

Y ddeilen hon: natur, tarddiadau a phwrpas lliwiau dail

Helen Ougham a Howard Thomas

Athrofa y Gwyddorau Biolegol, Amgylcheddol a Gwledig, Prifysgol Aberystwyth

Crynodeb: Y mae cyflwr yr amgylchedd a threigl amser yn cael eu hadlewyrchu yn lliwiau newidiol y planhigion sydd o'n cwmpas. Y mae cloroffyl, y pigment gwyrdd mewn dail, yn dal golau'r haul ac yn pweru'r biosffer. Y mae diflaniad cloroffyl o ddail yn yr hydref yn datgelu lliwiau melyn ac oren teulu arall o bigmentau planhigion, sef y carotenoidau. Y mae carotenoidau yn amddiffyn planhigion rhag straen ac y maent hefyd yn gyfrifol am liwiau mewn blodau ac am yr oren a choch mewn ffrwythau. Yn yr hydref, y mae dail rhywogaethau, megis masarn, yn gwneud anthocyaninau coch a phorffor, sy'n aelodau o deulu amrywiol o bigmentau a chemegion amddiffyn. Y mae planhigion yn defnyddio pigmentau i anfon signalau at organebau sy'n peillio blodau, i'r rhai sy'n gwasgaru hadau a ffrwythau, ac i ysglyfaethwyr; ymhlith y rhain i gyd y mae'r ddynol ryw, sydd yn ymateb mewn dull ffisiolegol a seicolegol arbennig i'r cemegion a geir yn y planhigion sy'n lliwio ein byd.

Allweddeiriau: Bioleg planhigion, morffoleg planhigion, biosffer, dail, pigmentau.

This leaf: the nature, origins and purposes of leaf colours

Abstract: *The state of the environment and the passage of time are reflected in the changing colours of the plants around us. Chlorophyll, the green pigment of leaves, captures the energy of sunlight that drives photosynthesis and powers the biosphere. The disappearance of chlorophyll from autumn leaves reveals the yellows and oranges of another family of plant pigments, the carotenoids. Carotenoids protect plants from stresses and are also responsible for the colours of many flowers and fruits. In autumn, the leaves of species such as maples make red and purple anthocyanins, which are members of a diverse family of pigments and defence chemicals. Plants use pigments to send signals to pollinators, dispersers and predators, among which are humans, who have a special physiological and psychological responsiveness to the plant chemistry that colours our world.*

Keywords: Plant biology, plant morphology, biosphere, leaves, pigments.

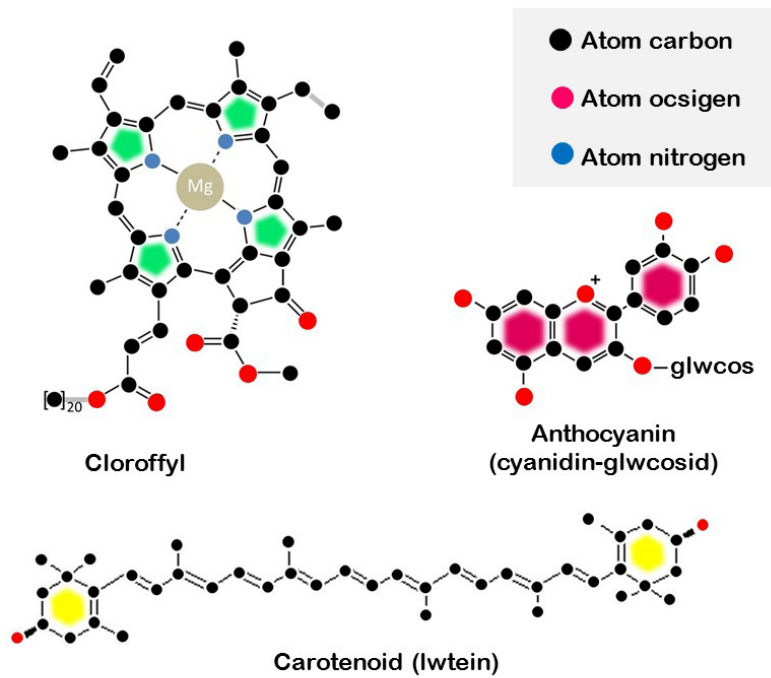
Y ddeilen hon neus cynmired gwynt
 Gwae hi ei thynged
 Hi hen, eleni ganed!

Y mae llinellau agoriadol ‘Cân yr Henwr’ (Canu Llywarch Hen) yn enghreifftio’n berffaith sut y daeth prosesau heneiddio, newid lliw a chwmp y dail yn drosiad am heneiddio dynol, delwedd a ddefnyddiwyd gan Homer, Virgil, Dante, Donne a nifer o awduron eraill (Swerdlow, 2004). Adlewyrchir symbolaeth hydrefol yn y celfyddydau creadigol yn y term gwyddonol *apoptosis*, sy’n dod o’r gair Groeg am gwmpo (dail), sy’n disgrifio marwolaeth raglunedig celloedd mewn pobl ac anifeiliaid eraill (Kerr et al. 1972). Yr ydym yn gyfarwydd â’r cylch blynyddol o’r hyn y mae David Lee yn ei alw yn ‘*nature’s palette*’ (Lee 2010). Y mae delweddau lloeren yn dangos lliw gwyrdd llystyfiant yn mynd a dod gyda’r tymhorau. Yn ôl gofodwyr, y Blaned Las yw’r Ddaear. I loerenni arsylwi’r Ddaear, y Blaned Werdd yw hi. Y mae glas yn golygu dŵr; cloroffyl yw’r lliw gwyrdd; y mae dŵr a chloroffyl yn nodweddion bywyd ar ein planed. I’r ddynol ryw, y mae gan liwiau planhigion ystyron arbennig. Y mae gan brimateiaid yr hen fyd (y mae *Homo sapiens* yn eu plith) olwg trigromatig (RGB) o ganlyniad i diwnio sbectrol gan liw dail yn ystod eu hesblygiad (Melin et al. 2012). Gall cleifion wella’n gynt os ydynt yn gallu gweld deiliant (Ulrich 1984, Park a Mattson 2009). Yr ydym yn ymhyfrydu mewn liwiau blodau, ac wrth i ni siopa ar gyfer ffrwythau a llysiau, yr ydym fel arfer yn prynu drwy ddefnyddio ein llygaid. Ond y mae’r pigmentau hyn yn bodoli, nid er mwyn ateb anghenion dynol, ond yn hytrach er mwyn cyflawni pwrpas ar gyfer y planhigion sy’n eu cynhyrchu, sef cynyddu ffitrwydd y planhigion a’u gallu i oroesi.

