

# FOTOMORFOGENEZE – TEORETICKÉ ZÁKLADY PRO VÝUKU BIOLOGIE ROSTLIN NA ŠKOLÁCH

## Photomorphogenesis—theoretical background for teaching plant biology in schools

Jana Albrechtová, Libor Sedlecký, Věra Čížková Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra experimentální biologie rostlin [jana.albrechtova@natur.cuni.cz](mailto:jana.albrechtova@natur.cuni.cz), [vera.cizkova@natur.cuni.cz](mailto:vera.cizkova@natur.cuni.cz)

### Abstract

*Plant photomorphogenesis is a complex of developmental and growth processes of light-mediated changes in plant morphology and structure, ontogenetic patterns as well as movements of plants, plant parts and/or organelles. During photomorphogenesis, plants respond to the quality, intensity and/or direction of radiation, to which they are exposed, by changes in plant development, growth and/or movement. This is a completely separate process from photosynthesis where light is used as a source of energy and for building of plant biomass, while in photomorphogenesis radiation plays a role of a signal.*

*Photomorphogenesis is mediated by a sophisticated network of photoreceptors, which can be responsive to different kind of radiation and interfere in their action on plant photomorphogenetic processes. The most important families of photoreceptors are: 1) phytochromes sensing particularly in red visible light and being crucial in numerous photomorphogenetic processes; 2) cryptochromes, phototropins and recently discovered ZTL/FKF1/LKP2 proteins sense blue light and UV-A, while 3) very recently discovered UVR8 receptor perceive UV-B radiation. These photoreceptors interact in accord to orchestrate numerous developmental and physiological processes, e.g. germination, deetiolization, shade avoidance, phototropism, leaf development, flowering, movement of chloroplasts, to optimize their location in order to perceive the optimum irradiance, etc. .*

*Due to photoreceptors, plants perceive their neighbours and can avoid shading by them through photomorphogenetic processes. In artificial greenhouse cultivation systems, it is possible to efficiently manipulate artificial radiation in order to optimize quality and quantity of plant biomass and yield. Nowadays, due to technological progress it is possible to cultivate plants not only in winter but also in polar regions during polar night. We can also manipulate radiation quality (e.g. using LED lighting), to induce better plant resistance to both abiotic factors such as drought, herbivores or pathogens. Also we can positively affect yield quality, e.g. to lower nitrates or increase anthocyanins in yield biomass. In addition, we can affect timing of flowering, seed germination etc.*

*Photomorphogenesis is only marginally covered by all available Czech textbooks for high schools if at all and no practical experimental protocols are included. In the present paper we describe radiation sensing by plants via photoreceptors,*

*give basic overview of photomorphogenetic processes and demonstrate a possible use of photomorphogenetic processes in agricultural and horticultural practice. In the subsequent paper/s we will describe selected photomorphogenetic processes in more detail giving the background to protocols for specific photomorphogenetic experiments.*

### Klíčová slova

*červené světlo (R), fotoreceptory, fotosenzorické receptory, fototropiny, fototropizmus, fytochromy, infračervené záření (IR), kryptochromy, modré světlo (B), optimalizace výnosu plodin, pohyby rostlin, receptor UVR8, růst a vývoj rostlin, ultrafialové (UV) záření, vedení signálu, ZTL/FKF1/LKP2 proteiny.*

### Key words

*blue light (B), cryptochromes, infrared radiation (IR), photoreceptors, photosensory receptors, phototropins, phytochromes, plant growth and development, plant movements, receptor UVR8, ultraviolet (UV) radiation, red light (R), signal transduction, ZTL/FKF1/LKP2 proteins.*

