

IL FITOCROMO



RUOLO DELLA LUCE NEGLI ORGANISMI VEGETALI



FONTE DI ENERGIA

SEGNALE

CRESCITA

ADATTAMENTO
ALL'AMBIENTE

PROCESSI DETERMINATI DALLA LUCE

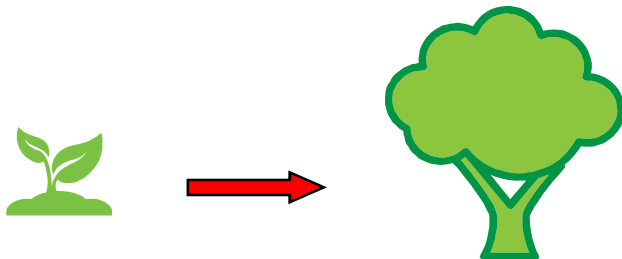


FOTOSINTESI

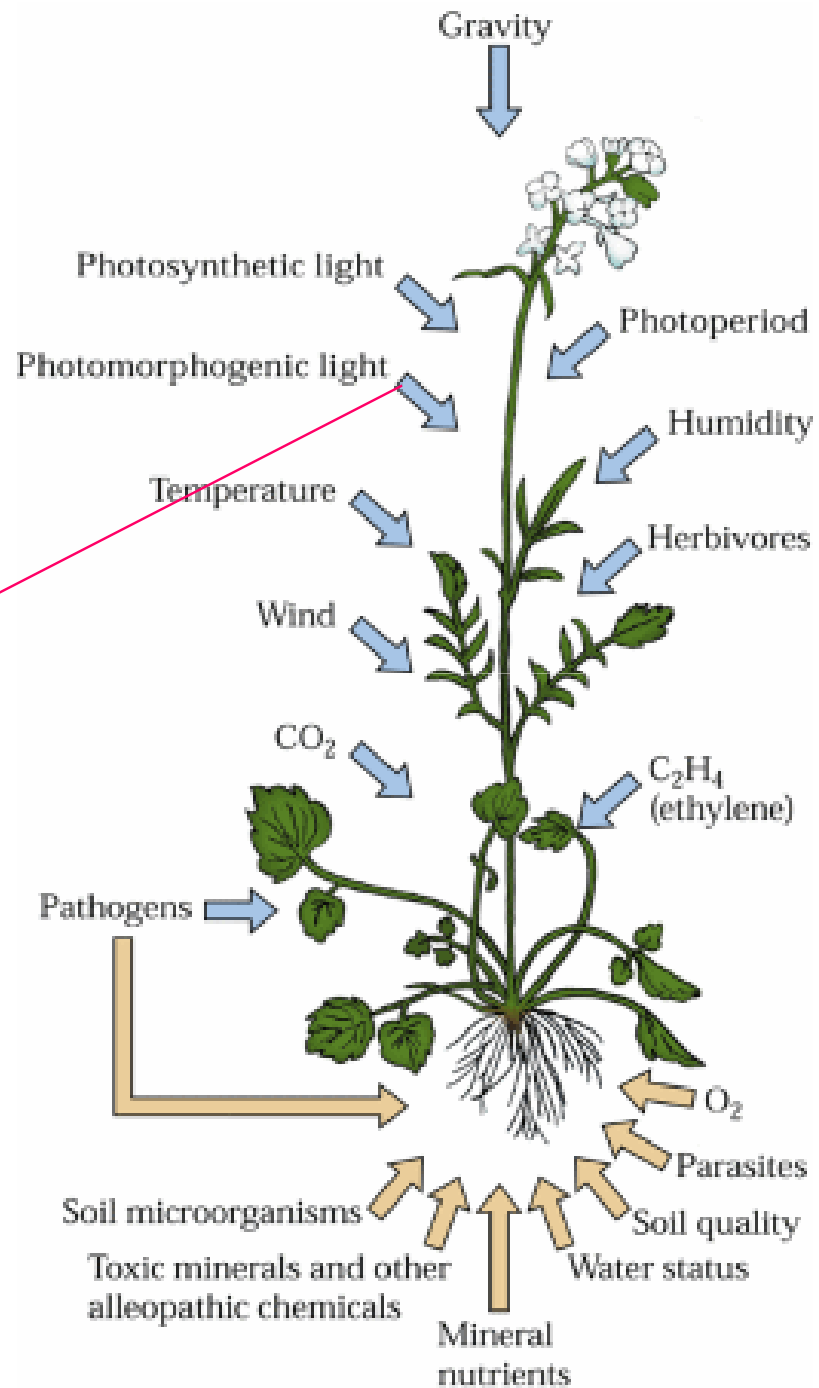
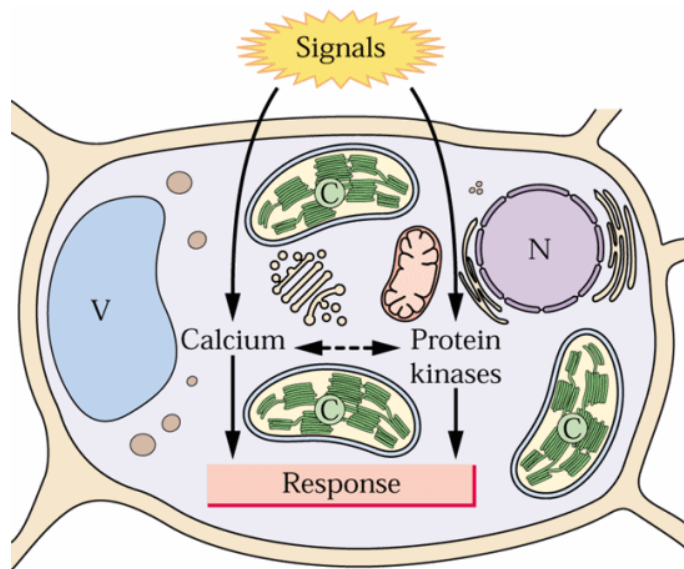
FOTOMORFOGENESI

FOTOTROPISMO

FOTOPERIODISMO



La luce come segnale



luce blu



fototropismi
movimenti cloroplasti
movimenti stomatici



criptocromo
fototropine

luce rossa

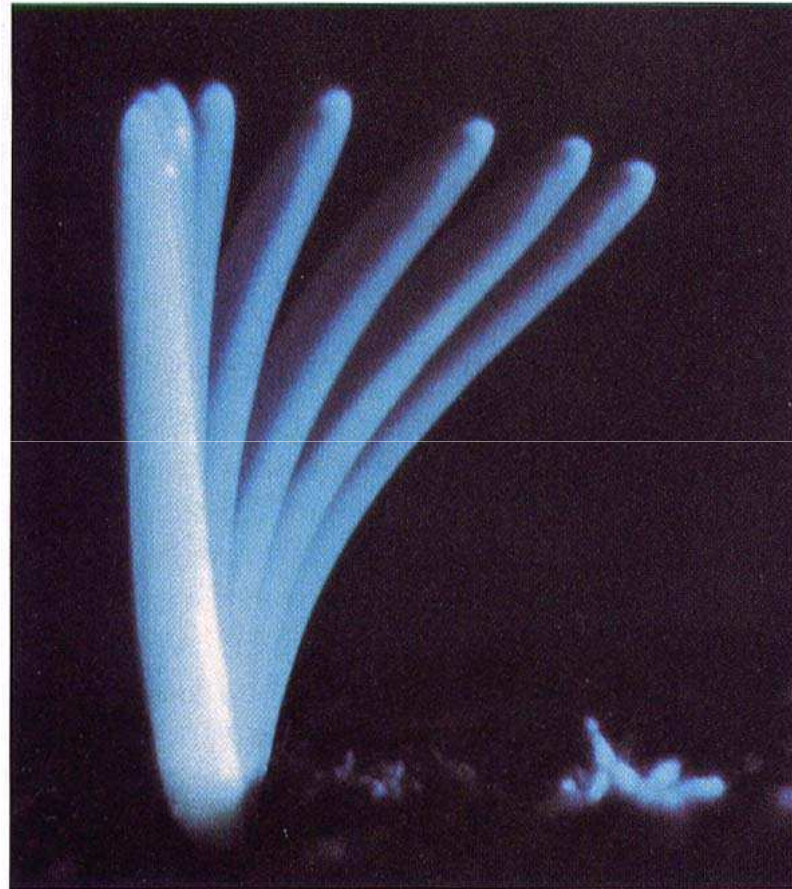


fotomorfogenesi

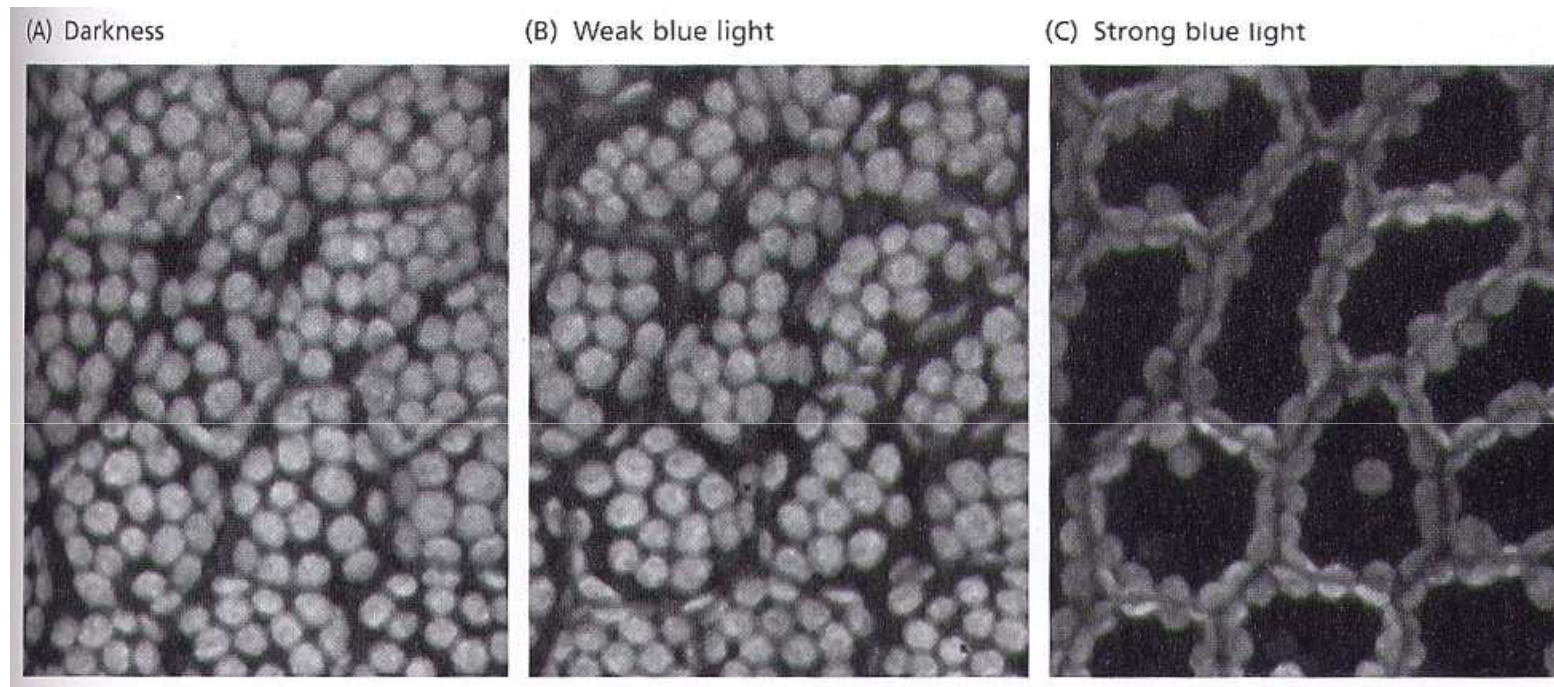


fitocromo

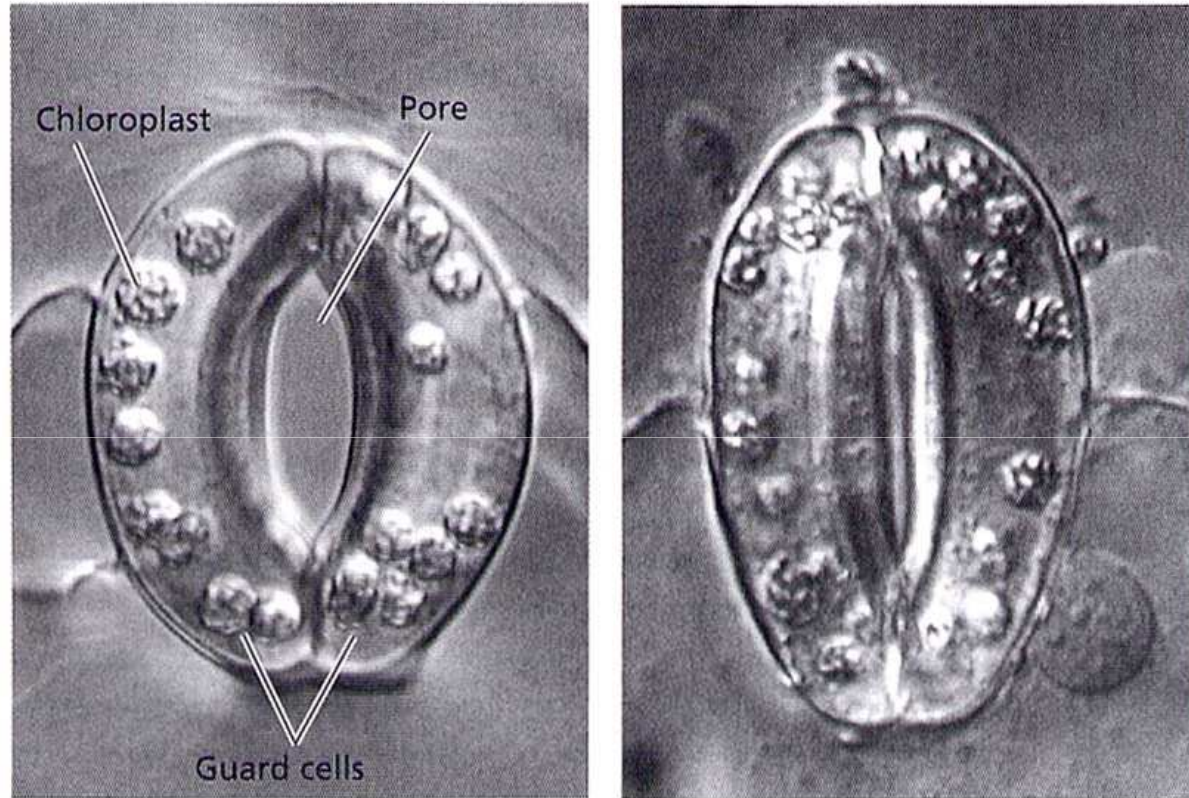
luce blu



fototropismo



movimenti dei cloroplasti



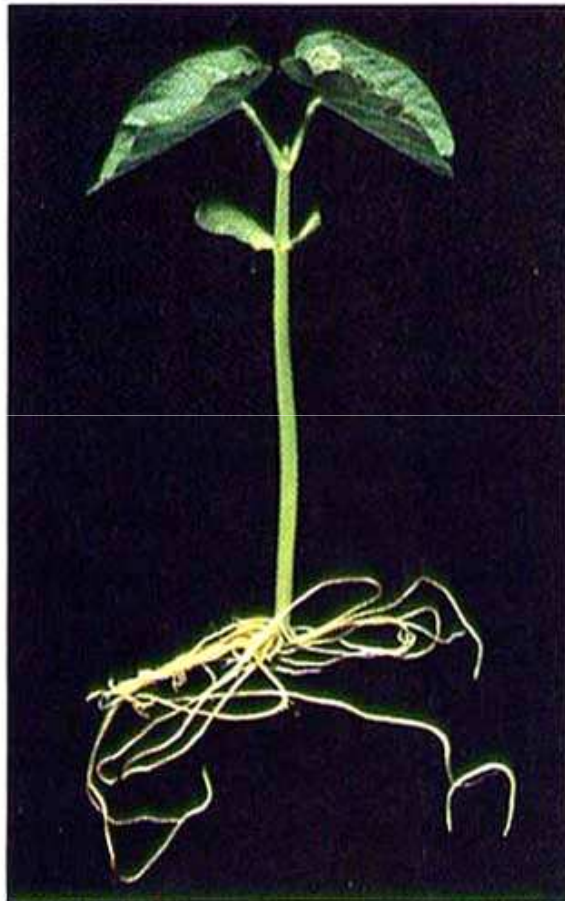
movimenti stomatici

luce rossa

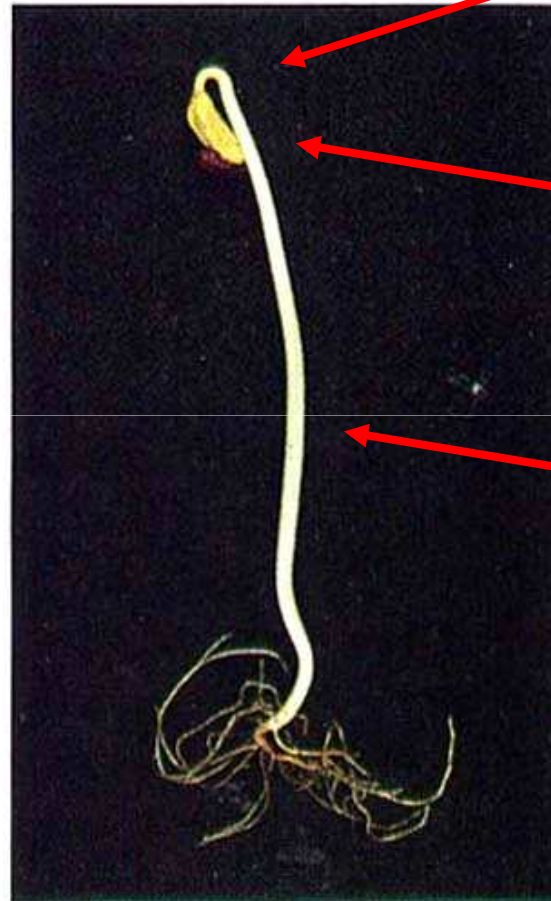


FOTOMORFOGENESI

(C) Light-grown bean



(D) Dark-grown bean

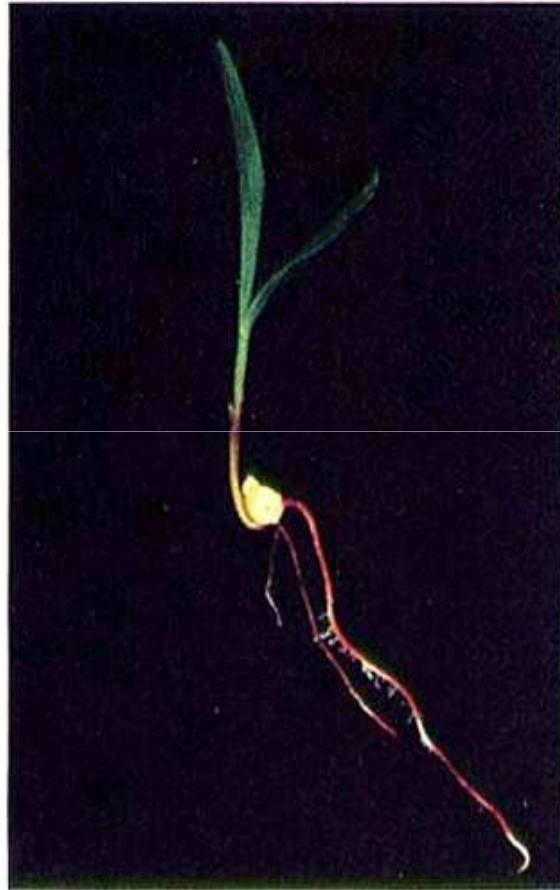


apice ripiegato ad
uncino

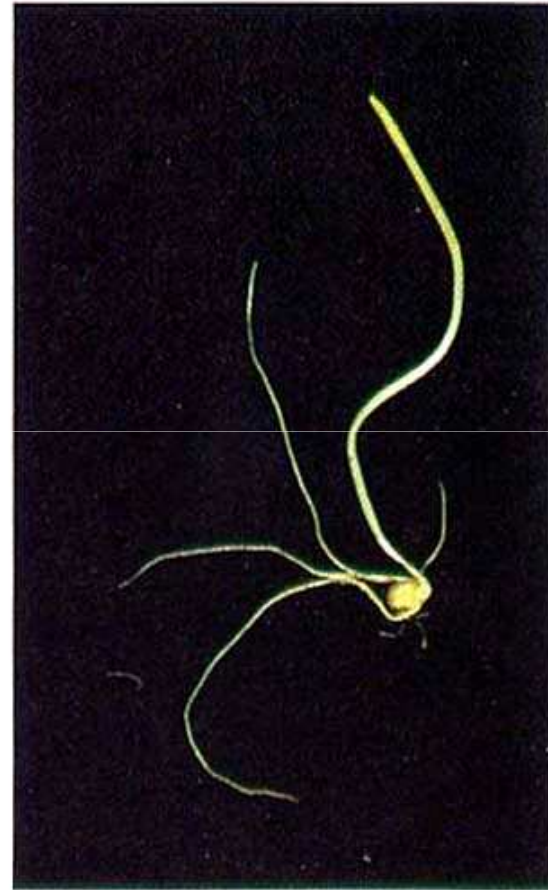
foglie non
sviluppate

fusto
allungato

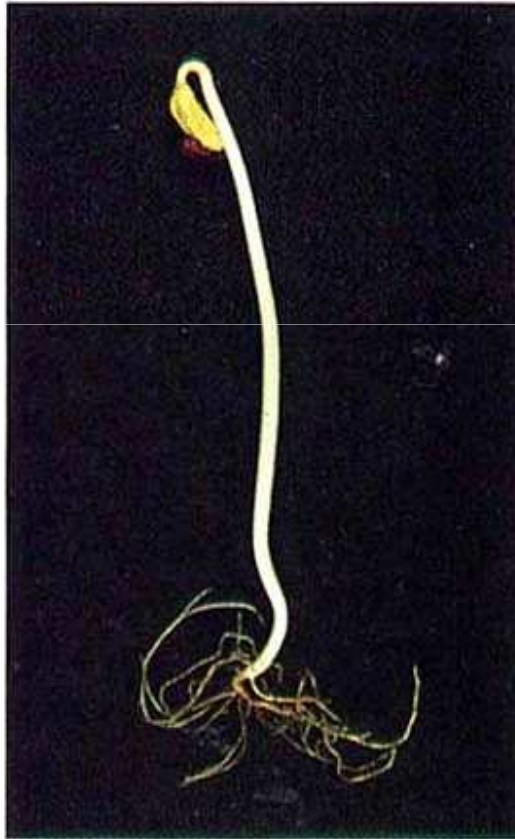
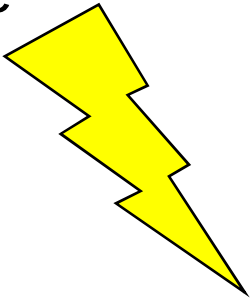
(A) Light-grown corn



(B) Dark-grown corn



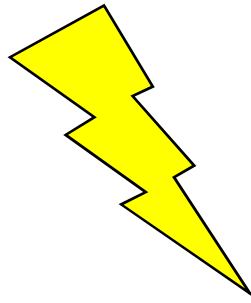
luce



decremento della velocità di
allungamento del fusto

sviluppo delle foglie

sintesi di pigmenti fotosintetici



fotorecettore

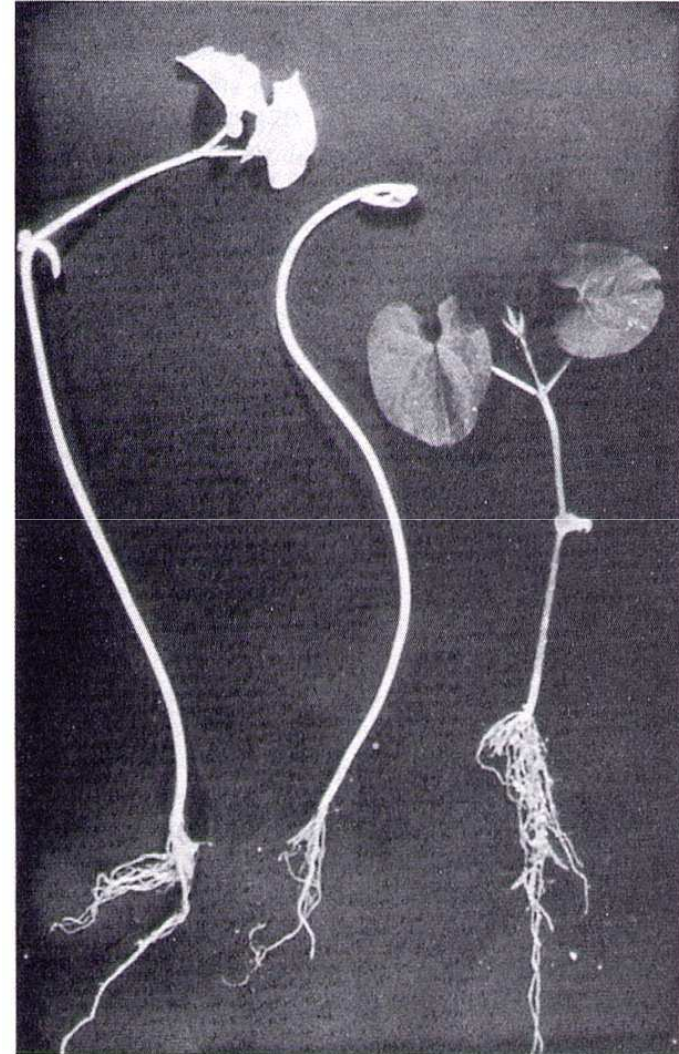


risposta fisiologica

anni '30

gli effetti morfogenetici sono
causati dalla luce rossa
(**650-680 nm**)

questi effetti possono essere
soppressi da un irraggiamento
successivo con luce rosso-lontano
(**710-740 nm**)



fotomorfogenesi in piantine di fagiolo

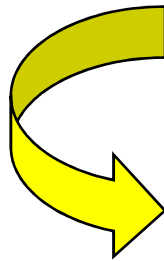


Tabella 17.1 Risposte fotoreversibili tipiche indotte dal fitocromo in una varietà di piante superiori e inferiori.

