

PERAN FOTORESEPTOR PADA TROPISME TANAMAN SEBAGAI RESPON TERHADAP CAHAYA

Yenni Asbur

Program Studi Agroteknologi, Fakultas Pertanian Universitas Islam Sumatera Utara
e-mail : yenniasbur@gmail.com

ABSTRAK

Tanaman menggunakan cahaya untuk menghasilkan energi kimia melalui fotosintesis. Dalam rangka untuk mendapatkan kondisi optimum pada proses fotosintesis, tanaman memodulasi bentuk untuk memaksimalkan jumlah cahaya yang diterima selama hidupnya. Fototropisme adalah salah satu contoh yang khas dalam memodulasi bentuk dan mudah diamati di bawah kondisi alam. Tulisan ini merupakan review dari berbagai artikel ilmiah sehingga bahan dan metode tidak dijelaskan. Beberapa hasil penelitian menunjukkan bahwa respon tanaman terhadap arah rangsangan cahaya yang disebut fototropisme diperantarai oleh tiga jenis fotoreseptor cahaya, yaitu fototropin, fitokrom dan kriptokrom. Fototropin dan kriptokrom merupakan fotoreseptor cahaya biru/UV-A, sedangkan fitokrom merupakan fotoreseptor cahaya merah. Respon tanaman terhadap cahaya, umumnya sama, yaitu mengakibatkan terjadi respon fototropisme pada daun, batang, petiolus maupun hipokotil. Pada daun, umumnya respon fototropisme berupa pergerakan daun ke arah cahaya ataupun perubahan posisi daun menghadap cahaya dan bentuk daun yang merata. Demikian pula yang terjadi pada batang, petiolus maupun hipokotil

Kata Kunci : Fototropisme, Fototropin, Fitokrom, Kriptokrom

PENDAHULUAN

Respon tanaman terhadap rangsangan eksternal, seperti cahaya, sentuhan gravitasi, dan air, serta sinyal perkembangan endogen ditentukan oleh jam biologis tanaman yang sering melibatkan gerakan. Pergerakan tanaman dapat sebagai respon terhadap stimulus

arah (yaitu, sebuah gerakan tropik) atau stimulus yang menyebar (gerakan nastik). Contoh umum dari pergerakan tanaman yang dihasilkan dari stimulus arah adalah fototropisme dan gravitropisme (Srivastava, 2001).

Tanaman menggunakan cahaya untuk menghasilkan energi kimia melalui fotosintesis. Dalam rangka untuk mendapatkan kondisi optimum pada proses fotosintesis, tanaman memodulasi bentuk untuk memaksimalkan jumlah cahaya yang diterima selama hidupnya. Fototropisme adalah salah satu contoh yang khas dalam memodulasi bentuk dan mudah diamati di bawah kondisi alam. Bibit tanaman menunjukkan respon fototropik positif di alam, namun sebagian besar percobaan pada fototropisme telah dilakukan dengan menggunakan bibit yang ditumbuhkan di tempat gelap, baik untuk tanaman monokotil maupun dikotil (Review oleh Lino 2001 dalam Kagawa *et al.*, 2009).

Sejalan dengan penelitian tentang peran auksin dalam fototropisme, muncul pemikiran mengenai pentingnya tanggapan tanaman terhadap sumber cahaya. Pada awal 1817, Sebastiano Poggioli melaporkan bahwa panjang gelombang cahaya biru lebih efektif dalam pergerakan tanaman. Dilanjutkan dengan beberapa penelitian oleh Payer (1842), Zantedeschi (1843), Guillemin (1858), dan Sachs (1864), menunjukkan bahwa fototropisme terjadi pada panjang gelombang cahaya tertentu dan menegaskan bahwa fototropisme paling kuat pada cahaya biru/violet (Whippo dan Hangarter, 2006).

Stimulus cahaya pada fototropisme menyebabkan perubahan arah pertumbuhan dengan mengubah orientasi mikrofibril, yang dapat didahului dengan perubahan orientasi dan sitoskeleton atau perubahan sifat membran plasma yang melibatkan persepsi stimulus melalui

transduksi sinyal yang ditangkap oleh reseptor cahaya (fotoreseptor). Umumnya, fotoreseptor yang berperan dalam pergerakan pada tumbuhan adalah fototropin, *phytochrome* dan *chrytochrome* (Srivastava, 2001).

Berdasarkan uraian di atas, paparan tulisan ini mencakup peran fotoreseptor, peran fototropin, peran fitokrom, dan peran kriptokrom terhadap pergerakan tanaman.

BAHAN DAN METODE

Tulisan ini merupakan review dari berbagai artikel ilmiah sehingga bahan dan metode tidak dijelaskan.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Peran Fotoreseptor pada Tanaman sebagai Respon Terhadap Cahaya

Cahaya adalah faktor paling penting yang mempengaruhi tanaman. Panjang gelombang cahaya berkisar dari UV-A sampai cahaya merah-jauh yang dirasakan oleh beberapa fotoreseptor untuk mengenali lingkungan cahaya. Cahaya biru menginduksi berbagai perkembangan dan tanggapan gerakan, termasuk pertumbuhan melengkung fototropik, pembukaan kotiledon, fotoperiodik pembungaan, daun merata, etiolasi, pembukaan stomata, gerakan kloroplas, akumulasi antosianin, ekspresi gen, dan penghambatan perpanjangan hipokotil (Inoue *et al.*, 2008).

