

Bitkilerdeki Fitokrom Işık Algılayıcıları

Zeynel DALKILIÇ¹ 

¹ Adnan Menderes Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bahçe Bitkileri Bölümü, Aydın

Öz: Canlılar ışığı algılar ve tepki verir. Işık fotosentez için enerji kaynağı sağlamasının yanında, bitkilere çevrelerindeki durum hakkında da bilgi verir. Bitkilerde diğer pigmentlere ek olarak kromofor ismi verilen ışığa duyarlı pigmentler de bulunur. Günümüzde bitkilerde keşfedilen ışık algılayıcılarının sayısı 16'ya ulaşmıştır. Bunlar arasında fitokromlar, kriptokromlar, fototropinler ve UVR8 sayılabilir. Bunlardan kırmızı (R) ve kırmızı ötesi (FR) ışığı algılayan fitokromlar hem ilk keşfedilenlerdir hem de bitki büyüme ve gelişmesinde etkilidir. Fitokromlar bitkilerde tohum dinlenmesi, çimlenmesi, fide büyümesi, çiçeklenme ve yaşlanma gibi safhalarda önemli rol oynarlar. Fitokromlar öncelikle P_r formunda oluşur. Biyolojik olarak aktif olmayan P_r, gündüz kırmızı ışığı absorbe ettikten sonra aktif olan P_{fr}'ye dönüşür. Gündüz birikerek yüksek seviyeye ulaşan P_{fr} formu, dönüşüm ve parçalanma yoluyla gece azalır. P_r/P_{fr} oranı, bitkinin fotoperiyodun uzunluğunu algılayabilmesini sağlar. Fitokromlar ışığa göre değişken olan Tip I ve ışığa karşı göreceli olarak kararlı olan Tip II şeklinde 2 grupta incelenebilir. Diğer bir görüşe göre fitokromlarda düşük ışık şiddetine tepki veren LFR formu, çok düşük ışık şiddetine tepki veren VLFR formu, yüksek ışık şiddetine tepki veren HIR formu ve kırmızı/kırmızı ötesi oranına tepki veren R/FR formu olarak 4 grup tepki modu bulunur. Bitki fitokromunun yapısının çözülmesi, fitokromların haberleşme mekanizmasının anlaşılmasını sağlayabilecektir. Daha ekonomik, yüksek çıktıli yeni generasyon baz dizileme teknolojileri, ChIP-seq ve RNA-seq yöntemlerinin kullanımı yoluyla fitokromun genom seviyesinde tanımlanmasına yardım edebilecektir.

Anahtar Kelimeler: bitki, fitokrom, phyA, phyB, phyC, phyD, phyE, fotoreseptör

Phytochrome Photoreceptors in Plants

Abstract: Organisms sense and respond to light. Besides light provides energy for photosynthesis, it does also give plants information about their environment. In addition to other pigments in plants, chromophores which are sensitive to light exist. Nowadays discovered photoreceptors reached at 16 in plants. Of these phytochromes, cryptochromes, phototropins, and UVR8 can be mentioned. Among others phytochromes, sense both red (R) and far-red (FR) light, are discovered first and effective in plant growth and development. Phytochromes play important roles in seed dormancy, germination, seedling growth, flowering, and maturity or senescence phases in plants. Phytochromes firstly occur in P_r form. P_r, which is not biologically active, after it absorbs red light during day time, P_r form is converted to P_{fr} form, which is biologically active. P_{fr} form reaches high level via accumulation during the day, its level decreases through conversion and disintegration during the night. P_r/P_{fr} ratio provides photoperiod length perception in plants. Phytochromes can be investigated in two groups such as Type I (labile to light) and Type II (stable to light). According to another view, phytochromes contain four modes of action namely, LFR (low fluence response), VLFR (very low fluence response), HIR (high irradiance response), and R/FR (red/far-red ratio). Unraveling the molecular structures of plant phytochromes might provide to understand communication mechanism of the phytochromes. Using cheaper and high-throughput next nucleotide sequencing technologies, ChIP-seq, and RNA-seq methods might help to description of phytochromes in genomic level.

Keywords: plant, phytochrome, phyA, phyB, phyC, phyD, phyE, photoreceptor

GİRİŞ

Tohum çimlenmesi ile başlayan ve mevsim sonundaki, ne zaman olursa olsun erken kabul edilen, kaçınılmaz ölümüne (tek yıllıklar) ya da yaprak dökümüne (çok yıllıklar) kadar geçen süre içinde bitki, büyüme ve gelişmesinin bir bölümünü toprak üstünde diğer bölümünü de toprak altında sürdürmektedir. Kimi görüşlere göre daha karmaşık olan toprak altı aksamının bazı yaşam fizyolojisi konuları hâlâ açıklığa kavuşturulamamıştır.

Bitki fizyolojisindeki sıcaklık (vernalizasyon, sıcaklık toplamı), nem (buz, su, buhar) ve hava (oksijen, karbondioksit) faktörlerine ek olarak, ışık faktörünün de belki diğerleri kadar ya da çok daha etkili olması şaşırtıcı gelebilir. Bitki büyümesi ve gelişmesi, içsel ve çevresel faktörler tarafından düzenlenir. Işık sinyali aktarımı, bitkilerdeki en karmaşık sinyal ağlarından birisidir (Chory, 2010).

