

Capítulo XVIII

Fotorreceptores y Respuestas de Plantas a Señales Lumínicas

Lee A. Meisel¹, Daniela C. Urbina¹ & Manuel E. Pinto²

INTRODUCCIÓN

Cuando los animales se enfrentan a condiciones adversas, pueden escapar de éstas cambiando de lugar. Bajo tales condiciones, las plantas, por ser sésiles no pueden trasladarse de un sitio a otro, por lo que para evitar situaciones medioambientales no deseables, las adaptaciones y respuestas fisiológicas que han desarrollado frente a estímulos exógenos les son esenciales para sobrevivir. La radiación (energía lumínica) emitida por el sol es uno de los principales estímulos exógenos al que las plantas deben adaptarse. Dependiendo de la longitud de onda y/o la intensidad, esta radiación es esencial para la fotosíntesis y el crecimiento de plantas, aunque intensidades de radiación muy bajas o muy altas pueden en ciertas condiciones ser dañinas. Por lo tanto, las plantas han desarrollado mecanismos que les permiten detectar la intensidad y las longitudes de onda de la radiación, para optimizar su crecimiento y desarrollo, y minimizar un eventual daño por exceso o falta de radiación. En el siguiente capítulo, se revisan las propiedades físicas de la luz, el papel de la radiación lumínica en la evolución de los organismos y como fotorreceptores captan la luz y gatillan vías de traducción de señales que permiten a las plantas responder este estímulo.

La Radiación Solar

La radiación solar es indudablemente el más importante de todos los elementos meteorológicos. Ella es la fuente de poder que dirige la circulación atmosférica y el único medio de intercambio de energía entre la tierra y el resto del universo, además constituye la base sobre la cual se organiza la vida en nuestro planeta. El origen de la radiación se encuentra en el núcleo del sol, donde se producen reacciones de fusión nuclear entre átomos de hidrógeno que dan origen a átomos de helio. El defecto de masa producida por esta reacción es liberado en forma de energía. Esta energía es emitida desde la superficie del sol hacia el universo, parte de la cual va a llegar a nuestro planeta. De la enorme cantidad de energía irradiada por el sol, sólo una pequeña fracción incide sobre la atmósfera terrestre (ca. 1379 Wm^{-2}). Esta cantidad de radiación, conocida como constante solar, está compuesta por radiación ultravioleta (UV), radiación visible y radiación infrarroja (IR). La mayor parte del UV e IR es absorbida por los gases de la atmósfera: en el caso de la radiación UV por el ozono (O_3) en la estratósfera y en el caso de la infrarroja, por el vapor de agua y el CO_2 . Dada la substancial absorción de ultravioleta e infrarrojo por los gases atmosféricos, la radiación solar que llega a la biosfera posee una proporción mayor de radiación visible que aquella que llega a la parte superior de la atmósfera. Así, el ultravioleta alcanza sólo alrededor de 2%, el infrarrojo 53% y el visible alrededor de 45%. En la Figura 1 se muestran las características espectrales de la radiación solar que llega a nivel de la biosfera de nuestro planeta.

¹ Núcleo Milenio en Biología Celular Vegetal (PCB) y el Centro de Biotecnología Vegetal, Facultad de Ecología y Recursos Naturales, Universidad Andrés Bello, República 217, Santiago, Chile. E-mail: lmeisel@unab.cl

² Departamento de Producción Agrícola, Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile, Av. Santa Rosa 11315, La Pintana, Santiago, Chile. E-mail: manpinto@uchile.cl