## ÚVOD

Fotomorfoogeneze rostlin je souhrn procesů a reakcí rostlin, které jsou závislé na světelných podmínkách v daném prostředí, především na kvalitě, kvantitě, délce a směru záření. Podle světelných podmínek si rostlina utváří svou vnější podobu – morfologickou strukturu – i vnitřní anatomickou strukturu a reguluje svůj metabolismus, ontogenetický vývoj i pohyby orgánů a organel. Při fotomorfoogenezi, na rozdíl od fotosyntézy, tyto reakce a procesy neslouží k ukládání absorbované energie do makroenergetických chemických vazeb organických sloučenin a ani neslouží k tvorbě primárních metabolitů, tj. neslouží jako zdroj energie pro nárůst biomasy rostlin. Energie, která je potřebná pro fotomorfogenetické reakce rostlin, je získávána z fotosyntézy a vývoj funkčního fotosyntetického aparátu je zase velmi komplexní fotomorfogenetický proces. Vztah fotomorfogenetických a fotosyntetických procesů je tedy velmi těsný.

V tomto článku popisujeme vnímání světla rostlinami pomocí fotoreceptorů (fotosenzorických receptorů). Cílem je shrnout, jak rostlina vnímá své sousedy, jak se tím dokáže vyhnout zastínění

v porostu, jaké různé procesy může světlo u rostlin ovlivňovat (např. časování klíčení, kvetení, pohyb listů) a jak ve skleníkových podmínkách pak díky porozumění těmto procesům umíme ovlivňovat řadu důležitých vlastností rostlin způsobem nám žádoucím. Například můžeme zvýšit odolnost rostlin, snížit obsah nitrátů či zvýšit obsah antokyanů ve výnosu rostlin.

Důležitost fotomorfogenetických reakcí, které provázejí rostlinu celým jejím životním cyklem, nás vedla k myšlence zpracovat téma fotomorfoogeneze u rostlin pro učitele a žáky převážně středních škol. V žádné, u nás na středních školách používané, učebnici biologie se čtenář neseznámí s hlubšími informacemi o fotomorfoogenezi rostlin a ani v jedné není tento děj podpořen laboratorním cvičením. Přitom se jedná o dosti podstatnou kapitulu biologie rostlin s velkým praktickým využitím. V současné době se v této oblasti experimentální biologie rostlin dosáhlo značných pokroků, které začínají být využívány v pěstitelské praxi. Vzhledem k narůstající lidské populaci – počet obyvatel Země/naší planety již přesáhl 7,5 miliard a stále roste – je užití celosvětové populace jedním z hlavních globálních problémů lidstva a úkolů pro biologii rostlin. Mani-

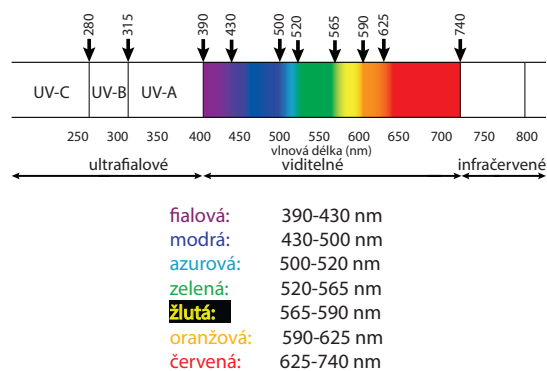
pulace se světelnými podmínkami ve sklenících je jedním z možných prostředků vedoucích ke zvýšení výnosu a kvality rostlinné výroby.

## Světlo

Světlo je viditelná část elektromagnetického záření, které má charakter částic (fotonů) a zároveň vlastnosti vlnění<sup>1</sup>. Každé vlnění je charakterizováno **vlnovou délkou**. Tu si můžeme představit jako vzdálenost vrcholů dvou sousedních vln, stejně jako u vln na vodní hladině (přehledně v posteru ÚEB a ÚFE AVČR 2007). Vlnová délka viditelného záření, tedy světla viditelného lidským okem, je 390-760 nanometrů (nm)), někdy se jako spodní hranice uvádí 400 nm a horní hranice 700nm. Vlnová délka ( $\lambda$ ) světla určuje, jakou barvu okem vnímáme (Obr. 1). Například **modrá barva B** (z anglického „blue“) má kratší vlnovou délku ( $\lambda = 445-550$  nm) a je blíže fialovému a ultrafialovému záření, které má ještě kratší vlnovou délku. Naproti tomu barva červená má vlnovou délku delší (620-740 nm) a můžeme ji ještě rozdělit na **krátkovlnné červené záření R** (z anglického „red“; 640-700 nm) a **dlouhovlnné červené záření FR** (z anglického „far red“; 700-740 nm). Červené záření ve viditelném spektru sousedí s oblastí **infračerveného záření IR** (z anglického „infrared“). Infračervené záření je také neviditelné pouhým okem, ale můžeme jej vnímat jako tepelné záření. **Světlo**, které vnímáme okem jako bezbarvé, je ve skutečnosti směsí viditelného záření všech vlnových délek. Rostliny ke svému normálnímu růstu potřebují světelné záření, ale dokáží růst i ve tmě, i když ne příliš dobře a dlouho.