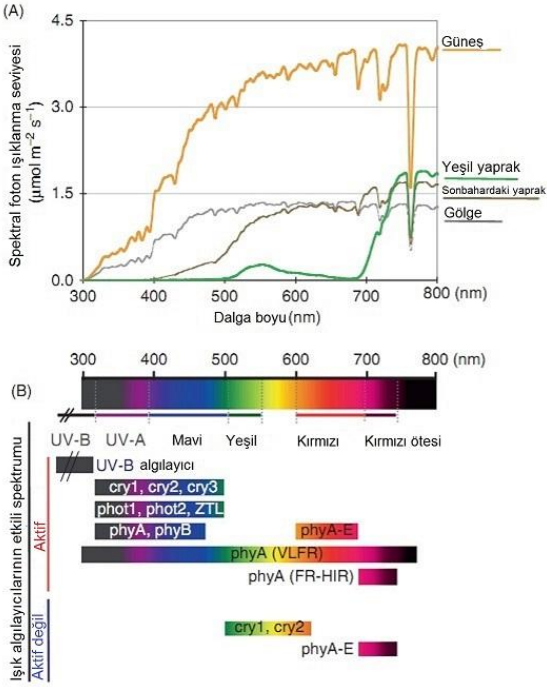
Bitkiler UV-B'den (280 nm) kırmızı ötesine (750 nm) kadar geniş spektrumdaki ışık dalga boylarını kullanarak yaşam faaliyetlerini sürdürürler ve çevrelerine uyum sağlamaya çalışırlar (Galvão ve Fankhauser, 2015). Görünür ışık, mor (400-430 nm), mavi (430-480 nm), camgöbeği (480-520 nm), yeşil (520-570 nm), sarı (570-600 nm), turuncu 600-630 nm) ve kırmızı (630-700 nm) renklerden oluşur (Şekil 1) (Kami ve ark., 2010).

Işık fotosentez için enerji kaynağı sağlamasının yanında (PAR: fotosentetik aktif radyasyon, 400-700 nm), bitkilere çevrelerindeki zamansal ve mekansal durum hakkında da bilgi verir (Franklin, 2008). Işığın dalga boyu (Jiao ve ark., 2007) ya da spektrumu (Chory, 2010; Kami ve ark., 2010), şiddeti (Jiao ve ark., 2007; Taiz ve Zeiger, 2008) ya da lüks, jul, kandil (Kami ve ark., 2010),

Sorumlu Yazar: zdalkilic@adu.edu.tr

Geliş Tarihi: 17 Temmuz 2017

Kabul Tarihi: 31 Mayıs 2018



Şekil 1. Bitkilerdeki (A) spektral foton ışıklandırma seviyesi ve (B) ışık algılayıcılarının etkili spektrumu (Kami ve ark., 2010)

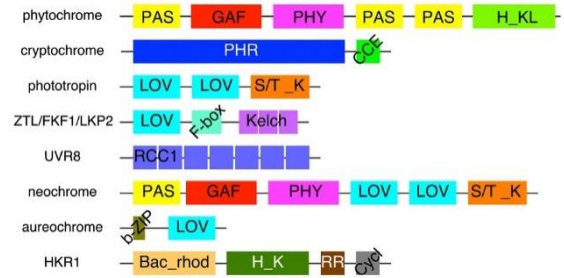
fitotropizm (Briggs, 2014), ile ışıktan kaçınma (Franklin, 2008; Fankhauser ve Batschauer, 2016) ve plastidler (Higa ve ark., 2014) bitki büyüme ve gelişmesindeki değişimde (fotomorfogenez) önemli rol oynar. Hayvanlardaki özelleşmiş organlarda bulunanların aksine, ışık algılayıcıları bitkilerin hücrelerinde yer alır. Özellikle yüksek ışık şiddeti ya da UV-B'den korunmak amacıyla bitkiler kendilerini ışıktan koruyucu pigmentler sentezler. Çekirdek ve kloroplastlarını ışıktan uzağa doğru yönlendirirler. Beklenmedik şekilde, bazı ışık algılayıcılarının köklerde de mevcut olduğu tespit edilmiştir. Ne var ki, ışığa verilen tepkinin ortaya çıktığı yer (organ), ışığın algılandığı yerden (algılayıcılar) farklı (uzak) mesafededir (Kami ve ark., 2010; Chaves ve ark., 2011; Ito ve ark., 2012).

Bitkilerdeki büyüme alışkanlıkları, karanlık ve ışık şartları altında değişiklik sergiler. Karanlıkta büyüyen beyaz kalmış (etiyolet) bitkiler farklılaşmamış kloroplastlar, çengel gibi tepe tomurcuğu, tepe tomurcuğunu koruyan kapalı ve genişlememiş kotiledonlar ile uzamış hipokotil gibi tipik özellikler sergiler. Bu "karanlık fenotip", (karanlık form) safhası olarak isimlendirilir. Işığa ulaşan bitkilerin boyu kısalmış, kloroplastlar farklılaşır, klorofil birikerek bitki yeşillenir, kotiledonları açılır, genişler ve fotosentez yapmaya başlar. Hipokotil uzamasının engellendiği ve vegetatif meristemde hücre farklılaşması

başladıği bu "ışık fenotipi", fotomorfogenez (ışık form) safhası olarak isimlendirilir (Schäfer ve Bowler, 2002; Han ve ark., 2007).

Bitkiler tarafından ışığın kullanım şekilleri emilim, yansıtılma ve aktarımdır (Aphalo, 2006). Kırmızı ve mavi dalga boylarındaki ışık, spektrumun daha az soğrulan bölgelerine göre, klorofil ve karotenoid pigmentleri tarafından daha fazla emilir. Yeşil ve FR ışıkları içeren dalga boyları, bitkilerin insan gözüne yeşil görünmelerini sağlar. Yansıyan ışıktaki bu düşük R/FR sinyali, yakınlardaki komşu bitkilerin varlığı hakkında erkenden uyarım sağlayabilir (Franklin, 2008).