Pada tanaman diketahui ada tiga reseptor utama yaitu fototropin dan kriptokrom pada cahaya biru dan fitokrom pada cahaya merah, di mana ketiga fotoreseptor tersebut bertanggung jawab pada tropisme tanaman.

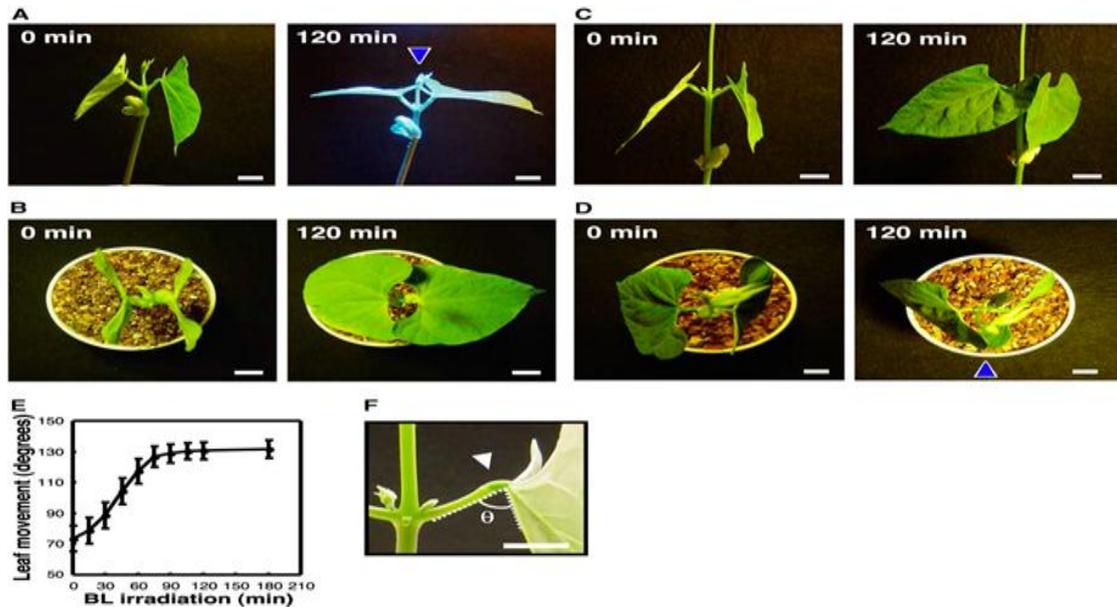
Peran Fototropin

Fototropin adalah fotoreseptor cahaya biru untuk tanggapan tropik, relokasi kloroplas, dan pembukaan stomata pada tumbuhan. Fototropin memiliki dua domain bernama kromoforik *light-oxygenvoltage-sensing* (LOV) 1 dan 2 di N-terminal half, serta serine/threonine (Ser/Thr) protein kinase motif di C-terminal half. Mengenai aktivitas kinase dari fototropin, hanya autofosforilasi yang telah terdeteksi sejauh ini. Namun, ditemukan bahwa fototropin dapat memfosforilasi protein lain selain fototropin itu sendiri (Matsuoka dan Tokutomi, 2005).

Peran fototropin sebagai fotoreseptor pada tropisme tanaman antara lain adalah:

1. Pergerakan Daun

Hasil penelitian Inoue *et al.* (2005), menunjukkan bahwa pada tanaman kacang merah (*Phaseolus vulgaris*) yang diberi cahaya biru menyebabkan daun bergerak diantara tangkai dan helaian daun (Gambar 1F), dan mendorong gerakan daun membengkok sampai pulvinar karena cahaya birudiserap oleh *pulvinus laminar*.