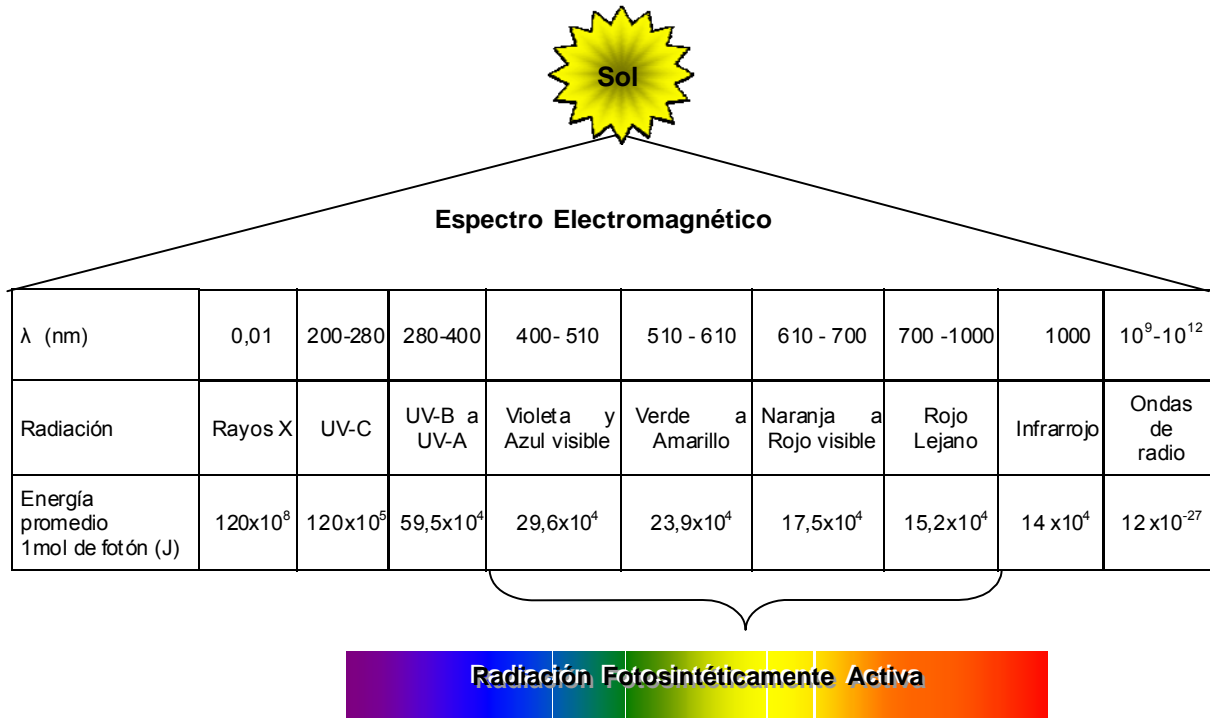


Fig. 1. Características espectrales de la radiación solar que llega a nivel de la biosfera de la tierra.

La radiación ultravioleta (UV) que llega a la estratosfera de nuestro planeta se divide en tres bandas: ultravioleta-A (320–400 nm), ultravioleta-B (280–320 nm) y ultravioleta-C (200–280 nm) (Karentz 1991). La radiación UV-C, que es la más dañina para los organismos, no llega a la superficie terrestre ya que antes de llegar a ésta, se extingue completamente. En efecto, a unos 20 km de distancia de la tierra, las longitudes de onda inferiores a 242 nm son capaces de disociar el oxígeno molecular (O_2), formando átomos de oxígeno los cuales rápidamente se recombinan con el O_2 restante formando ozono (O_3). El ozono absorbe radiación solar entre los 200 y 340 nm, dejando pasar una pequeña parte de la fracción UV-B hacia a la superficie terrestre. Esta fracción de UV-B, junto a la totalidad de la radiación UV-A, más la correspondiente a la radiación visible (400 a 700 nm), forman parte del espectro foto percibido por los organismos en la biosfera.

La Radiación Fotobiológicamente Activa

Es importante señalar que la distribución de las longitudes de onda que llegan a la biosfera tiene una significación en la vida de nuestro planeta. Por ejemplo, la gran absorción de las radiaciones ultravioleta por el ozono, reducen los efectos mutagénicos causados por este tipo de ondas. Por otro lado, es posible que antes de la acumulación de ozono en la atmósfera superior, las radiaciones ultravioleta constituyeran un factor importante en la evolución de los procesos genéticos. Otro hecho importante es la llegada a la biosfera de un máximo de radiación de longitud de 680 nm, lo cual coincide con la banda roja de absorción de la clorofila. La visión humana también utiliza la radiación en el rango de longitudes que llegan en gran proporción a la superficie. De ahí que, al parecer, los seres vivos fueron obligados a evolucionar de acuerdo a sistemas fotoquímicos capaces de usar radiaciones de longitud de onda entre los 320 y 900 nm, rango conocido como “Radiación Fotobiológicamente Activa” o “Espectro Fotobiológico”. Igualmente se conoce como radiación fotosintéticamente activa (PAR) a aquella comprendida entre los 400 y 700 nm, rango similar al de la radiación visible. En la Tabla 1 se indica en forma general los principales efectos que en las plantas producen las longitudes de ondas de este espectro y los fotorreceptores involucrados en su detección.

Tabla 1. Acciones y efectos de luz de diferentes longitudes de onda.

	λ (nm)	Acciones y efectos	Tipo de fotorreceptor y otras moléculas que absorben la energía lumínica
UV-C	< 280	Mutaciones, Daño y muerte celular	DNA- RNA
UV-B/UV-A	315 - 400	Acción fotomorfológica; síntesis de pigmentos; daño y muerte celular	Criptocromos (ζ ?), Fotorreceptores UV
Violeta - Azul	400 - 510	Acción fotosintética, fotomorfogénesis, ritmo circadiano, tiempo de floración, fototropismo, movimiento de cloroplastos, apertura de estomas, estimulación del síntesis de clorofila y carotenos	Fotosistemas (clorofilas a y b), Criptocromos, Fototropinas
Verde - Amarillo	510 - 610	Acción reducida sobre la fotosíntesis.	Carotenos
Anaranjado - Rojo / Rojo lejano	610 - 1000	Acción fotosintética, germinación de semillas, tiempo de floración, ritmo circadiano, fotomorfogénesis, elongación celular	Fotosistemas, (clorofilas a y b), Fotocromos
Infrarrojo	> 1000	Efectos mínimos, poco estudiados	ζ ?