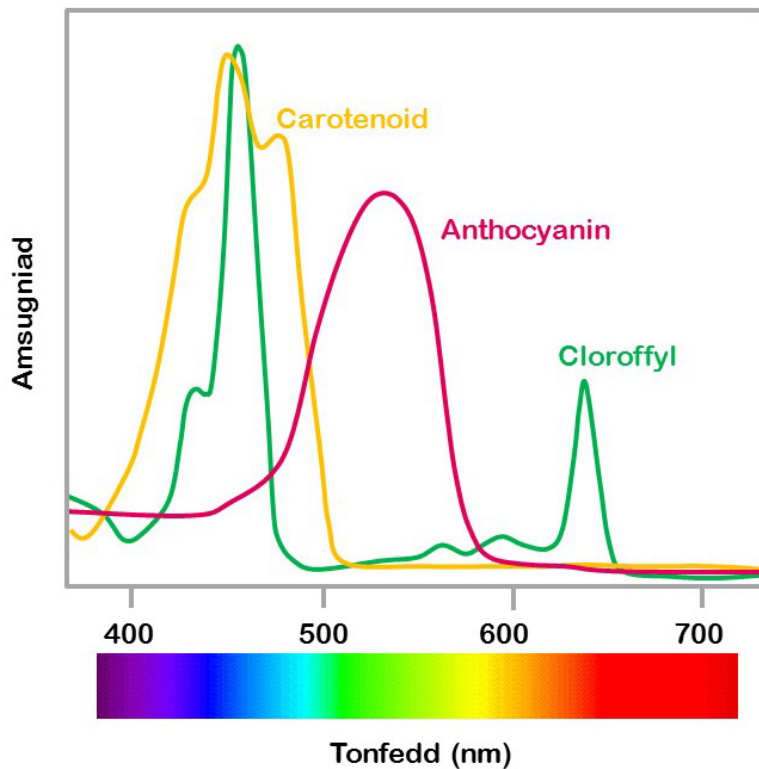
Y mae cloroffyl yn dal yr egni golau sy’n pweru ffotosynthesis, egni y mae planhigion a’r biosffer cyfan yn dibynnu arno (Jones et al. 2013). Y mae’r liwiau llachar a welir yn nail yr hydref, mewn ffrwythau aeddfed a rhannau lliwgar eraill planhigion, fel arfer yn ganlyniad i ddadorchuddiad neu Groniad cyfansoddion cellol sy’n aelodau o ddau deulu gwahanol o fiocemegion – carotenoidau ac anthocyaninau. Signalau yw’r liwiau coch, pinc, porffor ac oren; y maent yn gwahodd anifeiliaid i gasglu a dosbarthu pail neu i wasgaru hadau. Ac, i organebau megis planhigion, y mae pigmentau yn arfau hanfodol yn y frwydr ddi-ben-draw yn erbyn heriau amgylcheddol, yn bennaf plâu, clefydau a phob math o straen anffiolegol. Dengys Ffigur 1 fframwaith cemegol nodweddiadol cloroffyl, carotenoidau ac anthocyaninau. Y mae moleciwlau pigment yn amsugno golau o donfeddi gwahanol, ac felly mae ein llygaid yn gweld liwiau’r sbectrum y maent yn eu hadlewyrchu neu eu trosglwyddo. Yn yr erthygl hon, eir ati i amlinellu sut a pham y mae’r pigmentau hyn yn mynd a dod yn ystod bywydau byr dail.

Gwyrdd

Arunigwyd y pigment gwyrdd o ddail am y tro cyntaf yn 1817 gan ddau gemegydd o Ffrainc, Pierre-Joseph Pelletier a Joseph-Bienaimé Caventou. Pennwyd adeiledd cloroffyl yn y diwedd gan Hans Fischer yn 1940, ac yn fuan wedyn dechreuodd ymchwilyr weithio allan sut y mae



Ffigwr 1: Adeileddau moleciwlaidd cloroffyl, un o'r anthocyaninau ac un o'r carotenoidau. Hepgorwyd atomau hydrogen er mwyn gwella eglurder.



Ffigwr 2: Sbectra amsugniad pigmentau planhigion.

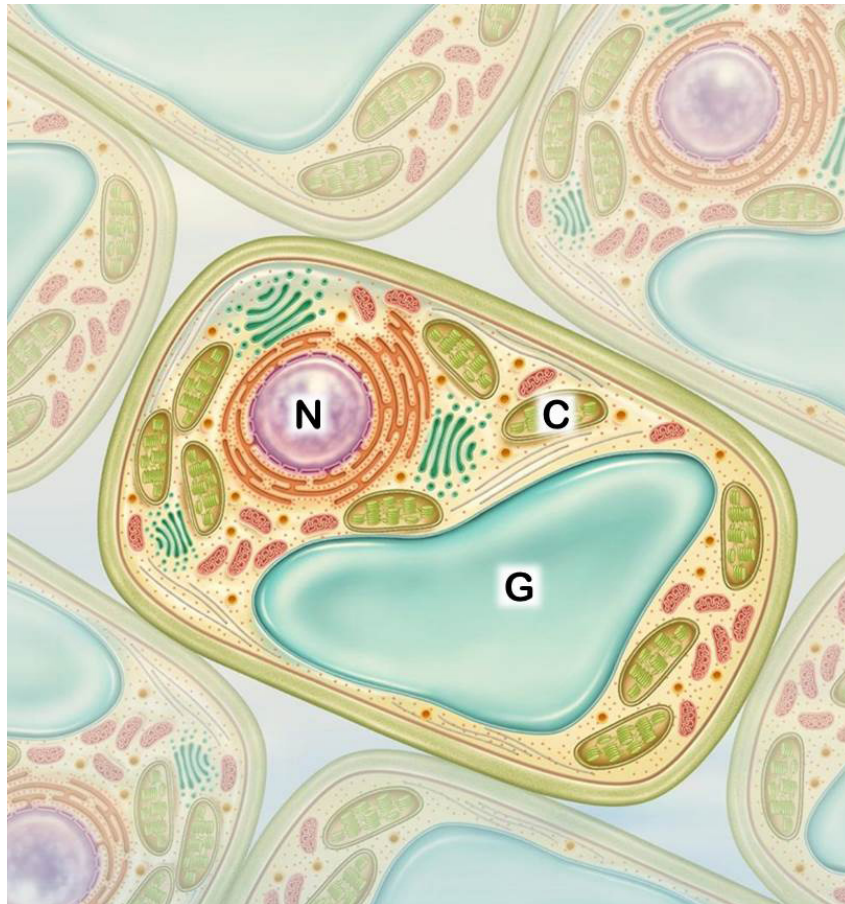
planhigion yn gwneud y cyfansoddyn (Granick 1951). Roeddent yn gallu adeiladu ar ymchwil gynharach ar fiosyntheseiddio haem, y pigment coch yng nghelloedd coch y gwaed y mae cloroffyl yn perthyn yn gemegol iddo. Er bod dylanwad graddfa difflaniad y lliw gwyrdd o'r byd naturiol yn enfawr, ystyriwyd y broses o ddadwneud cloroffyl yn enigma am flynyddoedd maith (Hendry et al. 1987). Ond mae ymchwil dros y 30 mlynedd ddiwethaf wedi datrys y dirgelwch gan ddatgelu ffawd annisgwyl cloroffyl wrth i ddail heneiddio (Hörtensteiner 2013; Thomas ac Ougham 2014).