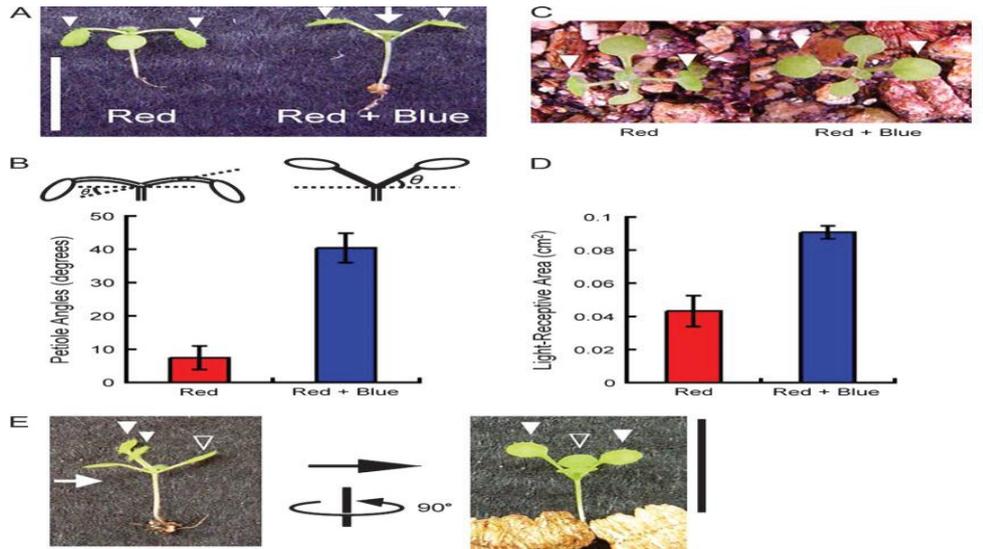


Gambar 1. Pergerakan daun kacang merah sebagai respon terhadap cahaya biru. Tanaman disimpan dalam gelap selama 10 jam (bagian kiri dalam A-D) dan kemudian diiradiasi dengan cahaya biru terus menerus dengan memancarkan fotodiode 100 $\mu\text{mol M}^{-2} \text{S}^{-1}$ selama 120 menit dari atas (kanan bagian dalam A dan B) dan dari sisi (bagian tepat di C dan D). Foto-foto diambil dari sisi tanaman (A dan C) dan dari atas (B dan D). E, Waktu jalannya gerakan daun di bawah cahaya biru secara kontinyu dari atas. Gerakan daun itu dipantau dengan mengambil gambar pada waktu yang ditunjukkan, dan sudut daun ditentukan antara tangkai daun dan vena utama (θ , Gambar. 2F). Rata-rata delapan pengukuran disajikan dengan SEs. F, Perbesaran lamina pulvinus. Tanda panah berwarna putih menunjukkan pulvinus tersebut. Tanda panah warna biru (A dan D) adalah arah cahaya biru. Bar putih di bagian bawah menunjukkan 1 cm. Sumber : Inoue *et al.*, 2005.

Hasil penelitian Inoue *et al.* (2005) menunjukkan bahwa dalam kondisi gelap, fototropin berada dalam keadaan defosforilasi dan H^+ -ATPase berada dalam keadaan terfosforilasi. Pemberian cahaya biru selama 30 detik menginduksi fosforilasi fototropin dan defosforilasi H^+ -ATPase sebagaimana diperlihatkan oleh ikatan protein 14-3-3. Fosforilasi Fototropin terjadi dengan cepat, diikuti oleh defosforilasi H^+ -ATPase secara bertahap. Ketika spesifik flavoprotein inhibitor *diphenyleneiodonium* dan protein kinase inhibitor K-252a dan staurosporine diberikan ke sel pulvinar, baik fosforilasi fototropin maupun defosforilasi H^+ -ATPase terhambat. Fosforilasi dan defosforilasi diperlihatkan oleh laju dependensi fluence yang sama dengan cahaya biru. Hasil ini menunjukkan bahwa fototropin dapat berfungsi ke hulu membran plasma H^+ -ATPase dan penurunan aktivitas H^+ -ATPase melalui

defosforilasi serta keberadaan tiga jenis fototropin di dalam sel motor pulvinar, yaitu fototropin 1a (*PvPHOT-1a*), *PvPHOT-1b*, dan *PvPHOT-2* yang berisi LOV1, LOV2 dan domain kinase Ser/Thr, yang biasanya juga terdapat pada tanaman lain.

Hasil penelitian lain pada bibit *Arabidopsis* berumur 1 minggu yang ditumbuhkan di bawah cahaya putih yang kemudian dipindahkan pada cahaya merah selama 5 hari menunjukkan bahwa pertumbuhan petiolus baru hampir horisontal dan daun menggulung serta miring ke bawah. Namun, ketika cahaya biru diberikan bersamaan dengan cahaya merah, petiolus baru tumbuh ke atas dan daun tumbuh datar dan horisontal (Gambar 2). Posisi daun tersebut disebabkan oleh fotoreseptor fototropin1 (*Phot1*) dan *nonphototropic hypocotyl 3* (*NPH3*), dan mengakibatkan peningkatan pertumbuhan tanaman (Inoue *et al.*, 2008).

