

Capítulo 26: Fotomorfogénesis

Fotorreceptores. Los fitocromos.
Efectos en función de la cantidad de luz.
Adaptación a las condiciones de luz.
Modo de acción celular y molecular.
Fotocontrol de la expresión génica.
Acciones fotomorfogénicas.

Fotomorfogénesis: regulación de la morfogénesis por la luz

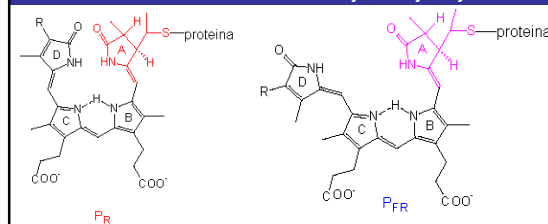
- Manifestaciones:
 - Reproducción: floración y germinación de semillas
 - Desarrollo vegetativo: morfología
- Régimen de luz:
 - Oscuridad = etiolación -> escotomorfogénesis
 - Luz -> morfogénesis normal

fotorreceptores

- Fitocromos: de luz roja y roja lejana (el pigmento es azul-verdoso).
- Criptocromos: flavoproteínas, captan luz azul y UV, máximo a $\lambda = 370$ nm. Cromóforos pterina y flavina.
- Fototropinas: flavoproteínas, absorben luz azul. Acciones: fototropismo y regulación de estomas.
- ¿otros?

Fitocromos: proteína + pigmento

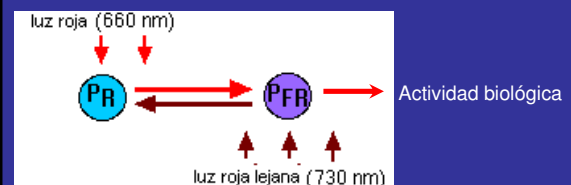
- Homodímero: cada péptido lleva un cromóforo
- Cromóforo: tetrapirrol lineal, modifica su estructura al absorber luz roja o roja lejana:



Tipos de fitocromos:

grupo	Proteína	Cromóforo	forma	Función
I	A (sólo Angiospermas)	Pfr Pr	A-Pfr A-Pr	Etiolado (reprimida por luz)
II	B, D y E	Pfr Pr	B-Pfr B-Pr etc.	crecimiento evitando sombra

Fotoconversiones de los fitocromos

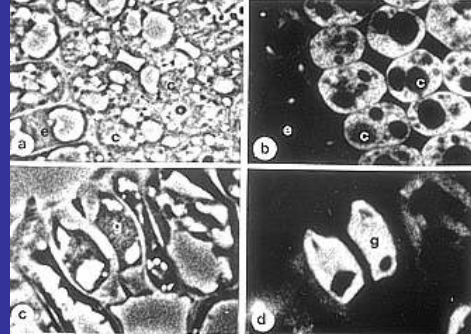


Fitocromos:

- Proteínas poco abundantes: 0,2% del total
- La A es más abundante en oscuridad, A-Pfr se degrada con luz: función de detección de la presencia de luz. Más activa con luz roja lejana que con oscuridad.
- Las de tipo II (B y otras): son igualmente abundantes con luz. Más activas con luz roja.
- Cromóforo:
- Pfr se asocia a membrana nuclear, peroxisomas, mitocondrias, etioplastos, plasmalema y citosol.
- Localización: ápice del tallo, y cofia.

Distribución celular del fitocromo

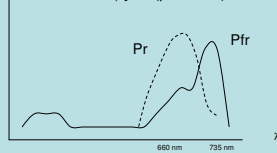
- Arriba: células epidérmicas en oscuro, en comparación con la fluorescencia de las células corticales, tras aplicar inmuno-fluorescencia al fitocromo.
- Abajo: fitocromo (brillante) en estomas.



Acciones:

- **Lenta:** activación de genes (floración, síntesis de antocianinas, crecimiento de hojas y cloroplastos). Irreversible.
- **Rápida:** reversible. Polarización de membranas
- **Equilibrio de la fotoconversión:**
- **Rojo:** Pr → Pfr en un 75-85%
- **Rojo lejano:** Pfr → Pr (97%)
- **Oscuridad:** Pfr se degrada
- **Valor de fotoequilibrio:**
- $\Phi = \text{Pfr}/(\text{Pfr} + \text{Pr})$

Fig. 3: espectros de acción del fitocromo Pfr (línea continua) y Pr (punteada).



Efectos en función de la cantidad de luz

1. de fluencia muy baja: 1 nmol*m⁻².