Radiación Solar y Evolución

En el pasado lejano, probablemente hasta fines del período Proterozoico, unos 800×10^6 de años atrás (800 Ma), la radiación UV inundó en todo su espectro la faz de la tierra, con intensidades cercanas a 100 veces las actuales (Cockell et al. 2001), condicionando así la aparición de la vida fuera de los océanos y muy probablemente la evolución de los eucariontes. Por otra parte en el futuro próximo, es muy probable que, producto de la acción antropogénica, la condición actual respecto principalmente al rango UV-B (280 -320 nm) también cambie de manera significativa. En efecto, durante las últimas décadas esta fracción del espectro UV ha experimentado un sensible aumento en determinadas zonas del planeta, debido principalmente a la destrucción de la capa de ozono estratosférico por la acción de los clorofluorocarbonos (CFC), y otros gases industriales como metano (CH_4) y óxido nitroso (N_2O) (WMO 1994). Como resultado de lo anterior, durante estas últimas décadas se ha efectuado una gran cantidad de investigación sobre las adaptaciones y mecanismos de defensa de los vegetales a esta radiación (ver Jansen et al. 1998 y Pinto & Lizana 2004).

Fotomorfogénesis

Un ejemplo del efecto que la radiación puede tener en las plantas, es la diferencia en el desarrollo y crecimiento que se manifiesta entre plantas crecidas en ausencia y presencia de luz. Plantas crecidas bajo la acción de la radiación desarrollan una morfología denominada fotomorfogénica. En cambio aquellas plantas crecidas en oscuridad, desarrollan una morfología etiolada o skotomorfogénica (Fig. 2). Ejemplos del proceso de skotomorfogénesis son los porotos de soya etiolados o “dientes de dragón” usados típicamente en la comida china.

Las plantas etioladas tienen hipocótilos alargados con un gancho en el ápice del tallo y con el o los cotiledones no expandidos. Los plastidios de las plantas etioladas se denominan etioplastos, es decir plastidios incoloros (sin clorofila y otros pigmentos fotosintéticos) y con membranas internas aún no organizadas como tilacoides. En ausencia de luz, la síntesis de clorofila no se produce ya que la transformación de su precursor, la proto-clorofila en clorofila, es dependiente de la enzima POR A cuya expresión es regulada por la luz. Así, en ausencia de luz, esta enzima está inactiva y en consecuencia en tales plantas se acumula proto-clorofila que es de color café.

La conversión de plantas skotomórficas a fotomórficas se produce por medio de un proceso llamado fotomorfogénesis. Plantas fotomorfogénicas presentan inhibición de la elongación del hipocótilo, apertura del gancho, expansión y diferenciación de los cotiledones, los plastidios se convierten en cloroplastos fotosintéticamente activos y hay producción de clorofilas a y b. Todo esto, causado por una alta expresión de genes que controlan la expresión de otros genes que codifican para proteínas inducidas por luz tales como: la RBCS (la unidad pequeña de la enzima Rubisco), las proteínas CABs y Elips (proteínas de unión y protección de las clorofilas) y la CHS (enzima Chalcona sintetasa, enzima clave de la vía de los fenilpropanoides).



Fig. 2. Plantas de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.) crecidas en luz o en oscuridad. La planta crecida en luz presenta un desarrollo fotomorfogénico, mientras que la planta crecida en oscuridad presenta uno skotomorfogénico.

Los Fotorreceptores

Los fotorreceptores son moléculas o complejos moleculares capaces de activarse por fotones de determinadas longitudes de onda; gatillar vías de traducción de señales y por esta vía, dotar a los organismos de la capacidad para responder a los estímulos lumínicos.

Tal como en los otros organismos, las plantas superiores también han desarrollado fotorreceptores, que les permiten el monitoreo de su entorno a través de la detección de longitudes de ondas específicas. Por ejemplo, la familia de fotorreceptores llamadas “fitocromos” es capaz de detectar radiación en el rango rojo/rojo lejano (600-750 nm). Los fotorreceptores de la familia de los Criptocromos y Fototropinas son capaces de detectar la radiación en el rango UV-A/ azul (320-500nm). También existe evidencia de que hay fotorreceptores para la radiación UV-B (282-320 nm), sin embargo, la naturaleza de estos fotorreceptores aún es motivo de investigación (para más detalles ver: Sullivan & Deng 2003, Pinto & Lizana 2004).