Gruppo	Genere	Stadio di sviluppo	Effetti della luce rossa
Angiosperme	<i>Lactuca</i> (lattuga)	Seme	Promuove la germinazione
	<i>Avena</i> (avena)	Pianticelle (eziolate)	Promuove la de-eziolatura (ma anche lo srotolamento della foglia)
	<i>Sinapis</i> (senape)	Pianticelle	Promuove la formazione dei primordi fogliari, lo sviluppo delle foglie primarie e la produzione di antocianine.
	<i>Pisum</i> (pisello)	Adulto	Inibisce l'allungamento dell'internodo
	<i>Xanthium</i> (lappola)	Adulto	Inibisce la fioritura (risposta fotoperiodica)
Gimnosperme	<i>Pinus</i> (pino)	Pianticelle	Aumenta la velocità di accumulo della clorofilla
Pteridofite	<i>Onoclea</i> (felce sensibile)	Giovane gametofito	Promuove l'accrescimento
Briofite	<i>Polytrichum</i> (muschio)	Germoglietto	Promuove la replicazione plastidiale
Clorofite	<i>Mougeotia</i> (alga)	Gametofito maturo	Promuove l'orientamento del cloroplasto in risposta a una luce debole direzionale



Dark



Red



Red Far-red



Red Far-red Red



Red Far-red Red Far-red

germinazione di
semi di lattuga

IPOTESI I

esistono due fotorecettori, uno che assorbe la luce rossa, l'altro che assorbe la luce rosso-lontano, che agiscono in maniera antagonista

IPOTESI II

un unico fotorecettore esiste in due forme interconvertibili, una forma che assorbe la luce rossa , l'altra che assorbe la luce rosso-lontano

Borthwick, 1952

**dimostrazione delle proprietà di
interconvertibilità del fitocromo**

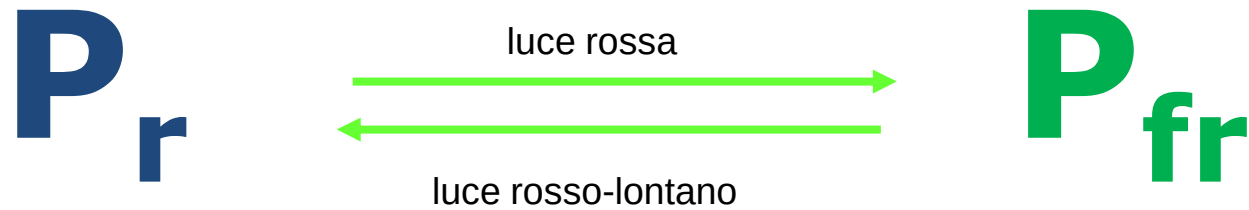
nelle piante eziolate il fotocromo esiste in una forma in grado di assorbire la luce rossa

P_r

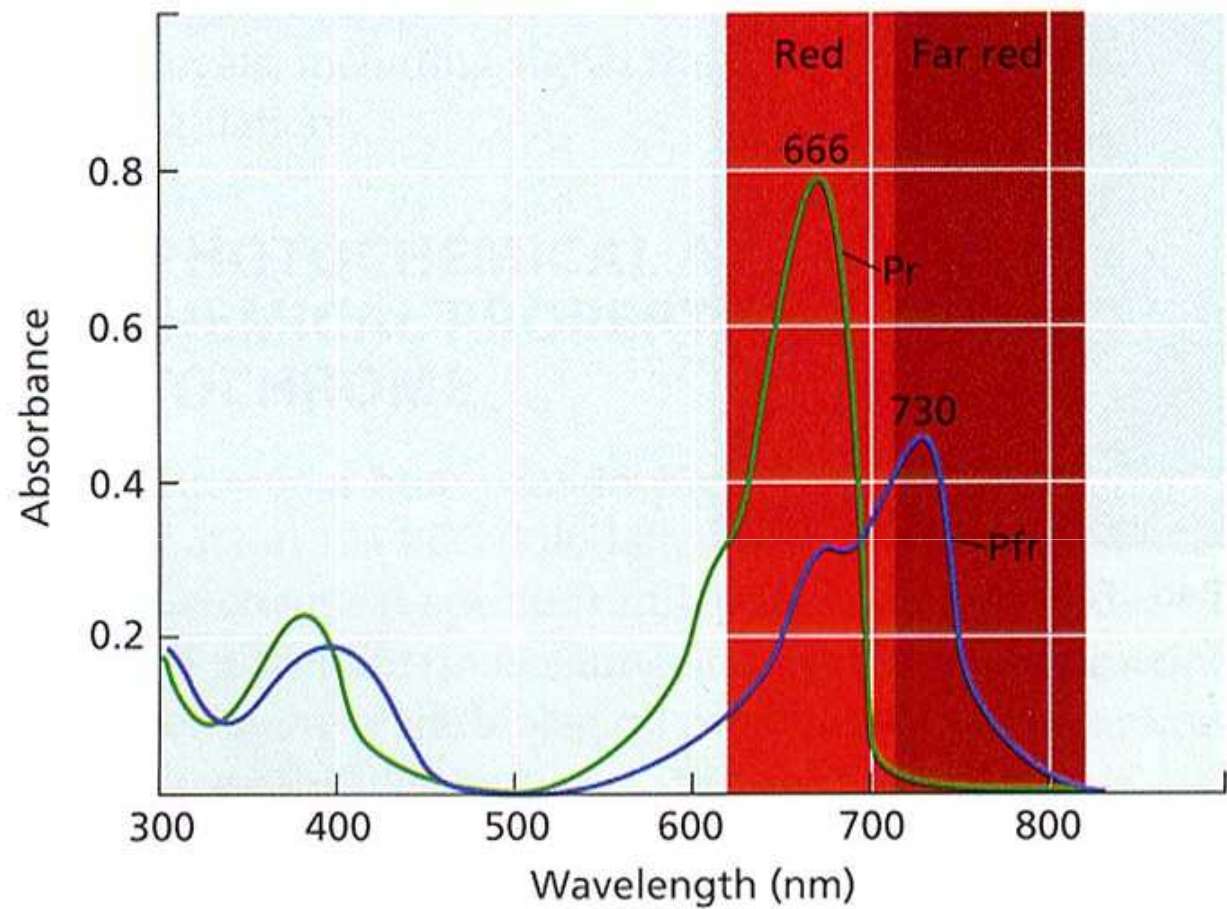
la forma P_r è convertita dalla luce rossa in una forma in grado di assorbire la luce rossa-lontano

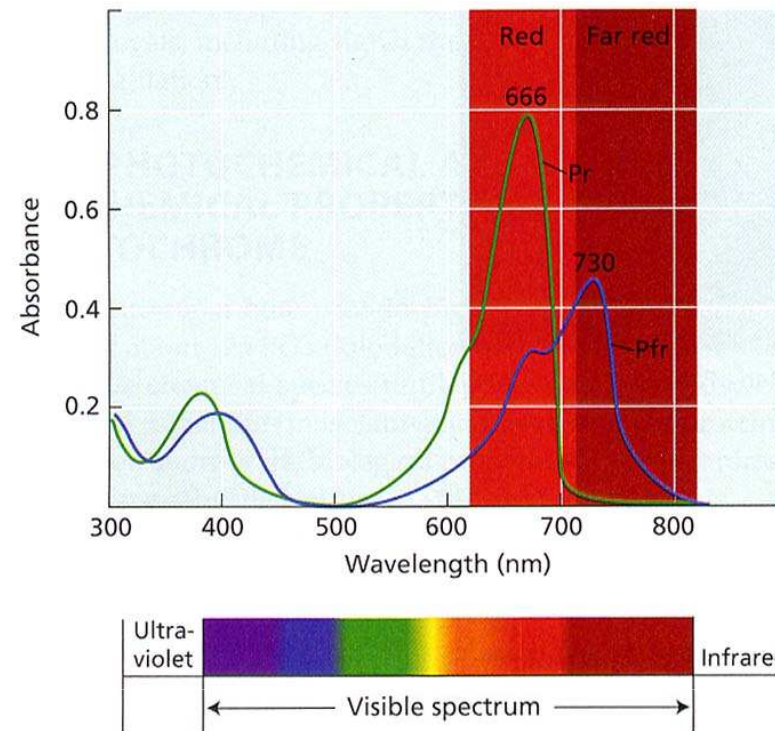
P_{fr}

la forma P_{fr} è convertita dalla luce rossa-
lontano nella forma P_r



spettri di assorbimento del fitocromo

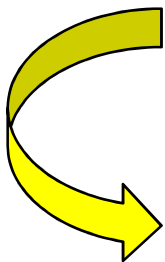




entrambe le forme assorbono nel blu

il P_{fr} assorbe anche nel rosso

il P_r assorbe nel rosso-lontano



non è possibile convertire tutto il P_r in P_{fr} e viceversa

IN NATURA SI HA COMPRESENZA DELLE DUE FORME

EQUILIBRIO FOTOSTAZIONARIO DEL FITOCROMO

Pfr/Pt

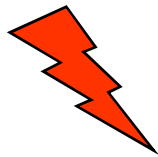
I VALORI DI QUESTO EQUILIBRIO REGOLANO ALCUNE

RISPOSTE ADATTATIVE DELLE PIANTE ALLE DIVERSE

CONDIZIONI DI ILLUMINAZIONE (p es FUGA DALL'OMBRA)

EQUILIBRIO FOTOSTAZIONARIO

luce
rossa



85% P_{fr}

15% P_r

luce
rossa-lontano



97% P_r

3% P_{fr}

qual è la forma attiva del fitocromo?

luce rossa  risposta

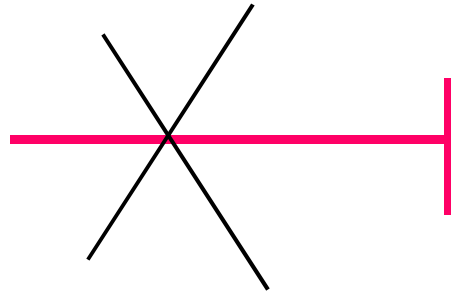
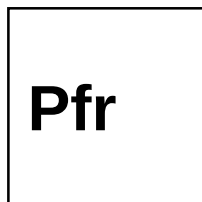
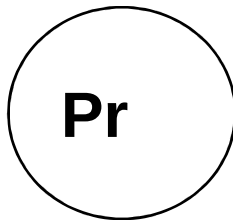
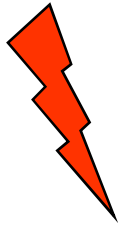
luce rossa  converte P_r in P_{fr}

le risposte mediate dal fitocromo sono causate dalla scomparsa di P_r o dalla formazione di P_{fr} ?

Ipotesi 1

Il Pr è la forma attiva

R

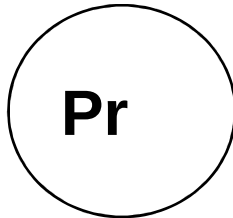
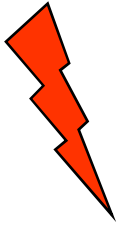


fotomorfogenesi

Ipotesi 2

Il Pfr è la forma attiva

R



fotomorfogenesi

analisi di mutanti con risposte fotomorfogenetiche alterate

In luce **bianca**

wild type: crescita ipocotile inibita



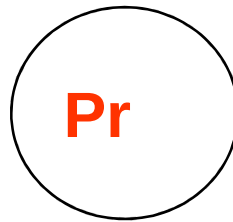
mutanti (*hy*): crescita non inibita



I mutanti *hy* non sintetizzano il fitocromo (Phy B)



no



no



in un mutante privo di fitocromo

se fosse vera l'ipotesi 1

Non è presente il Pr, un inibitore della fotomorfogenesi



Fotomorfogenesi
(Ipocotili corti in luce e buio)

se fosse vera l'ipotesi 2

Non è presente il Pfr, un attivatore della fotomorfogenesi



No
fotomorfogenesi
(Ipocotili lunghi in luce e buio)

mutanti hy



NO
fotomorfogenesi

il Pfr è la forma attiva

PURIFICAZIONE DEL FITOCROMO

anni '60

germogli eziolati di avena

scarsi risultati

bassi livelli di espressione
suscettibile alle proteasi

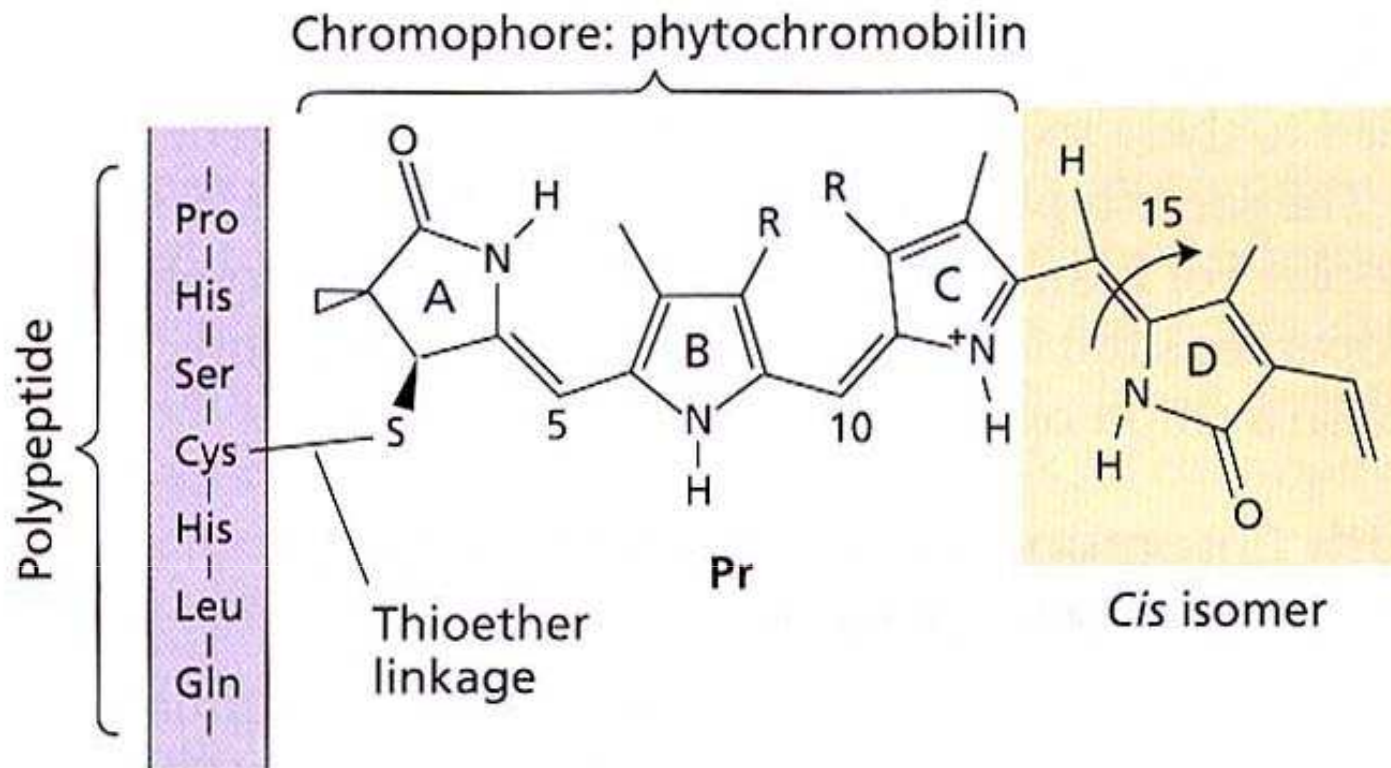
anni '80

omodimero di circa 250 kDa contenente un gruppo cromoforo, la fitocromobilina

ogni subunità è composta da due domini

N-term	70 kDa	cromoforo
--------	--------	-----------

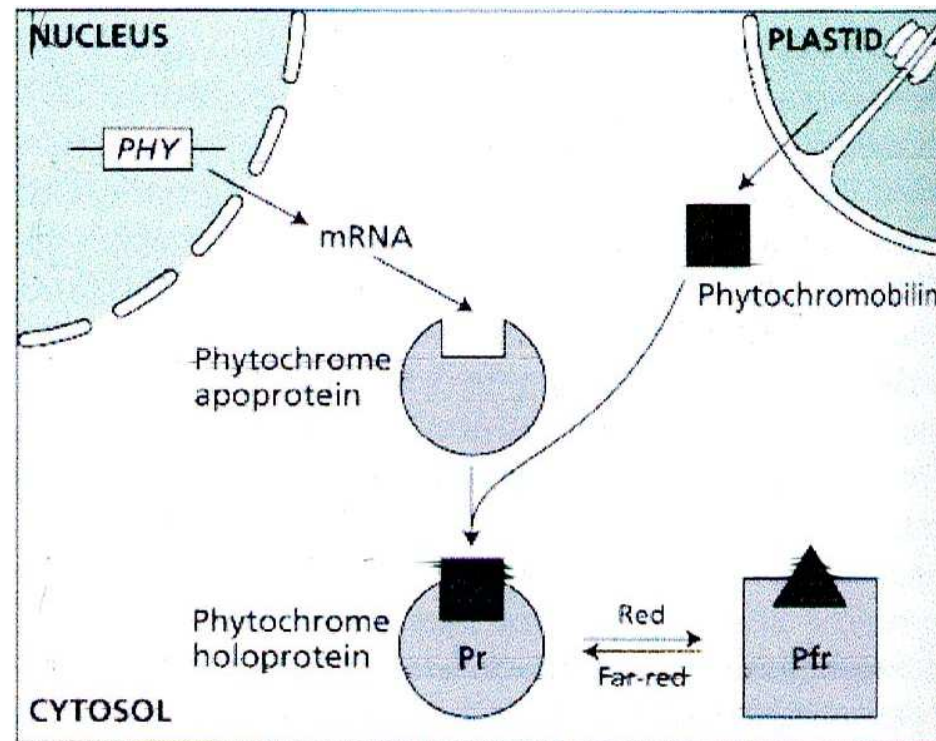
C-term	55 kDa	sito di dimerizzazione
--------	--------	------------------------



viene sintetizzata dai plastidi a partire dall'acido 5-aminolevulinico

dopo la sintesi viene rilasciata nel citosol

l'assemblaggio dell'apoproteina con il cromoforo è autocatalitico



mutanti hy1, hy2: non sintetizzano fitocromobilina

P_r

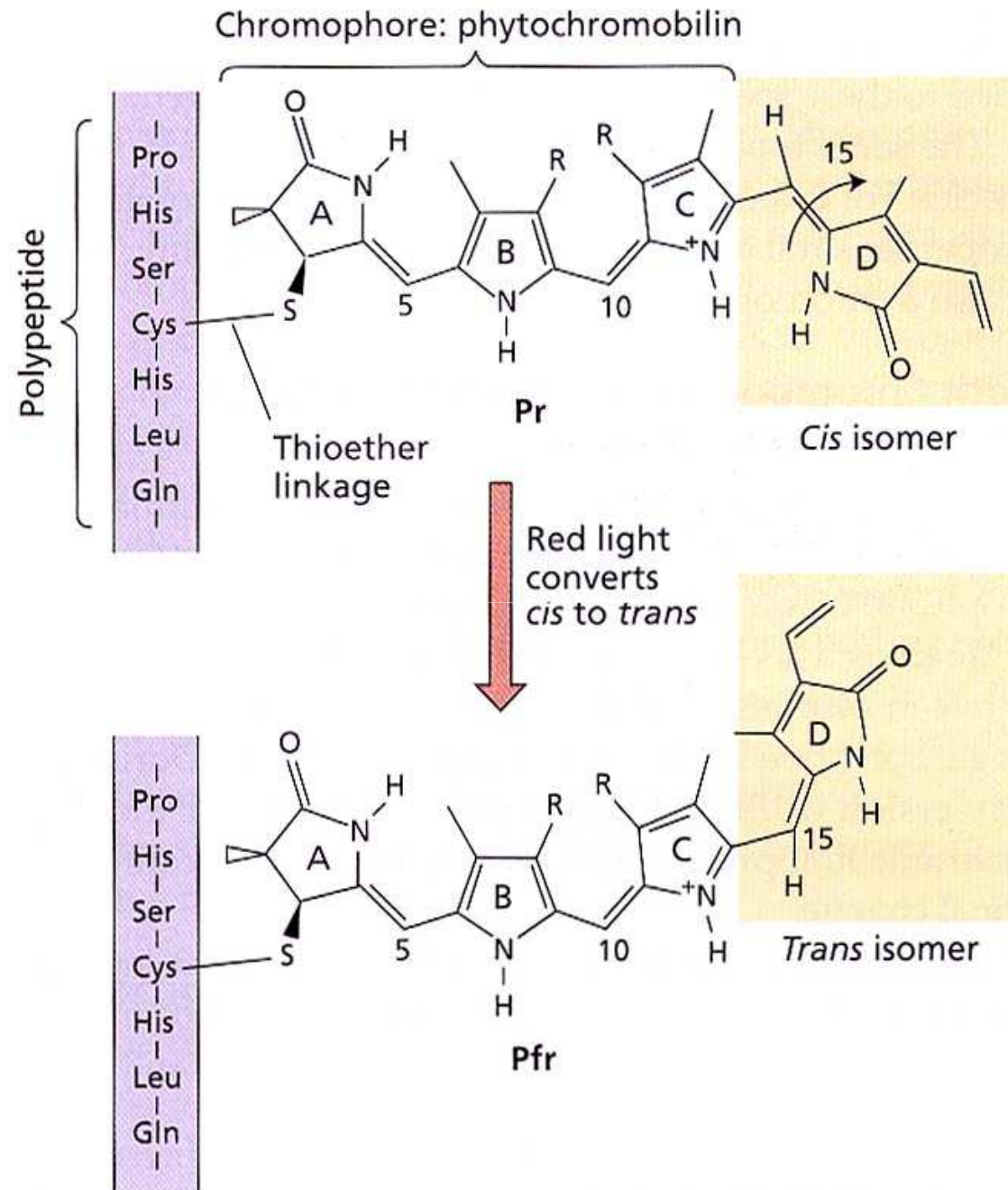


cambiamento
conformazionale cromoforo



cambiamento conformazionale
apoproteina

P_{fr}



primi tentativi di purificazione (avena)



FITOCROMO DI TIPO I E DI TIPO II

piante eziolate	tipo I / tipo II	9:1
------------------------	-------------------------	------------

piante verdi	tipo I / tipo II	1:1
---------------------	-------------------------	------------

OGGI E' PIU' CORRETTO PARLARE DI

FITOCROMI

IL FITOCROMO E' CODIFICATO DA UNA FAMIGLIA MULTIGENICA I CUI MEMBRI
HANNO PROPRIETA' BIOCHIMICHE DIFFERENTI

IN ARABIDOPSIS 5 COMPONENTI: ***PHYA, PHYB, PHYC, PHYD, PHYE***

GLI STUDI INIZIALI ERANO FOCALIZZATI SUL *PHYA* CHE SI ACCUMULA NELLE
PIANTE CRESCIUTE AL BUIO

(MENTRE ALLA LUCE TENDE AD ESSERE DEGRADATO)

clonati i geni del fitocromo
(*PHYA*, *PHYB*, *PHYC*, *PHYD*, *PHYE*)