**Ultrafialové záření UV** (z anglického „ultraviolet“), které není vidět pouhým okem, může být pro živé organizmy včetně rostlin škodlivé, protože má krátké vlnové délky a vysokou energii a poškozuje organické molekuly včetně nukleových kyselin. Zároveň ale UV záření může sloužit pro rostliny jako signál a rostliny mají receptory pro jeho vnímání. Ultrafialové záření se dále člení na blízké dlouhovlnné **UV-A záření** (315-400 nm), blízké středněvlnné **UV-B záření** (280-315 nm) a **UV-C záření** s vlnovou délkou pod 280 nm. Záření UV-A i UV-B rostliny umějí vnímat jako signál, zatímco UV-C záření je pro organizmy pouze destruktivní a také se používá jako dezinfekční<sup>2</sup>.

**Proč jsou rostliny zelené?** Protože rostlinné pigmenty, včetně fotosyntetických barviv (chlorofyl a, chlorofyl b a karotenoidy) a fotosenzorických pigmentů, pohlcují ve viditelném záření především modrou a červenou část spektra, zatímco zelená část je pro ně převážně nevyužitelná, a tak ji odrážejí a propouštějí.



Obr. 1 Elektromagnetické spektrum záření v oblasti ultrafialového, viditelného a infračerveného záření.

1 [Wikipedie: https://cs.wikipedia.org/wiki/Sv%C4%9Btlo#Viditeln.C3.A9\\_sv.C4.9Btlo](https://cs.wikipedia.org/wiki/Sv%C4%9Btlo#Viditeln%C3%A9_sv.C4.9Btlo)

2 [Wikipedie: https://cs.wikipedia.org/wiki/Ultrafialov%C3%A9\\_z%C3%A1r%C5%99en%C3%AD](https://cs.wikipedia.org/wiki/Ultrafialov%C3%A9_z%C3%A1r%C5%99en%C3%AD)

## Záření jako signál pro procesy a reakce rostlin

Rostliny jsou organizmy s přisedlým způsobem života, převážně pevně zakotvené v půdě kořenovým systémem. Vyvinuly si proto mimořádný stupeň vývojové plasticity k optimalizování svého růstu a rozmnožování v reakci na měnící se okolní podmínky. Každá rostlina je během svého života vystavena působení velkého množství vnějších podnětů a signálů, které se dějí změnou vnějších podmínek. Mezi hlavní faktory ovlivňující růst a vývoj rostlin patří světelné záření, které neslouží jen jako primární zdroj energie pro fotosyntézu, ale také jako signál pro modulování mnoha rostlinných vývojových a růstových procesů jako je **klíčení, deetiologizace<sup>3</sup>, vyhnutí se stínu, růst a senescence (stárnutí) listů, prodloužení (elongace) stonku, fototropismus<sup>4</sup>, pohyb chloroplastů, otvírání průduchů, cirkadiánní rytmy<sup>5</sup>, dormance pupenů a zahájení kvetení či tvorby zásobních orgánů (Obr. 2).**

Rostliny si během evoluce vytvořily složité mechanismy k vnímání kvality, kvantity, směru a délky ozáření jako světelného signálu s použitím speciálních molekul, tzv. **senzorů**, či **fotosenzorických receptorů** nebo **fotoreceptorů**. Pomocí fotoreceptorů rostliny získávají informa-