Fotorreceptores de radiación rojo / rojo lejano: Fitocromos

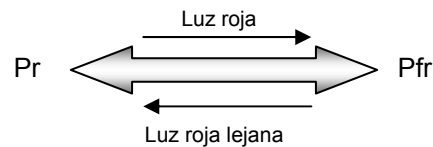
El crecimiento y desarrollo de las plantas está influenciado de manera reversible por la radiación rojo/rojo lejano. La primera evidencia que sugirió que la luz roja tiene una participación en el desarrollo de las plantas, surgió en 1936 de los experimentos de Lewis Flint, fisiólogo vegetal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. Flint observó que la germinación de semillas de lechuga se estimulaba con la luz roja y se inhibía con luz roja-lejana. Posteriormente, en los años 50, Harry Borthwick y Sterling Hendricks, mediante ciclos alternados de luz roja y luz roja lejano determinaron que en lechuga, casi el 100% de las semillas germinaron cuando recibieron luz roja como último tratamiento, en cambio la germinación fue inhibida drásticamente cuando las semillas recibieron luz roja-lejana como el último tratamiento. A partir de estos experimentos pioneros, numerosos estudios en plantas pertenecientes a grupos tan diversos como las Angiospermas (por ejemplo: lechuga, avena, mostazas, arvejas y Arabidopsis), las Gimnospermas (pino, por ejemplo), las Pteridopfitas (helecho, por ejemplo), las Briofitas (musgo, por ejemplo) y las Clorofitas (algas, por ejemplo) han mostrado que la radiación roja no sólo promueve la germinación. En efecto, la radiación roja puede además promover procesos tan diversos como: la fotomorfogénesis (a través de la replicación de plastidios y la síntesis de clorofilas y antocianos); la formación de primordios foliares y florales y el crecimiento. Además, puede inhibir la elongación de los hipocotilos y los entre-nudos de las plantas así como su floración. La radiación roja también afecta el movimiento de los cloroplastos y su orientación (para más detalles ver Taiz & Zeiger 1998).

Los fotorreceptores de radiación rojo/rojo lejano son los fitocromos. El fitocromo fue identificado como una sola especie química en 1959 por Butler y su equipo (Butler et al. 1959) quienes confirmaron el

modelo planteado por Borthwick (Borthwick et al. 1952) demostrando que este “fitocromo” era un compuesto presente en extractos de plantas y que presentaba propiedades fotorreversibles *in vitro*.

El fitocromo intacto fue purificado por primera vez en 1983 desde extractos de plántulas de avena (Vierstra y Quail, 1983) y resultó ser una proteína soluble con dos subunidades equivalentes y un peso molecular de 250 kDa. Cada subunidad tiene dos componentes: una molécula de pigmentos que absorben la luz, llamada cromóforo; y una cadena peptídica llamada apoproteína. El cromóforo más la apoproteína forman la holoproteína. La apoproteína del fitocromo, por si sola, no puede absorber luz roja o luz roja lejana, se requiere el cromóforo. El cromóforo, fitocromobilina, es sintetizado en los plastidos y transportado al citosol donde se une a la apoproteína para formar el fitocromo activo.

El Fitocromo purificado es una proteína de color azul. La forma Pr de fitocromo, es capaz de absorber la radiación roja. Esta forma Pr es convertida, por luz roja, a la forma Pfr, proteína de color azul verdoso, capaz de absorber luz roja lejana y volver a la forma Pr. Esta inter-conversión entre formas Pr y Pfr depende básicamente de la proporción de luz roja respecto de la roja lejana.



Estudios correlativos han mostrado que la forma Pfr es la forma de fitocromo que es fisiológicamente activa. Así se han visto en numerosos experimentos, que existe una relación cuantitativa entre la magnitud de la respuesta fisiológica y la cantidad de la forma Pfr. En cambio, este tipo de relación no se ha visto con la pérdida de la forma Pr.

Evidencia genética en *Arabidopsis thaliana*, avala la conclusión de que es la forma Pfr la fisiológicamente activa del fitocromo. Mutantes de *Arabidopsis* nulos, incapaces de sintetizar fitocromo, tienen hipocótilos alargados en comparación con aquellos de plantas silvestres crecidas en luz. Estos mutantes son conocidos como *hy*, porque fueron aislados desde mutantes con hipocótilos alargados (Fig. 3).