Bitkilerdeki renk pigmentleri mor-mavi (antosiyenin), yeşil (klorofil), sarı (ksantofil), turuncu (karoten) ve kırmızı (likopen)'dir. Bunların dışında kromofor ismi verilen ışığa duyarlı pigmentler de bulunur (Siegelman ve ark., 1966). Bitkilerde 1971 yılına kadar sadece bir adet ışık algılayıcısı olan fitokrom (kırmızı: kırmızı ötesi) biliniyordu. Günümüzde ışık algılayıcılarının sayısı 16'ya erişmiştir (Şekil 2, Çizelge 1) (Kong ve Okajima, 2016).



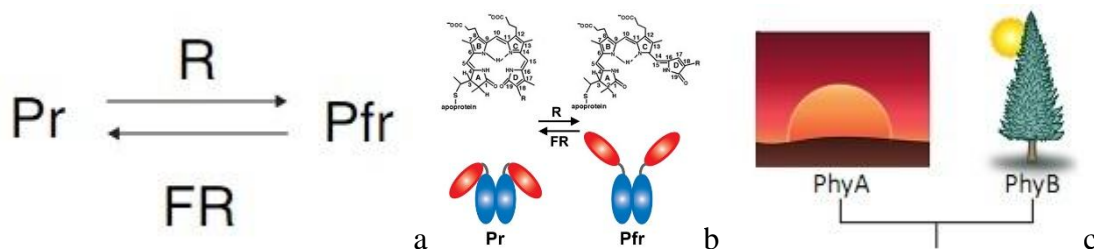
Şekil 2. Işık algılayıcılarının sınıflandırılması (Kong ve Okajima, 2016)

Fitokromun Tanımı, Keşfi ve Yapısı

Fitokrom (phy), ışık algılayıcıları grubunda yer alan, kırmızı/kırmızı ötesi ışık ile aktive edilen ve ilk keşfedilen mavi renkli bitki ışık algılayıcısı bir kromofordur. Yunanca "bitki pigmenti" kelimelerinden türetilmiştir (Rensing ve ark., 2016). Kırmızı ve kırmızı ötesi ışığa ek olarak, mavi dalga boyundaki ışığı da absorbe edebilir (Taiz ve Zeiger, 2008). Fitokromlar öncelikle P_r formunda meydana gelir. Biyolojik olarak aktif olmayan P_r, kırmızı ışığı (gündüz) absorbe ettikten sonra aktif olan P_{fr}'ye dönüşür (Şekil 3) (Sharrock, 2008; Li ve ark., 2011; Rensing ve ark., 2016). Bunun aksine, biyolojik olarak aktif olan P_{fr}, kırmızı ötesi ışığı (gece) absorbe ettikten sonra aktif olmayan P_r'ye dönüşür (Franklin, 2008; Galvão ve Fankhauser, 2015; Rensing ve ark., 2016). Fitokromun gündüz birikerek yüksek seviyeye ulaşan P_{fr} formu, dönüşüm ve parçalanma yoluyla gece azalır. P_r/P_{fr} oranı, bitkinin fotoperiyodun uzunluğunu algılayabilmesini sağlar (Keeton ve Gould, 2000).

Çizelge I. Işık algılayıcılarının sınıflandırılması (Kong ve Okajima, 2016)

Işık algılayıcısı	Algılama spektrumu	Sayısı	Alt birimi	Alt birim sayısı	Alt birimi	Alt birim sayısı	Alt birimi	Kaynak
Fitokrom	Kırmızı/kırmızı ötesi	5	phyA					Quail, 2010
Kriptokrom	Mavi	9	phyB phyC phyD phyE Kriptokrom	3	cry1			Ahmad ve Cashmore, 1993; Cashmore, 1997; Chaves ve ark., 2011
	Mavi		LOV	6	cry2 cry3 Fototropin	2	phot1	Suetsugu ve Wada, 2013; Kianianmomeni ve Hallmann, 2014
						Zeitlupe	3	phot2 ZTL
					Aureokrom	1	FKFI LKP2 Aureokrom	Kianianmomeni ve Hallmann, 2014; Kong ve Okajima, 2016
Neokrom	Kırmızı/kırmızı ötesi ve mavi	1						Nozue ve ark., 1998; Kianianmomeni ve Hallmann, 2014; Kong ve Okajima, 2016
UVR8	Ultraviyole B	1						Rizzini ve ark., 2011; Jenkins, 2014
Toplam		16						

**Şekil 3.** Pr ve Pfr arasındaki karşılıklı dönüşüm a) Sharrock (2008), b) Li ve ark. (2011), c) Rensing ve ark. (2016)

Yaklaşık 50 yıl öncesinde keşfedildiklerinde, sadece bitkilerde buldukları düşünülmesine rağmen (Li ve ark., 2015), günümüzde mikrobiyal alem de dahil olmak üzere, tek hücreli yeşil algler, diatomlar, siyanobakteriler, oksijen kullanmayan fotosentetik bakteriler, fotosentez yapmayan bakteriler (Auldridge ve Forest, 2011) ve bazı filamentli funguslarda da (Rodriguez-Romero ve ark., 2010) fitokromlar geniş şekilde yayılış göstermektedir

(Quail, 2010; Rensing ve ark., 2016). Evrimsel olarak günümüz bitkilerindeki fitokromların endosimbiyotik gen aktarımı yoluyla siyanobakterilerden gelmediği anlaşılmıştır (Li ve ark., 2015; Rensing ve ark., 2016).

Fitokromun varlığı ilk kez marul tohumlarının çimlendirilmesi sırasında keşfedilmiştir (Borthwick ve ark., 1952). Fitokrom Butler ve ark. (1959) tarafından ilk

kez saflaştırılmış, Burgie ve ark. (2014) tarafından ise phyB'nin kristal yapısı bulunmuştur.