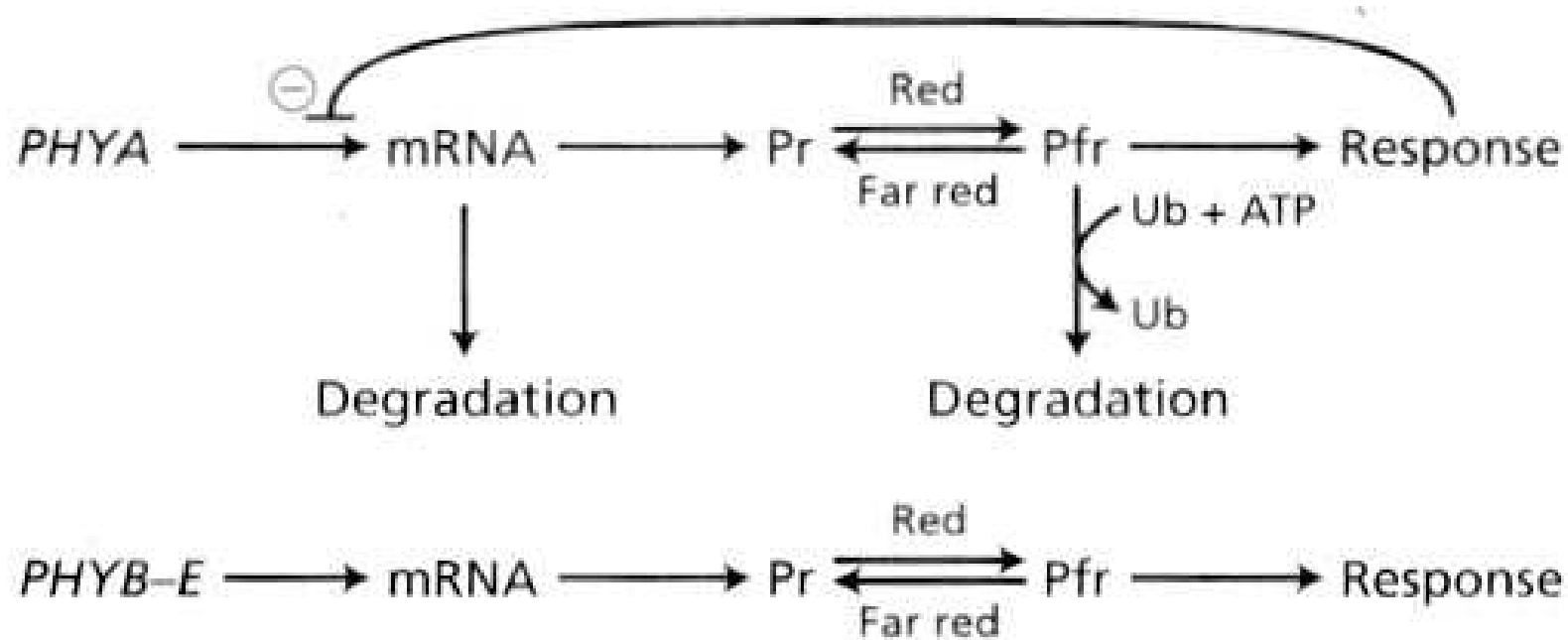
analizzati i livelli di espressione
(mRNA e proteina)



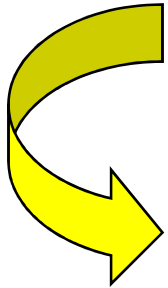
studio funzionale dei geni

PHYA → tipo I

PHYB-E → tipo II



DURANTE L'EVOLUZIONE LE FUNZIONI DEI GENI *PHY* SI SONO DIVERSIFICATE



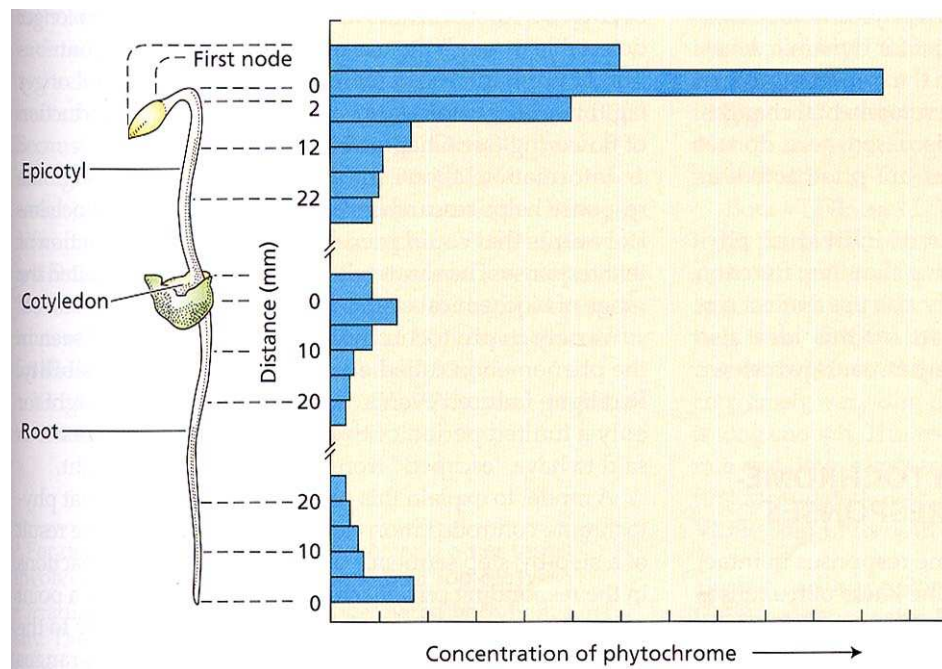
NECESSITA' DELLE PIANTE DI REGOLARE FINEMENTE LE
RISPOSTE AI DIVERSI REGIMI DI ILLUMINAZIONE, GIORNALIERI
E STAGIONALI

studi di localizzazione del fitocromo

metodo spettrofotometrico:

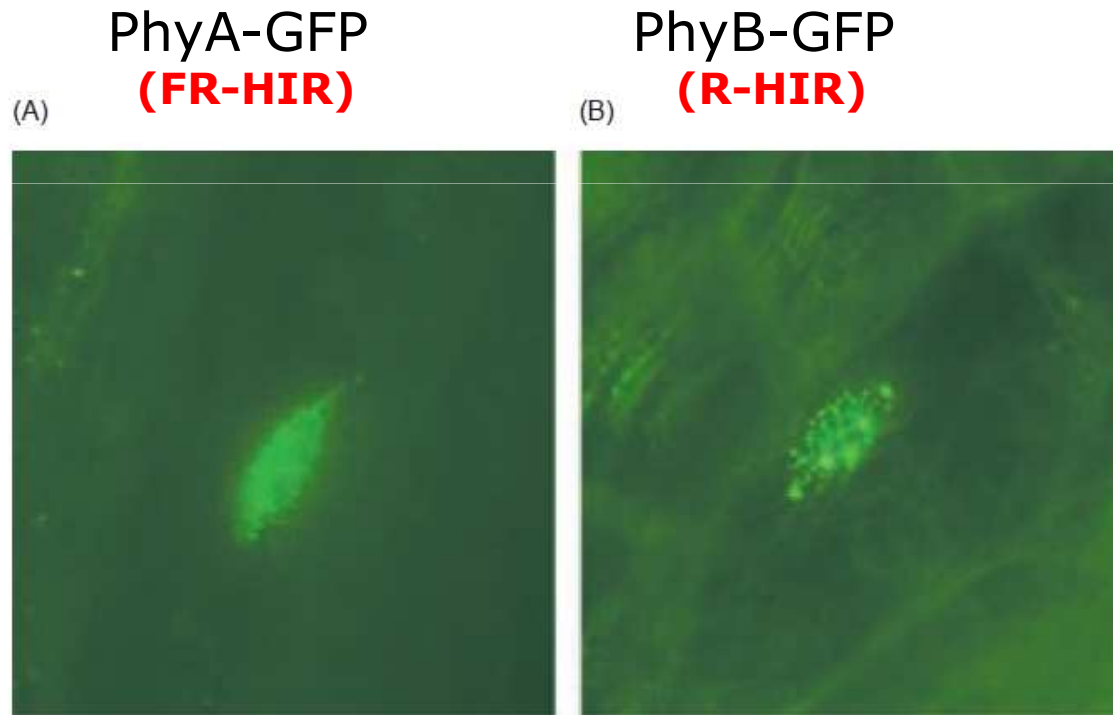
si analizzano le variazioni dello spettro di assorbimento dopo irradiazione con luce R e luce FR

svantaggi: in piante verdi la clorofilla interferisce



localizzazione in tessuti e cellule

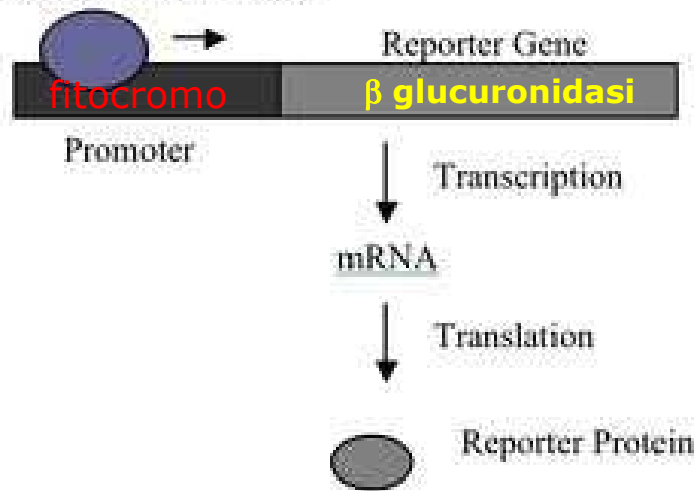
metodo immunocitochimico
green fluorescent protein (GFP)



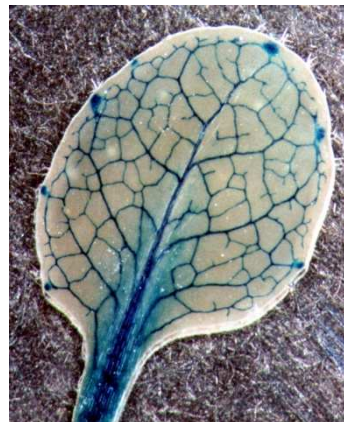
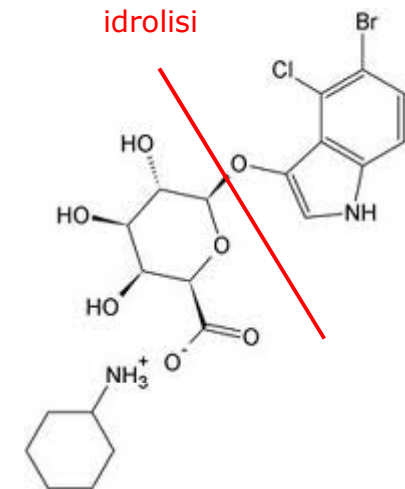
Il fitocromo si ripartisce tra citosol e nucleo: Pfr viene importato nel nucleo

GENE REPORTER

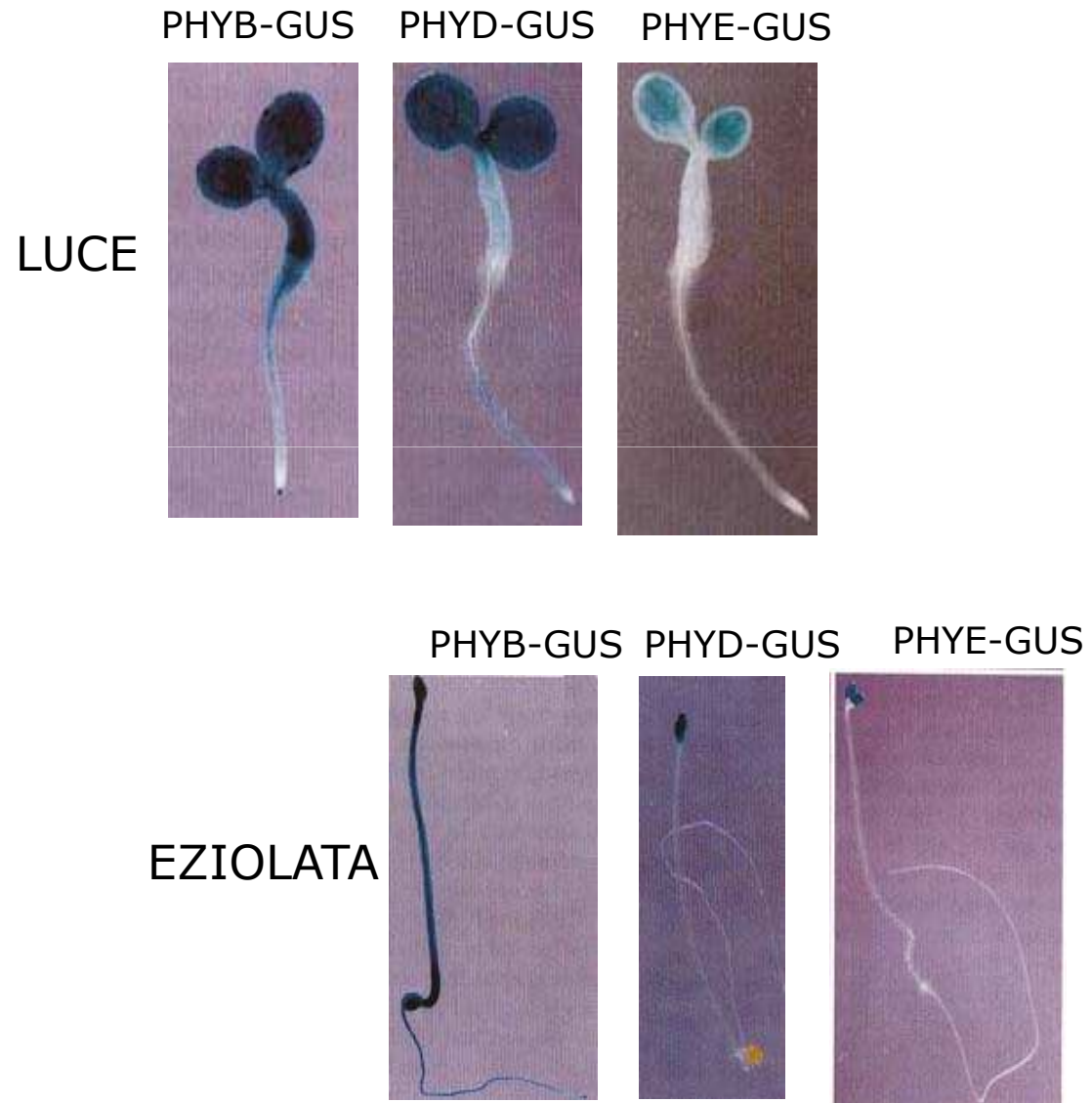
RNA polymerase and Transcription factors



β glucuronidasi



Gene Reporter



CARATTERISTICHE DELLE RISPOSTE INDOTTE DAL FITOCROMO

le risposte indotte dal fitocromo possono essere distinte in base alla quantità di luce richiesta

VLFR **VERY LOW-FLUENCE RESPONSE** (0.1-50 nmol/m²)

LFR **LOW FLUENCE RESPONSE** (1-1000 μmol/m²)

HIR **HIGH IRRADIANCE RESPONSE** (10 mmol/m²→t lunghi)

quantità di luce = fluenza = numero di fotoni per unità di superficie

FLUENZA = moli di fotoni /m²

intensità della luce = **Irradiazione** (velocità di fluenza)

Irradiazione = moli di fotoni/m² sec

VLFR

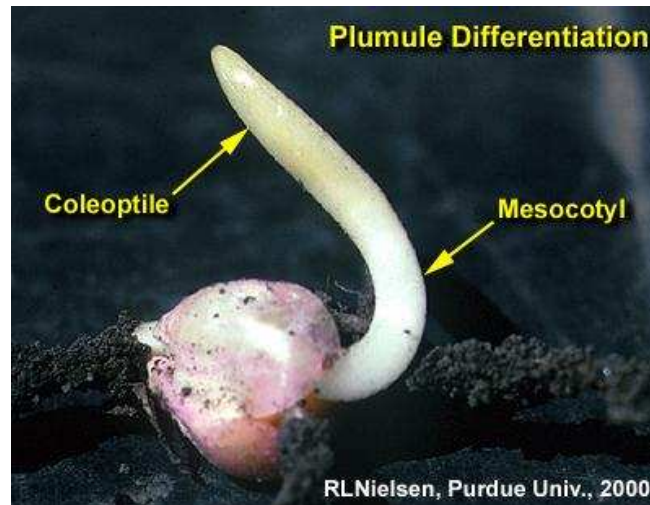
germogli di avena
cresciuti al buio

R

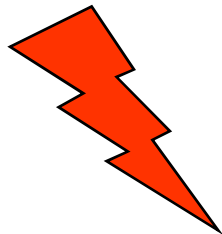


stimolo crescita coleotile
inibizione crescita mesocotile

0.1 nmol.m⁻²



VLF



P_r

99.98%



P_{fr}

0.02%

P_{fr}



P_r

97%

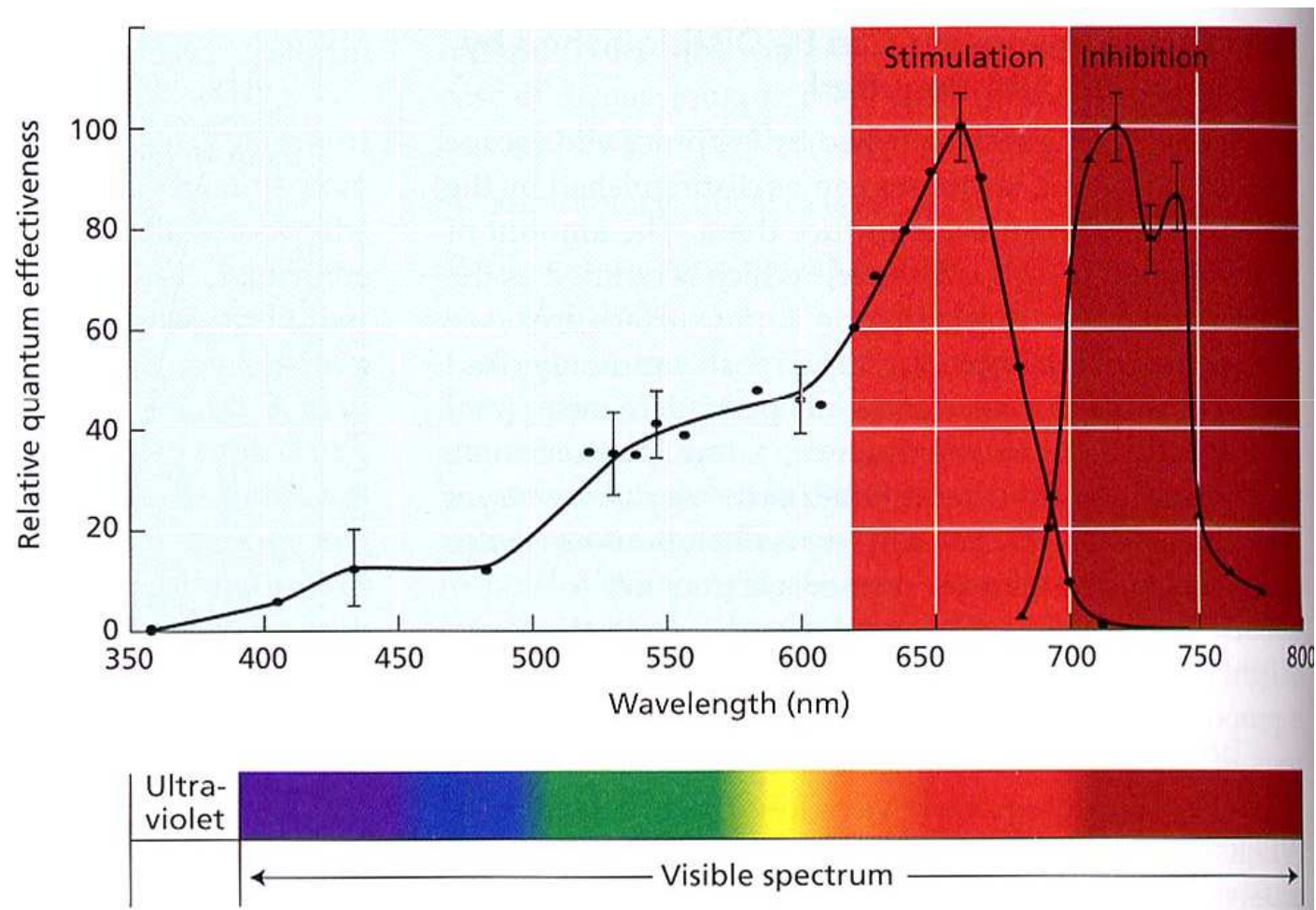
P_{fr}

3%

le VLFR non sono fotoreversibili

LFR

stimolazione fotoreversibile della germinazione
di semi di arabidopsis (**spettro di azione**)



LE LFR SONO FOTOREVERSIBILI

Le VLFR e le LFR obbediscono alla **legge di reciprocità**:

L'effetto è indotto o da deboli impulsi per un tempo prolungato o da impulsi più forti per un tempo ridotto

purchè si raggiunga un valore di soglia di **fluenza totale**

Fluenza totale = velocità di fluenza X tempo

HIR richiedono una esposizione prolungata a luce con irradiazione relativamente elevata

sono indotte da fluenze 100 volte maggiori delle LFR

TABELLA 17.2
Alcune risposte fotomorfogenetiche delle piante indotte da elevata irradiazione

Sintesi di antocianine in varie pianticelle di dicotiledoni e in segmenti di buccia di mela

Inibizione dell'allungamento dell'ipocotile nelle pianticelle di senape, lattuga e petunia

Induzione alla fioritura nel *Hyoscyamus* (giusquiamo)

Apertura del gancio della piumetta nella lattuga

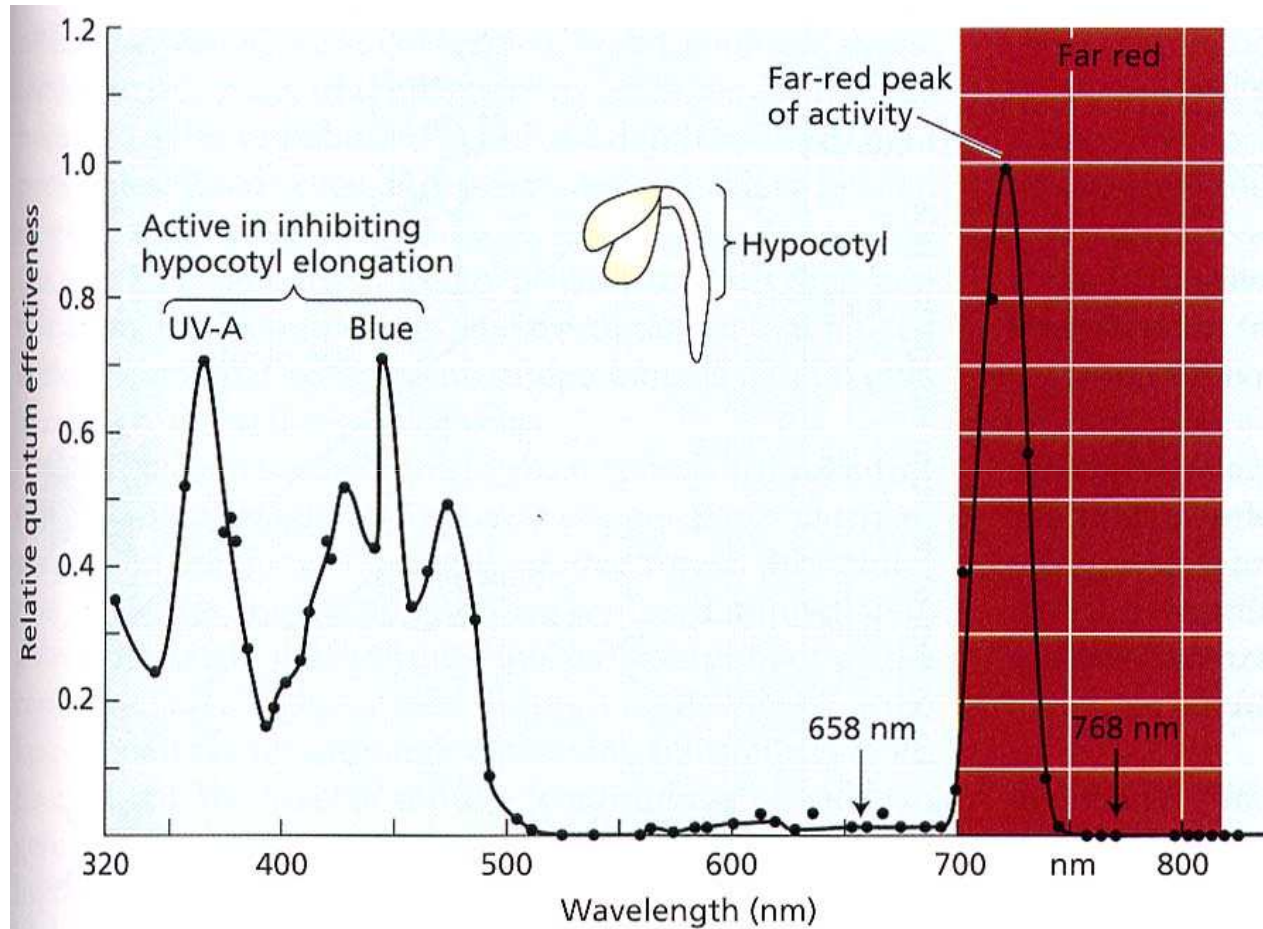
Rigonfiamento dei cotiledoni nella senape

Produzione di etilene nel sorgo

NON SONO FOTOREVERSIBILI

Spetto di azione HIR

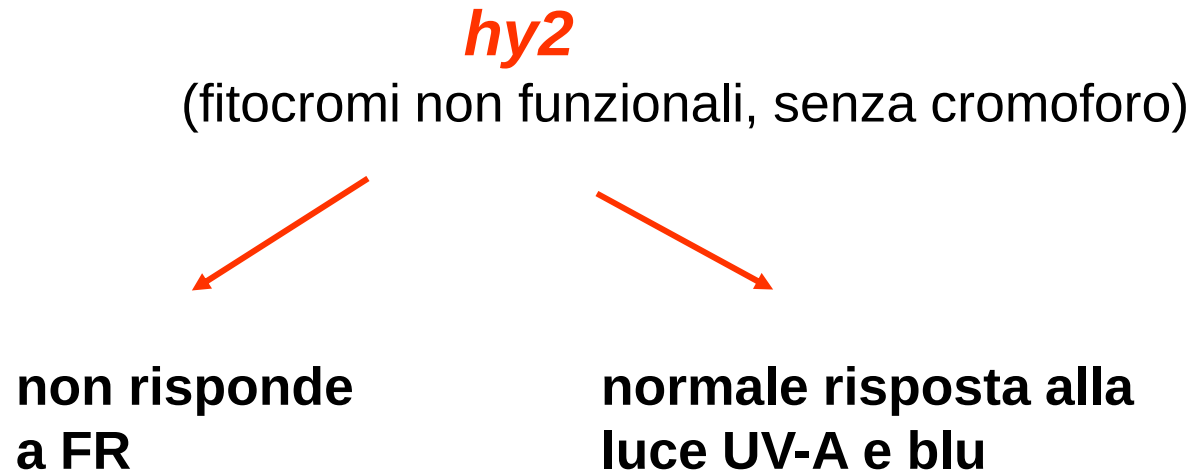
Inibizione allungamento ipocotili di lattuga cresciuti al buio