Cylch o gylchoedd yw'r moleciwl cloroffyl (Ffigur 1). Adeiledd pum-cymal (grŵp pyrol) sy'n cynnwys atom nitrogen yw pob cylch. Y mae grwpiau cemegol eraill ynghlwm wrth y macrogylch (*macrocycle*; cylch o byrolau). Yn y canol y mae atom magnesiwm. Y mae haem, cyfansoddyn o'r haemoglobin sy'n cludo ocsigen yn ein gwaed, hefyd yn detrapylol, ond y mae ganddo atom haearn yn hytrach na magnesiwm yn ei ganol (Granick 1951). Mae'r moleciwl cloroffyl yn blannar, ac mae'r electronau sy'n clymu ei atomau wrth ei gilydd yn bodoli ar ffurf cwmwl dadleoledig uwchben ac o dan blân y moleciwl. Mae moleciwlau cloroffyl yn ffurfio pentyrrau (a elwir yn antenau yn aml; Wobbe et al. 2016), a'u helectronau dadleoledig yn cyfuno i greu, i bob pwrpas, un cwmwl mawr a rennir. Golyga hyn, pan fo ffoton yn rhyngweithio ag unrhyw electron yn y cwmwl, mae ei egni yn cael ei drosglwyddo'n gyflym drwy'r holl drefniant antenau nes iddo gyrraedd y canolfannau adwaith ffotosynthetig, lle y gellir ei ddefnyddio i ryddhau ocsigen o ddŵr a sefydlogi carbon deuocsid. Os nad yw'n bosibl, am ryw reswm, i drosglwyddo egni'r ffotonau i ganolfannau adwaith, y mae cloroffyl sydd wedi ei gynhyrfu gan olau yn troi'n beryglus, ac y mae'n darddle rhywogaethau cemegol adweithiol a all niweidio neu ladd y gell (Kashiyama a Tamiaki 2014).

Oherwydd eu bod yn dal egni golau trwy antenau cloroffyl, y mae dail yn gweithredu fel paneli solar y biosffer. Cwestiwn diddorol felly yw: pam fod dail yn wyrdd ac nid yn ddu? Dyma un esboniad posibl ar gyfer tarddiad lliw dail. Mae'n well i banel solar fod yn ddu am ei fod yn amsugno golau fwy neu lai'n gyfartal o ben glas i ben coch y sbectrwm gweladwy (gweler Ffigur 2). Cred rhai mai yn gynnar yn ystod esblygiad bywyd ar y ddaear yr oedd pigmentau'r organebau ffotosynthetig cyntaf yn amsugno golau dros ran fwyaf o amrediad canolog y sbectrwm (Goldsworthy 1987). Buasai organebau sy'n dal golau dros y tonfeddi hyn yn ymddangos i'r llygad fel porffor tywyll – heb fod ymhell iawn o'r panel solar delfrydol. Wrth fonopoleiddio'r tonfeddi canolog, buasai'r organebau porffor cynnar hyn wedi creu cilfach ecolegol iddynt eu hunain: pe bai organeb yn esblygu gyda phigmentau a fedrai ddefnyddio golau o bennau pellaf coch a glas y sbectrwm, gallasai wneud ei ffordd yn y byd. Y mae proffil amsugniad golau cloroffyl yn union fel hyn, ac felly y mae'n ymddangos yn wyrdd i'r llygad. Am ryw reswm, y ffotosyntheseiddwyr gwyrdd oedd y rhai a orosodd yn ystod esblygiad, gan ddod yn gyndeidiau'r holl ddeiliant sydd o'n cwmpas heddiw. Yn y cyfamser, nid amrywiaethodd y mathau porffor y tu hwnt i'r cyflwr celloedd sengl, ac y mae eu disgynyddion erbyn hyn yn gyfyngedig i amgylcheddau eithafol megis ffynhonnau sylffyraidd poeth (DasSarma, 2006).