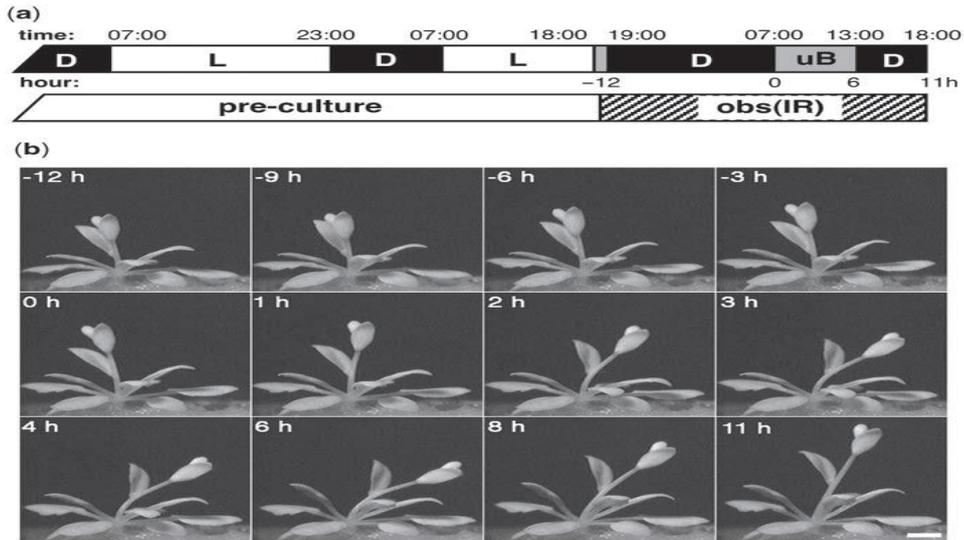


Gambar 2. Posisi daun sebagai respon terhadap intensitas cahaya biru yang sangat rendah. Tanaman *Arabidopsis* tipe liar (*col-0*) yang tumbuh di bawah cahaya putih ($50 \mu\text{molm}^{-1}\text{s}^{-1}$) selama 7 hari kemudian ditransfer ke cahaya merah ($25 \mu\text{molm}^{-1}\text{s}^{-1}$) dengan atau tanpa cahaya biru ($0.1 \mu\text{molm}^{-1}\text{s}^{-1}$). Tanaman tumbuh lebih lanjut selama 5 hari. Cahaya biru ditambahkan dari atas (A-D) atau dari sisi (E). Tanda putih tebal menunjukkan daun sejati pertama. Tanda tipis menunjukkan kotiledon. Tanda panah putih menunjukkan arah cahaya biru. (A) Sisi tampak tanaman setelah pertumbuhan selama 5 hari dengan atau tanpa cahaya biru. Bar putih melambangkan 1 cm. (B) Sudut (θ) petiolus dari garis horizontal. Nilai yang disajikan adalah rata-rata dari 25 bibit dengan standar kesalahan. (C) Gambar diambil dari atas. Bar hitam merupakan 1 cm. (D) Luas persepsi cahaya di daun pertama. Daerah proyeksi oleh daun pertama diukur dengan mengambil gambar dari atas. bar mewakili rata-rata \pm SE ($n = 32$). (E) Sisi tampak tanaman setelah pertumbuhan selama 5 hari. Sisi tampilan tegak lurus terhadap cahaya biru. Gambar sebelah kanan adalah dari arah yang sama dengan sumber cahaya biru. Sumber : Inoue *et al.*, 2008

2. Pergerakan Inflorescence Batang dan Petiolus

Tanaman *Arabidopsis* diiradiasi sebagian dengan cahaya biru, maka tanaman akan memberikan respon fototropik pada inflorescence batang dan petiolus (Gambar 3). Dalam gelap, batang dan petiolus tumbuh vertikal menunjukkan gerakan rotasi selama 24 jam setelah di transfer ke gelap. Jika tanaman diiradiasi terus-menerus dengan cahaya

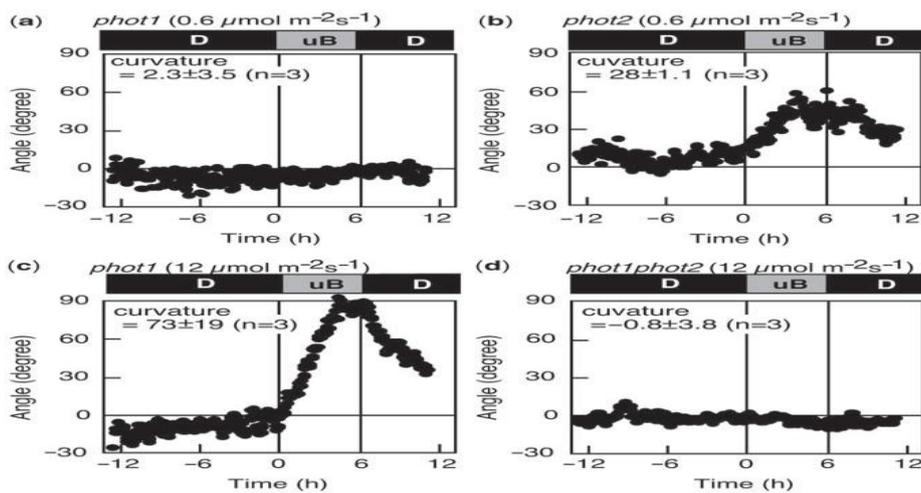
biru, setelah 12 jam diinkubasi dalam gelap, maka batang dan petiolus tumbuh membengkok ke arah sumber cahaya. Kecepatan lentur itu cepat selama 2 jam, kemudian melambat. Pertumbuhan membengkok berhenti setelah pengangkatan dari sumber cahaya. Ini adalah respon positif fototropik yang disebabkan oleh cahaya biru pada tingkat fluence mulai dari 0.02 sampai $12 \mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ pada batang dan petiolus tanaman tipe liar