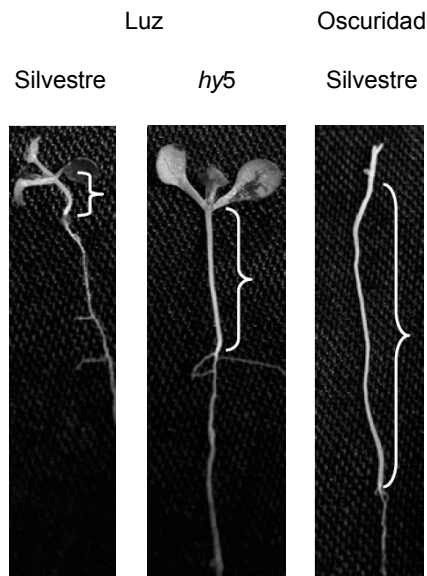


Fig. 3. Elongación del hipocotilo en la luz es un fenotipo que se observa en mutantes de genes que codifican para los fotorreceptores. La imagen del centro muestra al mutante *hy5* de *Arabidopsis* que presenta elongación del hipocotilo cuando crece en luz. La imagen de la izquierda muestra plantas de *Arabidopsis* crecida a la luz, fotomorfogénicas con hipocótilos cortos. La imagen de la derecha muestra plantas de *Arabidopsis* skotomorfogénicas o etioladas con hipocótilos alargados. Los hipocótilos están marcados con corchetes.

En *Arabidopsis* el fitocromo es codificado por una familia de genes (*PhyA*, *PhyB*, *PhyC*, *PhyD* y *PhyE*), que codifican péptidos con propiedades de proteína quinasa. Análisis bioinformáticos y bioquímicos sugieren que el amino terminal se une al cromóforo, mientras que la actividad quinásica está en el carboxi terminal.

Existen grandes diferencias en la manera en la cual estos fitocromos son regulados. El fitocromo A está expresado a altos niveles, sin embargo los niveles de proteínas de fitocromo A son altamente regulados. Los niveles de la proteína PHYA están regulados por degradación de mRNA, así como también por proteólisis de la proteína en la forma Pfr, mediante la ruta de ubiquitinilación. Por otro lado, la forma Pfr del fitocromo, es capaz de reprimir la transcripción de *PhyA*. Fitocromos B al E (*PhyB-PhyE*) son sintetizados a velocidades menores, pero los mRNAs y proteínas son más estables y no hay inhibición de su transcripción por la forma Pfr del fitocromo.

Fitocromo A y fitocromo B tienen papeles no-redundante en Arabidopsis.

Fitocromo A es necesario para respuestas a luz roja lejana continua. Mutantes *phyA* de Arabidopsis (*phyA*- forma mutada del gene *PhyA*), crecidas bajo luz blanca no tienen ningún fenotipo observable, confirmando la hipótesis de que *PhyA* no está involucrado en la respuesta a luz blanca, en cambio, *PhyA* estaría involucrado principalmente en de-etiolación y respuesta a luz roja-lejana.

PhyB está asociado con la respuesta a luz roja continua o luz blanca, como se revela por las mutantes en este gene, *phyB*. Plantas *phyB*, son incapaces de responder a oscuridad aumentando la extensión del hipocotilo (respuesta a evitar sombra), no alargan el hipocotilo en respuesta a luz roja-lejana al fin de cada fotoperíodo (respuesta a luz rojo lejano del fin de día), son deficientes en clorofila y en algunos mRNAs que codifican para proteínas del cloroplasto (fotomorfogénesis). A su vez, son incapaces de responder a hormonas o a bajas intensidades de luz roja que gatillan germinación de las semillas.

Modos de acción de los Fitocromos

La actividad quinásica de los fitocromos es capaz de gatillar una vía de traducción de señales para alterar el crecimiento y desarrollo de la planta: respuestas tempranas incluyen alteraciones en los niveles intracelulares de calcio y calmodulina, y activación de proteínas G y GMPs cíclicos. Estas repuestas tempranas pueden activar la expresión de factores de transcripción como *Hy5*, un factor tipo b-Zip (domino básico con un cierre de leucina). Mutaciones en *Hy5* de Arabidopsis (*hy5*) tienen hipocotilos alargados, un fenotipo parecido a los mutantes en fitocromo. Estudios moleculares han mostrado que los niveles de proteína HY5 están regulados negativamente por la proteína COP1. Cuando plantas están crecidas en oscuridad, COP1 está ubicado en el núcleo donde se une a HY5, y se lleva a esta proteína al proteosoma para degradación. En cambio, en la presencia de luz, COP1 está ubicado en el citosol, así los niveles de HY5 en el núcleo están aumentados y pueden activar la expresión de genes río abajo de HY5.

Receptores de luz UV-A/Azul

Las plantas son capaces de sentir y generar una respuesta frente a la luz azul gracias a la existencia de moléculas que captan este tipo de luz y la transforman en una señal que la célula vegetal es capaz de interpretar.