Lleolir y cloroffyl mewn celloedd planhigion yn y cloroplastau, sy'n adeileddau gwyrdd ffotosynthetig (Ffigurau 3, 4). Y mae'r cloroplast yn cynnwys system pilen thylacoid fewnol

mewn matrices protein-lawm (y stroma), y cyfan wedi ei amgáu mewn amlen o bilen ddwbl. Ceir symptom gweladwy o'r newid yn adeiledd a swyddogaeth cloroplastau pan fydd dail yn colli eu gwyrddni wrth heneiddio (Ougham et al. 2008). Y mae gallu'r cloroplast i ffotosyntheseiddio yn lleihau, ac ar yr un pryd y mae'r cloroplast yn troi'n darddiad proteinau a defnyddiau eraill ar gyfer eu hadennill a'u hailgylchu i feinweoedd newydd sy'n tyfu. Trwy gael gwared ar y cloroffyl yn ofalus yn ystod y broses heneiddio, gellir osgoi niwed gan bigment a gynhyrfir gan olau. Ni ellir defnyddio egni'r pigment hwn ar gyfer ffotosynthesis. Ymddengys bod planhigion yn ymdrin â chloroffyl nad ydynt ei eisiau trwy ei drin fel cyfansoddyn gwenwynig, gan dynnu'r niwed ohono a'i ollwng, yn y pen draw, yn y gwagolyn (*vacuole*; gweler Ffigwr 3), uned arunigo holldefnyddiol y gell. Fel hyn, cedwir cyfanrwydd y gell trwy gydol y broses heneiddio, gan alluogi nitrogen i gael ei adennill o brotein yn effeithlon (Diaz-Mendoza et al. 2016). Mae amaethyddiaeth yn dibynnu ar drosglwyddo nitrogen o brotein o feinweoedd gwyrdd llystyfol i hadau wrth iddynt aeddfedu, er mwyn sicrhau cynhyrchiant a safon maeth y cynydu sy'n ein bwydo.

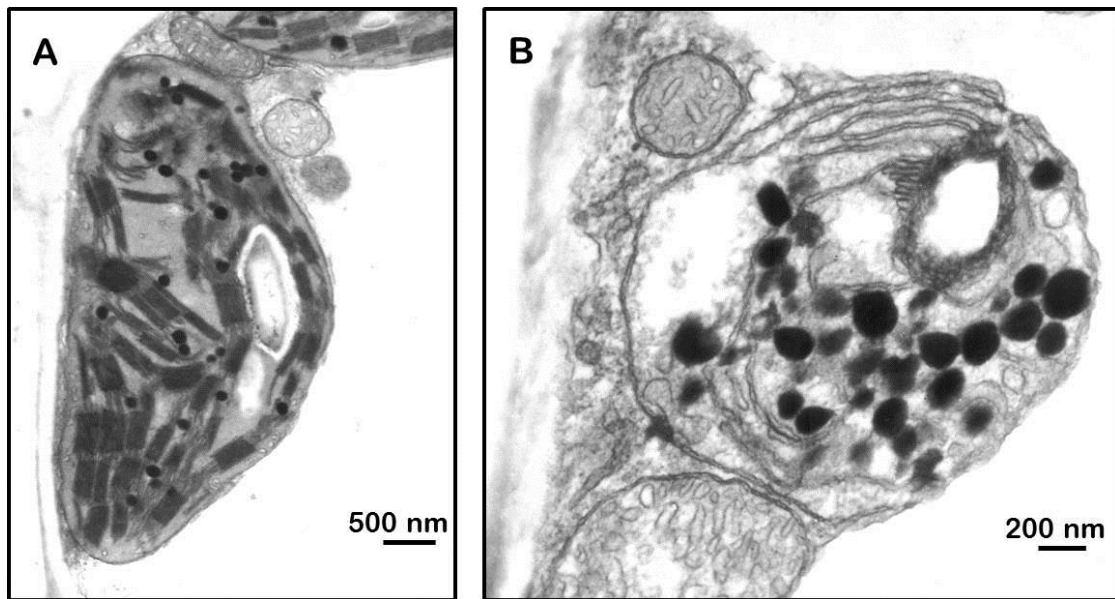


Ffigwr 3: Darluniad diagramatig o gell planhigyn gwyrdd nodweddiadol, gan ddangos gwagolyn (G), cnewyllyn (N), cloroplastau (C) ac adeileddau eraill. Llun gan Debbie Maizels, www.zoobotanica.com

Aur

Yn 1831, cyhoeddodd y cemegydd ffisegol o'r Almaen, Heinrich Wilhelm Ferdinand Wackenroder ei ymchwil ar 'olew melyn brasterog a charoten' a echdynnwyd o foron. Yn ddiweddarach, pennwyd adeileddau'r prif garotenoidau gan enillwyr y Wobr Nobel o'r Swistir, Richard Willstätter a'i gyd-weithwyr, rhwng 1907 a 1913 (Sourkes 2009). Cadwynau hir igam-ogam o atomau carbon a hydrogen yw moleciwlau carotenoid, yn aml gyda chylch chwe-chymal ar un pen neu'r ddau. Dengys Ffigur 1 adeiledd lwtein, y carotenoid mwyaf toreithiog mewn dail. Mae lwtein hefyd yn gyfrifol am liwiau melyn mewn blodau nifer o wahanol rywogaethau megis gold Mair. Dengys y system bondiau cyfunedig nodweddiadol bod carotenoidau'n aelodau o'r un teulu cemegol â chynhyrchion planhigion, megis rwber a hormonau steroid. Mae amrywiaethau ym mhatrwm y bondiau, ynghyd â phresenoldeb, adeiledd ac addasiadau'r cylchau, yn pennu lliw'r carotenoid (Ohmiya 2011). Gall y lliw fod yn felyn, yn oren neu'n lliw coch llachar tomatos aeddfed neu buprau (achosir yr olaf gan y carotenoid lycopen). Y mae adeiledd bondiau cyfunedig y carotenoidau yn golygu eu bod yn wrthocsidyddion cryfion. Yn ôl un ddamcaniaeth, mae heneddio a phob math o glefyd yn digwydd o ganlyniad i niwed a achosir gan ffurfiau adweithiol ocsigen a radicalau rhydd (Harman 1956, Halliwell a Gutteridge 2015). Un o swyddogaethau carotenoidau mewn celloedd byw yw atal ffurfiau niweidiol o ocsigen a radicalau rhag cronni. Y mae deiet ardal Môr y Canoldir, sy'n llawn tomatos a chynnyrch tebyg, yn honedig iachus oherwydd presenoldeb llawer o lycopen a charotenoidau eraill. Nid yw anifeiliaid yn gallu syntheseiddio carotenoidau ac y maent yn dibynnu, yn uniongyrchol neu'n anuniongyrchol, ar blanhigion yn eu hymborth er mwyn ateb yr angen. Y mae Fitamin A yn gynnwys metabolaeth carotenoid (McGuire a Beerman 2012). Y mae lliwiau llawer o adar (megis fflamingos), pysgod (eog, er enghraifft) ac infertebratau (buchod coch cwta a chimychiaid) yn deillio o garotenoidau (Olsen ac Owens 1998).