Gambar 3. Berurutan foto respon fototropik dari inflorescence batang *A. thaliana*. (a) Waktu jadwal pra-kultur, cahaya iradiasi dan observasi. Tanaman yang tumbuh di bawah kondisi cahaya 16L/8D ditetapkan di bawah sistem pencatatan antara 18:00 dan 19:00. Pengamatan di bawah sinar infra merah dimulai sebelum 19:00 dan dilanjutkan sampai setidaknya 18:00 hari berikutnya selama 23 jam. Cahaya biru diberikan secara sepihak atau sebagian 7:00-13:00. (b) gambar berurutan dari fototropisme dari inflorescence batang. Ketika batang diiradiasi dari sisi kanan dengan cahaya biru ($5 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) terus-menerus selama 6 jam, batang membengkok ke arah sumber cahaya. Bar = 2 mm. UB: cahaya biru sepihak. Sumber : Kagawa *et al.*, 2009.

Selanjutnya, diamati fototropisme dari inflorescence batang dan petiolus di *phot1*, *phot2* dan *phot1*, *phot2* ganda tanaman mutan (Gambar 4). Pada *phot2*, respon fototropik terjadi ketika batang diiradiasi dengan cahaya biru $6 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$

¹ (Gambar 4b). Namun, dalam *phot1* (Gambar 4a) dan *phot1*, *phot2* ganda (data tidak ditunjukkan), fototropisme sedikit atau tidak teramati di bawah kondisi cahaya yang sama (Kagawa *et al.*, 2009)



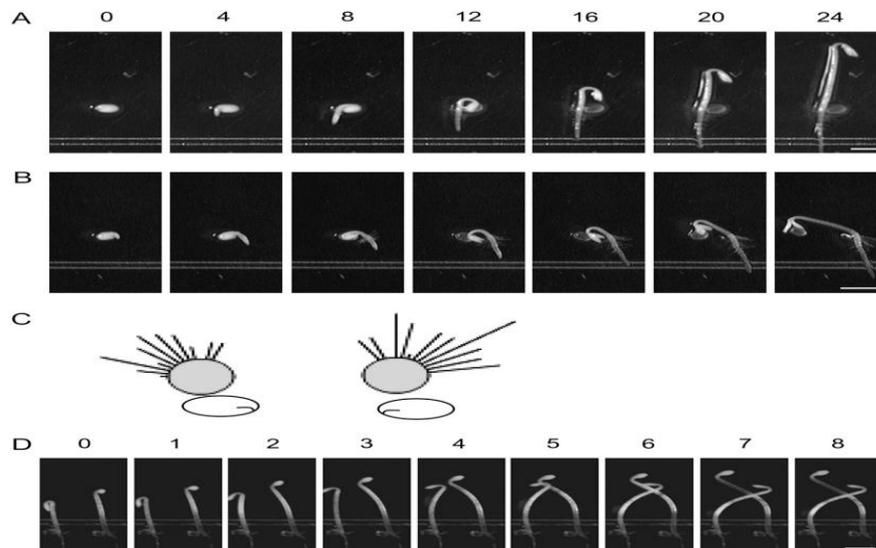
Gambar 4. Waktu tanggapan fototropik di inflorescence batang mutan terhadap fototropin. Batang *phot1* (a) dan *phot2* (b) diiradiasi dengan cahaya biru pada $0.6 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ selama 6 jam. Batang *phot1* (c) dan *phot1*, *phot2* (d) diiradiasi dengan cahaya biru pada $12 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ selama 6 jam. Sumber : Kagawa *et al.*, 2009.

Peran Fitokrom

Pengaturan pertumbuhan tanaman oleh sinyal cahaya diketahui melibatkan tiga famili utama dari informasi-pentransduksi fotoreseptor, cahaya merah (R) dan cahaya merah-jauh (FR) merupakan cahaya yang diserap fitokrom dan cahaya UV-A/cahaya biru merupakan cahaya yang diserap kriptokrom dan fototropin. Fitokrom(phy) merupakan fotoreseptor *Photochromicbiliproteins* yang reversibel, sebagai dimer dengan masing-masing monomer yang terdiri dari suatu apoprotein kovalen yang melekat padacahaya-menyerap linier *tetrapyrrole kromofor, phytochromobilin*. Fitokrom disintesis dalam gelap yang secara biologi dalam bentuk R-absorpsi inaktif(Pr). Aktivitas secara biologis terjadi pada fotokonversi serapan cahaya dalam bentuk merah-jauh (Pfr) pada panjang gelombang merah. Fotokonversi dari Pfr kembali ke bentuk Pr dioptimalkan pada panjang gelombang FR, menghasilkan *photoequilibrium* dinamis dari Pr dan Pfr dalam kondisi cahaya alami (Franklin dan Quail, 2009).