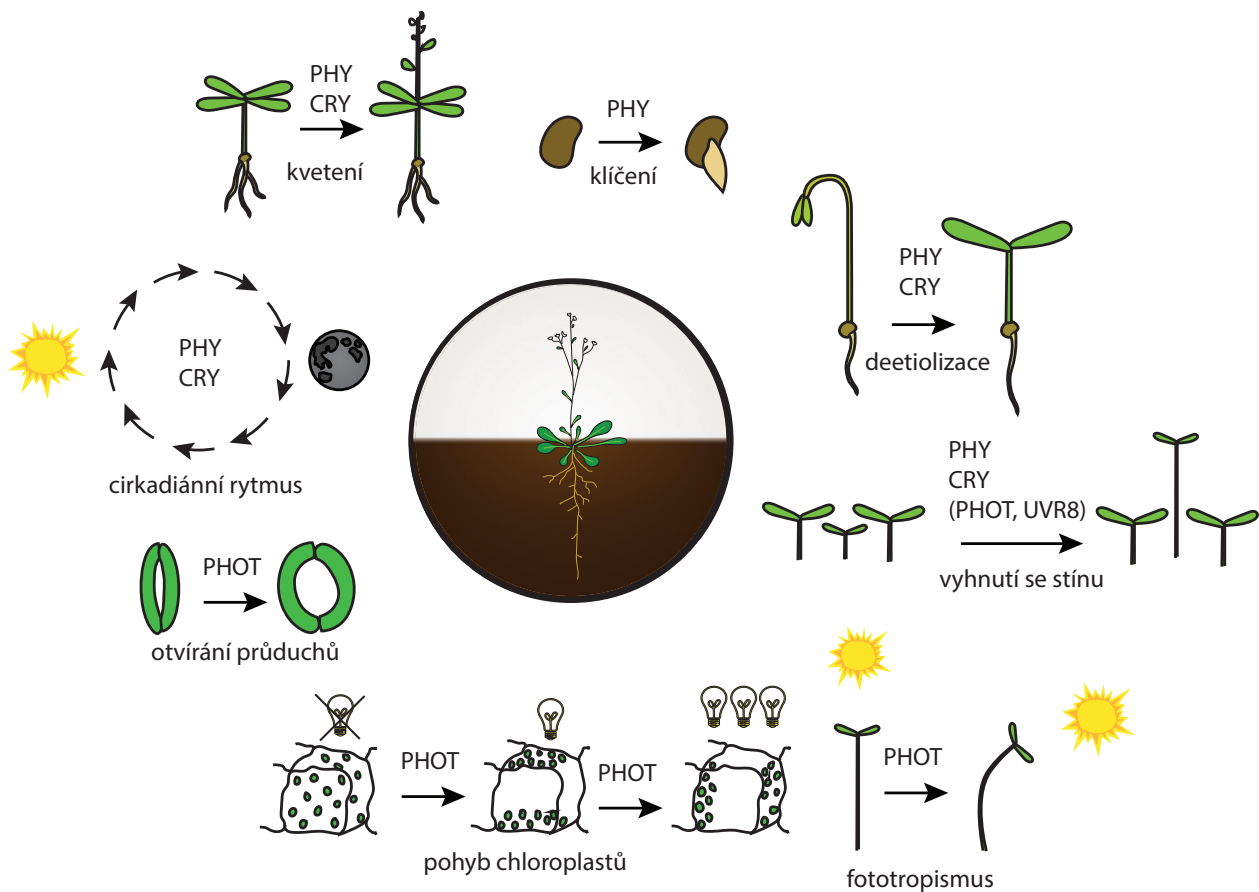
- 3 Deetiologizace představuje procesy spojené s přizpůsobením rostliny na světlo při přenesení rostliny rostoucí ve tmě (tzv. etiologizované rostliny) na světlo. Etiologizovaná rostlina je rostlina, která rostla ve tmě, a tudíž má výrazný dlouhýv růst stonku, malé listy, a jeví se křehká a žlutá, neboť neobsahuje fotosyntetické pigmenty – chlorofyly.
- 4 Fototropismus je botanický termín pro ohyb rostlin nebo části rostlinného těla směrem ke světlu (i umělému) díky změně směru svého růstu. Fototropismus je jedním z mnoha rostlinných tropizmů, což jsou růstové reakce rostlin vzhledem k vnějšímu, směrově orientovanému podnětu. Fototropismus může být buď pozitivní, tzn., že se rostlina či její část ohýbá směrem ke světlu, nebo negativní, kdy se na světlo reagující část ohýbá směrem od světla.
- 5 Cirkadiánní rytmus je biologický rytmus s periodou o délce přibližně 24 hodin, může kolísat mezi 20 až 28 hodinami (z latinského „circa“ = přibližně, „dies“ = den). Jedná se o pravidelně se opakující změny fyziologických funkcí a procesů.