Picco nel rosso lontano



I picchi nell'UV-A e nel blu non sono dovuti al fitocromo



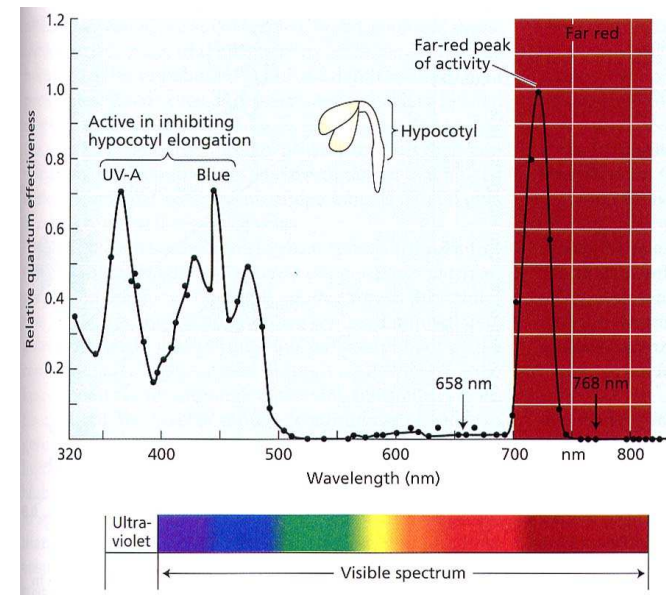
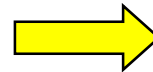
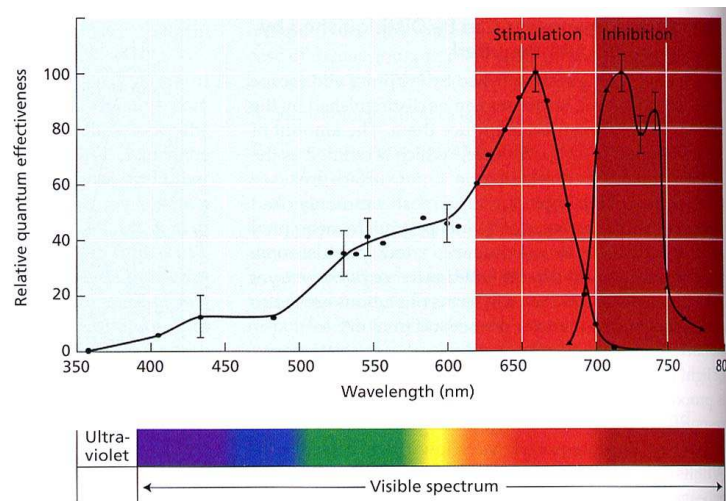
HIR nel UVA e nel Blu mediata da CRY1 e CRY2

Molte risposte LFR possono essere anche HIR

- sintesi di antocianine in mostarda **creciuta al buio**
- Inibizione dell'allungamento del fusto in piantine **eziolate**:

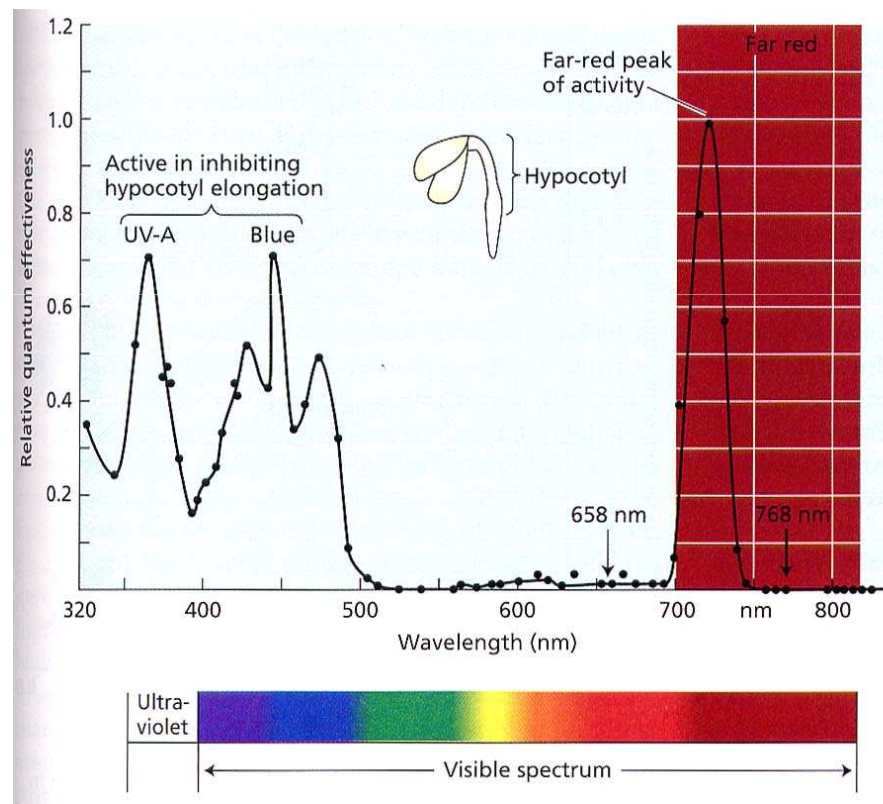
a bassa fluenza si ha uno spettro di azione con picco nel rosso e reversibilità nel rosso lontano = **LFR**

se esposizione a luce ad alta irradiazione: lo spettro di azione mostra un picco nel rosso lontano e l'effetto non è fotoreversibile = **HIR**



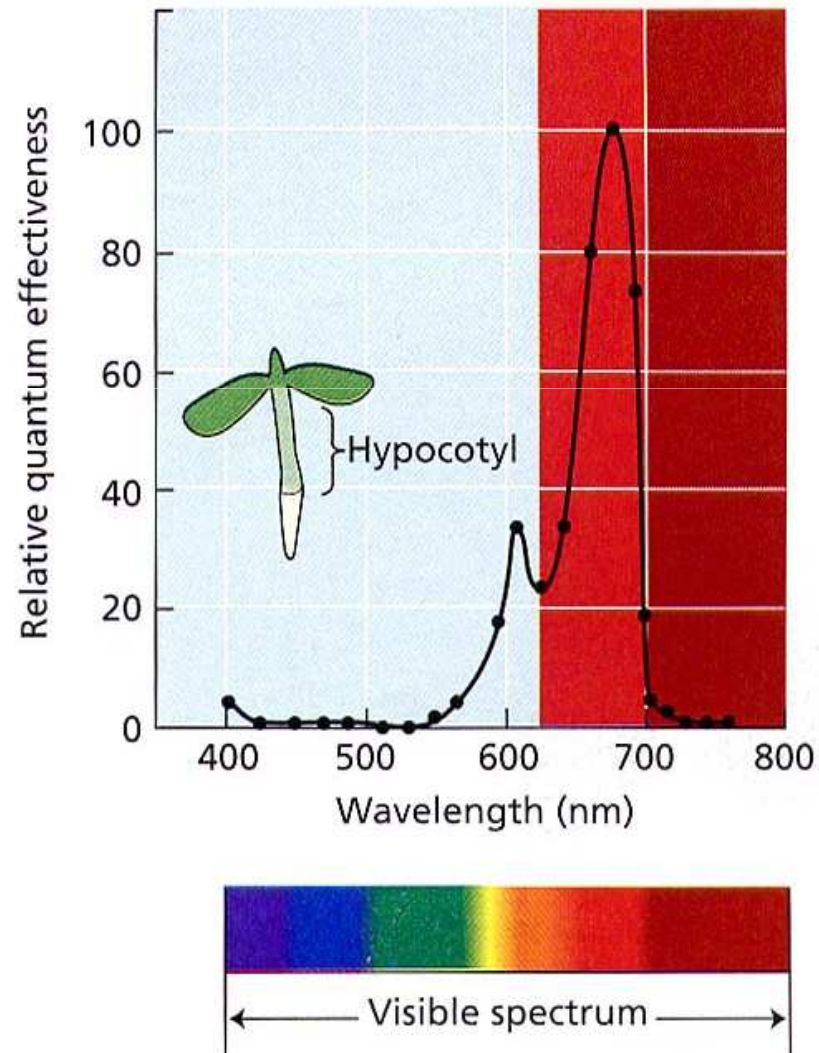
Le HIR, come l'inibizione della crescita del fusto o dell'ipocotile sono state studiate in **piantine eziolate**

In questo caso lo spettro di azione ha un picco nel rosso lontano (FR-HIR)



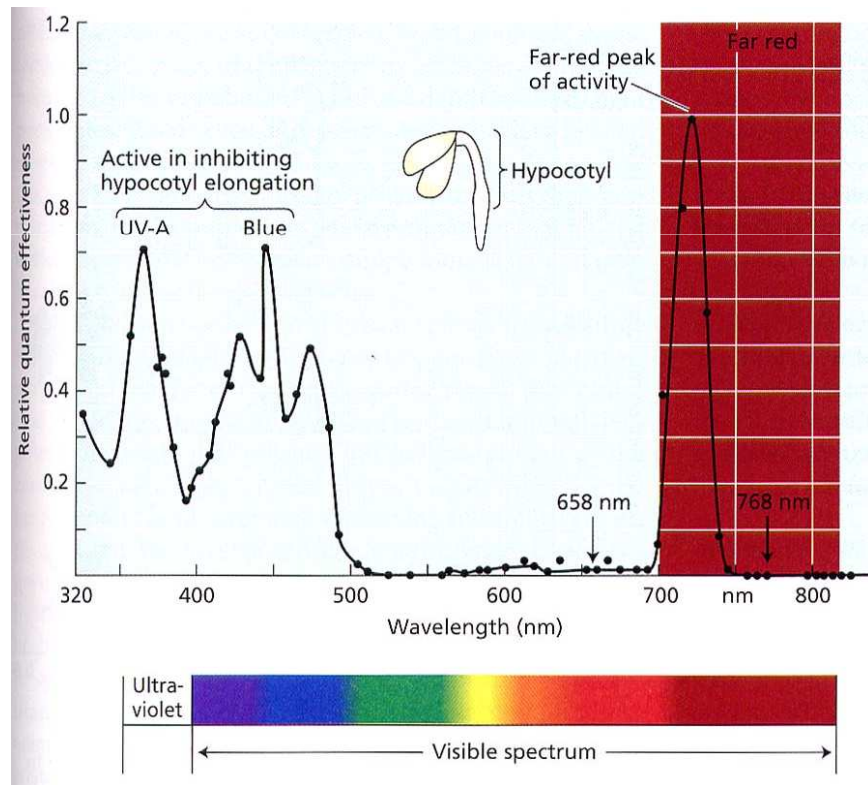
FR-HIR

ma la risposta alla luce FR diminuisce quando le piantine diventano verdi e lo spettro di azione HIR per l'inibizione dell'allungamento del fusto di piante verdi **ha un solo picco nel rosso**



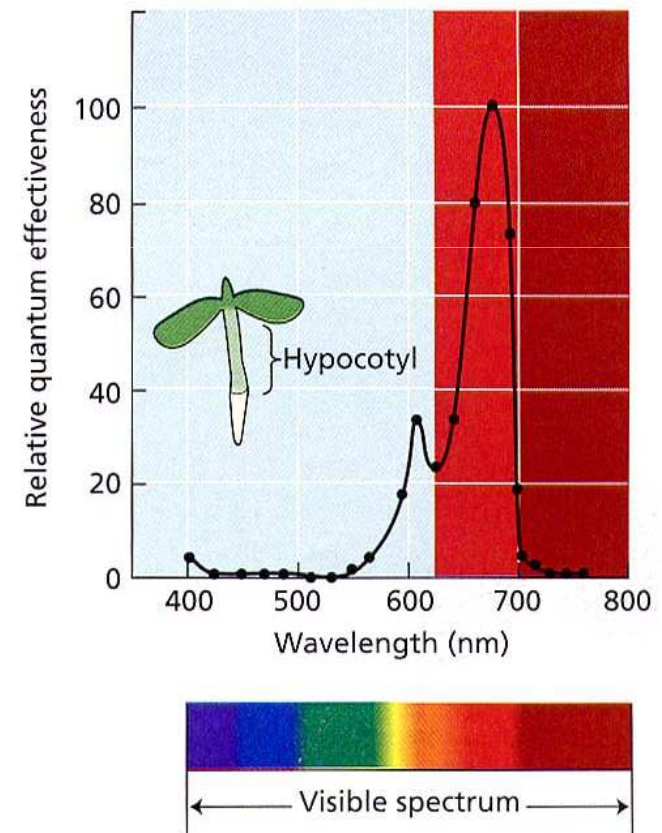
ESISTONO DUE TIPI DI RISPOSTE HIR

FR-HIR



piantina eziolata

R-HIR



piantina in luce piena

Nel passaggio buio/ luce si ha
perdita di risposta alla luce rosso lontana e
perdita del phyA fotolabile



HIR alla luce RL di piantine eziolate mediata da phy A

HIR alla luce R di piantine verdi mediata da phy B

luce  degradazione fitocromo tipo I
(phyA)

HIR piante eziolate  phyA

HIR piante verdi  phyB

La FR- HIR di piantine eziolate
è mediata dal **phy A**

La R- HIR di piantine verdi
è mediata dal **phy B**

Dimostrato mediante la selezione di mutanti per il PhyB e PhyA

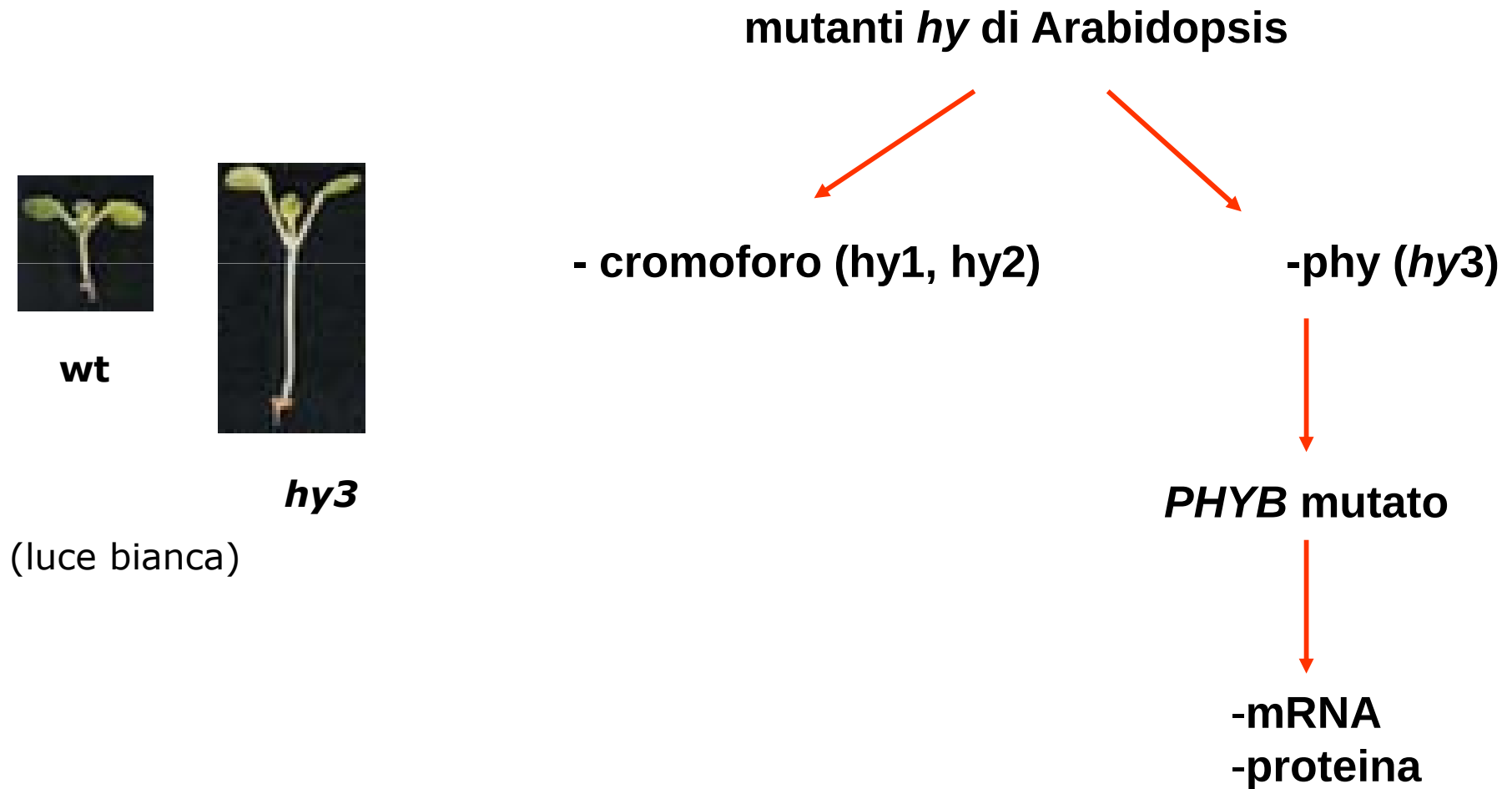


PhyB: determina la risposta alla luce rossa continua
(HIR)

PhyA: determina la risposta alla luce rosso lontano
continua (HIR)

Nella collezione di mutanti *hy* (alterata risposta a luce bianca)

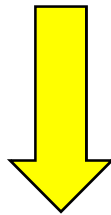
hy3 mutante per il fitocromo B



I mutanti phyB (hy3) hanno ridotti livelli di phyB
e quantità normali di phyA

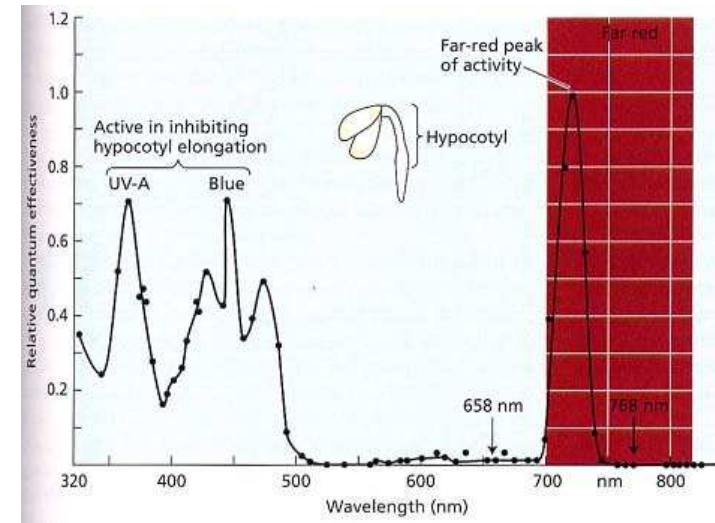
fenotipo: **ipocotili allungati in luce bianca (R)**

(phyA non è in grado di indurre l'accorciamento dell'ipocotile
in risposta alla luce bianca)



**Phy B media la risposta alla luce Rossa continua
o alla luce bianca**

la risposta FR-HIR dipende da
phy labile, probabilmente phy A



FR-HIR

mutanti phyA inizialmente non disponibili

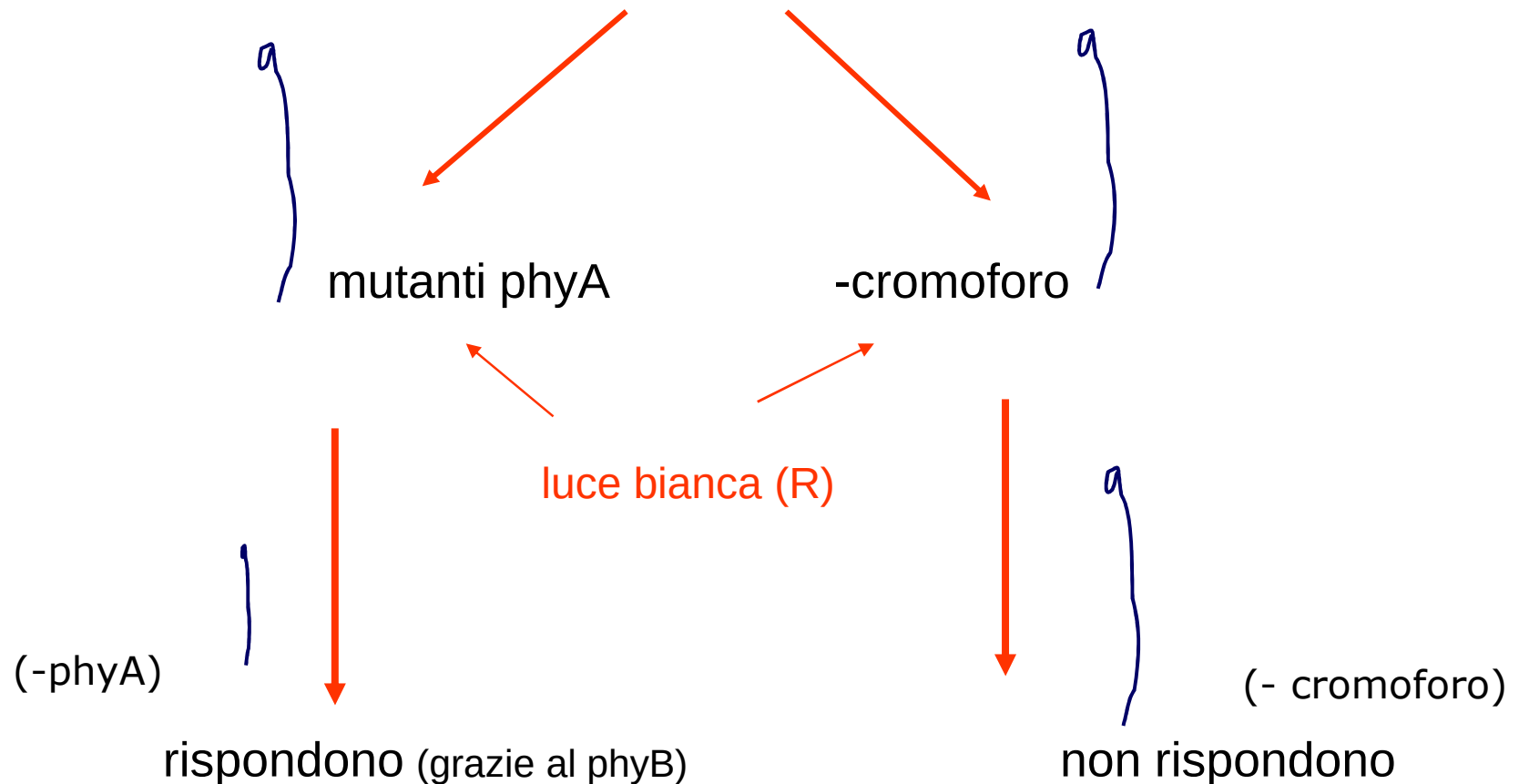
mutanti phy A dovrebbero crescere allungati in regime
di luce FR continua

ma anche mutanti per il cromoforo (hy) hanno lo stesso fenotipo

Necessario screening diverso

identificazione di mutanti phyA

Mutagenesi e screening per la capacità di rispondere a luce FR

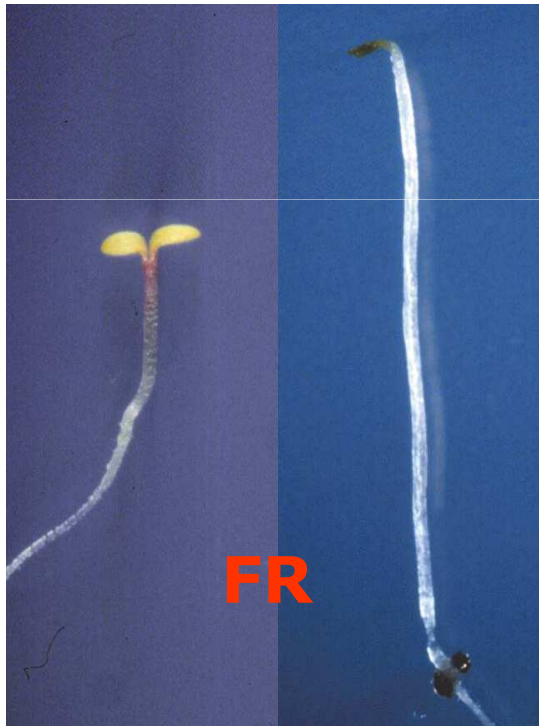


mutanti phyA



alterata risposta a
luce FR

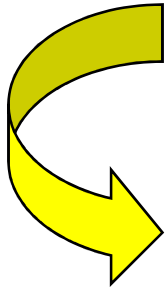
normale risposta a
luce bianca (R)



wt

mutante phyA

DURANTE L'EVOLUZIONE LE FUNZIONI DEI GENI *PHY* SI SONO DIVERSIFICATE



NECESSITA' DELLE PIANTE DI REGOLARE FINEMENTE LE
RISPOSTE AI DIVERSI REGIMI DI ILLUMINAZIONE, GIORNALIERI
E STAGIONALI

Il phy A media la risposta alla luce continua
rosso lontano (FR-HIR)



