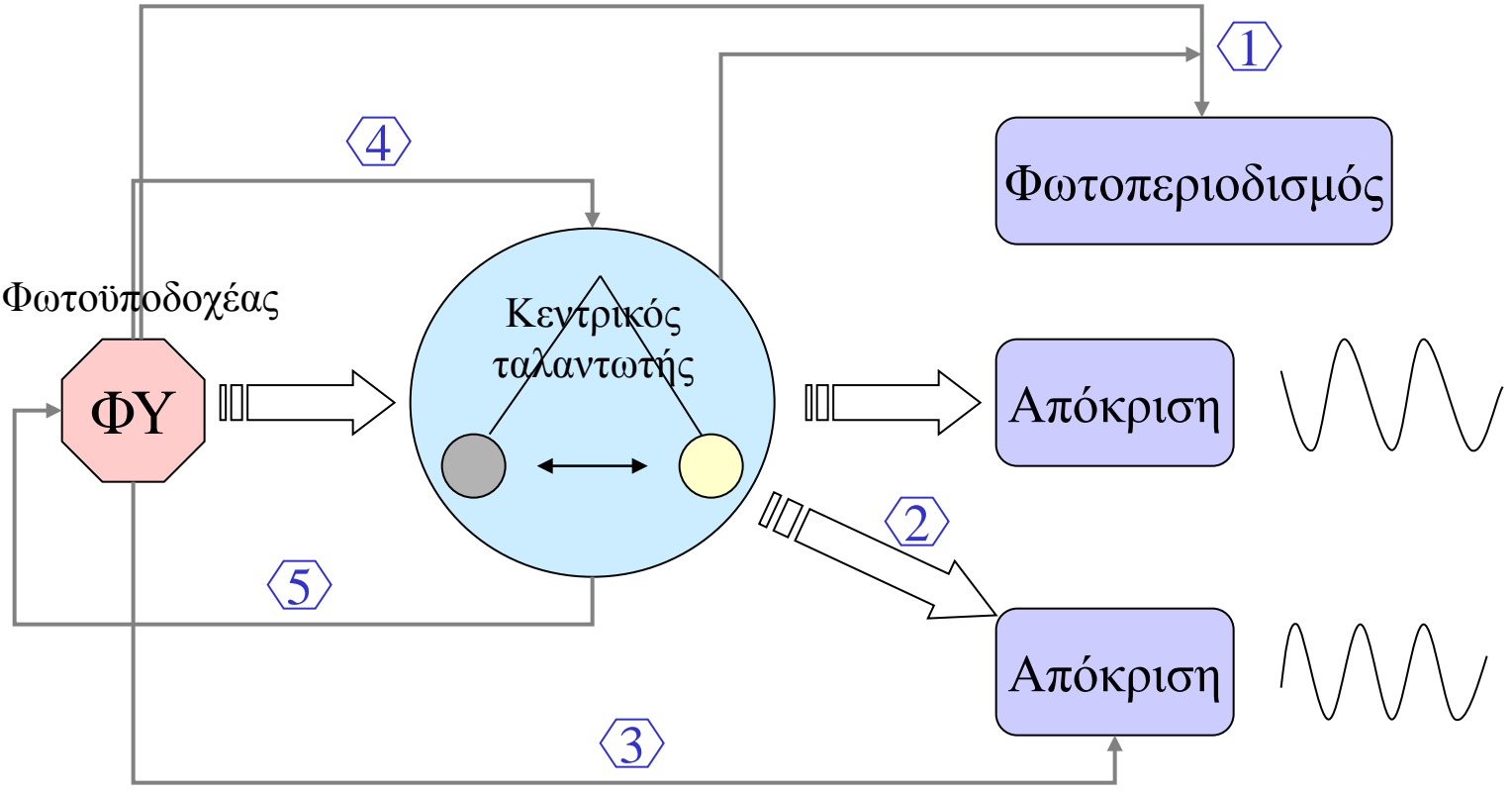
- Ως **Μη Εμπορική** ορίζεται η χρήση:
 - που δεν περιλαμβάνει άμεσο ή έμμεσο οικονομικό όφελος από την χρήση του έργου, για το διανομέα του έργου και αδειοδόχο
 - που δεν περιλαμβάνει οικονομική συναλλαγή ως προϋπόθεση για τη χρήση ή πρόσβαση στο έργο
 - που δεν προσπορίζει στο διανομέα του έργου και 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.