Fel y diflanna'r cloroffyl gwyrdd o ddeiliant sy'n heneiddio, datgelir carotenoidau, a dwyseir eu lliwiau wrth iddynt agregu, cronni ymhellach ac addasu'n gemegol, gan roddi i ddail eu lliw euraidd nodweddiadol. Mae carotenoidau yn hydroffobig – nid ydynt yn hydoddi mewn dŵr ac maent yn claddu eu hunain mewn cellbilenni neu ddefnynnau olew yn hytrach na herio perygl amgylchedd dyfrllyd. Nid yw'n syndod, felly, y'u lleolir fwy neu lai yn unig mewn rhanbarthau llawn olew mewn plastidau dail sy'n heneiddio neu mewn ffrwythau sy'n aeddfedu. Y mae hyn yn esbonio hefyd pam fod lliw oren-goch *purée* tomato yn hoffi cysylltu â globylau braster ar arwyneb eich saws sbageti, a pham ei fod yn ymgasglu yn ewyn yr hylif golchi llestri wrth i chi olchi'r sosban. Mae carotenoidau ffrwythau, petalau a dail sy'n heneiddio yn ymgrynhoi mewn globylau, ffibrilau neu adeileddau sy'n debyg i grisialau o fewn y cloroplast wrth iddo gael ei ad-drefnu (Tevini a Steinmüller 1985; Kilcrease et al. 2013). Dengys Ffigur 4 ddatblygiad globylau sy'n digwydd mewn cloroplastau efrau yn ystod y broses heneiddio. Mae presenoldeb globylau sy'n llawn carotenoidau yn helpu i leddfau niwed ocsidiol, ac felly'n amddiffyn y prosesau biocemegol sy'n cynnull ac ailgylchu nitrogen o brotein.



Ffigwr 4: Micrograffiau electronig yn dangos cloroplastau o (A) ddeilen werdd aeddfed a (B) deilen sy'n heneiddio, mewn efrau (*darnel*; *Lolium temulentum*). Wrth i'r ddeilen droi'n felyn, y mae'r drefn helaeth o feinweoedd ffotosynthetig o fewn y cloroplast yn gwasgaru ac y mae'r carotenoidau a'r lipidau sydd ar ôl yn agredu i ffurfio globylau trwchus.

Coch

Y mae anthocyaninau'n gyfrifol am rai o liwiau hyfrytaf yr hydref – lliwiau coch, porffor a hyd yn oed glas. Priodolir defnydd cynharaf y term anthocyanin (1837) i'r fferylllydd o'r Almaen, Ludwig Clamor Marquart. Sefydlodd gwaith Arthur Ernest Everest ac eraill y ffaith bod anthocyaninau'n aelodau o'r teulu fflafonoid o gynhyrchion eilaidd (*secondary products*) mewn planhigion, a bod y coch fflamlyd a welir mewn dail, megis rhai masarn, yn yr hydref yn dod o gyfiau siwgr (glwcosid; Ffigwr 1) o'r anthocyanin cyanidin. Yr hyn sydd yn eich gwydraid o win coch yw hydoddiant dyfrllyd o glwcosidau cyanidin a chyfansoddion cydberthynol (a hefyd, wrth gwrs, ddefnyddiau hwylus eraill megis alcohol, perarogleuon, blasau a.y.y.b.). Yn ogystal â chydgysylltiad â siwgrau, gall anthocyaninau fynd trwy addasiadau biocemegol pellach i gynhyrchu'r amrywiaeth enfawr o liwiau a welir ym myd planhigion (Castaneda-Ovando et al. 2009).

Enghraifft eithriadol o liwiad sy'n seiliedig ar anthocyaninau yw'r cymhlygyn glas nefol (*heavenly blue*), fel y'i gelwir, o betalau *Ipomoea* (tegwch y bore) a *Commelina* (*dayflower*). Sail moleciwlaidd y lliw glas yw cyfuniad o peonidin (sy'n perthyn yn adeileddol i cyanidin) gyda chwe moleciwl o asid caffeig (Hondo et al. 1992). Yn union fel y mae hoffterau o liwiau penodedig mewn anifeiliaid sy'n cludo paill rhwng gwahanol blanhigion wedi eu dethol am yr amrywiaeth o liwiad blodeuol yn ystod esblygiad, arweiniodd bridio detholus hefyd at

bob arlliw dychmygadwy mewn planhigion addurnol. Y mae lliwiau disglair dail masarn garddwriaethol a rhywogaethau eraill yn yr hydref hefyd yn gryfach oherwydd dethol dynol.

Yn wahanol i garotenoidau a chloroffyl, y mae anthocyaninau fel arfer yn hydoddi'n hawdd mewn dŵr, ac adlewyrchir hyn gan le y maent yn byw yn y gell – nid yn y cloroplast, sy'n rhy hydroffobig, ond yn amgylchedd gwlyb y gwagolyn (Ffigwr 3; Matile 2000). Mewn rhai achosion, mae anthocyaninau mewn gwagolynnau yn ffurfio agregau gyda proteinau, ac effaith hyn yw cyfnewid a dwysáu lliw'r feinwe (Zhang et al. 2006; Okamura et al. 2013). Mae hanes y tri phrif fath o bigment a geir mewn dail a ffrwythau – cloroffyl, carotenoidau ac anthocyaninau – yn ffenestr i gyflwr a rhyngweithiad y prif organynnau mewn celloedd planhigion wrth iddynt ddatblygu, heneiddio, aeddfedu a marw. Chwaraeodd llwybrau biosynthetig anthocyaninau a chyfansoddion fflafonoid cydberthynol ran allweddol mewn deall y broses foleciwlaidd sylfaenol o drawsddodi (*transposition*) genetig. Arweiniodd gwaith clasurol Barbara McLintock, yr enillydd gwobr Nobel, ar batrymau lliwiad mewn cobynnau india-corn at ddarganfyddiad trawsddodona (*transposons*), sef 'genynnau neidiol' sy'n gosod eu hunain mewn genynnau eraill ac felly'n newid mynegiad y genynnau hynny ac adeiledd y genom (Fedoroff 1991).