Phy A ha un ruolo limitato nella fotomorfogenesi

ristretto alla de-eziolatura iniziale

e alle risposte alla luce rosso lontano

FUNZIONI ECOLOGICHE DEL FITOCROMO

RISPOSTA ADATTATIVE DI CRESCITA DELLA PIANTA

IN DIVERSE CONDIZIONI DI ILLUMINAZIONE O DIVERSI

CICLI DI ILLUMINAZIONE (GIORNO/NOTTE)

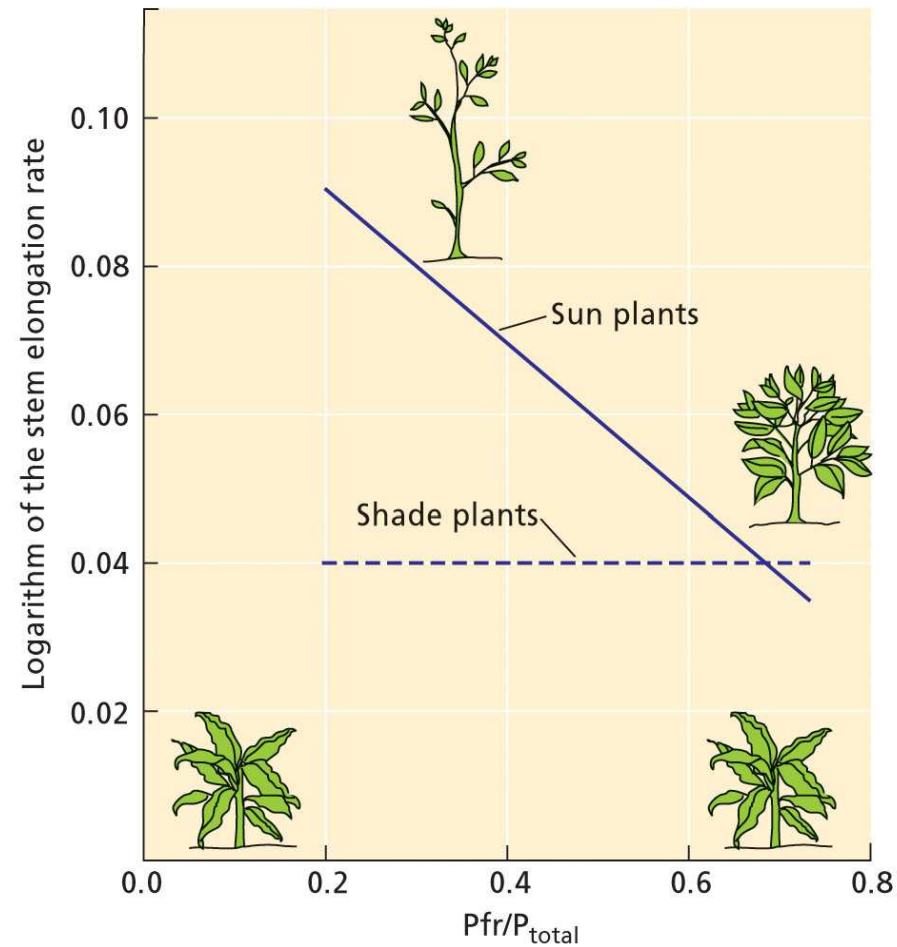
- Fuga dall'ombra
- Germinazione
- Ritmi circadiani
- Fotoperiodismo (fioritura)

IL FITOCROMO CONSENTE ALLE PIANTE DI ADATTARSI AI CAMBIAMENTI
NELLA QUALITA' DELLA LUCE

TABELLA 17.3
Parametri luminosi di importanza ecologica

	Densità di flusso fotonico ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R/FR ^a
Luce del giorno	1900	1,19
Tramonto	26,5	0,96
Chiaro di luna	0,005	0,94
Sottobosco	17,7	0,13
Laghi a una profondità di 1 m		
Lago Black	680	17,2
Lago Leven	300	3,1
Lago Borralie	1200	1,2
Alla profondità di 5 mm nel suolo	8,6	0,88

La “fuga dall’ombra”

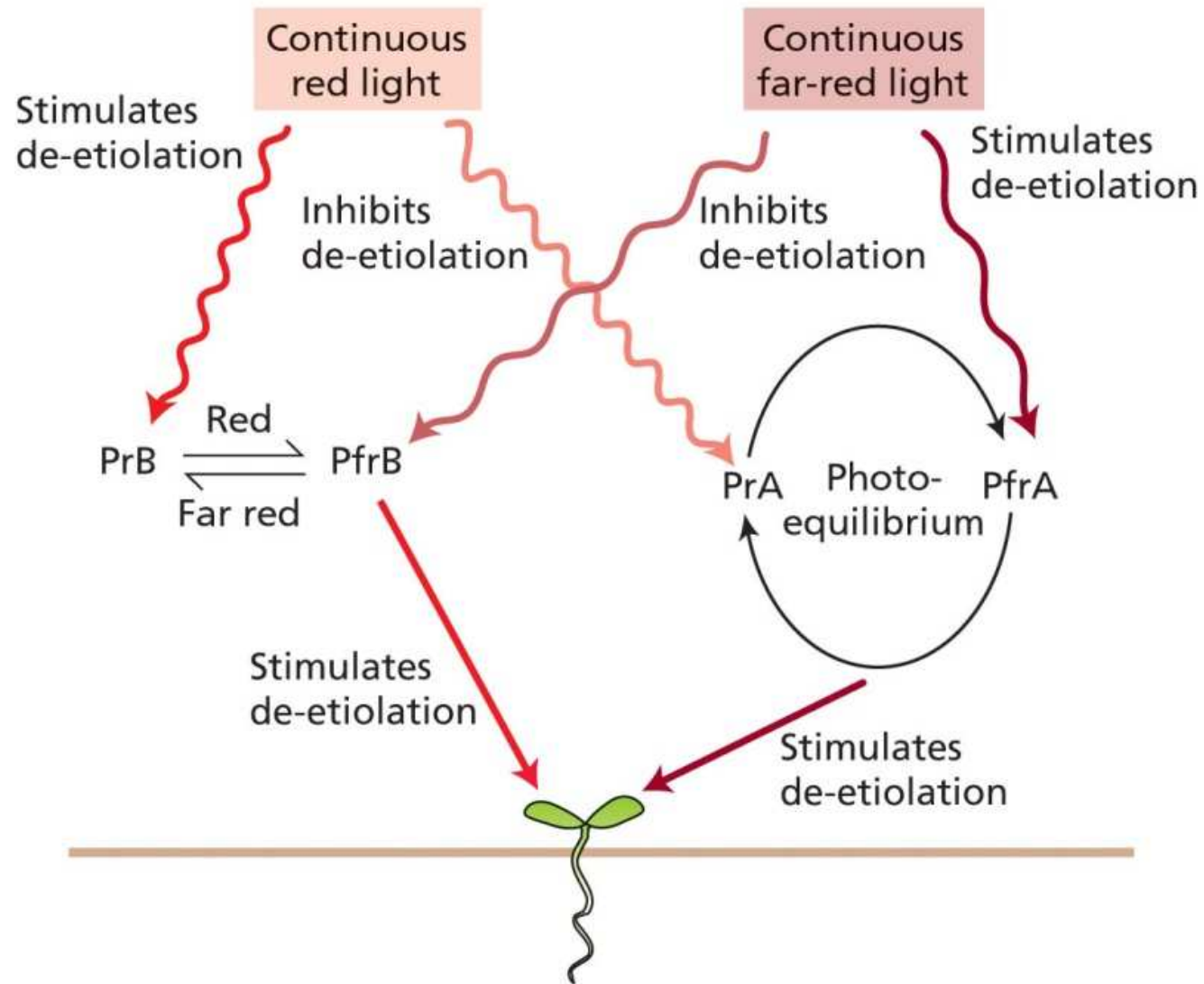


PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 17.11 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

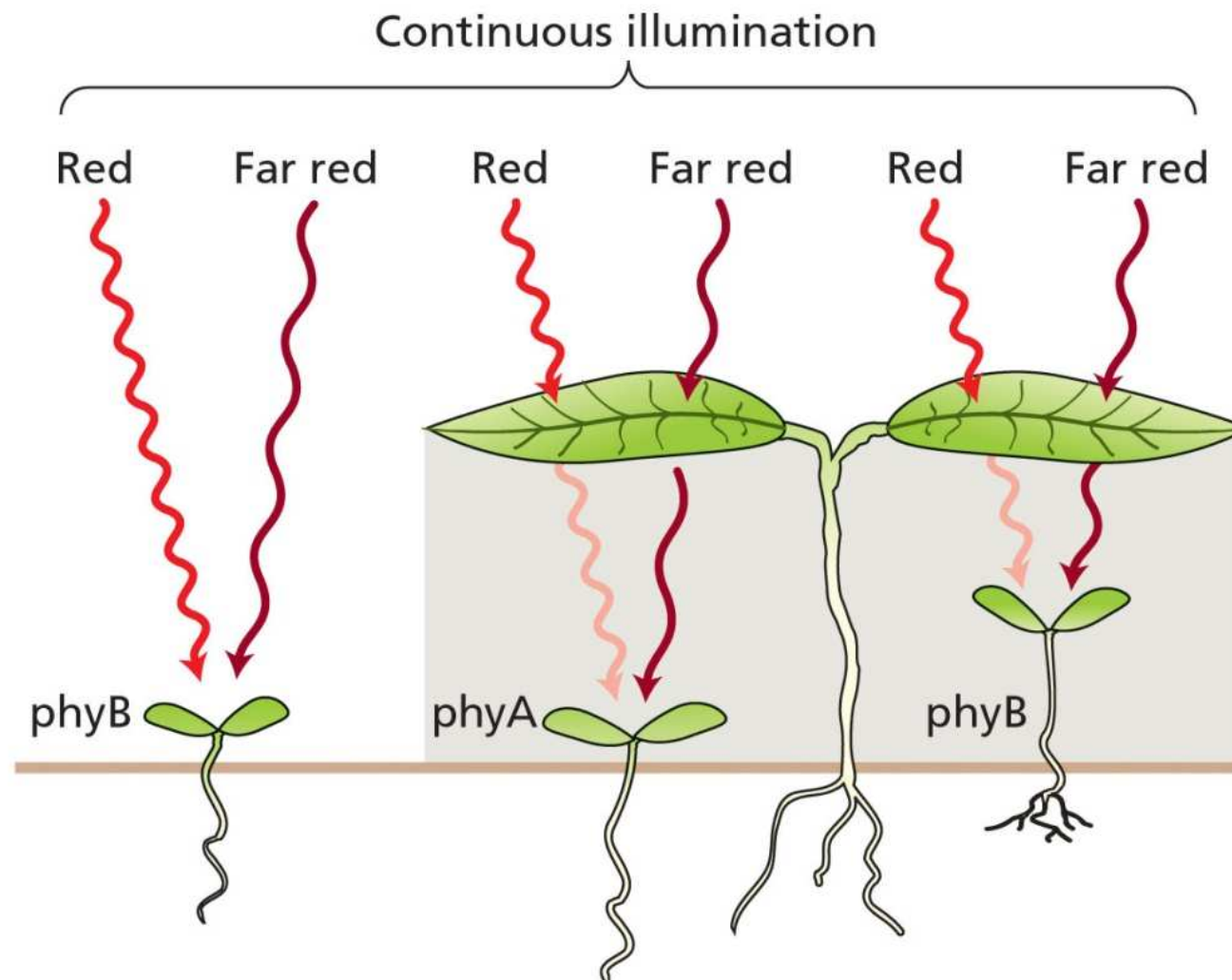
All’ombra R/FR diminuisce e così anche P_{fr}/P_t

PHYA e **PHYB** HANNO RUOLI ANTAGONISTICI NELLA
DE-EZIOLATURA E NELLA FUGA DALL'OMBRA

(A)



(B)



LA RIDUZIONE DELLA RISPOSTA DI FUGA DALL'OMBRA PUO'
AUMENTARE LA RESA DELLE COLTIVAZIONI



Varietà di mais adattate a crescere ad alta densità (ridotta fuga dall'ombra)

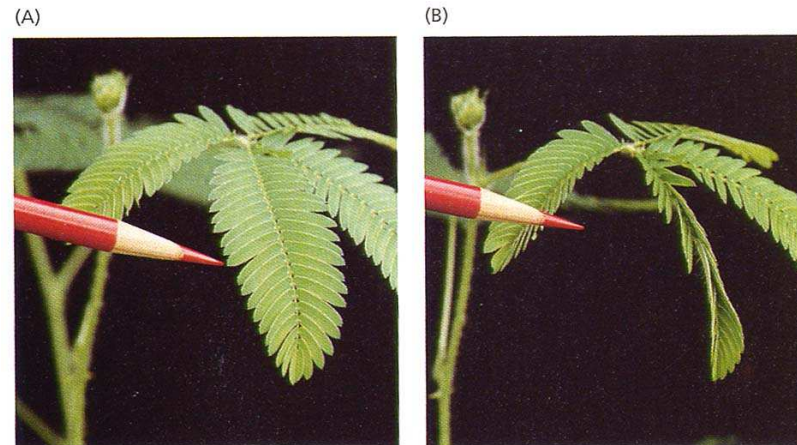
Tabacco transgenico overesprimente PhyA (fuga dall'ombra soppressa)

RITMI CIRCADIANI E FOTOPERIODISMO

RITMI CIRCADIANI

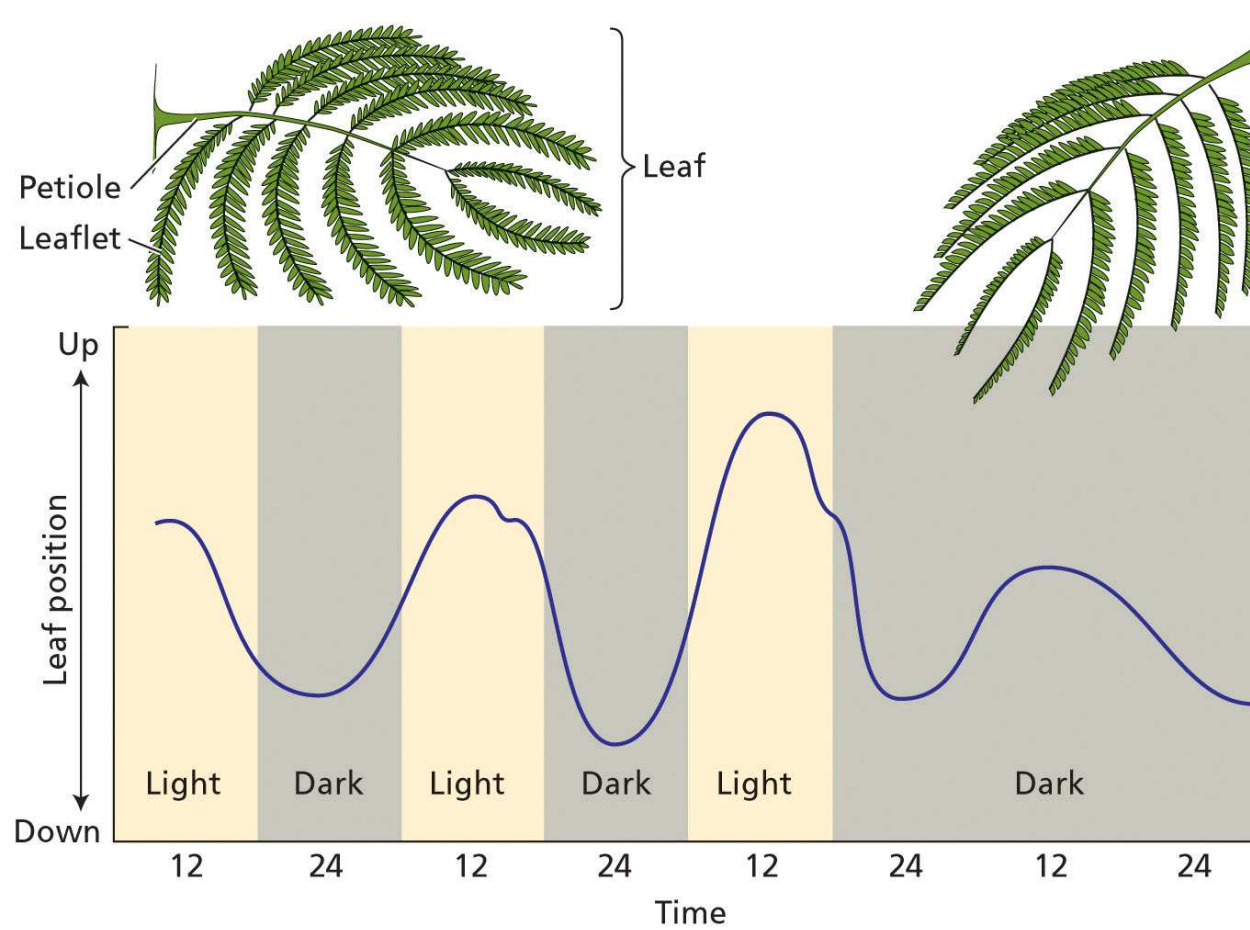
Ritmi fisiologici endogeni di piante e animali associati alla durata del giorno

Piante: posizione delle foglie, apertura chiusura stomi, petali, fotosintesi



movimenti nictinastici

RITMO CIRCADIANO NEI MOVIMENTI DIURNI DELLE FOGLIE DI Albizzia



Se trasferiti in luce o buio continui molti di questi ritmi permangono per un certo tempo

RITMI ENDOGENI

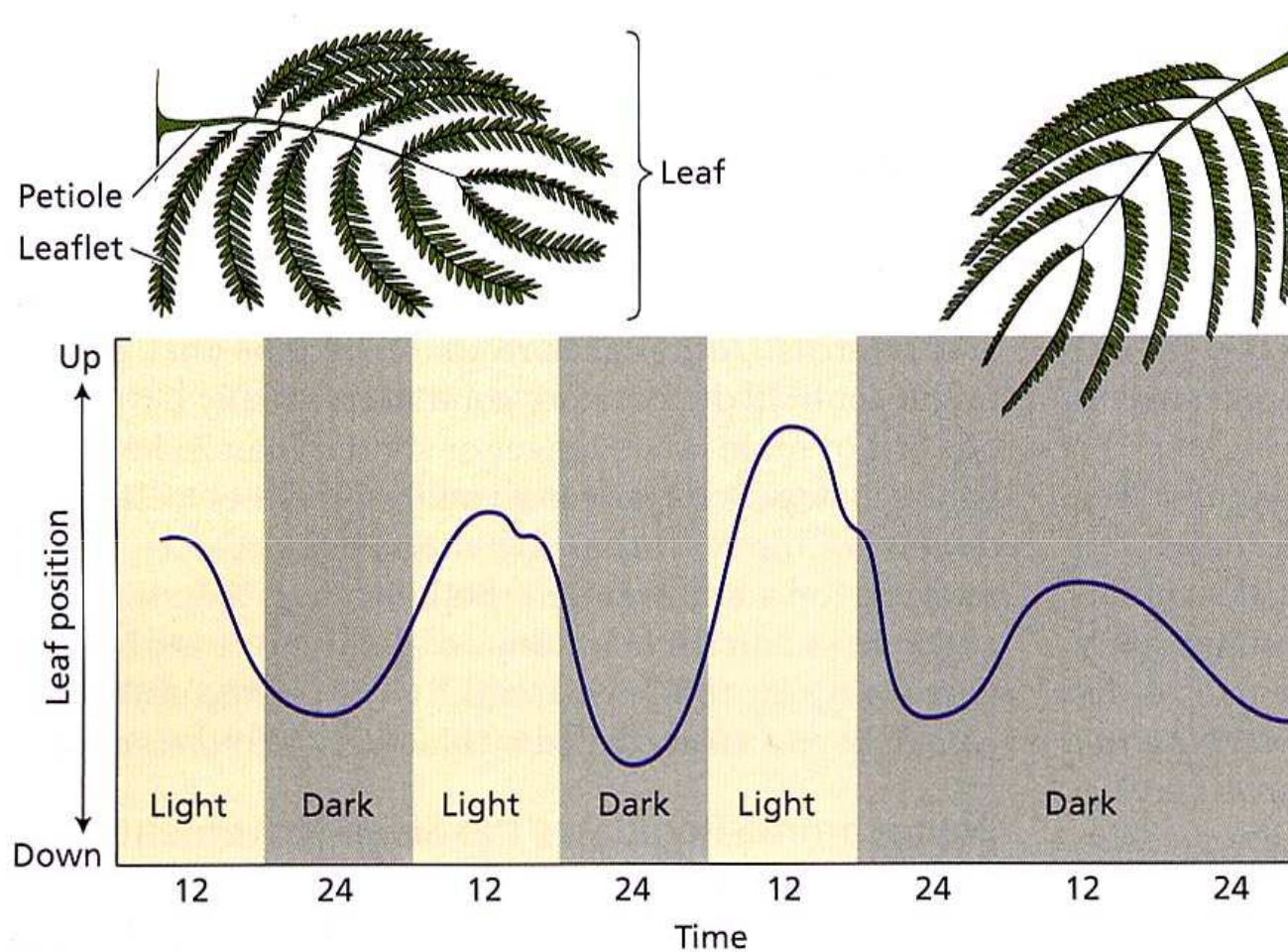
durano circa 24 ore “CIRCA DIEM”

In condizioni naturali questi ritmi sono sincronizzati ad un periodo di 24 ore mediante segnali ambientali:



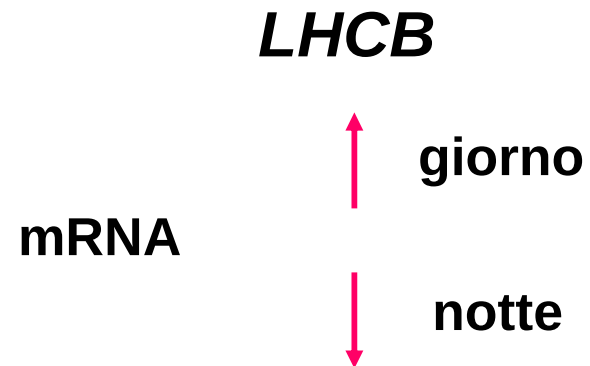
Transizioni: luce /buio (tramonto)
 buio/luce (alba)

La luce modula i ritmi circadiani



La luce rossa seguita dal buio induce la chiusura entro 5 min
l'effetto è reversibile con luce RL

espressione genica e ritmi circadiani



da ciclo 12/12 a buio continuo il ritmo lentamente si estingue

tuttavia

R prima di buio: mRNA inalterati

effetto reversibile con RL

FOTOPERIODISMO: capacità di misurare la lunghezza del giorno
per produrre una risposta fisiologica in un determinato momento dell'anno

I ritmi circadiani e il fotoperiodismo hanno la proprietà comune
di rispondere a cicli giorno/notte