La luz azul influye en procesos como morfogénesis de la planta, o sea diferenciación de órganos. En presencia de luz azul, la planta inhibe la elongación del tallo, carece de clorofila y es incapaz de expandir sus cotiledones (Figs. 2 y 3). También, la luz azul participa en la síntesis y acumulación de clorofila, y regula el crecimiento celular, lo que le permite crecer en función o dirección de la fuente luminosa, proceso conocido como fototropismo. A su vez, este tipo de luz influye en el movimiento de cloroplastos. A alta intensidad luminosa, los cloroplastos se acumulan en la periferia celular y se amontonan unos sobre otros. Esta respuesta de evasión permite a los cloroplastos disminuir el daño que la luz de alta intensidad genera a los fotosistemas, donde ocurre la captación de la luz durante la fotosíntesis. Asimismo, en presencia de baja intensidad luminosa, los cloroplastos se ubican muy cerca de la zona de incidencia de luz, respuesta conocida como acumulación. Este fenómeno le permite captar la mayor cantidad de luz posible y así optimizar la fotosíntesis.

La apertura de estomas, es otro proceso que la luz azul regula, gracias a que estimula la actividad de bombas de protones que cambian el gradiente electroquímico en las células guardianas.

Existen dos familias de moléculas capaces de captar y transmitir la luz azul en la célula vegetal de plantas superiores: criptocromos y fototropinas. Estas proteínas reciben el nombre de fotorreceptores de luz UV-A/azul. Ambas familias de proteínas se asocian a cromóforos. Estos últimos absorben luz de longitudes de onda entre 320 a 500 nm y transmiten esta energía a la proteína, la que cambia su conformación y genera señales que la célula interpreta, generando respuestas que van desde cambios de pH intracelular, hasta regulación de la expresión de genes y síntesis de novo de proteínas que participan en el crecimiento celular, fotosíntesis y metabolismo de azúcares y aminoácidos.

Criptocromos

Los criptocromos son una familia de Flavoproteínas que actúan como fotorreceptores de luz UV-A/azul. Estas proteínas están asociadas a dos cromóforos, Flavina Adenina Dinucleótido (FAD) y Metiniltetrahidrofolato (MTHF), en su dominio PHR (región homóloga a fotoliasa, Fig. 4). La luz captada por el cromóforo es transformada en energía química que se transfiere a la proteína provocando un cambio conformacional que promueve su fosforilación in vivo. Este proceso es esencial para la actividad biológica de los criptocromos. En la planta modelo *Arabidopsis thaliana* se han caracterizado dos criptocromos (CRY1 y CRY2) que participan en distintos procesos regulados por luz azul (Tabla 1). En plantas jóvenes, *Cry2* se expresa en altos niveles en los primordios de la raíz y el tallo y presenta baja expresión en hipocotilo, raíz y cotiledones. Asimismo, *Cry1* manifiesta una fuerte expresión en prácticamente todos los tejidos aéreos y está ausente en raíces. Dicha expresión es regulada por el reloj circadiano de la planta.

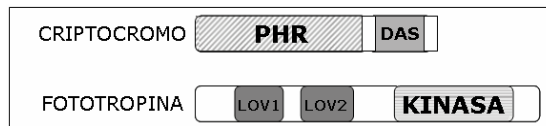


Fig 4. Esquema de los dominios de los fotorreceptores de luz azul / UV-A.

Intracelularmente, *Cry2* se acumula continuamente en el núcleo y es bastante inestable frente a la luz, siendo degradado por el proteosoma. Por el contrario, *Cry1* se encuentra en el núcleo sólo en condiciones de oscuridad, y posee mayor estabilidad frente a la luz. Recientes investigaciones han mostrado la capacidad de los criptocromos para interactuar con la cromatina en el núcleo a través de su extremo carboxilo terminal, el cual actúa como un dominio de interacción proteína-proteína.

Como se ha mencionado previamente, numerosos estudios han asociado la función de criptocromos en la de-etiolación y fotomorfogénesis con proteínas COP1 y fitocromos. Se ha mostrado que COP1 (proteína del complejo de ubiquitinilación, que marca las proteínas que deben ser degradadas) interactúa con el dominio carboxilo terminal de *Cry 1* y *2*. Esta interacción, permitiría regular la traslocación de COP1 al núcleo de la célula frente a un estímulo de luz azul. Una vez en el núcleo, COP1 se uniría a HY5, un factor de transcripción que regula la expresión de genes que participan en la fotomorfogénesis. En oscuridad *Cry1* y COP1 viajan al núcleo permitiendo la degradación de Hy5, impidiendo la expresión de genes que participan en fotomorfogénesis. Por el contrario, frente a un estímulo de luz, CRY1 y COP1 son excluidos del núcleo permitiendo la acumulación de Hy5 y por consiguiente la activación de la expresión de genes fotomorfogénicos.

Fototropinas

Las fototropinas son una familia de Flavoproteínas que actúan como fotorreceptores de luz UV-A/azul. Estas proteínas están asociadas al cromóforo Flavina Mononucleótido (FMN) en cada uno de sus dominios LOV (dominio que responde a estímulos de luz y cambios en concentraciones de oxígeno y de voltaje, Fig. 4).