Ffigwr 5: Y mae anthocyaninau yn gyfrifol am liwiau coch y ffrwythau a'r dail ar blanhigion grawnwin. Y mae'r ddelwedd yn y parth cyhoeddus. Atgynhychwyd o wefan <https://uk.pinterest.com/pin/853854410572400590/>

Gwyddom lawer am gemeg a geneteg yr anthocyaninau. Ond mae'n anodd ateb y cwestiwn 'pam fod planhigion yn troi'n goch?' (Archetti et al. 2009). Mae llawer o rywogaethau tymherus yn datblygu deiliant coch yn yr hydref. Yn aml, mae dail ifainc mewn fforestydd trofannol hefyd yn goch. Coch yw lliw'r arwynebau isaf mewn dail llawer o blanhigion isdyfiant ac arnofiol. Yn aml y mae drain a phigau yn goch ac y mae straen yn achosi i ddeiliant gochi. Dywedir bod cynifer ag un ar bymtheg o ddamcaniaethau gwahanol sy'n trio egluro swyddogaeth anthocyanin wrth i ddail gochi (Archetti et al. 2009). Ceir rhaniad clir rhwng y damcaniaethau hyn. Ar y naill law, y mae gwyddonwyr planhigion fel arfer yn ystyried bod anthocyaninau'n bresennol er mwyn amddiffyn y feinwe rhag effeithiau niweidiol golau pan fo'r tymheredd yn isel, er mwyn galluogi'r planhigyn i atsugno maetholion, yn arbennig nitrogen, yn fwy effeithlon. Ar y llaw arall, y mae entomolegwyr a biolegwyr esblygiadol yn cynnig esboniad cyd-esblygiadol, lle y mae coch yn arwydd o rybudd sy'n dangos cyflwr amddiffynnol i anifeiliaid sydd yn bwyta dail, yn arbennig pryfed megis pryfed gleision. Beth bynnag fo'r esboniad, gall y ddynolryw ymhyfrydu yn harddwch melancolaidd tynged liwgar dail yn ystod yr hydref (Griffith 2004).

Lliwiau melyn, brown a phorffor

Y mae'r fflafonoidau, sy'n cynnwys anthocyaninau, yn aelodau o deulu helaeth ac amrywiol ei adeiledd o ffytogemegion a elwir yn ffenoligion (*phenolics*). Y mae rhai o'r ffenoligion, sydd heb liw eu hunain, yn cryfhau lliwiau pigmentau eraill yn optegol – fel y mae'n digwydd, er enghraifft, yn neiliant tywynnol euraidd y goeden ginco (Matile 2000). Cyfansoddyn ffenolig arall sy'n weithgar yn ystod heneiddio yw asid salisylic (Morris et al. 2000). Ymddengys bod ganddo lawer o swyddogaethau mewn datblygiad planhigion ac ymatebion i straen; mewn gwirionedd, mor niferus yw'r ymatebion hynny fel bod priodoleddau lleddfu poen yr asid salisylic yn ddefnyddiol iawn i ymchwilyr y mae datrys ei swyddogaethau yn achosi cur pen go-iawn iddynt (Pierpoint 1997). Y mae pigmentau ffenolig yn atalwyr haul effeithiol, sy'n amddiffyn celloedd llysieuol rhag canlyniadau niweidiol gormodedd o olau. Credir hefyd eu bod yn llesol yn neiet pobl oherwydd eu priodweddau gwrthocsidiol (Soto-Vaca et al. 2012). Y mae cyfuniadau o ffenoligion ynghyd â charotenoidau neu gloroffyl yn achosi lliwiau efydd a brown a welir weithiau mewn dail a blodau (Robinson a Robinson 1932), ac mewn mathau brown/porffor o domato (Barry et al. 2008). Ymhlith ffenoligion eraill sy'n cyfrannu at liwiau meinweoedd llysieuol y mae ligninau a thaninau, sy'n galluogi celloedd i wrthsefyll gwasgedd ffisegol ac ymosodiadau gan blâu, ac sy'n gyfrifol am droi'r dail yn frown yn yr hydref ar ôl y cyfnod aur a choch yn y broses heneiddio (Sariyildiz ac Anderson 2005).

Y mae lliwiau mewn blodau ac organebau eraill mewn teuluoedd yn y Caryophyllales (blodau amor, cacti a betys) yn ymddangos o ganlyniad i'r betalennau (*betalains*), sef grŵp o bigmentau coch, fioled, melyn neu oren nad yw'n perthyn yn gemegol i'r carotenoidau na'r fflafonoidau. Betanidin, sef betalen gydag ochr-gadwyn glycosyl, sy'n gyfrifol am liw cryf betys. Mae'r betalennau'n hydawdd mewn dŵr a ddarganfyddir mewn gwagolion, ac maent yn rhannu camau cynnar eu llwybr biosynthetig gyda'r llwybr sy'n arwain at alcaloidau megis

morffin (Grotewald 2006). Yn rhyfedd, nid yw betalennau'n bresennol mewn rhywogaethau sy'n cronni anthocyaninau, ac i'r gwrthwyneb, ond mae'n aneglur paham.

Casgliadau

Y mae dail, blodau a ffrwythau yn lliwio ein byd, ac y mae'r cylchred o'r newid mewn lliw planhigion wrth galon nifer o'r heriau sy'n wynebu'r ddynolryw. Bob blwyddyn, y mae poblogaeth y byd yn tyfu o 80 miliwn, ac yn ystod yr un cyfnod, collir (neu niweidir yn ddifrifol) 20 miliwn hectar o dir amaethadwy. Er mwyn bodloni'r galw am fwyd, y mae'n rhaid i'n cynydu weithio'n galetach (Thomas ac Ougham 2015). Y mae'n rhaid i'r cynydu osod eu 'paneli solar' gwyrdd ynghynt ac yn gynharach yn y tymor, eu cadw'n hwy cyn iddynt droi'n felyn, ac yna mynd drwy'r broses heneiddio'n gyflym ac yn effeithlon er mwyn trosglwyddo nitrogen o brotein a maetholion eraill i mewn i'r cynhyrchion bwyadwy yr ydym yn eu medi. Bu gwyddonwyr cynydu yn rhyfeddol o lwyddiannus wrth gynhyrchu mathau o gnewd ac ymarferion ffermio sy'n cefnogi'r pwrpasau hyn. Er enghraifft, ers y 1930au, y mae cynaeafau india-corn yng Ngogledd America wedi dyblu, fwy neu lai, ac y mae'r cynnydd hwn wedi cyd-fynd ag estyniad tebyg ym mharhad dail gwyrdd (Duvick et al. 2004).