La fioritura e' un fenomeno fotoperiodico

il cambiamento della lunghezza del giorno può determinare l'inizio di un determinato processo

fioritura

riproduzione asessuale

formazione organi di riserva

dormienza

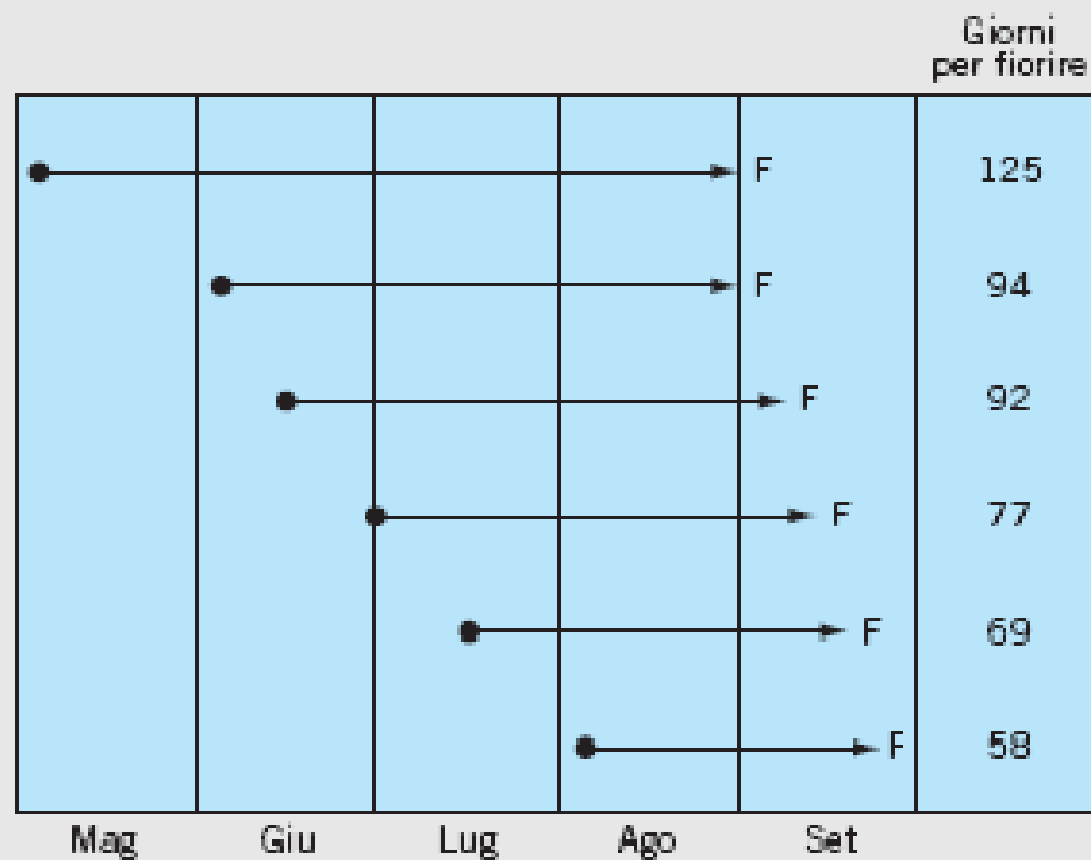
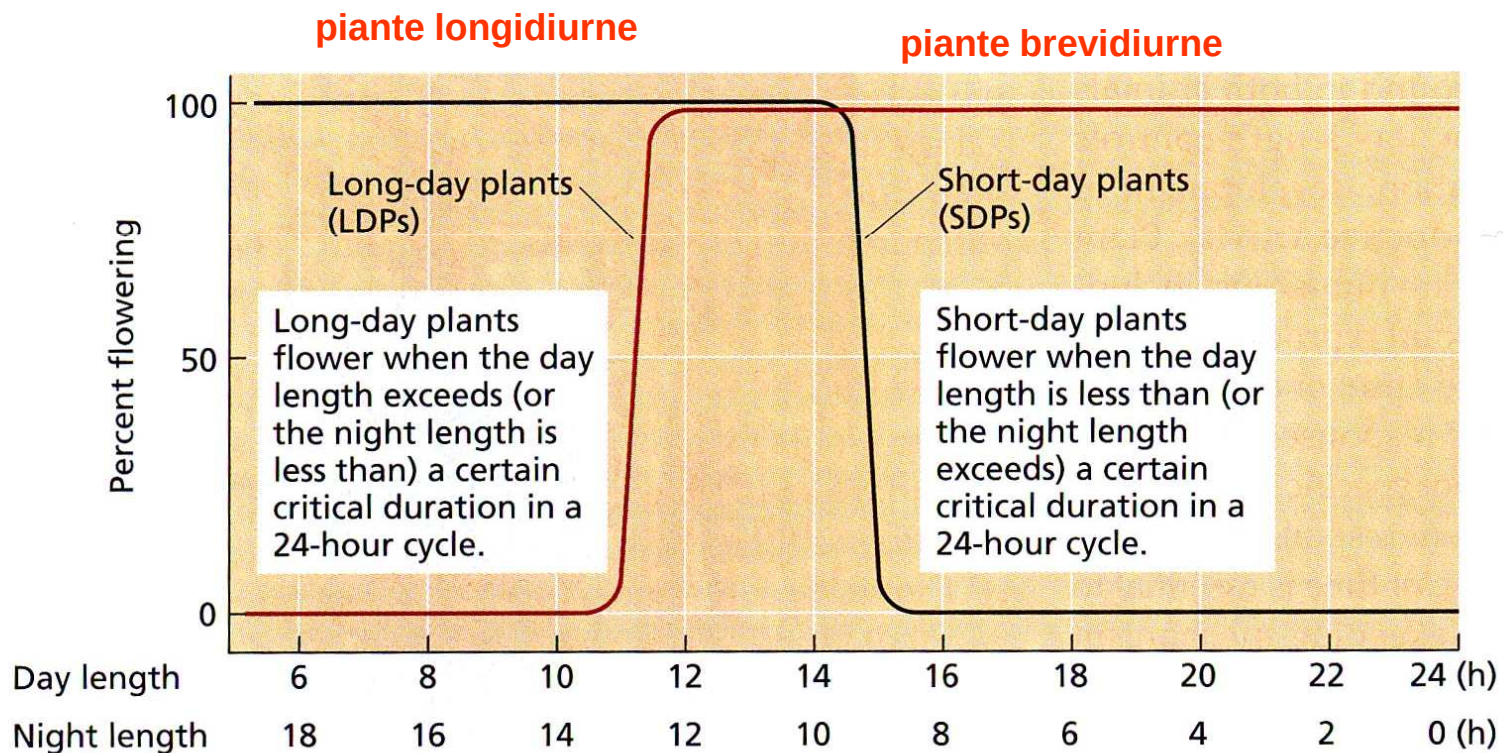
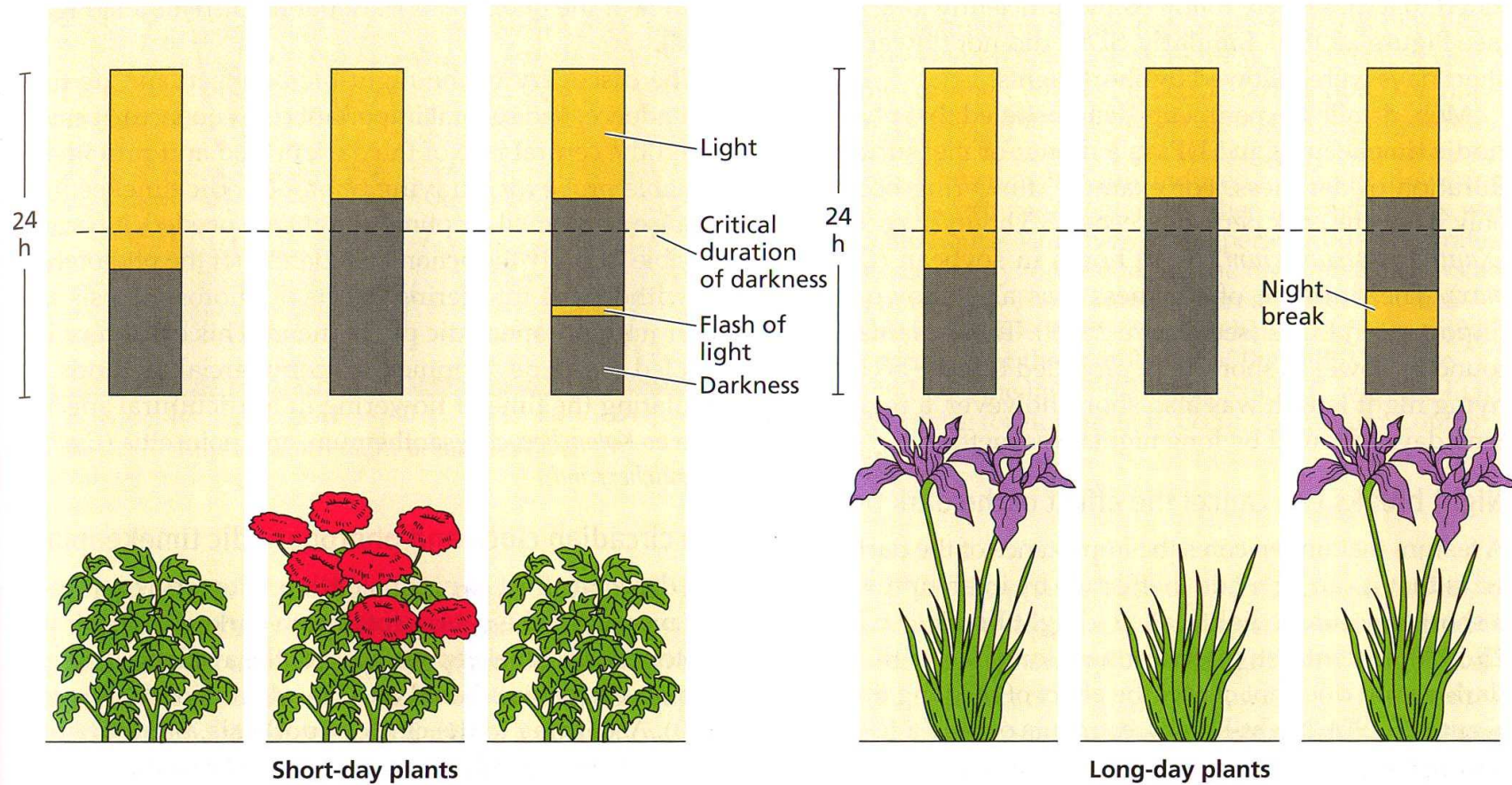


FIGURA 19.1 Piante di soia (*Glycine max*) seminate in diversi momenti lungo un periodo di tre mesi fioriscono tutte in settembre entro tre settimane.

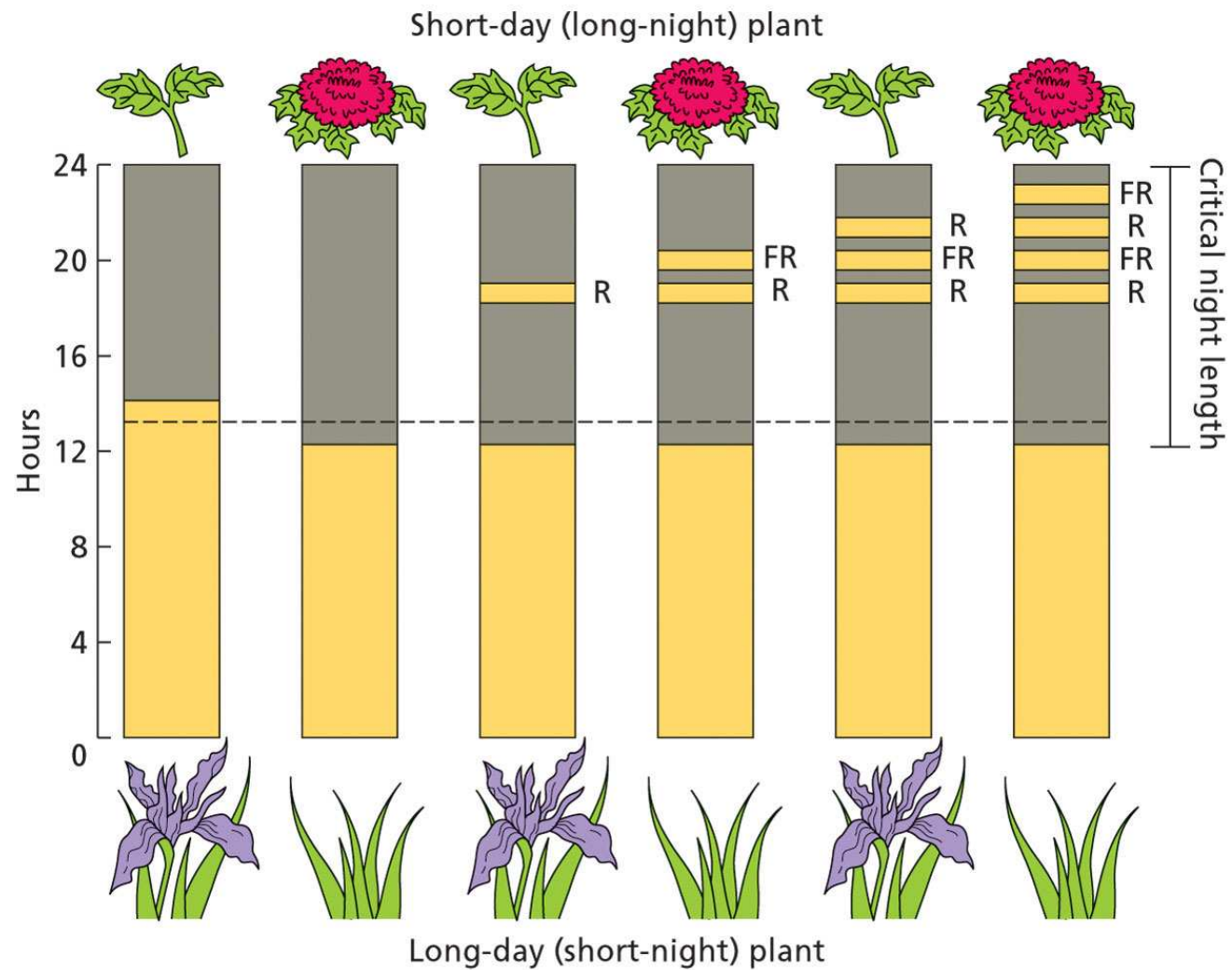
Le piante possono essere classificate secondo la loro risposta fotoperiodica rispetto alla fioritura



E' CRITICA LA DURATA DEL PERIODO DI BUIO



Il fitocromo è implicato nel controllo della fioritura



MECCANISMO DI AZIONE DEL FITOCROMO

RISPOSTE INDOTTE DAL FITOCROMO

➤EVENTI BIOCHIMICI

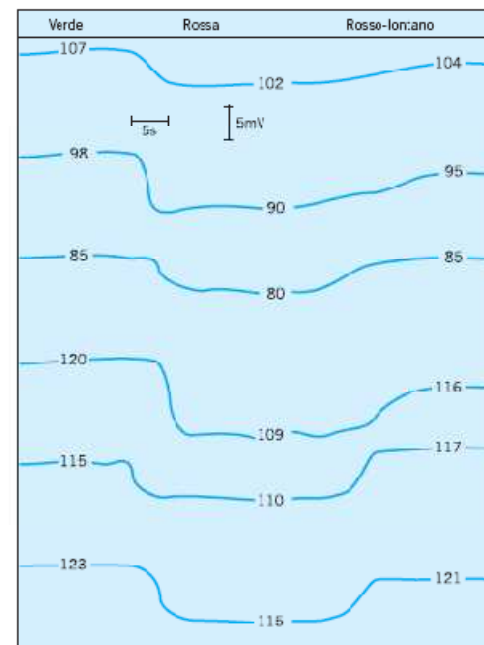
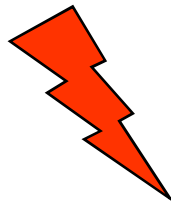
➤REGOLAZIONE ESPRESSIONE GENICA

EVENTI BIOCHIMICI

depolarizzazione della membrana plasmatica di *Nitella* (1.7 s)

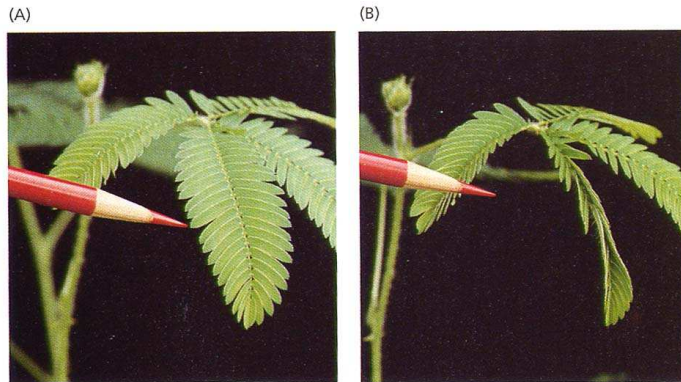
Iperpolarizzazione della membrana plasmatica di *Avena* (4.5 s)

R



MOVIMENTI FOGLIARI

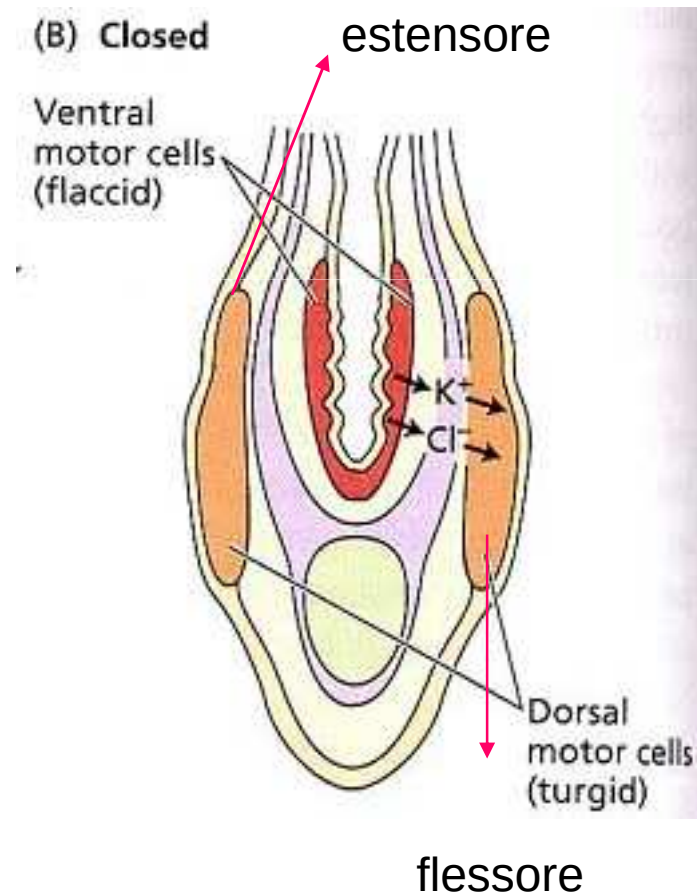
il fitocromo regola l' H^+ -ATPasi e i canali ionici delle cellule del pulvino



La luce R determina CHIUSURA

diminuisce il pH apoplastico del flessore
(cellule dorsali)
aumenta il pH apoplastico dell'estensore
(cellule ventrali)

Si aprono i canali di entrata di K^+ del
flessore



REGOLAZIONE DELL'ESPRESSIONE GENICA

➤proteine dello sviluppo del cloroplasto (SSU Rubisco, LHClIB) (fotomorfogenesi)

➤fattore di trascrizione Myb

➤PHYA

I promotori dei geni regolati dal fitocromo hanno sequenze conservate (Sequenze regolatrici cis-acting)

Tali sequenze regolano la trascrizione indotta dal fitocromo (Insieme ai fattori trans-acting)

Siti GT1 (GGTTAA)

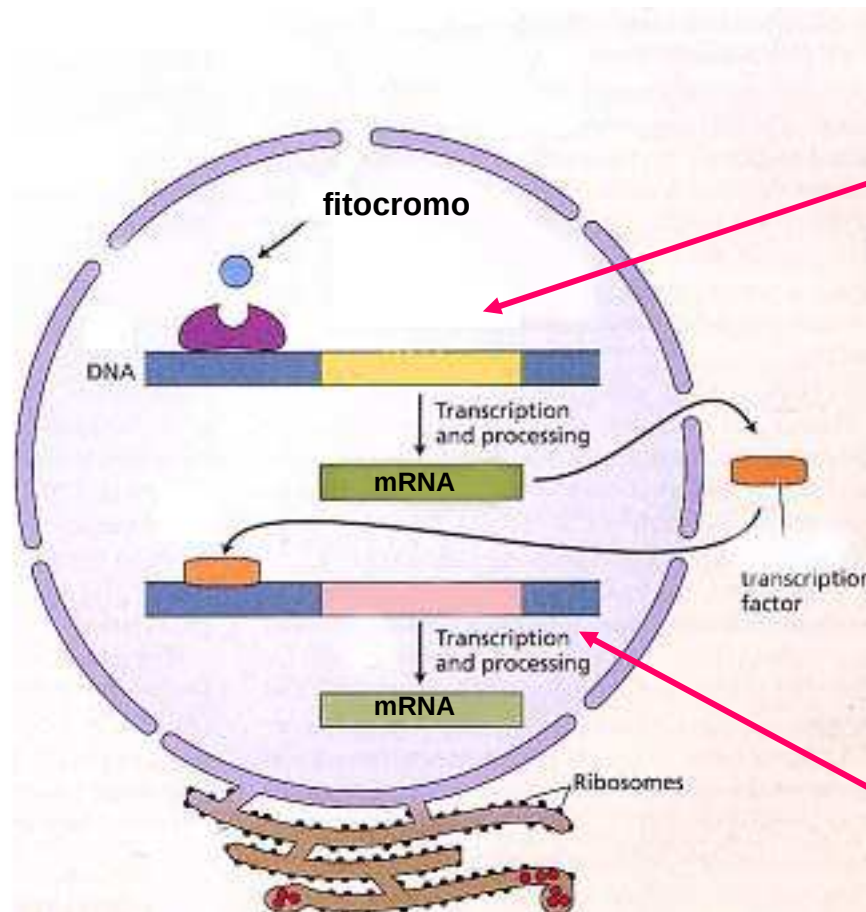
I boxes (GATAA)

G boxes (CACGTC)

La sequenza minima richiesta per l'espressione genica indotta dalla luce è la combinazione di due elementi

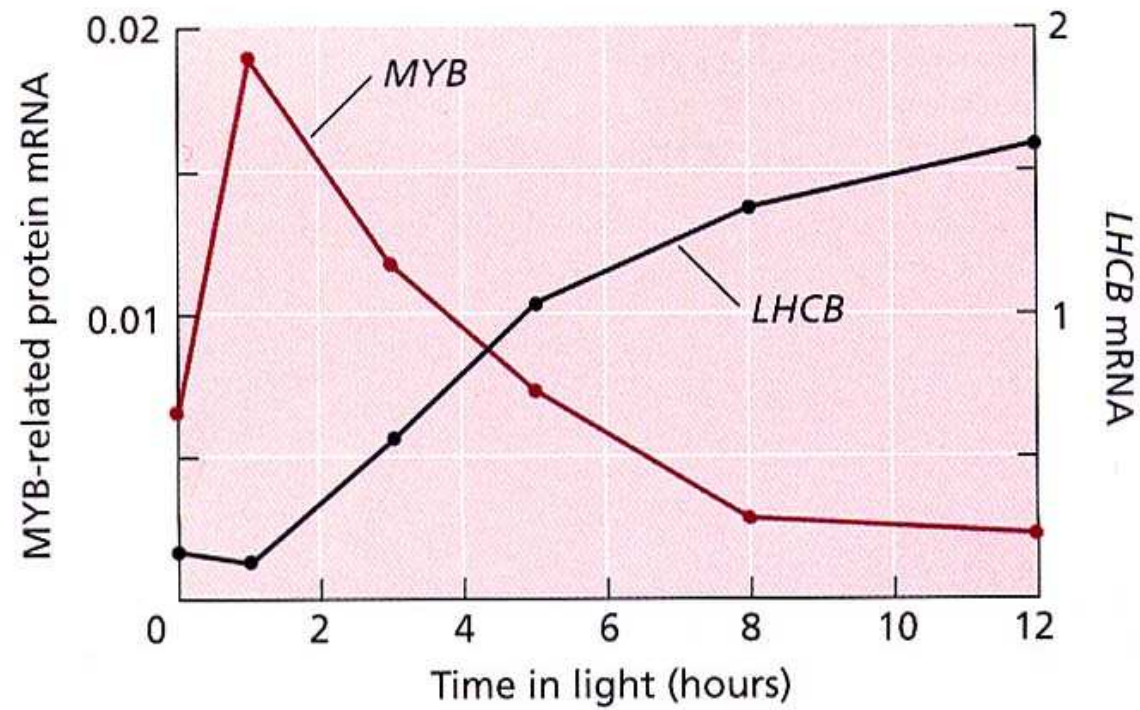
REGOLAZIONE DELL'ESPRESSIONE GENICA

La regolazione della trascrizione può avvenire in tempi brevi : geni precoci e geni tardivi



gene di risposta primaria
(la cui trascrizione è
indipendente da sintesi
proteica)

gene di risposta
secondaria

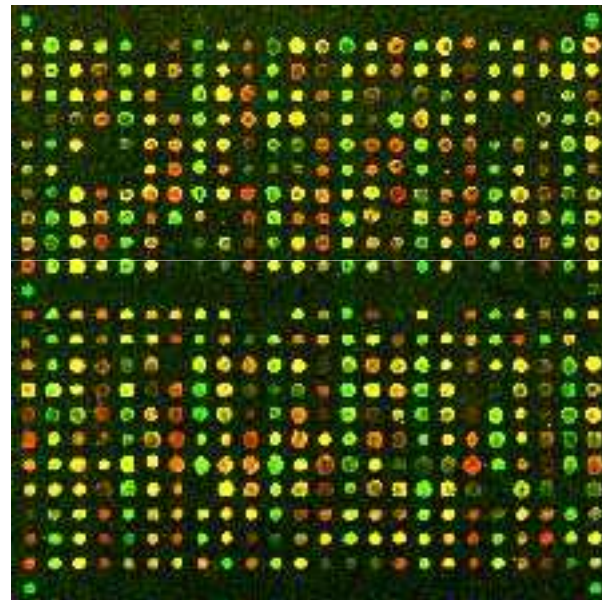


MYB → gene di risposta primaria

LHCB → gene di risposta secondaria

mediante analisi microarray

Identificati molti geni regolati dal fitocromo in *Arabidopsis* su piante wild type e mutanti null-phy A mediante analisi microarray