Φωτοπεριοδισμός και κίρκαδικό ρολόϊ

Η ζώή των φυτών καθορίζεται από το περιβάλλον τους. Λόγω του ότι δεν μπορούν να μετακινηθούν και να αλλάξουν περιβάλλον πρέπει να προσαρμόσουν, τουλάχιστον βασικές λειτουργίες τους στις περιβαλλοντικές αλλαγές. Ένα εσωτερικό ρολόι που μετρά την αλλαγή ημέρας – νύκτας (κίρκαδικό ρολόι) είναι ζωτικής σημασίας τόσο στους προκαρυωτικούς οργανισμούς (όπως τα κυανοφύκη), όσο και στους ευκαρυωτικούς οργανισμούς, γιατί έτσι μπορούν να ρυθμίσουν διάφορες φυσιολογικές δραστηριότητες και ιδιαίτερα αυτές, που έχουν σχέση με την φωτοσύνθεση ή με τις ενεργότητες ενζύμων. Το κίρκαδικό ρολόι είναι ένα αισθητήριο σύστημα, που συνδέει το περιβάλλον με την φυσιολογία και την ανάπτυξη. Ένα κεντρικό μοντέλο λειτουργίας του κίρκαδικού ρολογιού αποτελείται από τρεις βασικούς μηχανισμούς. Πρώτον υπάρχουν οι αισθητήρες του φωτός, οι οποίοι καταγράφουν τις φωτονιακές εναλλαγές, που λαμβάνουν χώρα σε ένα 24ωρο. Εν δυνάμει φωτοαισθητήρες είναι όλοι οι φωτοϋποδοχείς, που περιγράφηκαν παραπάνω (φυτοχρώματα και κρυπτοχρώματα). Δεύτερος στην σειρά μηχανισμός του κίρκαδικού ρολογιού είναι ο **κεντρικός ταλαντωτής**, ο οποίος συνήθως αποτελείται από επιμέρους συστατικά μέρη. Αυτά αλληλεπιδρούν και έτσι επιτυγχάνεται μια αυτορυθμιζόμενη αρνητική ανατροφοδότηση προκαλώντας μια ταλάντωση 24 ωρών. Μετά τον ταλαντωτή ακολουθεί η ουσιαστική απόκριση, που τις περισσότερες φορές αφορά τη φωτοπεριοδική ρύθμιση της έκφρασης κάποιων γονιδίων.

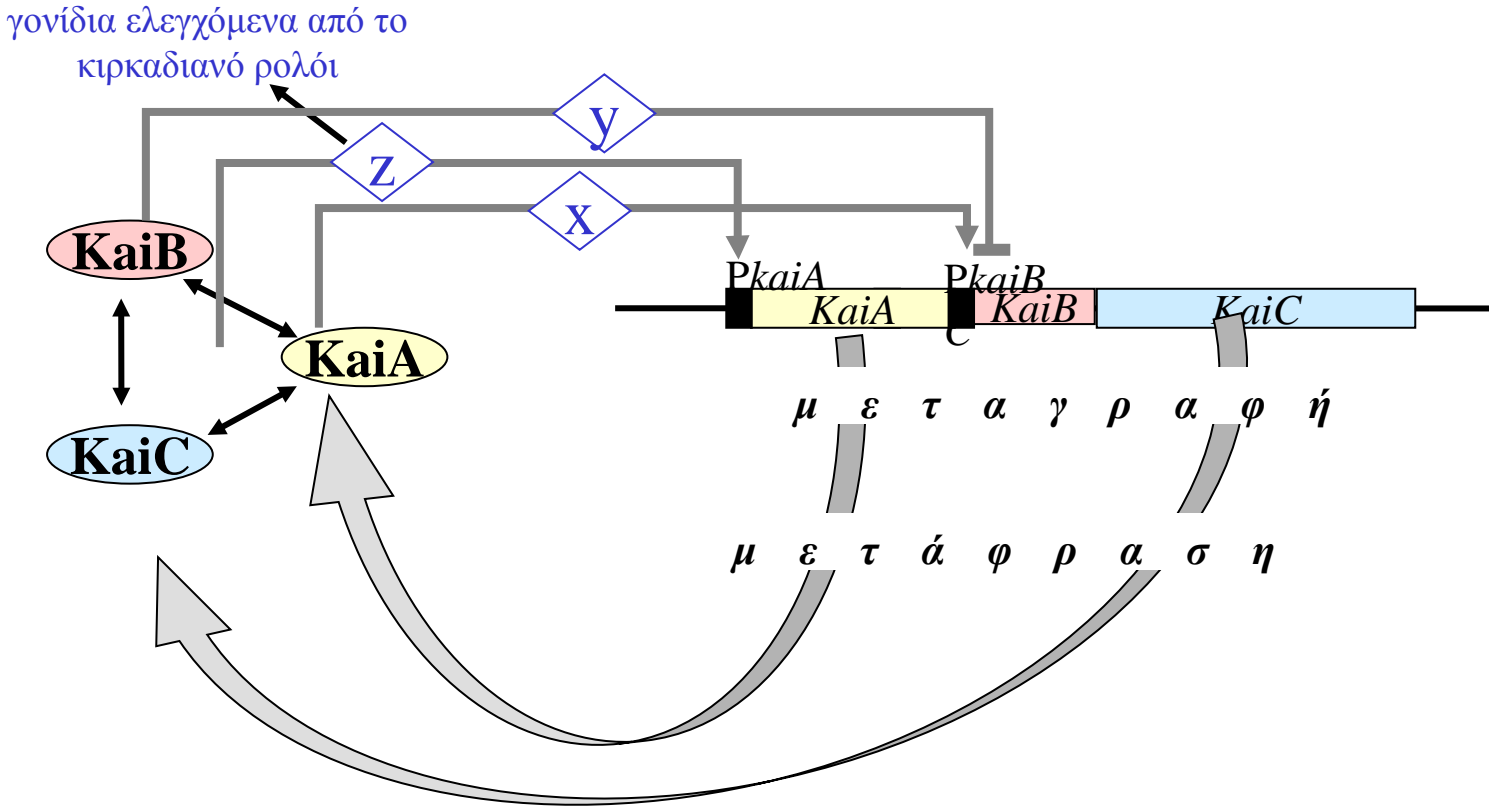
Οι λειτουργικές δυνατότητες του κερκαδικού ρολογιού, που το καθιστούν πολύπλοκο αλλά και ευπροσάρμοστο σε περιβαλλοντικές αλλαγές, είναι οι εξής:

- Η καταγραφή της φωτοπεριοδικότητας.
- Η ρύθμιση πολλαπλών αποκρίσεων.
- Η διπλή ρύθμιση της απόκρισης, τόσο από το φως απευθείας όσο και από τον κεντρικό ταλαντωτή.
- Η δυνατότητα, η ποσότητα ή η ποιότητα του φωτισμού να αλλάζει την περίοδο του ταλαντωτή.
- Η πιθανή διαμόρφωση της ευαισθησίας του φωτοϋποδοχέα από τον ταλαντωτή.



Αντιπροσωπευτικό μοντέλο ταλαντωτή κίρκαδικού ρολογιού στα κυανοφύκη

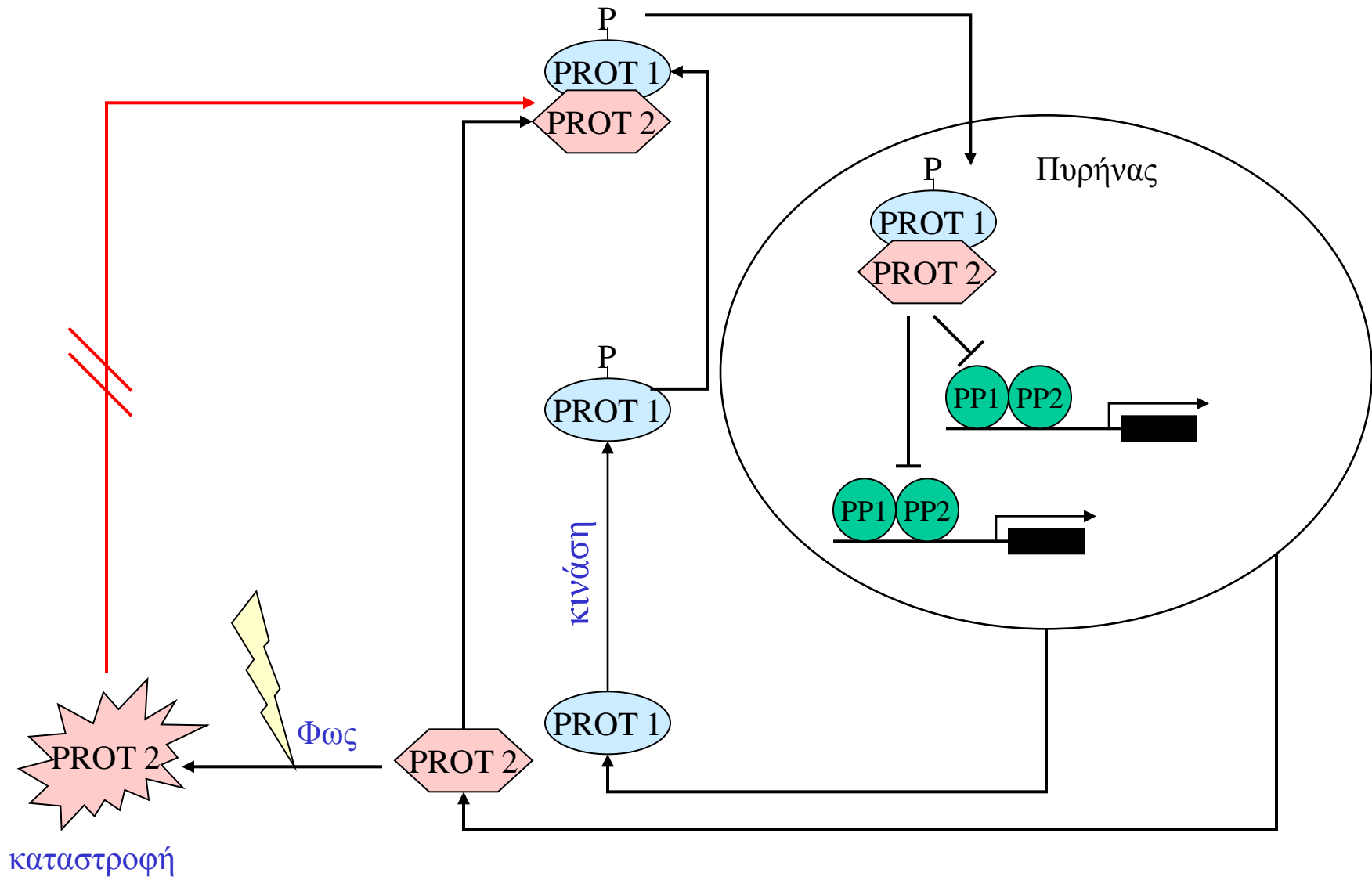
Τρία *kai* γονίδια (*kai* στα γιαπωνέζικα σημαίνει κύκλος), τα *kaiA* *kaiB* και *kaiC* εκφράζονται από δύο υποκινητές τους *PkaiA* και *PkaiBC*. Υπερέκφραση του *kaiC* αναστέλλει τον ίδιο