ce o světelných poměrech na stanovišti. **Světelná signalizace** v rostlinách zahrnuje děje od přijmutí světelného signálu fotoreceptory, přenos signálu signálními kaskádami vedoucí výsledně až k objevení měřitelných pohybových, růstových nebo vývojových změn. Součástí odpovědí rostlin na záření je i interakce s fytohormony a změny fytohormonálních signálních drah. Na molekulární úrovni fotoreceptory regulují aktivitu ubikvitin ligázy COP1 (z anglického „constitutively photomorphogenic“ 1), a tím i centrálního transkripčního faktoru HY5 (z anglického „elongated hypocotyl“ 5). Spolupráce světla, fotoreceptorů a signálních drah je komplexní proces, na který není prostor v tomto článku. Můžeme odkázat např. na přehledy Vanhaelewyn et al., (2016), Mawphlang & Kharshiing, (2017). Lze však shrnout, že světlo obecně potlačuje aktivitu ubikvitinačního komplexu, který v temnostních podmínkách degraduje transkripční faktory důležité pro vývoj rostlin na světle.

Je možné shrnout, že fotomorfogenetické procesy rostlin probíhají ve třech krocích:

1. **Příjem světelného signálu – fotorecepce:** absorpce fotonu fotosenzorickou molekulou – fotoreceptorem.
2. **Přenos signálu:** transformace světelného signálu v signál biologický, zapojují se signální kaskády. V této fázi také dochází k zesílení nebo k zeslabení signálu.
3. **Odpověď na přijatý světelný signál:** v rostlině dojde k různým reakcím, kterými rostlina optimalizuje svůj stav pro přizpůsobení se k daným podmínkám. Například může dojít ke změně genové exprese takovým způsobem, že dojde ke změnám metabolismu anebo struktury při vývoji a růstu.

Během evoluce byl v tělech rostlin vyvinut složitý systém fotoreceptorů, jejich vzájemného spolupůsobení a signálních transdukčních drah,



Obr. 2 Světlem regulovaný vývoj a růst rostlin huseničku rolního (*Arabidopsis thaliana*). Světlo ovlivňuje vývoj rostliny během celého jejího životního cyklu: např. při klíčení, deetioloizaci, vyhnutí se stínu – procesy vedoucí k prodlužovacímu růstu stonku atd., fototropismu, pohybu chloroplastů, otvírání průduchů, při cirkadiánním rytmu, kvetení. Pohyb chloroplastů se mění v závislosti na intenzitě ozáření – chloroplasty se nastavují tak, aby měly optimální dostupné světlo pro fotosyntézu. Za tmy jsou umístěny rovnoměrně u všech buněčných stěn. Při nízké ozáření se chloroplasty nahloučí u stěn kolmých na směr přicházejícího světla, aby měly dostatek záření. Je-li záření příliš intenzivní, pak se přesunou k buněčným stěnám rovnoběžným se směrem dopadajícího záření, aby se chloroplasty před nadměrnou ozářeností chránily sebezastíněním. Jednotlivé vývojové aspekty regulují různé fotoreceptory: fytochromy (PHY), kryptochromy (CRY), fototropiny (PHOT) nebo receptor UVR8, které působí samy nebo v kombinaci s nějakým dalším fotoreceptorem (upraveno podle Sullivan & Deng, 2003 a aktualizováno podle Demotes-Mainard et al., 2016).

kteří vytvářejí k těmto signálům patřičné odezvy. Díky tomuto systému mohou rostliny přizpůsobit svůj růst a vývoj přímo aktuálním podmínkám na stanovišti a zvýšit své šance na přežití a rozmnožování.