Fototropinas poseen actividad Ser/Thr quinasa en su dominio carboxilo terminal, el cual es el responsable de transducir la señal luminosa censada. En *Arabidopsis thaliana* se han caracterizado dos fototropinas, PHOT1 y PHOT2. *Phot1* se expresa uniformemente en hojas y se acumula en la membrana plasmática de células de la epidermis, mesófilo y células guardianas. En la Tabla 1 se enumeran los procesos biológicos de la planta en los que estos fotorreceptores participan.

Ambas fototropinas regulan su expresión por luz. A alta intensidad luminosa *Phot1* disminuye su expresión, mientras *Phot2* disminuye su expresión en oscuridad. A su vez, ambas fototropinas se acumulan en la membrana plasmática. En *Arabidopsis thaliana*, mutaciones que provocan la pérdida de función de estas fototropinas permitieron dilucidar el rango luminoso de respuesta de estos fotorreceptores. En ausencia de *Phot1* (mutantes *phot1*), la planta es incapaz de generar una respuesta fototrópica frente a bajas intensidades luminosas, mientras que en ausencia de *phot2*, la planta presenta una respuesta fototrópica normal. Sin embargo, en ausencia de ambas fototropinas, la planta es incapaz de generar respuesta fototrópica bajo cualquier intensidad luminosa. Estos resultados permitieron concluir que *Phot1* participa en respuesta frente a baja intensidad luminosa, mientras *Phot2* participa en la

respuesta a altas intensidades luminosas. Se cree que estos fotorreceptores al igual que los de la familia de *Cry* son capaces de transmitir el estímulo luminoso a la célula activando una cascada de señales de transducción.

En condiciones de reposo, las fototropinas se acumulan en la membrana plasmática. Cuando el cromóforo asociado al sitio LOV siente la luz, transmite a la parte proteica de la fototropina energía que le permite a ésta viajar al citoplasma, donde actúa como quinasa, fosforilando a su sustrato correspondiente. Río abajo de las fototropinas, existen proteínas como NPH3 y RPT2, que son capaces de interactuar con factores de transcripción. Se ha demostrado que el factor de transcripción ARF7 (factor de respuesta a auxina 7) es regulado río abajo de la activación de fototropinas frente a un estímulo luminoso. Interessantemente, en la respuesta fototrópica, se generan cambios en la dirección del crecimiento de la planta, proceso en el cual participa activamente la hormona auxina.

RESUMEN

La radiación solar es un factor determinante en el desarrollo de vida sobre la faz de la tierra, permitiendo la evolución de organismos desde el origen de los sistemas aeróbicos hasta hoy, donde los cambios en la composición atmosférica exponen a los seres vivos a nuevas intensidades y longitudes de onda de radiación solar, obligándoles a generar adaptaciones que les permitan sobrellevar estos cambios ambientales.

Las plantas al ser incapaces de huir de una situación adversa tal como altas intensidades de luz al medio día, han desarrollado interesantes adaptaciones que les permiten sentir la luz de distintas longitudes de onda y diferentes intensidades y generar respuestas celulares que se traducen en un proceso fisiológico como la reorientación del crecimiento en órganos y en la planta completa. Procesos como germinación, fotomorfogénesis y fotoperiodicidad, son regulados por luz roja/roja lejana, la que es percibida, gracias a la existencia de moléculas receptoras conocidas como fitocromos. El fototropismo y la reorientación de cloroplastos intracelularmente, así como la síntesis de clorofila, son procesos regulados por la luz azul, la que es sentida por la planta debido a la existencia de receptores conocidos como criptocromos y fototropinas.

Glosario de términos y abreviaciones

CHS: Chalcona sintetasa, enzima clave de la vía de los fenilpropanoides

CABs: proteínas que se unen a las clorofilas. Del inglés "chlorophyll "A" binding"

Elips: proteínas inducidas por luz. Del inglés "early light inducible proteins"

Etiolada(o): planta u órgano de esta, alargados y sin pigmentos fotosintéticos

Luz: se refiere preferentemente a la radiación en el rango visible (400 – 700 nm), es decir aquella radiación a la cual es sensible el ojo humano (por lo tanto, es incorrecto hablar de luz UV o luz IR)

Luz blanca: otra denominación para la luz visible

PAR: del inglés "photosynthetic active radiation" (400 – 700 nm)

Sésil: anclado a un sustrato

RBCS: subunidad de la enzima Rubisco

Rubisco: Ribulosa Bifosfato Carboxilasa Oxidasa. Enzima fijadora de CO₂ en el ciclo de Calvin y Benson.