Substrat fitokrom kinase (PKS) pada *Arabidopsis* terdiri dari empat famili, yaitu

PKS1 sampai PKS4. Hasil penelitian Schepens *et al.* (2008), menunjukkan bahwa PKS4 merupakan regulator negatif dari fitokrom Adan B yang memperantarai penghambatan pertumbuhan hipokotil dan mendorong kotiledon. Secara mencolok, *pk4* mutan yang abnormal menunjukkan fitokrom memperantaraiarah pertumbuhan hipokotil. Dalam gelap hipokotil bibit mengalami perubahan arah tumbuh, dari pertumbuhan yang tegak menjadi melengkung menuju cahaya. Pada bibit yang lebih tua, dengan hipokotil yang sudah berorientasi oleh gravitasi, cahaya mendorong penyimpangan dari orientasi vertikal. Berdasarkan karakteristik mutan *pk4*, maka disimpulkan bahwa PKS4 menghambat perubahan pertumbuhan orientasi di bawah cahaya merah atau merah-jauh. Pada kondisi cahaya, PKS4 bertindak sebagai inhibitorasimetris pertumbuhan. Bersamaan dengan temuan sebelumnya, hasil ini menunjukkan bahwa fitokrom memainkan peranan penting sebagai fotoreseptor cahaya pada fototropisme (Gambar 5)



Gambar 5. A. Perkembangan arah pertumbuhan hipokotil (kontrol). B. Perkembangan hipokotil yang diberi cahaya merah. C. Pertumbuhan axis hipokotil yang diberi cahaya merah. D. Perubahan arah pertumbuhan hipokotil yang mengalami etiolasi menuju cahaya merah. Sumber : Schepens *et al.*, 2008.

Selain menyebabkan perubahan arah tumbuh pada hipokotil *Arabidopsis* sebagai respon terhadap cahaya merah, fitokrom juga dapat menyebabkan

perubahan posisi daun. Dalam hal ini, fitokrom yang berperan adalah PKS1 yang merupakan elemen sinyal *phot1* selama fototropisme, dan berinteraksi

dengan elemen sinyal *nonphototropic hypocotyls 3* (NPH3). Hasil penelitian Carbonnel *et al.* (2010), menunjukkan bahwa mutan PKS2 (pada tingkat lebih rendah dari PKS1) berperan sama mengendalikan tanggapan phototropin dan NPH3, yaitu perubahan posisi daun dan daun menjadi merata. Percobaan genetik posisi PKS2 di dalam jalur phot1 dan phot2, masing-masing mengendalikan posisi daun dan daun merata. NPH3 dapat bertindak di kedua jalur phot1 dan phot2, dan interaksi sinergis diamati antara PKS2 dan NPH3 pada mutan menunjukkan peran komplementer dari PKS2 dan NPH3 selama sinyal fototropin. Akhirnya, beberapa pengamatan lebih lanjut menunjukkan bahwa PKS2 dapat mengatur posisi dan daun merata yang dikendalikan oleh auksin homeostasis.

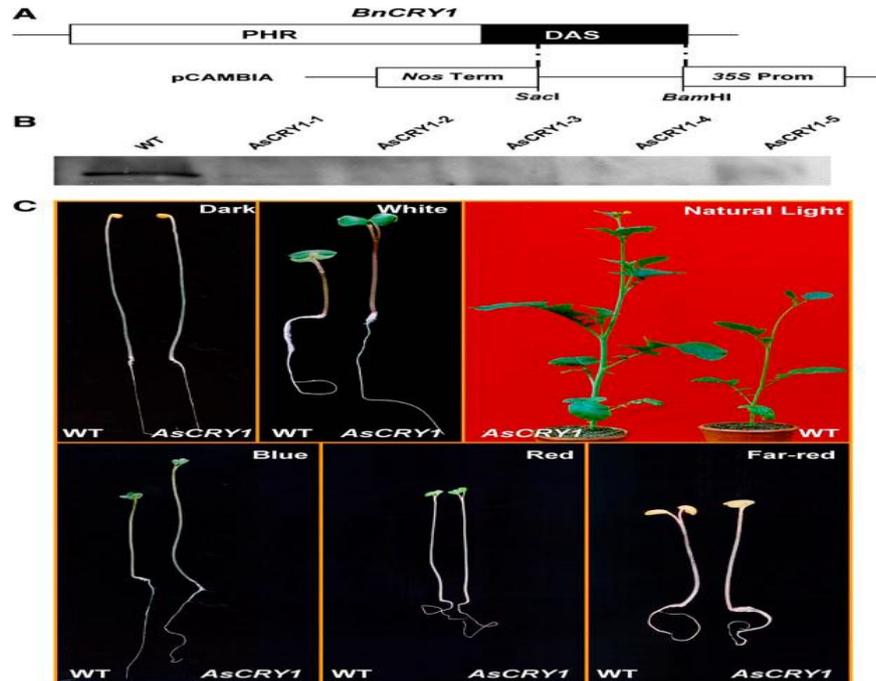
Peran Kriptokrom

Pada tumbuhan, kriptokrom memperantarai fototropisme, atau pertumbuhan menuju sumber cahaya sebagai respon terhadap cahaya biru. Tanggapan ini sekarang dikenal sebagai fotoreseptor. Tidak seperti fitokrom dan fototropin, kriptokrom tidak bersifat kinase. Flavin kromofor berkurang oleh cahaya dan diangkut ke dalam inti sel, di mana hal itu mempengaruhi tekanan turgor dan menyebabkan pemanjangan batang berikutnya. Secara khusus, Cry2 bertanggung jawab untuk memperantarai cahaya biru pada perkembangan kotiledon dan perluasan daun. Cry2 berlebih pada tanaman transgenik meningkatkan cahaya biru yang mendorong perkembangan kotiledon, menghasilkan banyak daun lebar dan tidak ada bunga, daripada daun utama dengan beberapa bunga (Hsu *et al.*, 1996).