Fitokromlar birbirine dönüşebilen 124 kilodalton (Vierstra ve Quail, 1983) ya da 125 kilodalton (Kevei ve ark., 2007) büyüklüğünde homodimerik ya da heterodimerik 2 fotokromik biliprotein izomerine sahiptir. Yaklaşık 30 yıl kadar süren çabanın ardından tam uzunluktaki fitokrom A holoproteini, beyaz kalmış yulaf bitkiciklerinden izole edilmiştir (Litts ve ark., 1983; Vierstra ve Quail, 1983). Bunu bir yıl sonra PHYA geninin klonlanması izlemiştir (Hershey ve ark., 1984; Franklin, 2008).

Arabidopsis thaliana'da şimdiye kadar phyA, phyB, phyC, phyD ve phyE olmak üzere 5 fitokrom keşfedilmiştir (Sharrock ve Quail, 1989; Clack ve ark., 1994). phyA kırmızı ötesi, phyB kırmızı ışık tarafından aktive edilmektedir (Rensing ve ark., 2016). phyA kırmızı ötesi ışığı algılamaktan sorumlu, beyaz kalmış bitkilerde daha çok gözlenip ve erken safhada kırmızı ışığa verilecek tepkilere aracılık ederken, phyB-phyE sürekli kırmızı ya da beyaz ışık şartları altında, yeşillenmiş bitkilerde önemli rol oynarlar (Kami ve ark., 2010). Bitkinin yaşamı boyunca tohum çimlenmesi, yaprakların beyazdan yeşile dönüşmesi, yaprak gözenekleri (stoma) gelişmesi, çiçeklenme safhasına geçiş, yaşlanma (döküm) ve gölgeden kaçınma gibi aşamalarda bu fitokromlar bazen birlikte bazen de ayrı ayrı fonksiyon gösterirler (Kami ve ark., 2010; Sakuraba ve ark., 2014; Galvão ve Fankhauser, 2015).

Fitokrom molekülü, ışık algılamadan sorumlu olan ve birbirine tekli kovalent bağla bağlanan bir polipeptidden oluşur. Bu polipeptid, bilin tetrapirrol formundaki kromofor ile birlikte bir kromoprotein dimeri meydana getirir. Her bir polipeptid 2 alanda birbiri üstüne katlanır. Bu alanlardan bir tanesi kromoforu sarmalayan amino (N) ucunu algılayıcı bir alandır. Diğer alan ise dimerleşme ve ubikütinasyon yeri ile düzenleyici bölgeleri içeren çıktı ya da sinyal iletilici karboksil (C) ucudur (Quail, 1997; Taiz ve Zeiger, 2008). Fitokromun ışık algılayıcı içeriye bakan amino ucu, kovalent olarak P₆₆₀'ye (fitokromobilin tetrapirrol kromofora) bağlanırken, dışarıya bakan karboksil ucu ise dimerleşmede rol oynar. Merkezdeki algı alanı, bazı fitokromlara eklenen değişken amino ucu uzantısı yoluyla, PAS, GAF ve PHY alt alanlarından oluşur. Bu protein merkezine, fikosiyonobilin (PCB), fitokromobilin (P₆₆₀) ya da biliverdin IX α (BV) gibi doğrusal bir tetrapirrol kromofor (bilin) kovalent bağla bağlanır (Rockwell ve Lagarias, 2010). Son zamanlardaki çalışmalar fitokrom haberleşmesindeki esas basamağın, tüm beş fitokromun da ışık yardımı ile hücre çekirdeğine yönelerek yerleşmesi olduğunu göstermiştir (Nagy ve Schäfer, 2002; Nagatani, 2004; Kevei ve ark., 2007; Franklin ve Quail, 2010). Ne var ki, phyA ve phyB-phyE'lerin çekirdeğe yönelmesi ve yerleşmesinin desenleri farklı özellikler göstermektedir. Sürekli kırmızı ve mavi ışığın, phyB-phyE'lerin çekirdeğe taşınmasında etkili olduğu ve bu işlemin kırmızı ötesi ışık ile geri dönüştürüldüğü gösterilmiştir (Kircher ve ark., 1999; Gil

ve ark., 2000). Özellikle phyA'nın çekirdeğe girişi iki homolog şaperon proteini gerektirir ki bunlar, FHY1 (kırmızı ötesi uzayan hipokotil 1) ve FHL (FHY1 benzeri)'dir. Varılan ortak görüşe göre, phyA'nın P_{fr} formu, çekirdeğe taşınımını sağlamak için FHY1/FHL'nin NLS'sini (çekirdeğe yerleşme sinyali) kullanmaktadır (Hiltbrunner ve ark., 2005; Zhou ve ark., 2005; Wang ve Wang, 2015).

Fitokromların Biyolojik İşlevleri

En genel anlamda fitokromların işlevi, çevreden gelen ışık sinyallerinin (ışığın varlığı/yokluğu, rengi (dalga boyu), yoğunluğu (şiddeti), yönü (fototropizm) ve günlük süresi (fotoperiyot)) çoklu fiziksel parametrelerini sürekli olarak izlemektir. Bu bilgiyi, organizmaya ve gelişme safhasına özel moleküller ve hücresel tepkileri ortaya çıkaran hücre için sinyal iletim yolları ile iletirler. Bitkilerin ışığa bağımlı tepkileri *Arabidopsis thaliana* (yabani tere, yabani hardal) bitkisinde incelenmiştir (Çizelge 2) (Smith, 1995; Han ve ark., 2007; Quail, 2010; Kami ve ark., 2010; Shikata ve ark., 2014; Kong ve Okajima, 2016). Uzun yıllardan beri, bitkilerde bulunan fitokromlar ile ilgili gen ifadesindeki değişiklikleri içeren, morfogenez tepkileri yönlendiren hücreler arası ve hücre içi biyokimyasal ve moleküler işlevlerin altında yatan çok miktarda bilgi toplanmıştır. Daha az bilinen ise mikroorganizmalardaki fitokromların işlevidir. Ancak veriler fitokromların sadece fotosentetik bakterilerde değil, aynı zamanda heterotrofik bakterilerin adaptasyonunda da etkili olabileceği yönündedir (Quail, 2010).