Preguntas y Problemas

- 1.- ¿Entre qué rangos de longitudes de onda del espectro electromagnético se encuentra la radiación fotobiológicamente activa?
- 2.- ¿Qué efectos atmosféricos tiene la radiación solar de alta energía?
- 3.- Explique por qué la radiación solar entre las longitudes de onda de 400 y 1000 nm es determinada como biológicamente activa.
- 4.- ¿Qué tipo de longitudes de onda participan en la regulación de la fotomorfogénesis en plantas?
- 5.- Señale comparativamente tres características de plantas fotomórficas y skotomórficas, respectivamente.
- 6.- En plantas, ¿Qué tipo de moléculas absorben luz de longitud de onda entre 510-600 nm y cual es su función biológica?

- 7.- Explique brevemente como se determinó que la luz rojo/rojo lejano participa en la germinación de semillas y que el fotorreceptor es una sola proteína con dos fotoestados intercambiables.
- 8.- Describa las características moleculares de los fitocromos y su actividad enzimática
- 9.- ¿Cómo son regulados los fitocromos en Arabidopsis?
- 10.-Describa los procesos fisiológicos en los que participan PHYA y PHYB respectivamente.
- 11.-¿Cuál es el modo de acción de los fitocromos a nivel celular?
- 12.-Enumere los tipos de receptores de luz UV-A/azul presentes en plantas.
- 13.-Describa brevemente la composición molecular de los receptores de luz UV-A/azul.
- 14.-Respecto de los criptocromos ¿Cómo actúan a nivel celular?
- 15.-¿Qué procesos fisiológicos y celulares son regulados por la luz azul en plantas?
- 16.-Compare funciones entre criptocromos y fototropinas.
- 17.-¿Qué estrategia experimental usaría para probar que las fototropinas están involucradas en sentir diferentes intensidades de luz azul?
- 18.-Respecto de las fototropinas, describa sus funciones celulares y su actividad intracelular.
- 19.-Nombre al menos dos proteínas que participen transduciendo las señales de luz azul, río abajo de las fototropinas y mencione el rol celular de ellas.
- 20.-Proponga una hipótesis simple del por qué de la inocuidad de la luz infrarroja para los seres vivos.

Lecturas Generales

- BANERJEE R & A BATSCHAUER. 2005. Plant blue-light receptors. *Planta*. 220:498-502
- BRIGGS WR & JM CHRISTIE. 2002. Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors. *Trends in Plant Science*. 7(5): 204-210.
- GYULA P, E SCHÄFER & F NAGY. 2003. Light perception and signalling in higher plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(5):446-452.
- LIN C. 2002. Blue light receptors and signal transduction. *The plant Cell*, S207-S225.
- LIN C & D SHALITIN. 2003. Cryptochrome structure and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 54: 469-96
- PINTO M & C LIZANA. 2004. Respuestas y mecanismos de protección en plantas a la radiación ultravioleta – B. In *Fisiología Ecológica en Plantas*, H. M. Cabrera (ed). Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso, 43 – 58
- TAIZ L & E ZEIGER. 1998. Chapter 17: Phytochromes. *Plant Physiology*. Fourth Edition. Sinauer Associates. Sunderland, MA.
- TAIZ L & E ZEIGER. 1998. Chapter 18: Blue-Light Responses: Stomatal Movements and Morphogenesis. Fourth Edition. Sinauer Associates. Sunderland, MA.
- TREWAVAS A. 2000. Chapter 18. Signal Perception and Transduction. Eds. Buchanan BB, Gruissem W, Jones R. *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. Eds, American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland, USA.
- WMO (World Meteorological Organization) 1994. Scientific assessment of ozone depletion. Executive Summary of WMO report N° 37 pp 1 – 12.

Literatura Citada

- BORTHWICK HA, SB HENDRICKS, MW PARKER, EH TOOLE & VK TOOLE. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 38: 662-666.
- BUTLER WL, KH NORRIS, HW SIEGELMAN & SB HENDRICKS. 1959. Detection, assay and preliminary purification of the pigment controlling photosensitive development of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 45:1703-1708.
- COCKELL CS, K SCHERER, G HORNECK, P RETTBERG, R FACIUS, A GUGG-HELMINGER, C DRISCOLL & P LEE. 2001. Exposure of arctic field scientists to ultraviolet radiation evaluated using personal dosimeters. *Photochem Photobiol.* 74(4):570-578.
- FLINT LH. 1936. The action of radiation of specific wave-lengths in relation to the germination of light-sensitive lettuce seed. *Proc. Int. Seed Test. Assoc.* 8: 1-4.
- JANSEN M, V GABA & BM GREENBERG. 1998. Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends in Plant Science* 3(4): 131 –134

- KARENTZ D. 1991. Ecological considerations of Antarctic ozone depletion. *Antarctic Science* 3 (1):3-11
- SULLIVAN JA & XW DENG. 2003. From seed to seed: The role of photoreceptors in Arabidopsis development. *Dev. Biol.* 260: 289-297.
- VIERSTRA RD & PH QUAIL. 1983. Photochemistry of 124 Kilodalton Avena Phytochrome In Vitro. *Plant Physiol.* 72(1):264-267