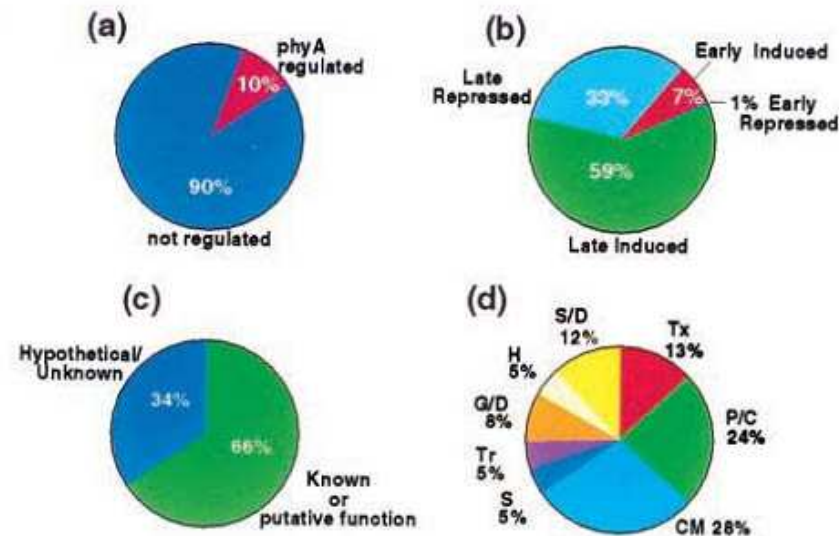


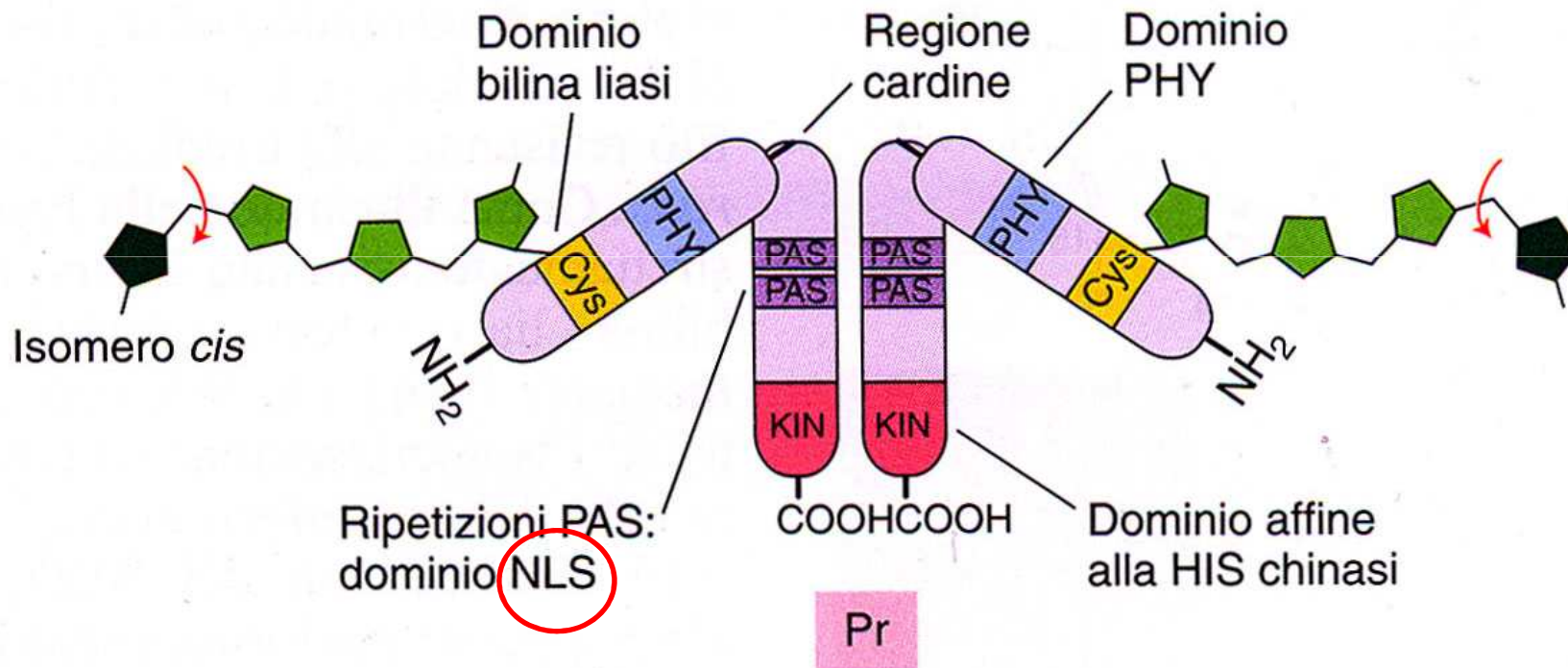
Table 1. Number of phyA-regulated genes categorized by functional class and temporal expression pattern

Functional classification	Early-response genes (1 h)		Late-response genes (3–24 h)		Total
	Induced	Repressed	Induced	Repressed	
Transcription (Tx)	18	3	20	29	70
Photosynthesis/Chloroplast (P/C)	7	0	115	4	126
Cellular Metabolism (CM)	5	0	93	54	152
Signaling (S)	4	0	13	8	25
Transporters (Tr)	6	0	11	8	25
Growth and Development (G/D)	0	2	18	25	45
Hormone-pathway related (H)	1	0	6	20	27
Stress/Defense (S/D)	2	0	32	30	64
Hypothetical/Unknown (H/U)	13	1	178	86	278
Totals	56	6	486	264	812

Genes represented on the microarray whose mRNA abundance was either increased (induced) or decreased (repressed) 2-fold or more under phyA control within 1 h (early) or between 3 and 24 h (late) of the start of FRc irradiation were scored and classified into the broad functional categories shown, according to established or putative function in the plant.

TRASDUZIONE DEL SEGNALE

Il fitocromo è una proteinchinasi regolata dalla luce

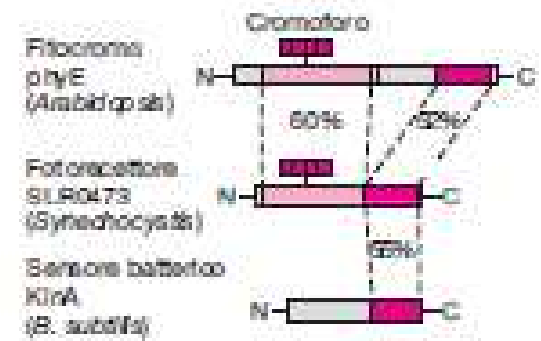
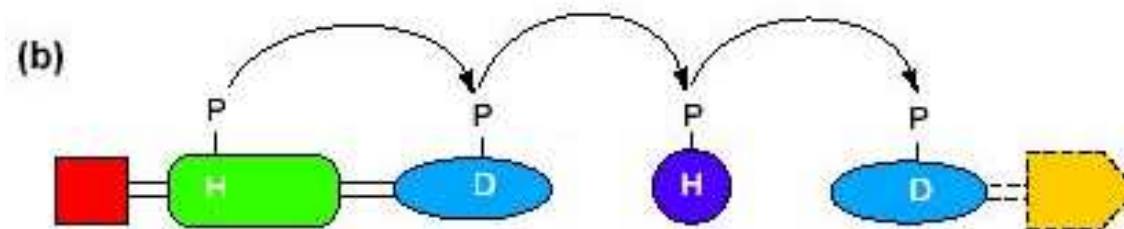
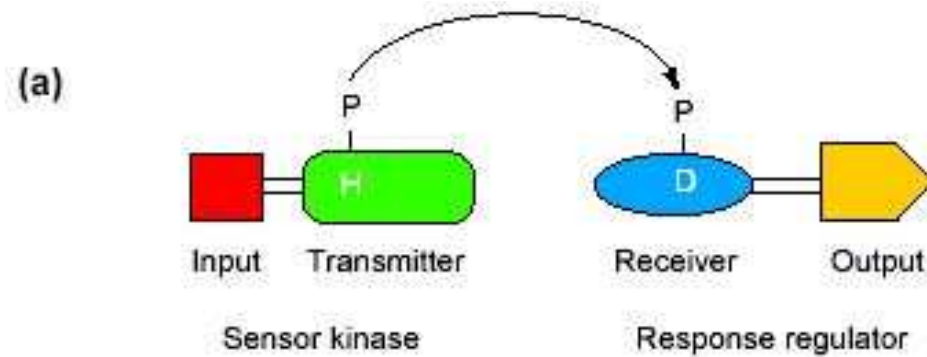


PHY: degradazione

PAS: dimerizzazione

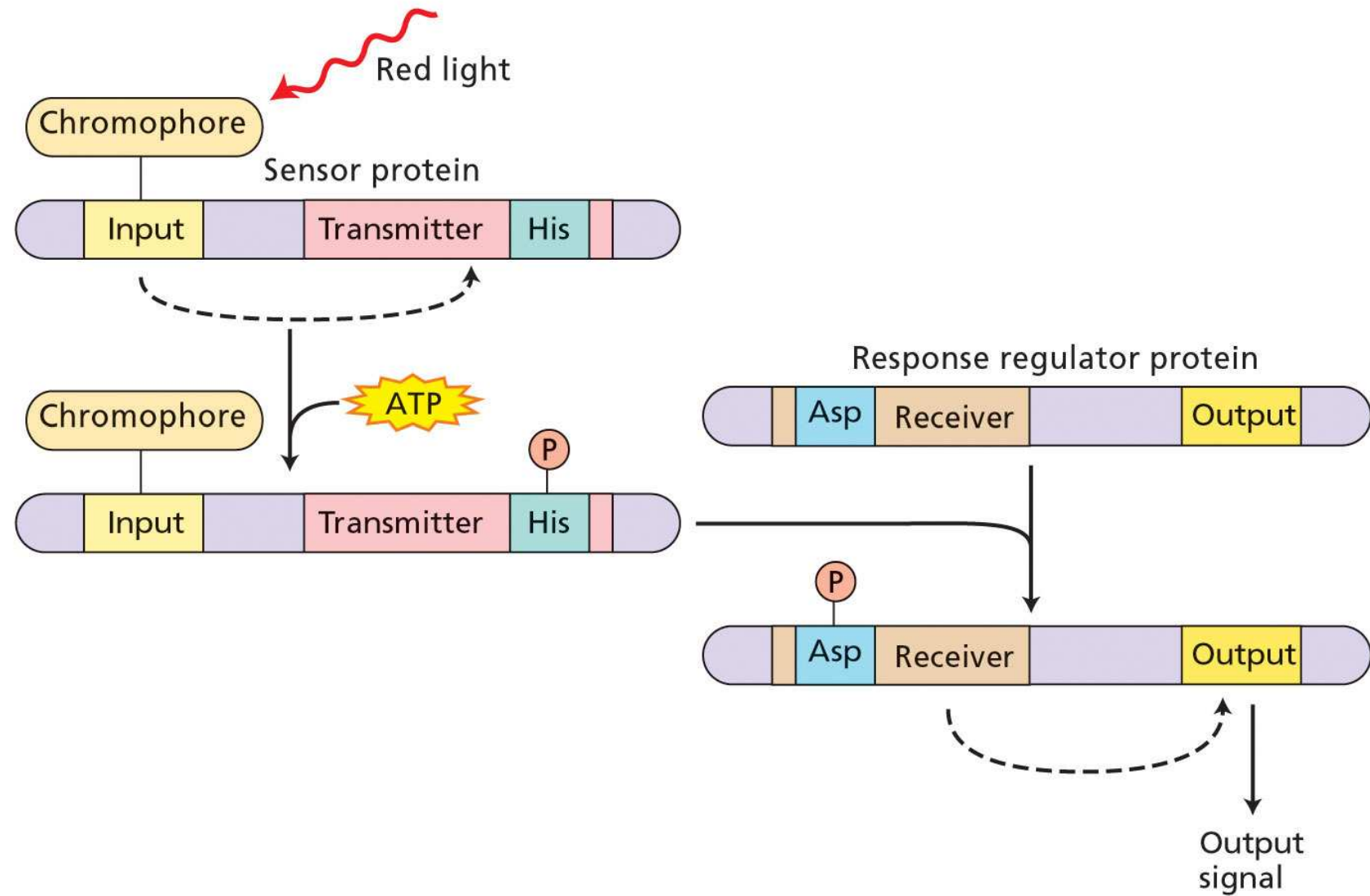
NLS: localizzazione nucleare

il fitocromo è omologo alle istidina chinasi batteriche



sistema a due componenti

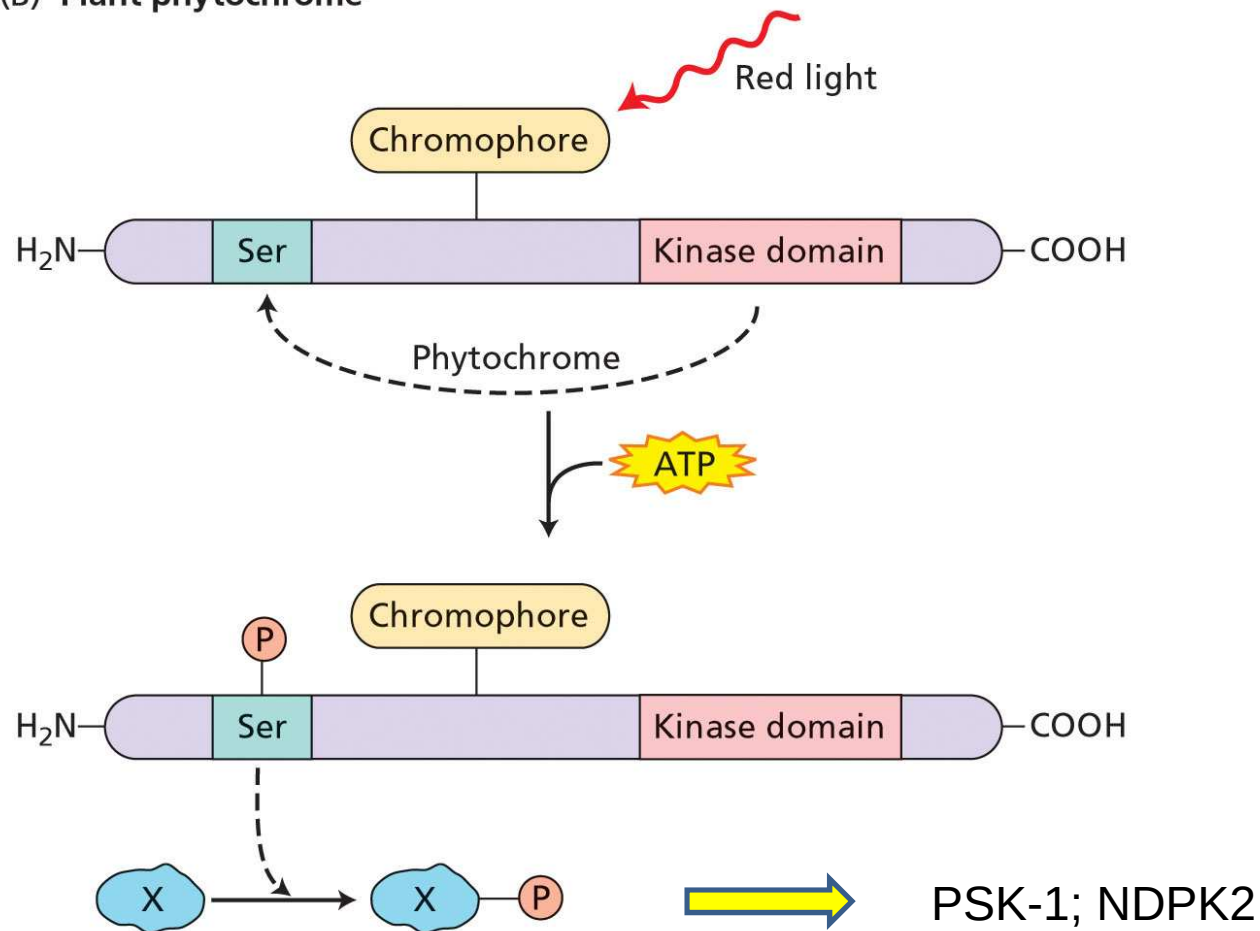
(A) Bacterial phytochrome



IL FITOCROMO DELLE PIANTE E' UNA PROTEINA CHINASI AUTOFOSFORILANTE

che può fosforilare anche altre proteine

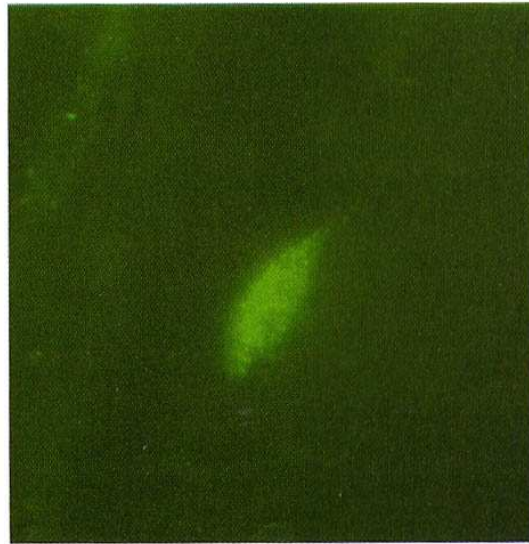
(B) Plant phytochrome



Il fitocromo può migrare nel nucleo

FR

R

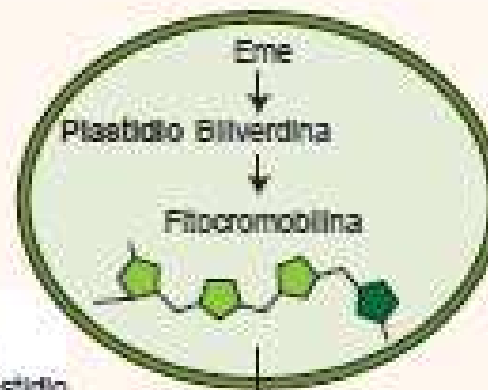


10 μ m

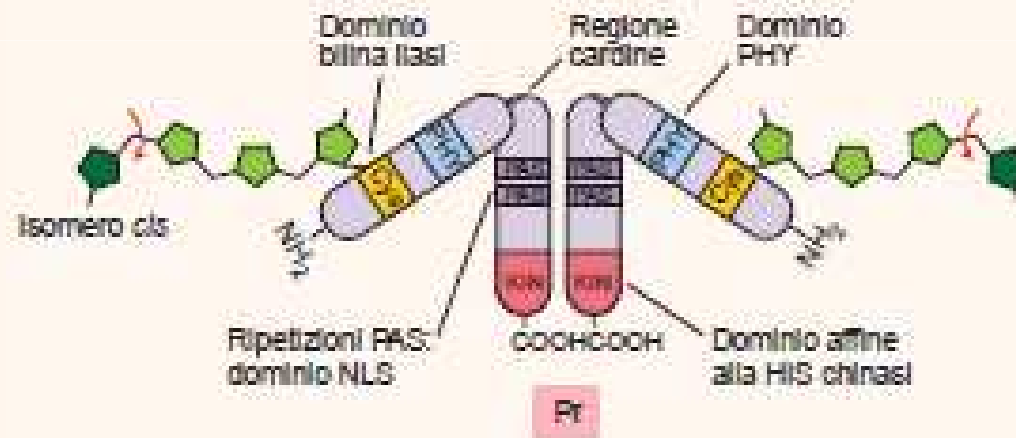
phyA-GFP

phyB-GFP

Citosol



1. L'apoproteina del fitocromo si assembla con il cromoforo del plastidio per produrre la oloproteina.



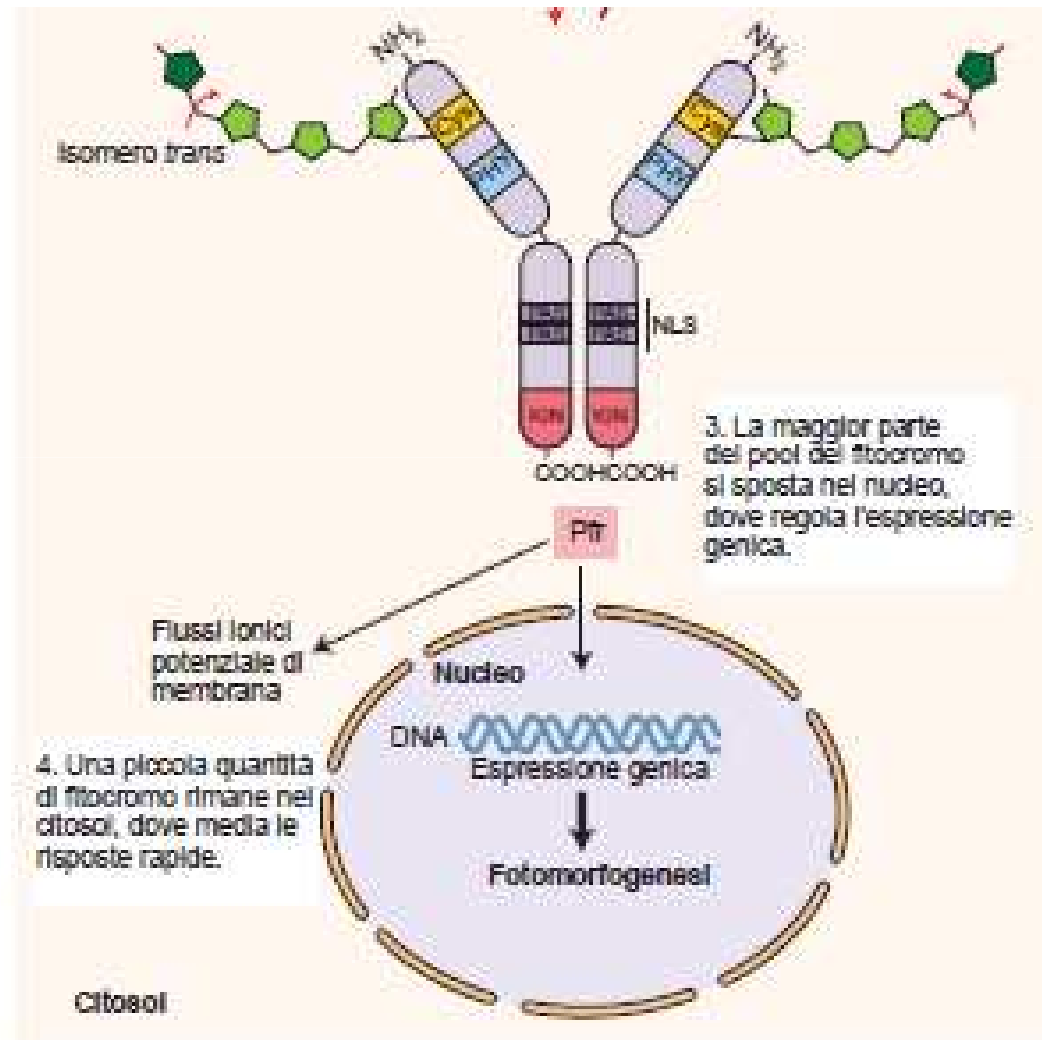
2. A seguito dell'attivazione dovuta alla luce rossa risultano esposte le sequenze di localizzazione nucleare.



IL Pfr TRASLOCA NEL NUCLEO

DOVE REGOLA L'ESPRESSIONE

GENICA



NEL NUCLEO

Identificati mediante doppio ibrido o immunoprecipitazione diversi fattori di interazione con il fitocromo (phyA, phyB)

PIF3 (phyA, Phy B) fattore di trascrizione bHLH

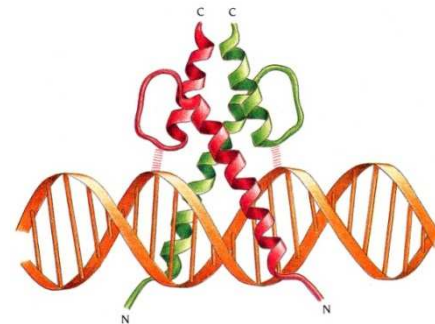
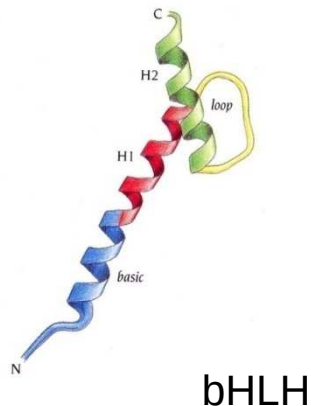
interagiscono solo con Pfr

PIL (fattori PIF-like: famiglia genica)

PIF3 può essere regolatore positivo o negativo della risposta al phy

La proteina viene **degradata** rapidamente alla luce

tramite una via mediata dal fitocromo (proteasoma)



si legano alle G-BOX

gene precoce

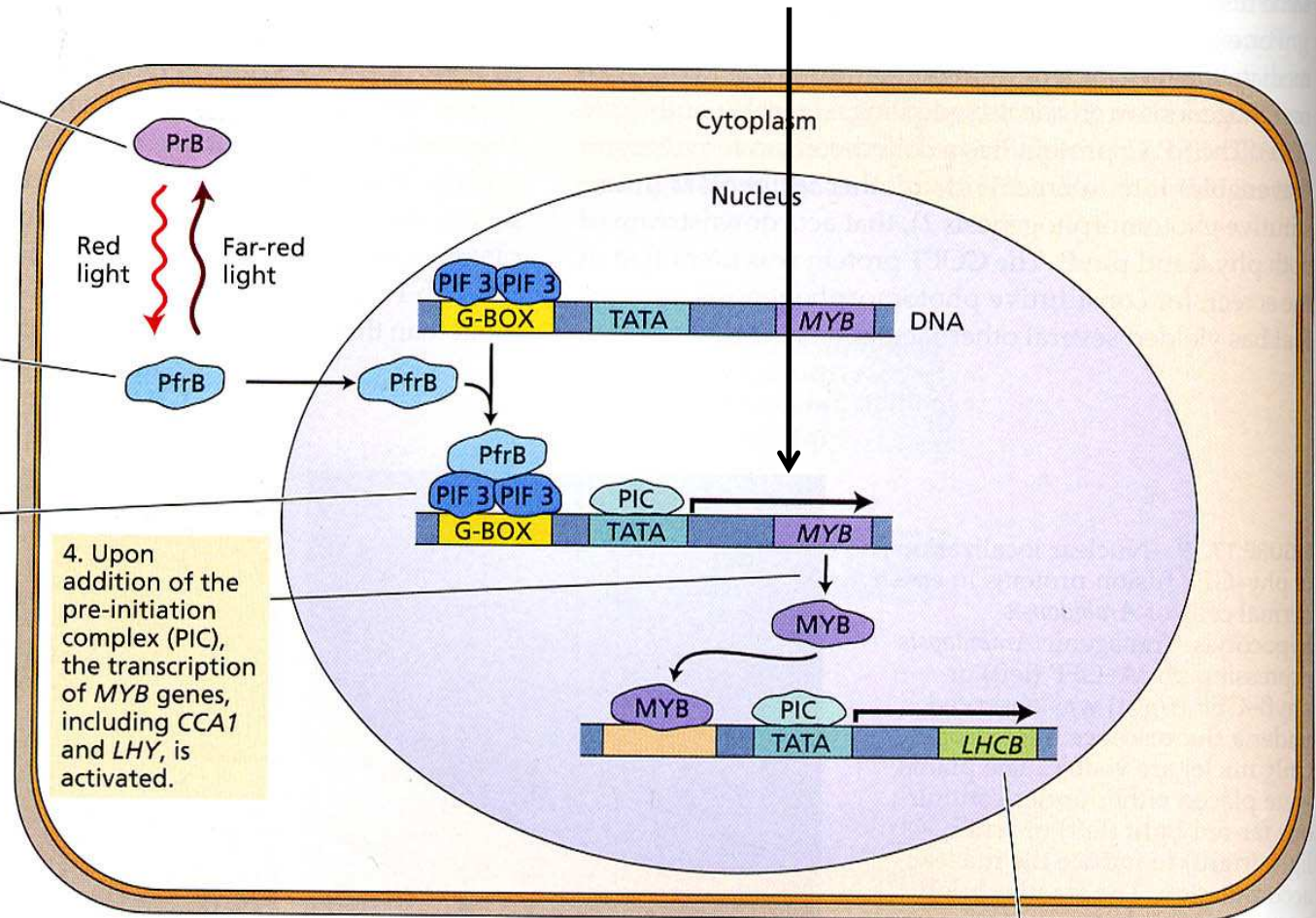
1. PhyB is synthesized in the cytoplasm in the inactive PrB form.