Işık Algılama Mekanizması

Fitokrom molekülünün algılama işlevi, kırmızı ve kırmızı ötesi ışık ile ardışık olarak uyarılan P_r ve P_{fr} olarak isimlendirilen iki kararlı durum arasında milisaniye kadar kısa sürede birbirine dönüşebilir. Bitkilerdeki P_{fr} formu biyolojik olarak aktifken, P_r formu biyolojik olarak aktif değildir. Sürekli ışıklanma şartları altında kırmızı ve kırmızı ötesi dalga boylarında molekülün P_r ve P_{fr} formları arasında dinamik bir ışık dengesi oluşur (Deng ve Quail, 1999; Franklin, 2008; Quail, 2010; Wang ve Wang, 2015; Galvão ve Fankhauser, 2015; Rensing ve ark., 2016). *Arabidopsis* ile yapılan bir denemede, PAR ögle üzeri normal gün ışığında 1500 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (R/FR=1.2) iken bir yaprak katmanının altında yaklaşık 10 kat azalarak 120 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (R/FR=0.2)'a düşmüştür. İkinci yaprak katmanının altında ise PAR 40 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (R/FR=0.1)'a gerilemiştir (Franklin, 2008).

Hücre İçi Fitokrom Sinyal İletimi Yolu

Fitokrom molekülü sürekli olarak sentezlenen ve ilk kez ışığa maruz kalıncaya kadar sitoplazmada aktif olmayan P_r formunda birikir. Yüksek bitkilerde başlangıçta ışık ile uyarılan P_{fr} formuna dönüşmesi, dakikalar içinde hızlı şekilde gerçekleşir. Bunu takiben, gen ifadesindeki değişiklikleri başlatacağı yer olan hücre çekirdeğine iletilir (Quail, 2010). Fitokromların çalışma prensibi 3 şekilde açıklanabilir. Birincisi, mRNA'ların P_{fr} tarafından

Çizelge 2. Bitkilerin ışığa karşı fizyolojik tepkileri (Kami ve ark., 2010)

Fizyolojik faaliyet	Işık	Işık algılayıcısı
Tohum çimlenmesinin uyarılması	320-780 nm kırmızı	phyA phyA, B, E
Tohum çimlenmesinin engellenmesi	kırmızı ötesi	phyA, E
Kloroplastların kümelenmesi	kırmızı ötesi	phyB
Kloroplastların ışıktan kaçması	UV-A, mavi	phot1, 2
Hipokotil uzamasının engellenmesi	UV-A, mavi	phot2
	UV-A, mavi	cry1, cry2, phyA, B, C, phot1
	kırmızı	phyA, B, C
	kırmızı ötesi	phyA
Hipokotil uzamasının uyarılması	yeşil	cry1
	kırmızı ötesi	phyB
Kotiledonların açılması	UV-A, mavi	cry1, 2
	kırmızı	phyA, B, D, E
	kırmızı ötesi	phyA
Kotiledonların genişlemesi	UV-A, mavi	cry1, 2, phot1, 2, phyA, B
	kırmızı	phyA-E
Antosiyanın birikimi	UV-A, mavi	cry1, phyA, B
	kırmızı ötesi	phyA
Yerçekimine doğru yönelmenin engellenmesi	kırmızı	phyA, B
	kırmızı ötesi	phyA
Hipokotilin ışığa yönelmesi	UV-A, mavi	phot1, 2
Çiçek durumu ve yaprak sapının ışığa yönelimi	UV-A, mavi	phot1, 2
Kökün ışığa negatif yönelimi	UV-A, mavi	phot1
Kökün ışığa pozitif yönelimi	kırmızı	phyA, B
Yaprak genişlemesi	UV-A, mavi	phot1, 2
	kırmızı	phyA-D
Yaprak hareketi, pozisyonu	UV-A, mavi	phot1
	kırmızı ötesi	phyB
Stoma gelişmesi	UV-A, mavi	cry1, 2
	kırmızı	phyB
	kırmızı ötesi	phyA
Stoma açılması	UV-A, mavi	phot1, 2, cry1, 2
	kırmızı	phyB
Yaprak sapı büyümesinin engellenmesi	UV-A, mavi	cry1
	kırmızı	phyA-E
Yaprak sapı büyümesinin uyarımı	kırmızı ötesi	phyB, D, E
Gövde ve boğumarası uzaması	kırmızı ötesi	phyA-E
Kök gelişmesi	UV-A, mavi	phot1
	kırmızı	phyB
Taze ağırlık artışı	UV-A, mavi	phot1, 2
	kırmızı	phyA, B
Çiçeklenmenin hızlanması	UV-A, mavi	cry1, 2, ZTL, FKF1
	kırmızı ötesi	phyA
Çiçeklenmenin engellenmesi	yeşil	cry2
	kırmızı	phyB-E

çevrimsel (translational) kontrolüdür. ikincisi, ışık ile aktive edilen fitokromların sitoplazmadan çekirdeğe taşınmasıdır. Üçüncüsü ise ışık ile düzenlenen gen ifadesinin yazılım (transcription), yazılım sonrası ve çevrilim sonrası mekanizmalar tarafından kontrolüdür (Galvão ve Fankhauser, 2015).

Fitokromların Sınıflandırılması

Bir görüşe göre fitokromlar başlıca 2 grupta incelenebilir (Çizelge 3):

Tip I fitokromlar ışığa göre değişkendir. Beyaz kalmış bitkiciklerde birikir. Işığa maruz kalır kalmaz bozunur. P_r

formu ile karşılaştırıldığında P_{fr} formu kararsızdır. P_{fr} formunun toplam içindeki oranı kırmızı ya da çok az kırmızı ötesi içeren beyaz ışıklandırmada yükselirken, P_r formu hızlı şekilde bozularak toplam fitokrom azalır. Bozunma karanlıkta gerçekleşir (Smith, 1995).