Fitokrom dan kriptokrom berfungsi secara paralel, sehingga dalam mempengaruhi fototropisme pada tanaman juga melalui cara yang sama. Ada kemungkinan bahwa pengaturan HY5, sebuah transkripsi aktivator, terutama dikaitkan dengan foto morfogenesis oleh fitokrom dan kriptokrom dalam mendorong fototropisme karena hy5 mutan menampilkan fototropik lambat secara signifikan terhadap respon perlakuan cahaya yang sangat rendah (Whippo dan Hangarter, 2006).

Pada tanaman, kriptokrom (cry1 dan cry2) berperan dalam banyak aspek foto morfogenesis, seperti mengatur perpanjangan hipokotil, ekspresi gen (Kozuka *et al.* 2005), akumulasi antosianin (Ahmad and Cashmore, 1995), dan perkembangan kotiledon (Botto *et al.*, 2003). Selain itu, kriptokrom juga mengatur waktu berbunga (Guo *et al.*, 1998; Mockler *et al.*, 1999; Giliberto *et al.*, 2005) dan jam sirkadian (Devlin dan Kay, 1999, 2000; Millar, 2003). Proses seperti de-etiolasi, berbunga, dan jam sirkadian pada kenyataannya merupakan kerjasama antara fitokrom dan kriptokrom (Casal, 2000; Sullivan dan Deng, 2003). Pada keadaan tanpa cahaya, cry1 ditemukan di dalam inti dan di sitoplasma apabila pada keadaan ada cahaya, sedangkan cry2 hanya terdapat pada inti baik pada keadaan tanpa cahaya maupun ada cahaya (Guo *et al.*, 1999; Yang *et al.*, 2000).

Hasil penelitian Chatterjee *et al.* (2006) pada tanaman *Brassica napus*, menunjukkan bahwa kriptokrom mempunyai peran yang hampir sama dengan fitokrom sebagai fotoreseptor. Bedanya, fitokrom sebagai fotoreseptor cahaya merah sedangkan kriptokrom sama dengan fototropin, yaitu sebagai fotoreseptor cahaya biru.



Gambar 6. A. Diagram menunjukkan strategi kloning terminus C BnCRY1 yang dimodifikasi pCambia2301 vektor untuk antisense. B. Western-blot analisis untuk kuantifikasi CRY1 pada tipe liar dan lima transgenik antisense yang berbedabaris (T2) *B. juncea* (AsCRY1-1 untuk As-CRY1-5). C. Perbandingan panjang hipokotil antara AsCRY1 umur 8 hari dan bibit tipe liar tumbuh di gelap atau diiradiasi dengan putih, biru, merah, atau cahaya merah-jauh. Fenotip umur 45 hari AsCRY1 dan tipe liar dewasa tumbuh di bawah kondisi lapang selama musim dingin yang ditampilkan di bagian kanan atas. AsCRY1, Antisense-CRY1 bibit/tanaman. Sumber : Chatterjee *et al.*, 2006.

KESIMPULAN

1. Respon tanaman terhadap arah rangsangan cahaya yang disebut fototropisme diperantarai oleh tiga jenis fotoreseptor cahaya, yaitu fototropin, fitokrom dan kriptokrom.
2. Fototropin dan kriptokrom merupakan fotoreseptor cahaya biru/UV-A, sedangkan fitokrom merupakan fotoreseptor cahaya merah.
3. Respon tanaman terhadap cahaya, umumnya sama, yaitu mengakibatkan terjadi respon fototropisme pada daun, batang, petiolus maupun hipokotil. Pada daun, umumnya respon fototropisme berupa pergerakan daun ke arah cahaya ataupun perubahan posisi daun menghadap cahaya dan bentuk daun yang merata. Demikian pula yang terjadi pada batang, petiolus maupun hipokotil.