2. When converted to the active PfrB form by red light, it moves into the nucleus.

3. PfrB binds to a dimer of the transcription factor, PIF3, which is bound to the G-BOX elements of *MYB* gene promoter.

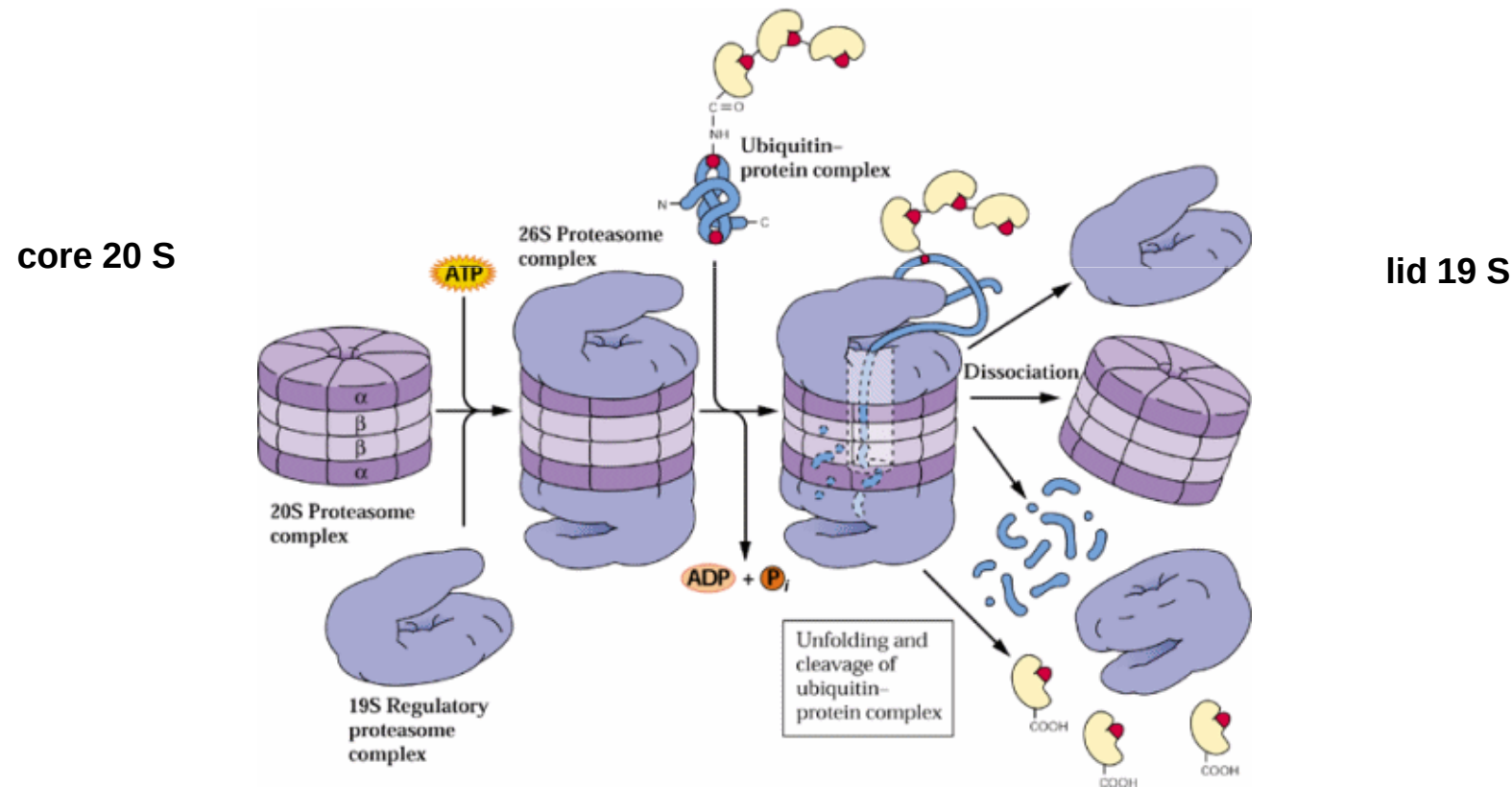
4. Upon addition of the pre-initiation complex (PIC), the transcription of *MYB* genes, including *CCA1* and *LHY*, is activated.

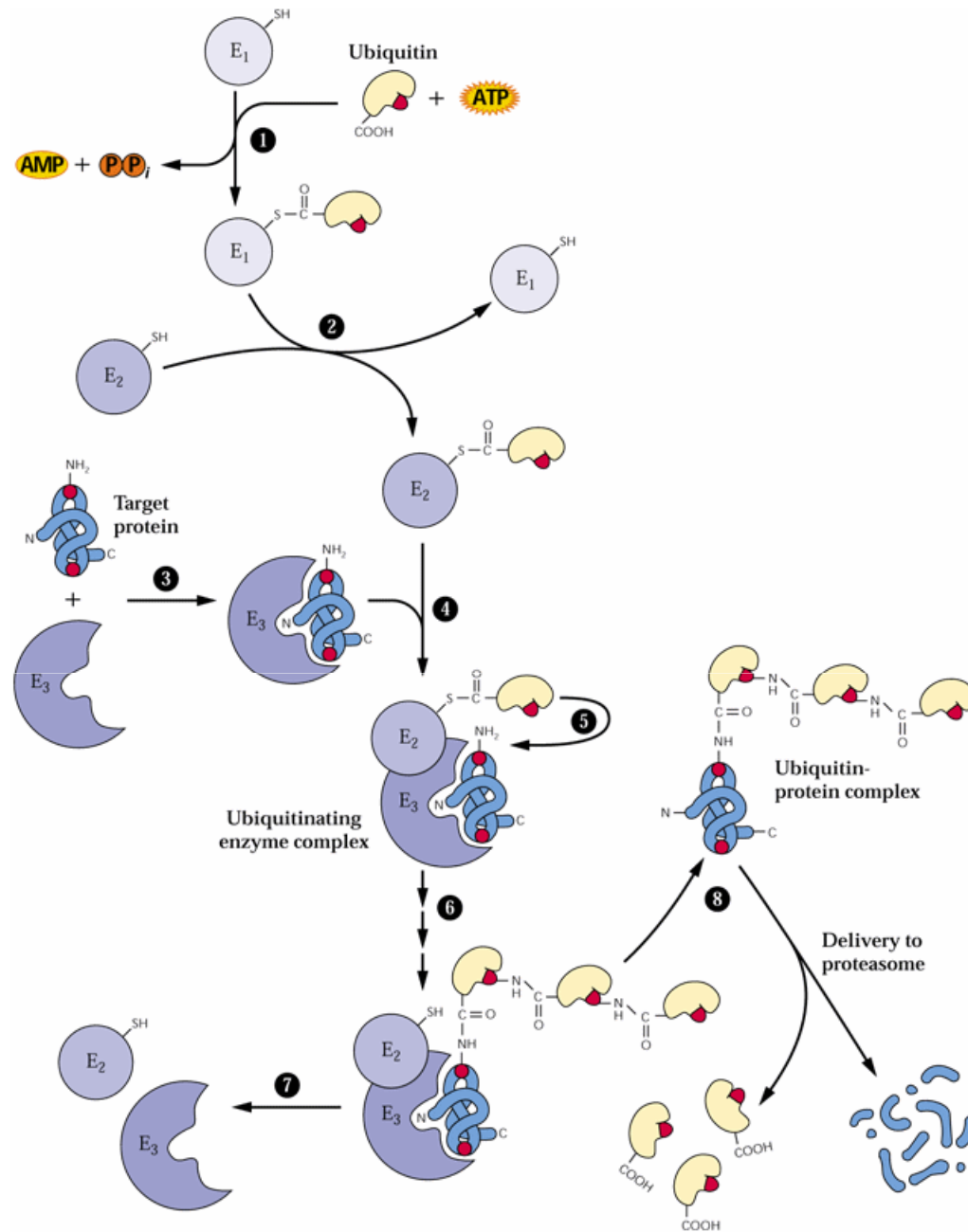
5. MYB transcription factors in turn activate the transcription of other genes, such as *LHCB*.



L'espressione genica indotta dal fitocromo coinvolge una via di degradazione proteica

PROTEASOMA 26 S





E1= enzima attivante l'ubiquitina

E2= enzima coniugante l'ubiquitina

E3= ubiquitina-proteina ligasi

mutanti *cop*
(constitutive
photomorphogenesis)

mutanti *det*
(de-etiolated)

mancanza di risposte al buio

mostrano fotomorfogenesi
costitutiva al buio

COP1 = ubiquitina ligasi



cop
det



mutazioni
recessive



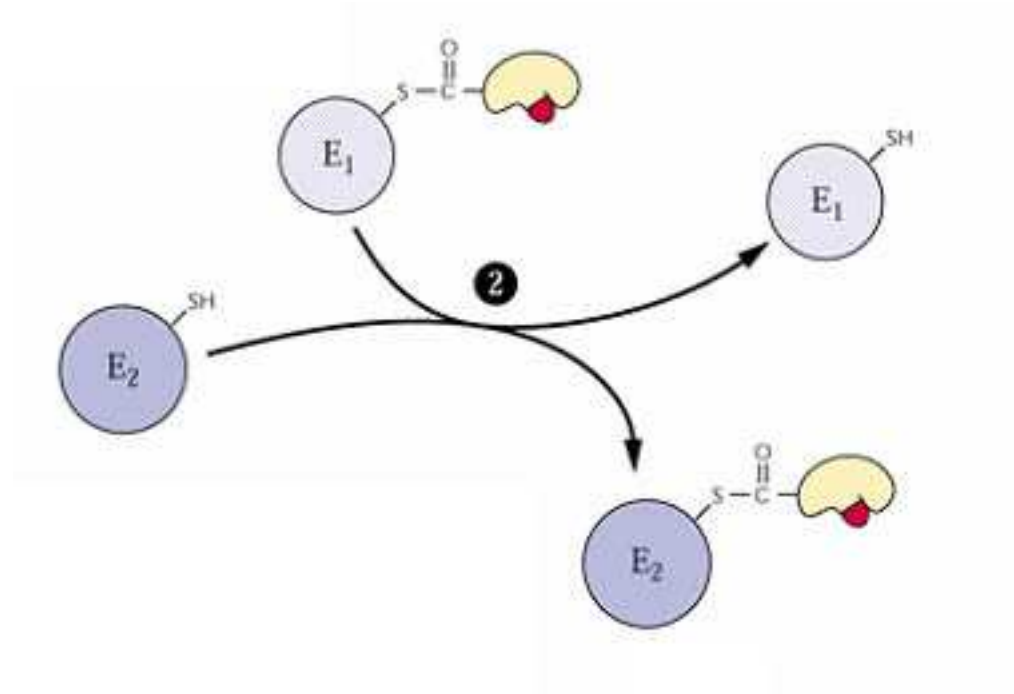
mutazioni loss of function di
proteine coinvolte nella
regolazione della
fotomorfogenesi

inattivazione
regolatore negativo

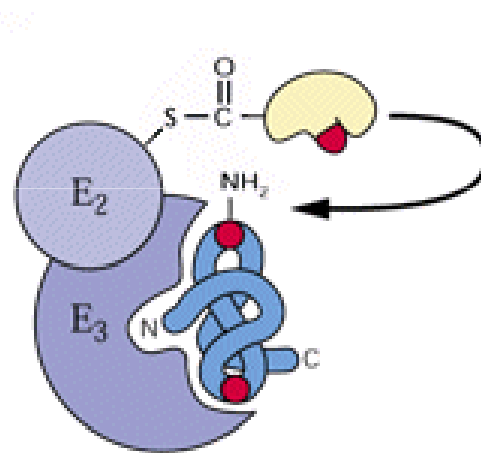


attivazione
processo

COP10 = E2, enzima coniugante l'ubiquitina

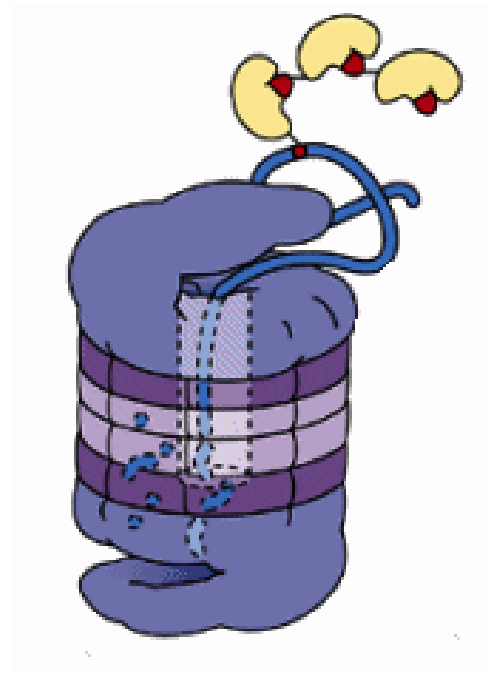


COP1 = E3, ubiquitina-proteina ligasi



COP 9 e altre proteine COP compongono il SIGNALOSOMA COP9

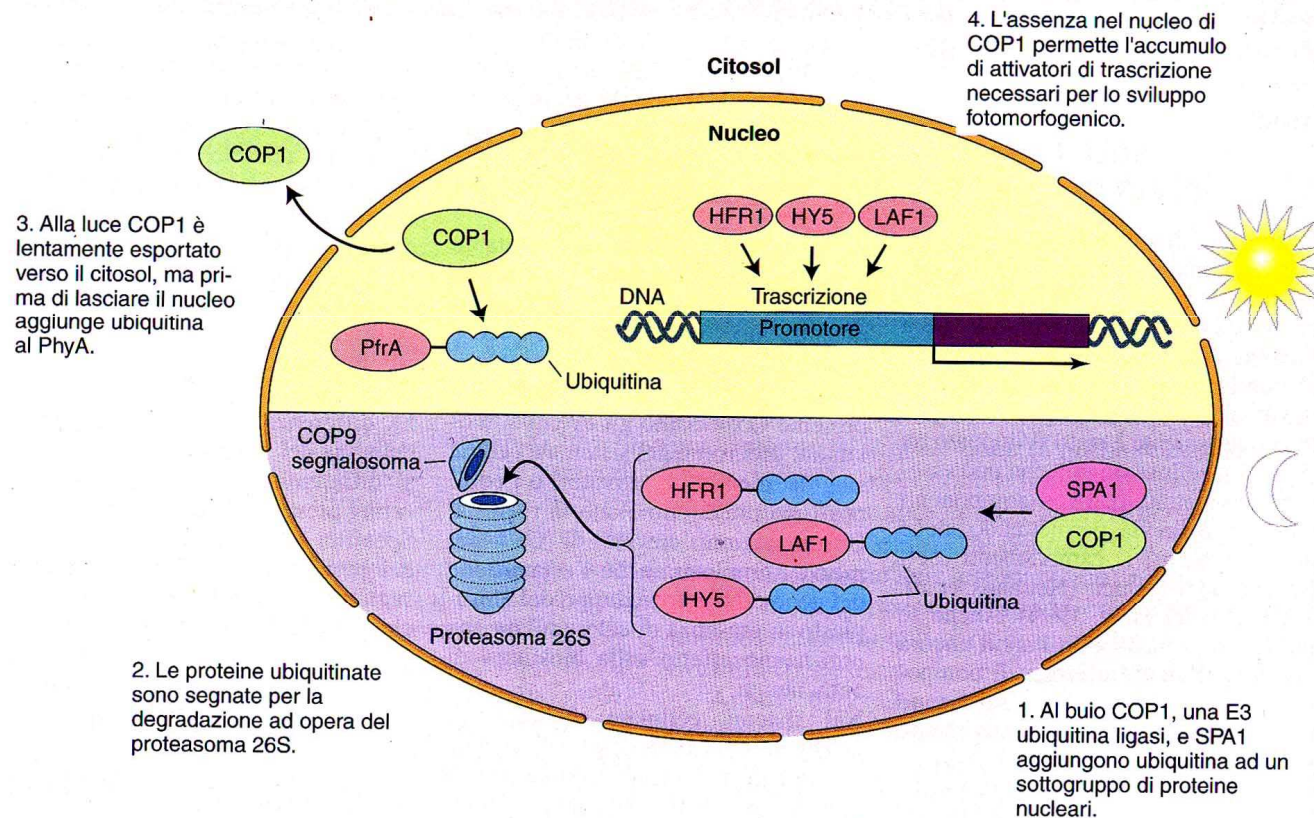
Che forma il coperchio 19 S del proteasoma



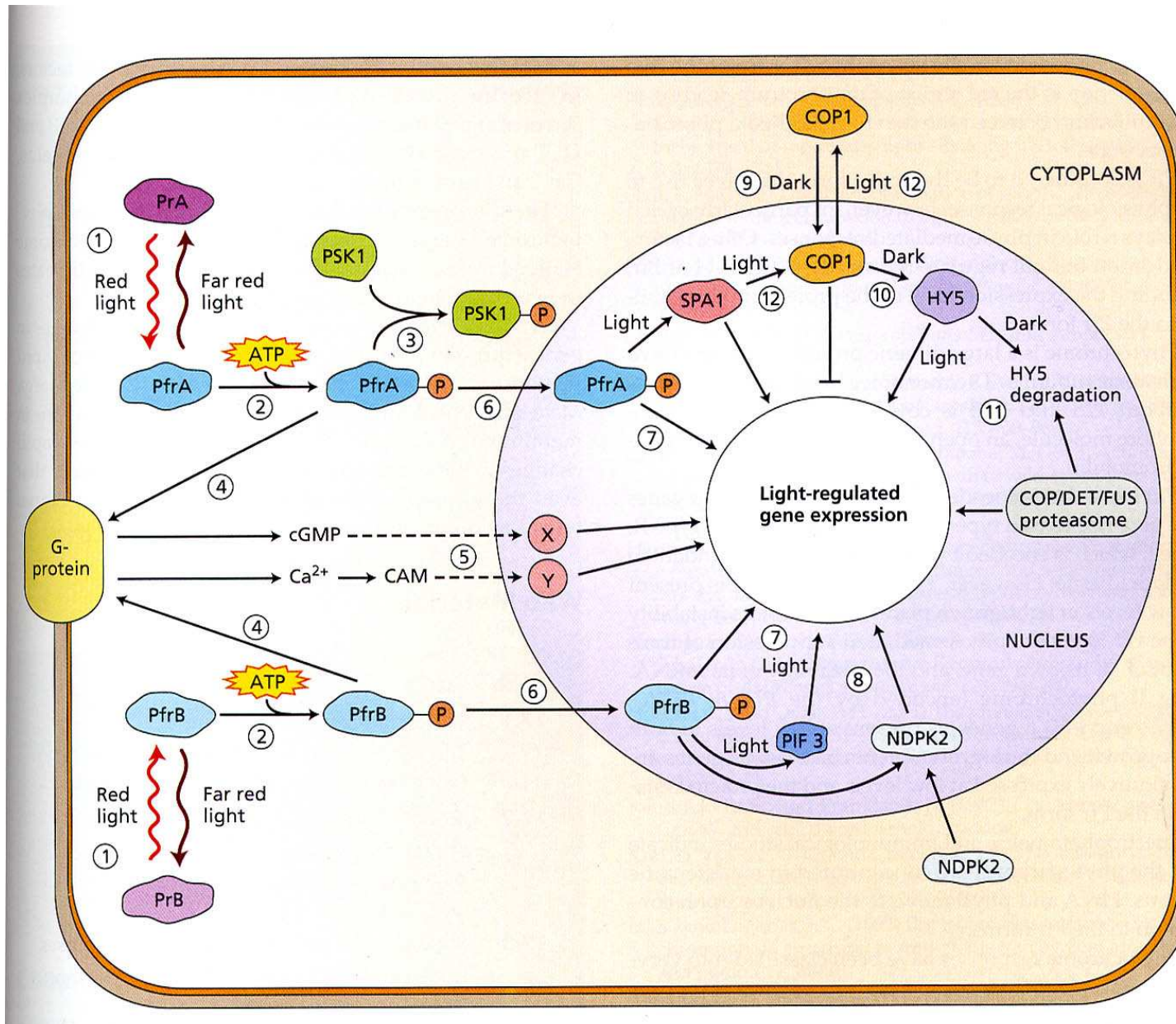
**signalosoma COP9
(CSN)**

Phy A

COP1/SPA interagisce con fattori di trascrizione coinvolti nelle risposte alla luce (HFR1, LAF1, HY5) segnalandoli per la degradazione. **Alla luce COP1 è esportato dal nucleo al citosol**

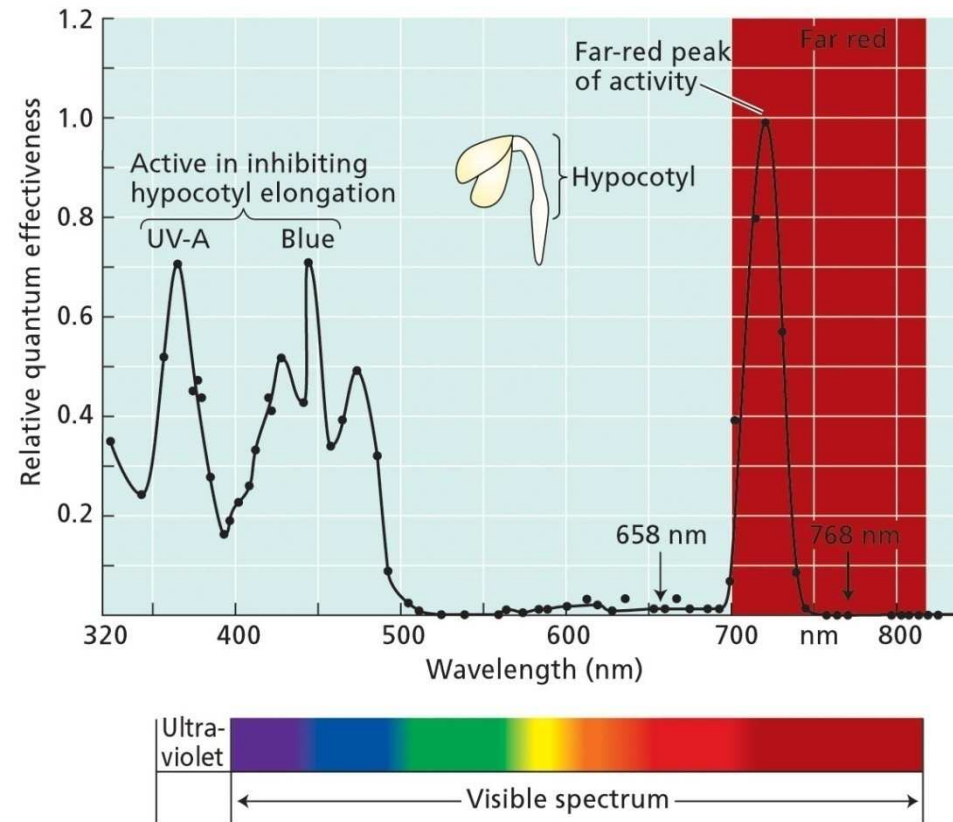


Alla luce Pfr potrebbe interagire con SPA1 provocando la dissociazione da COP1 e determinandone l'esporto nel citosol



fine

esperimento di HARTIG



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 17.9 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

658 nm + 768 nm → risposta

$$\begin{array}{l} 658 \text{ nm} \\ 768 \text{ nm} \end{array} \quad P_{fr}/P_{tot} = 0.03$$

$$720 \text{ nm} \quad P_{fr}/P_{tot} = 0.03$$

L'attività del fitocromo è regolata dallo stato di fosforilazione