Tip II fitokromlar ışığa karşı göreceli olarak kararlıdır. Arabidopsis'te phyA Tip I ve phyB-phyE Tip II fitokromları oluşturur (Smith, 1995; Shinomura, 1997; Chen ve ark., 2004; Han ve ark., 2007).

Çizelge 3. Fitokromların sınıflandırılması

Görüş	Fitokrom sınıfı	Özellik	Kaynak
1	Tip I	Işığa göre değişken	Smith, 1995
	Tip II	Işığa göre kararlı	Smith, 1995; Shinomura, 1997; Chen ve ark., 2004; Han ve ark., 2007
2	LFR	Düşük ışık şiddetine tepki	Botto ve ark., 1996; Shinomura ve ark., 1996; Franklin ve Quail, 2010
	VLFR	Çok düşük ışık şiddetine tepki	Shikata ve ark., 2014; Botto ve ark., 1996; Shinomura ve ark., 1996; Franklin ve Quail, 2010
	HIR	Yüksek ışık şiddetine tepki	Smith, 1995; Chen ve ark., 2004; Shikata ve ark., 2014; Reed ve ark., 1994; Hennig ve ark., 2002; Franklin ve Quail, 2010
	R/FR	Kırmızı/kırmızı ötesi oranı	Smith, 1995; Chen ve ark., 2004; Franklin ve Quail, 2010; Shikata ve ark., 2014

Diğer bir görüşe göre fitokromlarda 4 grup tepki modu bulunur:

LFR: Düşük ışık şiddetine tepki. Kırmızı/kırmızı ötesi dönüşüm ile fitokromların bilinen en klasik grubudur. Bitkinin ışığa karşı vereceği tepki kısa süreli kırmızı ışık uygulaması tarafından başlatılabilir ve hemen ardından gelen kısa süreli kırmızı ötesi ışık tarafından geri dönüştürülebilir. Bu kırmızı/kırmızı ötesi dönüşüm tepkisi modu genellikle düşük ışık şiddetinde gerçekleşir. Buna bitkilerdeki karanlıkta çimlenme ve beyaz kalmış hipokotilin uzaması ile ışıkta kırmızı/kırmızı ötesi ve gün sonu kırmızı ötesi (EOD-FR) tepkiler örnek verilebilir. Işığa karşı kararlı olan phyB, kırmızı ışıkta tohum çimlenmesini düzenler (Botto ve ark., 1996; Shinomura ve ark., 1996; Franklin ve Quail, 2010).

VLFR: Çok düşük ışık şiddetine tepki. Sadece karanlıkta çimlenen, su alarak şişmiş tohumlarda ve karanlıkta büyüyen bitkiciklerde gözlenir. Çok düşük şiddetteki kırmızı ötesi ışık bile ışık dayanıklılığı için yeterli P_{fr} sağlar. Bu grup, kırmızı/kırmızı ötesi dönüşümü tepki vermez. 300-780 nm arasındaki geniş dalga boylarında etkilidir. Işığa karşı kararsız olan phyA kesikli kırmızı ve kırmızı ötesi ışıkta tohum çimlenmesinin düzenlenmesinde en önemli rol oynar (Botto ve ark., 1996; Shinomura ve ark., 1996; Franklin ve Quail, 2010).

HIR: Yüksek ışık şiddetine tepki. Bitkinin ışığa karşı vereceği tepki için sürekli ve uzun süreli (Smith, 1995) bazen de kesintili (Chen ve ark., 2004) ışık gereklidir. Bu tepki dalga boyu, ışık şiddeti ve ışıklenme zamanının karmaşık bir fonksiyonudur. Dikotiledon bitkilerin çoğunun beyaz kalmış bitkiciklerinde, sürekli kırmızı ötesi ışık bitkinin uzamasını engeller. Bu durum genellikle antosiyanin sentezinin uyarılması ile birlikte gözlenir. Işık şiddetine bağlı olarak bu gruptan FR-HIR olarak bahsedilebilir. Işığa karşı kararsız olan phyA sürekli kırmızı ötesi ışıkta tohum çimlenmesinin düzenlenmesinde en önemli rol oynar (Reed ve ark., 1994; Hennig ve ark., 2002; Franklin ve Quail, 2010).

Kırmızı/kırmızı ötesi oranı (R/FR): Beyaz ışık ile ışıklandırma başladıktan sonra, 2-3 gün içinde denge kırmızı ötesinin maksimum aktivitesinden, kırmızı ışığın maksimum aktivitesine dönüşerek bitkilerde yeşillenme başlar. Bu durum, FR-HIR ile R-HIR'nin ışığa tepkide farklı moda sahip olduğunu sergiler. Ancak kırmızı ışık zamanı ile karşılaştırıldığında kırmızı ötesi ışık zamanının çok kısa tutulması şarttır (Smith, 1995). Işığa karşı kararlı olan phyB, R/FR oranına tepkide en önemli rolü oynar (Franklin ve Quail, 2010; Shikata ve ark., 2014). Kısa süreli ışığa tepki ile phyA ya da uzun süreli kırmızı/kırmızı ötesi oranı ile phyB tohum çimlenmesinden sorumludur (Smith, 1995).