DAFTAR PUSTAKA

- Ahmad, M, Lin, C and Cashmore, AR. 1995. Mutations Throughout an *Arabidopsis* Blue-Light Photoreceptor Impair Blue-light-responsive Anthocyanin Accumulation and Inhibition of Hypocotyl Elongation. *Plant J.* 8: 653–658.
- Botto JF, Alonso-Blanco C, Garzaron I, Sanchez RA, Casal JJ. 2003. The Cape Verde Islands Allele of Cryptochrome2 Enhances Cotyledon Unfolding in The Absence of Blue Light in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 133: 1547–1556
- Casal JJ. 2000. Phytochromes, Cryptochromes, Phototropin: Photoreceptor Interactions in plants. *Photochem Photobiol* 71: 1–11

- Carbonnel, M, Phillip D, M. Rob GR, Shin-ichiro I, Isabelle S, Patricia L, Markus G, Kenichiro S, Roger H, and Christian F. 2010. The Arabidopsis Phytochrome Kinase Substrate2 Protein Is a Phototropin Signaling Element that Regulates Leaf Flattening and Leaf Positioning. *Plant Physiol* 152:1391-1405.
- Chatterjee, M, Pooja S, and Jitendra PK. 2006. Cryptochrome1 from *Brassica napus* Is Up-Regulated by Blue Light and Control Hypocotyl/Stem Growth and Anthocyanin Accumulation. *Plant Physiol* 141:61-74.
- Devlin PF, Kay SA. 1999. Cryptochromes: Bringing The Blues to Circadian Rhythms. *Trends Cell Biol* 9: 295–298
- Devlin PF, Kay SA. 2000. Cryptochromes are Required for Phytochrome Signaling to The Circadian Clock but not for Rhythmicity. *Plant Cell* 12:2499–2510
- Franklin, KA, and PH Quail. 2010. Phytochrome Functions in *Arabidopsis* Development. Darwin Review. *Journal of Exp.Botany* 61(1):11-24.
- Giliberto L Perrotta G, Pallara P, Weller JL, Fraser PD, Bramley PM, Fiore A, Tavazza M, Giuliano G. 2005. Manipulation of The Blue Light Photoreceptor Cryptochrome 2 in Tomato Affects Vegetative Development, Flowering Time, and Fruit Anti-oxidant Content. *Plant Physiol* 137:199–208
- Guo H, Yang H, Mockler TC, Lin C. 1998. Regulation of Flowering Time by Arabidopsis Photoreceptors. *Science* 279: 1360–1363
- Guo H, Duong H, Ma N, Lin C. 1999. The Arabidopsis Blue Light Receptor Cryptochrome 2 is a Nuclear Protein Regulated by a Blue Light Dependent Post-translational Mechanism. *Plant J* 19: 279–287
- Hsu DS, Zhao X, Zhao S, Kazantsev A, Wang RP, Todo T, Wei YF, Sancar A. 1996. Putative human blue-light photoreceptors hCRY1 and hCRY2 are flavoproteins. *Biochemistry* 35 (44): 13871–7.
- Inoue, S, T Kinoshita and K Shimazaki. 2005. Possible Involvement of Phototropins in Leaf Movement of Kidney Bean in Response to Blue Light. *Plant Physiol* 138:1994-2004.
- Inoue, S, T Kinoshita, A Takemiya, M Doi, and K Shimazaki. 2008. Leaf Positioning of Arabidopsis in Response to Blue Light. *Molecular Plant* 1(1):15-26.
- Kagawa, T., Mitsuhiro K., and Masamitsu W. 2009. Blue Light-Induced Phototropism of Inflorescence Stems and Petiole is Mediated by Phototropin Family Members phot1 and phot2. *Plant Cell Physiol* 50(10):1774-1785.
- Kozuka, T, G Horiguchi, GT Kim, M Ohgishi, T Sakai and H Tsukaya. 2005. The Different Growth Responses of The *Arabidopsis thaliana* Leaf Blade and The Petiole During Shade Avoidance are Regulated by Photoreceptors and Sugar. *Plant Cell Physiol* 46(1):213-223.
- Matsuoka, D, and Takutomi S. 2005. Blue Light-Regulated Molecular Switch of Ser/Thr Kinase in Phototropin. *Pnas* 102(37):13337-13342.
- Millar AJ. 2003. A Suite of Photoreceptors Entrain The Plant Circadian Clock. *J Biol Rhythms* 18: 217–226
- Mockler TC, Guo H, Yang H, Duong H, and Lin C. 1999. Antagonistic Actions of Arabidopsis Cryptochromes and Phytochrome B in The Regulation of Floral Induction. *Development* 126: 2073–2082

- Schepens, I, Hernán E. Boccacandro, Chitose Kami, Jorge J Casal, and Christian F. 2008. Phytochrome Kinase Substrate4 Modulates Phytochrome-Mediated Control of Hypocotyl Growth Orientation. *Plant Physiol* 147:661-671.
- Srivastava, ML. 2002. *Plant Growth and Development. Hormone and Environment*. Copyright 2002. Elsevier Science (USA). p717-756.
- Sullivan JA, and Deng XW. 2003. From Seed to Seed: The Role of Photoreceptors in Arabidopsis Development. *Dev Biol* 260: 289–297
- Whippo, CW, and RP Hangarter. 2006. Phototropism : Bending towards Enlightenment. Historical Perspective Essay. *Plant cell* 18:1110-1119.
- Yang HQ., Wu Y, Tang RH, Liu D, Liu Y, and Cashmore AR. 2000. The C-termini of Arabidopsis Cryptochrome Mediate a Constitutive Light Response. *Cell* 103: 815–827