Serch hynny, nid yw'n dod yn haws i gynnal y gwelliannau hyn. Y mae amgylcheddau'n troi'n fwyfwy heriol, gan beri i dir a oedd gynt yn anghynhyrchiol fynd yn dir amaethyddol. Yma hefyd, y mae gan liw dail ran i'w chwarae. Enghraifft dda yw sorgwm, sef cnwd o bwys arbennig yn amgylcheddau cras ardaloedd lletgras Asia ac Affrica. Y mae cyfuniad o ddyfrhad a chefnogaeth wleidyddol yn llwyddo i wella effeithlonrwydd cynhyrchiad sorgwm, sef 'cnwd y dyn tlawd' na chafodd y Chwyldro Gwyrdd (a wnaeth cymaint i wella reis a gwenith) ddylanwad arno (Janaiah et al. 2005). Cwblheir y datblygiadau hyn gan fathau a fridiwyd er mwyn ymateb i driniaeth well ac i oddef straen amgylcheddau lletgras (Jordan et al. 2012). Un o'r nodweddion pwysicaf i fridwyr sorgwm yw ymestyn y cyfnod o wyrddni mewn dail ('hirwyrddni'/'*staygreen*'; Thomas ac Ougham 2014). Gall diffyg dŵr, tra bo'r grawn yn datblygu, achosi marwolaeth cynamserol y dail a pheri i gynnyrch isel y cnwd leihau. Y mae hirwyrddni yn gysylltiedig â'r gallu i gynnal statws dŵr y planhigion a pharhau i lenwi'r grawn yn ôl yr arfer o dan amodau sychder. Y mae hefyd yn caniatáu i blanhigion wrthsefyll amrywiaeth o blâu a chlefydau. Y mae ymchwil ar wyrddni a goddefiad straen yn digwydd ar draws y byd, yn Awstralia, India, yr Unol Daleithiau, Affrica a Chymru (Galyon et al. 2016). Gwelliant sorgwm yw un o flaenoriaethau'r *Global Challenge Program*, a gefnogir gan nifer o gyrff rhyngwladol, gan gynnwys y Sefydliad Gates, yr Adran dros Ddatblygu Rhyngwladol (*DFID*) yn y Deyrnas Unedig, y Comisiwn Ewropeaidd a nifer o gyrff masnachol.

Yn gefndir i'r heriau hyn y mae newid yn hinsawdd y byd, sy'n dylanwadu ar y biosffer i gyd, gan gynnwys ecosystemau amaethyddol a naturiol fel ei gilydd. Mae problem ddifrifol yn codi pan fo'r ciwiau amgylcheddol y mae planhigion yn eu defnyddio i gydamseru cyfnodau gwahanol o'u bywyd â'r tymhorau a'u cynefinoedd yn datgysylltu wrth ei gilydd (Soolanayakanahally et al. 2013). Gwyddom fod heneiddio hydrefol mewn llawer o goed yn

cael ei danio a'i gynnal gan gyfuniad o newidiadau yn hyd y diwrnodau a/neu newidiadau i'r tymheredd (Estiarte a Peñuelas 2015). Ond, er bod yr haul yn codi ac yn machlud yn ôl amserlen dymhorol sy'n rhagweladwy ac sydd, fwy neu lai, yn ddigyfnewid, mae'r byd yn cynhesu: ym mis Medi 2016, profodd y Deyrnas Unedig ei diwrnod cynhesaf erioed ers cychwyn cadw cofnodion. Mae planhigion (ac anifeiliaid hefyd) yn drysu, ac mae patrymau annormal o newid lliw yn symptomau o drybini yn y byd ansicr newydd hwn. Ceir nifer fawr o resymau da dros ddeall arwyddocâd gwyddonol a diwylliannol lliw mewn planhigion wrth i ni frwydro i ddygymod â'r Anthroposen, y cyfnod daearegol cyfredol sy'n cydnabod mai gweithgareddau dynol yw'r dylanwad pennaf ar hinsawdd ac amgylchedd y byd sydd ohoni (Gallinat et al. 2015).

Llyfryddiaeth

- Archetti, M. (2009), 'Classification of hypotheses on the evolution of autumn colours', *Oikos*, 118, 328–33.
- Archetti, M., et al. (2009), 'Unravelling the evolution of autumn colours – an interdisciplinary approach', *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 166–73.
- Barry, C. S., et al. (2008), 'Amino acid substitutions in homologs of the STAY-GREEN protein are responsible for the green-flesh and chlorophyll retainer mutations of tomato and pepper', *Plant Physiology*, 147, 179–87.
- Bogs, J., et al. (2005), 'Proanthocyanidin synthesis and expression of genes encoding leucoanthocyanidin reductase and anthocyanidin reductase in developing grape berries and grapevine leaves', *Plant Physiology*, 139, 652–63.
- Castaneda-Ovando, A., et al. (2009), 'Chemical studies of anthocyanins: A review', *Food Chemistry*, 113, 859–71.
- DasSarma, S. (2006), 'Extreme halophiles are models for astrobiology', *Microbe*, 1, 120–26.
- Diaz-Mendoza, M., et al. (2016), 'Plant senescence and proteolysis: two processes with one destiny', *Genetics and Molecular Biology AHEAD*, 39, 329–38.
- Duvick, D. N., Smith, J. S. C., a Cooper, M. (2004), 'Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program', *Plant Breeding Reviews*, 24, 109–52.
- Estiarte, M., a Peñuelas, J. (2015), 'Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in winter deciduous species by climate change: effects on nutrient proficiency', *Global Change Biology*, 21, 1005–17.
- Everest, A. (1914), 'The production of anthocyanins and anthocyanidins', *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 87, 444–52.
- Fedoroff, N. V. (1991), 'Maize transposable elements', *Perspectives in Biology and Medicine*, 35, 2–19.
- Gallinat, A. S., Primack, R. B., Wagner, D. L. (2015), 'Autumn, the neglected season in climate change research', *Trends in Ecology and Evolution*, 30, 169–76.
- Galyuon, I. K., et al. (2016), 'Genetic diversity of stay-green sorghums and their derivatives revealed by microsatellites', *African Journal of Biotechnology*, 15, 1363–74.