SONUÇ

Işığın bitki büyüme ve gelişme fizyolojisi üzerindeki yadsınamayan etkisi bitki türlerine göre değişebilmektedir. Şimdiye kadar değişik bitki türlerinde ışık algılayıcıları ile ilgili araştırmalar yapılmış olmasına rağmen Arabidopsis, konu hakkında en çok çalışılan, keşif yapılan ve hipotez üretilen model bitki olmaya devam etmektedir. Fitokrom molekülünün yapısal özelliklerini tanımlamak için bakteriyel fitokromların kristalografik ve NMR çalışmalarının yapılması hızlı ilerlemeyi mümkün kılmaktadır. Bu çalışmaların tüm fitokromlara yayılması ve bitki fitokromunun yapısının çözülmesi, fitokrom haberleşmesinin mekanizmasının anlaşılmasını sağlayabilecektir. Daha ekonomik, yüksek çıktılı yeni generasyon baz dizileme teknolojileri, ChIP-seq ve RNA-seq yöntemlerinin kullanımıyla fitokromun genom kapsamındaki tanımlanması yapılabilecektir. Kütle spektrometresi gibi proteomik yaklaşımlar, ışık algılayıcısı molekülün kendisine has olan protein kinaz aktivitesiyle ilişkili olarak, *in vivo* sinyallerinin fosforilasyon ile uyarıldığı fitokrom molekülünün kapasitesini açığa kavuşturulabilecektir.

KAYNAKLAR

- Ahmad M, Cashmore AR (1993) HY4 gene of *A.thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature* 366: 162-166.
- Aphalo PJ (2006) Light signals and the growth and development of plants-a gentle introduction. *The Plant Photobiology Notes 1*. Univ. Helsinki, Finland, 39 p.
- Auldrige ME, Forest KT (2011) Bacterial phytochromes: more than meets the light. *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.* 46: 67-88.
- Borthwick HA, Hendricks SB, Parker MW, Toole EH, Toole VK (1952) A reversible photoreaction controlling seed germination. *PNAS* 38: 662-666.
- Botto JF, Sánchez RA, Whitelam GC, Casal JJ (1996) Phytochrome A mediates the promotion of seed germination by very low fluences of light and canopy shade light in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 110: 439-444.
- Briggs WR (2014) Phototropism: some history, some puzzles, and a look ahead. *Plant Physiol.* 164: 13-23.
- Burgie ES, Bussell AN, Walker JM, Dubiel K, Vierstra RD (2014) Crystal structure of the photosensing module from a red/far-red light-absorbing plant phytochrome. *PNAS* 111: 10179-10184.
- Butler WL, Norris KH, Siegelman HW, Hendricks SB (1959) Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photosynthesis development of plants. *PNAS* 45: 1703-1708.
- Cashmore AR (1997) The cryptochrome family of photoreceptors. *Plant Cell Environ.* 20: 764-767.
- Chaves I, Pokorny R, Byrdin M, Hoang N, Ritz T, Brettel K, Essen LO, van der Horst GT, Batschauer A, Ahmad M (2011) The cryptochromes: blue light photoreceptors in plants and animals. *Annu. Rev. Plant Biol.* 62: 335-364.
- Chen M, Chory J, Fankhauser C (2004) Light signal transduction in higher plants. *Annu. Rev. Genet.* 38: 87-117.
- Chory J (2010) Light signal transduction: an infinite spectrum of possibilities. *Plant J.* 61: 982-991.
- Christie JM, Blackwood L, Petersen J, Sullivan S (2015) Plant flavoprotein photoreceptors. *Plant Cell Physiol.* 56: 401-413.
- Deng XW, Quail PH (1999) Signalling in light-controlled development. *Cell Dev. Biol.* 10: 121-129.
- Fankhauser C, Batschauer A (2016) Shadow on the plant: A strategy to exit. *Cell* 164: 15-17.
- Franklin KA (2008) Shade avoidance. *New Phytol.* 179: 930-944.
- Franklin KA, Quail PH (2010) Phytochrome functions in *Arabidopsis* development. *J. Exp. Bot.* 61: 11-24.
- Galvão VC, Fankhauser C (2015) Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps. *Curr. Opin. Neurobiol.* 34: 46-53.
- Gil P, Kircher S, Adam E, Bury E, Kozma-Bognar L, Schäfer E, Nagy F (2000) Photocontrol of subcellular partitioning of phytochrome-B: GFP fusion protein in tobacco seedlings. *Plant J.* 22: 135-145.
- Han Y-J, Song P-S, Kim J-I (2007) Phytochrome-mediated photomorphogenesis in plants. *J. Plant Biol.* 50: 230-240.
- Hennig L, Stoddart WM, Dieterle M, Whitelam GC, Schäfer E (2002) Phytochrome E controls light-induced germination of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 128: 194-200.
- Hershey HP, Colbert JT, Lissemore JL, Barker RF, Quail PH (1984) Molecular cloning of cDNA for *Avena* phytochrome. *PNAS* 81: 2332-2336.
- Higa T, Suetsugu N, Kong SG, Wada M (2014) Actin-dependent plastid movement is required for motive force generation in directional nuclear movement in plants. *PNAS* 111: 4327-4331.
- Hiltbrunner A, Viczian A, Bury E, Tscheuschler A, Kircher S, Toth R, Honsberger A, Nagy F, Fankhauser C, Schäfer E (2005) Nuclear accumulation of the phytochrome A photoreceptor requires FHY1. *Curr. Biol.* 15: 2125-2130.
- Ito S, Song YH, Imaizumi T (2012) LOV-domain containing F-box proteins: light-dependent protein degradation modules in *Arabidopsis*. *Mol. Plant* 5: 573-582.
- Jenkins GI (2014) The UV-B photoreceptor UVB8: from structure to physiology. *Plant Cell* 26: 21-37.
- Jiao YL, Lau OS, Deng XW (2007) Light-regulated transcriptional networks in higher plants. *Nature Reviews Genetics* 8: 217-230
- Kami C, Lorrain S, Hornitschek P, Fankhauser C (2010) Light-regulated plant growth and development. *Curr. Top. Dev. Biol.* 91: 29-66.
- Keeton WT, Gould JL (2000) Genel Biyoloji. Cilt: 2, s: 938-940. 5.Baskı. Çev. Ed.: A. Demirsoy, İ. Türkan, E. Gündüz. Palme Yay. Ankara.
- Kevei E, Schäfer E, Nagy F (2007) Light-regulated nucleocytoplasmic partitioning of phytochromes. *J. Exp. Bot.* 58: 3113-3124.
- Kianianmomeni A, Hallmann A (2014) Algal photoreceptors: *in vivo* functions and potential applications. *Planta* 239: 1-26.
- Kircher S, Kozma-Bognar L, Kim L, Adam E, Harter K, Schäfer E, Nagy F (1999) Light quality-dependent nuclear import of the plant photoreceptors phytochrome A and B. *Plant Cell* 11: 1445-1456.
- Kong S-G, Okajima K (2016) Diverse photoreceptors and light responses in plants. *J. Plant Res.* 129: 111-114.
- Li J, Li G, Wang H, Deng XW (2011) Phytochrome signalling mechanisms. *The Arabidopsis Book* 9: e0148.
- Li F-W, Melkonian M, Rothfels CJ, Villareal JC, Stevenson DW, Graham SW, Wong GK-S, Pryer KM, Mathews S (2015) Phytochrome diversity in green plants and the origin of canonical plant phytochromes. *Nature Commun.* 6: 7852.
- Litts JC, Kelly JM, Lagarias JC (1983) Structure-function studies on phytochrome: preliminary characterization of highly purified phytochrome from