του τον υποκινητή *PkaiBC*. Αντίθετα, υπερέκφραση του *kaiA* αυξάνει την ενεργότητα του *PkaiBC*. Η αρνητική ανατροφοδότηση με το KaiC και η θετική ανατροφοδότηση με το KaiA επί του υποκινητή *PkaiBC* θα μπορούσε να θεωρηθεί ένας βασικός ταλαντωτής. Η έκφραση του *kaiA*, που με την σειρά του ρυθμίζει το *kaiC*, ρυθμίζεται μέσω ενός μεταγραφικού παράγοντα *z*, που είναι προϊόν αλληλεπίδρασης των KaiA, KaiB και KaiC, επάγοντας με την σειρά του κάποιον κίρκαδικό ρυθμό έκφρασης κάποιων γονιδίων.



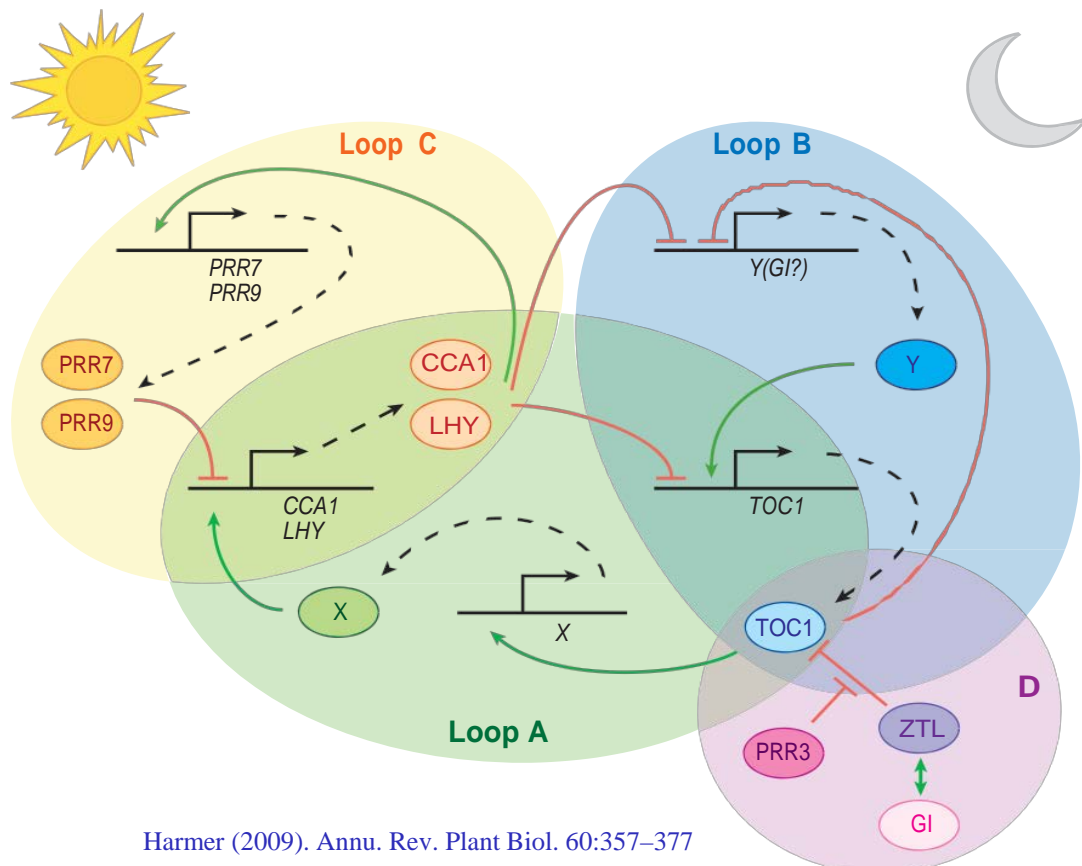
Αντιπροσωπευτικό μοντέλο ταλαντωτή κίρκαδικού ρολογιού για τους ευκαρυωτικούς οργανισμούς