- Goldsworthy, A. (1987), 'Why did Nature select green plants?', *Nature*, 328, 207–8.
- Granick, S. (1951), 'Biosynthesis of chlorophyll and related pigments', *Annual Review of Plant Physiology*, 2, 115–44.
- Griffith, C. (2004), *Fall* (New York: Powerhouse Books).
- Grotewold, E. (2006), 'The genetics and biochemistry of floral pigments', *Annual Review of Plant Biology*, 57, 761–80.
- Halliwell, B., a Gutteridge, J. M. C. (2015), *Free Radicals in Biology and Medicine*, 5^{ed} argraffiad (Oxford University Press).
- Harman, D. (1956), 'Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry', *Journal of Gerontology*, 11, 298–300.
- Hendry, G. A. F., Houghton, J. D., a Brown, S. B. (1987), 'The degradation of chlorophyll – a biological enigma', *New Phytologist*, 107, 255–302.
- Hondo, T., et al. (1992), 'Structural basis of blue-colour development in flower petals from *Commelina communis*', *Nature*, 358, 515–18.
- Hörtensteiner, S. (2013), 'Update on the biochemistry of chlorophyll breakdown', *Plant Molecular Biology*, 82, 505–17.
- Janaiah, A., Achoth, L., a Bantilan, C. (2005), 'Has the Green Revolution bypassed coarse cereals? The Indian experience', *Electronic Journal of Agricultural and Development Economics*, 2, 20–31.
- Jones, R., et al. (2013), *Molecular Life of Plants* (Wiley-ASPB).
- Jordan, D. R., et al. (2012), 'The relationship between the stay-green trait and grain yield in elite sorghum hybrids grown in a range of environments', *Crop Science*, 52, 1153–61.
- Kashiyama, Y., a Tamiaki, H. (2014), 'Risk management by organisms of the phototoxicity of chlorophylls', *Chemistry Letters*, 43, 148–56.
- Kerr, J. F., Wyllie, A. H., a Currie, A. R. (1972), 'Apoptosis: a basic biological phenomenon with wide-ranging implications in tissue kinetics', *British Journal of Cancer*, 26, 239–57.
- Kilcrease, J., et al. (2013), 'Multiple microscopic approaches demonstrate linkage between chromoplast architecture and carotenoid composition in diverse *Capsicum annuum* fruit', *The Plant Journal*, 76, 1074–83.
- Kondo, T., et al. (1987), 'Structure determination of heavenly blue anthocyanin, a complex monomeric anthocyanin from the morning glory *Ipomoea tricolor*, by means of the negative NOE method', *Tetrahedron Letters*, 28, 2273–6.
- Lee, D. (2010), *Nature's Palette: the Science of Plant Color* (University of Chicago Press).
- Matile, P., (2000), 'Biochemistry of Indian summer: physiology of autumnal leaf coloration', *Experimental Gerontology*, 35, 145–58.
- McGuire, M., a Beerman, K. A. (2012), *Nutritional Sciences: From Fundamentals to Food*, 3^{ydd} argraffiad (Belmont: Wadsworth Cengage Learning).
- Melin, A. D., et al. (2012), 'Polymorphism and adaptation of primate colour vision', yn Pontarotti, P. (gol.), *Evolutionary Biology: Mechanisms and Trends* (Berlin, Heidelberg: Springer), tt. 225–41.

- Morris, K., et al. (2000), 'Salicylic acid has a role in regulating gene expression during leaf senescence', *The Plant Journal*, 23, 677–85.
- Ohmiya, A. (2011), 'Diversity of carotenoid composition in flower petals', *Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ*, 45(2), 163–171.
- Okamura, M., et al. (2013), 'Crossbreeding of a metallic color carnation and diversification of the peculiar coloration by ion-beam irradiation', *Euphytica*, 191, 45–56.
- Olson, V. A., ac Owens, I. P. F. (1998), 'Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required?', *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 510–15.
- Ougham, H., et al. (2008), 'The control of chlorophyll catabolism and the status of yellowing as a biomarker of leaf senescence', *Plant Biology*, 10 (supplement 1), 4–14.
- Park, S. H., a Mattson, R. H. (2009), 'Therapeutic influences of plants in hospital rooms on surgical recovery', *HortScience*, 44, 102–05.
- Pierpoint, W. S. (1997), 'The natural history of salicylic acid. Plant product and mammalian medicine', *Interdisciplinary Science Reviews*, 22, 45–52.
- Robinson, G. M., a Robinson, R. (1932), 'A survey of anthocyanins. II', *Biochemical Journal*, 26, 1647–64.
- Sariyildiz, T., ac Anderson, J. M. (2005), 'Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types', *Forest Ecology and Management*, 210, 303–19.
- Soolanayakanahally, R. Y., et al. (2013), 'Timing of photoperiodic competency causes phenological mismatch in balsam poplar (*Populus balsamifera* L.)', *Plant, Cell and Environment*, 36, 116–27.
- Soto-Vaca, A., et al. (2012), 'Evolution of phenolic compounds from color and flavor problems to health benefits', *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 60, 6658–77.
- Sourkes, T. L. (2009), 'The discovery and early history of carotene', *Bulletin for the History of Chemistry*, 34, 32–8.
- Swerdlow, J. (2004), 'The progression of humanity through the image of leaves', *Hey! Zeus! The Yale College Journal of Antiquity*, 5, 30–5.
- Tevini, M., a Steinmüller, D. (1985), 'Composition and function of plastoglobuli', *Planta*, 163, 91–6.
- Thomas, H., ac Ougham, H. (2014), 'The stay-green trait', *Journal of Experimental Botany*, 65, 3889–900.
- Thomas, H., ac Ougham, H. (2015), 'Senescence and crop performance', yn Sadras, V. O., a Calderini, D. F. (goln), *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy*, 2^{il} argraffiad (London, Waltham, San Diego: Academic Press), tt. 223–49.
- Ulrich, R. S. (1984), 'View through a window may influence recovery from surgery', *Science*, 224, 420–3.
- Wobbe, L., Bassi, R., a Kruse, O. (2016), 'Multi-level light capture control in plants and green algae', *Trends in Plant Science*, 31, 55–68.
- Zhang, H., et al. (2006), 'New insight into the structures and formation of anthocyanic vacuolar inclusions in flower petals', *BMC Plant Biology*, 6, 29.