- Avena sativa* enriched in the 124-kilodalton species. *J. Biol. Chem.* 258: 11025-11031.
- Nagatani A (2004) Light-regulated nuclear localization of phytochromes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 7: 708-711.
- Nagy F, Schäfer E (2002) Phytochromes control photomorphogenesis by differentially regulated, interacting signaling pathways in higher plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 329-355.
- Nozue K, Kanegae T, Imaizumi T, Fukuda S, Okamoto H, Yeh K-C, Lagarias C, Wada M (1998) A phytochrome from the fern *Adiantum* with features of the putative photoreceptor NPH1. *PNAS* 95: 15826-15830.
- Quail PH (1997) An emerging molecular map of the phytochromes. *Plant Cell Environ.* 20: 657-665.
- Quail PH (2010) Phytochromes. *Curr. Biol.* 20: R504-R507.
- Reed JW, Nagatani A, Elich TD, Fagan M, Chory J (1994) Phytochrome A and phytochrome B have overlapping but distinct functions in *Arabidopsis* development. *Plant Physiol.* 104: 1139-1149.
- Rensing SA, Sheerin DJ, Hiltbrunner A (2016) Phytochromes: more than meets the eye. *Trends Plant Sci.* 21: 543-546.
- Rockwell NC, Lagarias JC (2010) A brief history of phytochromes. *Chem. Phys. Chem.* 11: 1172-1180.
- Rodriguez-Romero J, Hedtke M, Kastner C, Müller S, Fischer R (2010) Fungi, hidden in soil or up in the air: light makes a difference. *Ann. Rev. Microbiol.* 64: 585-610.
- Sakuraba Y, Jeong J, Kang M-Y, Kim J, Paek N-J, Choi G (2014) Phytochrome-interacting transcription factors PIF4 and PIF5 induce leaf senescence in *Arabidopsis*. *Nature Commun.* 5: 4636.
- Schäfer E, Bowler C (2002) Phytochrome-mediated photoperception and signal transduction in higher plants. *EMBO Reports* 3: 1042-1048.
- Sharrock RA (2008) The phytochrome red/far-red photoreceptor superfamily. *Genome Biol.* 9: 230.
- Sharrock RA, Quail PH (1989) Novel phytochrome sequences in *Arabidopsis thaliana*: structure, evolution, and differential expression of a plant regulatory photoreceptor family. *Genes Dev.* 3: 1745-1757.
- Shikata H, Hanada K, Ushijima T, Nakashima M, Suzuki Y, Matsushita T (2014) Phytochrome controls alternative splicing to mediate light responses in *Arabidopsis*. *PNAS* 111: 18781-18786.
- Shinomura T (1997) Phytochrome regulation of seed germination. *J. Plant Res.* 110: 151-181.
- Shinomura T, Nagatani A, Hanzawa H, Kubota M, Watanabe M, Furuya M (1996) Action spectra for phytochrome A- and B-specific photoinduction of seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS* 93: 8129-8133.
- Siegelman HW, Turner BC, Hendricks SB (1966) The chromophore of phytochrome. *Plant Physiol.* 41: 1289-1292.
- Smith H (1995) Physiological and ecological function within the phytochrome family. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46: 289-315.
- Suetsugu N, Wada M (2013) Evolution of three LOV blue light receptor families in green plants and photosynthetic stramenopiles: phototropin, ZTL/FKF1/LKP2 and aureochrome. *Plant Cell Physiol.* 54: 8-23.
- Taiz L, Zeiger E (2008) *Bitki Fizyolojisi*. 3. Baskı. Çev. Ed.: İ. Türkan. Palme Yay., Ankara, 690 S.
- Vierstra RD, Quail PH (1983) Photochemistry of 124 kilodalton *Avena* phytochrome in vitro. *Plant Physiol.* 72: 264-267.
- Wang H, Wang H (2015) Phytochrome signaling: time to tighten up the loose ends. *Mol. Plant* 8: 540-551.
- Zhou Q, Hare PD, Yang SW, Zeidler M, Huang LF, Chua NH (2005) FHL is required for full phytochrome A signaling and shares overlapping functions with FHY1. *Plant J.* 43: 356-370.