Σύμφωνα με το μοντέλο οι PROT1 και PROT2 είναι δύο πυρηνικές πρωτεΐνες και επιδρούν αρνητικά στην ίδια τους την γονιδιακή έκφραση ρυθμίζοντας αρνητικά δύο πρωτεΐνες (PP1 και PP2) τύπου bHLH.

Οι PP1 και PP2 δημιουργούν ένα ετεροδιμερές σύμπλοκο που προσδέεται στο clock element (CCE) του υποκινητή των *prot1* και *prot2* γονιδίων. Απουσία των πρωτεϊνών PROT1 και PROT2, οι PP1 και PP2 ενεργοποιούν την γονιδιακή έκφραση των δύο *prot* γονιδίων με αποτέλεσμα την αύξηση των PROT1 και PROT2 πρωτεϊνών στο κυτόπλασμα. Το επίπεδο των εν λόγω πρωτεϊνών ρυθμίζεται και από το φως. Η PROT2 είναι ευαίσθητη στο φως με αποτέλεσμα να καταστρέφεται. Η PROT1 είναι σταθερή μόνο σαν σύμπλοκο με την PROT2. Μόνο το σύμπλοκο PROT1 και PROT2 μπορεί να περάσει στον πυρήνα και να αναστείλει την γονιδιακή τους έκφραση. Η διαφοροποίηση αυτή του επιπέδου των PROT πρωτεϊνών στην διάρκεια μιας ημέρας αποτελούν ένα είδος μοντέλου ταλαντωτή που με την σειρά του ελέγχει κάποιες αποκρίσεις με κίρκαδικούς ρυθμούς.



Αντιπροσωπευτικό μοντέλο ταλαντωτή κερκαδικού ρολογιού στα φυτά



Υπόδειγμα κερκαδικού ρολογιού στα φυτά. Ο μεταγραφικός βρόχος ανάδρασης (loop A) αποτελείται από δύο παράγοντες (*CCA1* και *LHY*), οι οποίοι ρυθμίζουν αρνητικά την έκφραση του *TOC1*. Ο *TOC1* ενεργοποιεί άμεσα ή έμμεσα τον άγνωστο παράγοντα *X*, που επάγει την έκφραση της *CCA1* και *LHY*. Ο δεύτερος βρόχος (loop B) πιστεύεται ότι αποτελείται από δύο ή περισσότερα γονίδια που παρουσιάζονται το βράδυ, έναν άγνωστο παράγοντα που ορίζεται ως *Y* και τον *TOC1*. Ο τρίτος βρόχος (loop C), αποτελείται από σειρά γονιδίων που παρουσιάζονται το πρωί (*PRR7*, *PRR9*, *CCA1*, και *LHY*). Μεταμεταγραφικές διαφοροποιήσεις είναι επίσης πολύ σημαντικές για τη λειτουργία του ρολογιού (D). Ο φωτοϋποδοχέας Zeittupe (*ZTL*) ρυθμίζει αρνητικά το επίπεδο του *TOC1* και η ενεργότητα του ρυθμίζεται από τον *GI* και *PRR3*. Άλλα γονίδια που εμπλέκονται στην λειτουργία ρολογιού έχουν παραλειφθεί για λόγους σαφήνειας.