- crecimiento del mesocótilo y del coleoptilo de plántulas etioladas de gramíneas, (por ejemplo, avena).
- Basta una pequeñísima cantidad de fitocromo activo (0,02%) para que se induzca la respuesta, que no puede ser anulada por luz roja lejana
- Porque siempre queda Pfr (3%).
- En semillas sensibles a A-Pfr: incluso la luz roja lejana induce lo suficiente.
- ¡Arar de noche!

de fluencia baja: de 1 μmol*m⁻² a 1 mmol*m⁻².

- En semillas sensibles a la luz roja es eficaz, pero no al RL, por control del B-Pfr: Se da en condiciones de competencia por luz.
- **inducción de germinación de semillas:** posiblemente, el fitocromo activa giberelinas, a su vez estimuladoras de la germinación.
- **aumento de la concentración de citoquininas:**
 - revierten la etiolación por etileno
 - promueven la síntesis de clorofila y expansión de las hojas
 - estimulan la oxidación de auxina, contrarrestando el efecto de ahilamiento del tallo.
- **cambio de cargas superficiales en ápices radiculares,** por acción de la luz. La roja causa una carga positiva y la roja lejana, carga negativa. La luz roja produce despolarización de membranas, y la roja lejana revierte el efecto, incluso hiperpolarizando.

Germinación de Lechuga tras exponer las semillas a luz roja (R) o a roja lejana (RL)

Tratamiento	Germinación (%)
ninguno	8,5
R	98
R + RL	54
R + RL + R	100
R + RL + R + RL	43
R + RL + R + RL + R	99
R + RL + R + RL + R + RL	54
R + RL + R + RL + R + RL + R	98

de fluencia alta: radiación continua de más de $10 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2}$, durante horas

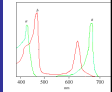
- Mantiene un bajo nivel de Pfr-A
- El criptocromo es necesario

• Acciones:

- Floración
- Síntesis de antocianinas en plántulas y frutos
- Apertura del gancho epicotilar
- Crecimiento de cotiledones
- Inhibición del alargamiento del hipocotilo
- Inhibición de etileno

Adaptación de las plantas a la luz

- La cubierta vegetal (clorofilas) absorbe luz roja
- Es transparente al rojo lejano: las plantas del suelo tienen menos Pfr
- Consecuencia: tallos largos y delgados, no ramificados, que buscan la luz
- Las especies de sombra son menos sensibles
- Semillas pequeñas (pocas reservas): "esperan" a germinar con luz: el Rojo Lejano inhibe su germinación
- Hipógeas (grandes reservas): no necesitan luz para germinar.



Ambiente	Densidad de flujo	Relación
	fotónico ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Rojo/Rojo Lejano
Medio día	1900	1,19
Ocaso	26	0,96
Luna	0,005	0,94
Cubierta vegetal	17,7	0,13
Suelo (5 mm profundidad)	8,6	0,88
Lago (1 m profundidad)	300 a 1200	1,2 a 17,2

Modo de acción celular y molecular

- Asociación a membranas: fitocromo activo tiene afinidad por las bicapas lipídicas, y facilita la permeabilidad de iones. su unión inicial puede ser iónica, pero reforzada por atracción hidrofóbica.
- El fitocromo regula las funciones de las membranas: puede causar cambios de polarización eléctrica en pocos segundos. Modula el flujo de Ca^{+2} a través del plasmalema, y de otros iones (K^+ en seismonastia de las hojas de mimosa).
- El calcio y la calmodulina pueden mediar respuestas bajo influencia del fitocromo
- estímulo de la transcripción: el nivel de ARN sube por acción del rojo, estimulando la enzima rubisco.

Fotocontrol de la expresión génica:

- Genes de la fotosíntesis, síntesis de clorofila, etc.
- La luz roja estimula, y la roja lejana revierte:
 - Gen de *rbcS*
 - Gen *cab* (complejo antena clorofila a/b del fotosistema 2)
- El Fitocromo A-Pfr es retroinhibidor de su propio gen

Acciones fotomorfogénicas:

- En Dicotiledóneas:
 - Alargamiento del hipocótilo: inhibido por luz azul (CRY) o roja (B-Pfr), o bien por rojo lejano intenso (A-Pfr)
 - gancho epicotilar:
 - producido por etileno,
 - anulado por Pfr
- En Gramíneas:
 - mesocótilo: igual que el hipocotilo
- Generales:
 - Crecimiento de hojas: estimulado por luz blanca
 - Desarrollo de cloroplastos:
 - En pino silvestre: por luz roja (2 min después, ya no es reversible)
 - Orientación en algas y esporas de plantas inferiores