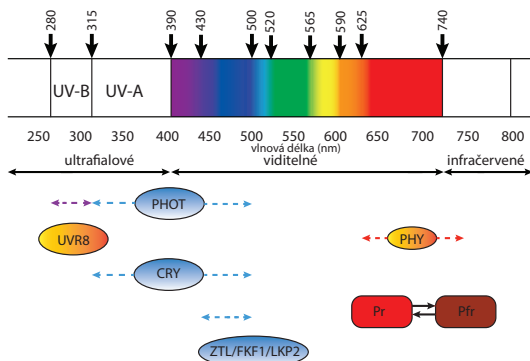
Více informací o fotoreceptorech a fotomorfo-genezi je v českých textech (Krekule & Macháčková, 1996, 2000; Glosová, 2010; Pavlová & Daněk, 2002a,

2002b; Sedlecký, 2013) a českých vysokoškolských učebnicích (Procházka et al., 1998; Pavlová, 2007) a anglické učebnici (Teiz & Zeiger, 2006), jejichž pod-půrné materiály jsou dostupné na internetu (viz se-znam literatury).

## Fotoreceptory

Hlavní informace z okolí ohledně kvality, intenzity a směru dopadajícího světla jsou rostlinou získávány pomocí fotoreceptorů, které jsou charakterizovány a dále děleny na základě schopnosti vnímat světlo o určité vlnové délce. Mezi hlavní rodiny fotoreceptorů patří (**Obr 3**):

1. **fytochromy** absorbující především červené záření R (640–700 nm) a FR (700–740 nm),
2. **kryptochromy, fototropiny** a nedávno objevené **ZTL/FKF1/LKP2 proteiny**, které absorbují ultrafialové (UV-A) a modré (B; 425–490 nm) záření,
3. recentně objevený **fotoreceptor UVR8** pro UV-B záření, který dosud není učebnicově uváděn.



Obr. 3 Rostlinné fotoreceptory s vyznačením vlnových délek, ve kterých přednostně přijímají světelné signály. UVR8 – fotoreceptor pro UV-B záření, PHOT – fototropiny, CRY – kryptochromy a ZTL/FKF1/LKP2 – ZTL/FKF1/LKP2 proteiny pro modré světlo a UV-B a PHY – fytochromy přednostně v červené oblasti. Upraveno podle Huché-Théliér et al., (2016).

## Fotoreceptory červeného a infračerveného záření: fytochromy

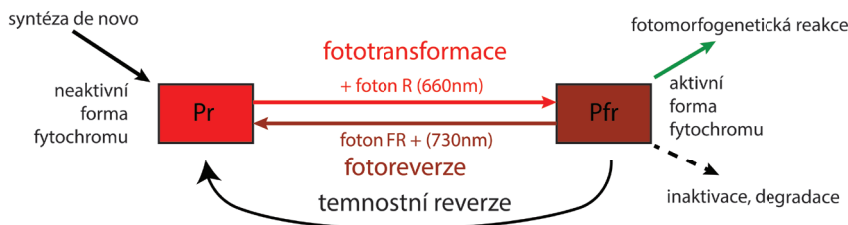
Fytochromy jsou nejstarší objevené fotoreceptory. Jsou to jediné fotoreceptory, které slouží k detekci červeného a infračerveného záření. Fytochromy jsou proteiny, kde proteinová část zvaná apoprotein váže jeden chromofor. V rostlinné buňce existují fytochromy ve dvou vzájemně reverzibilních, relativně stabilních formách (**Obr. 4**):

**Forma Pr** je biologicky inaktivní forma, která absorbuje v oblasti záření R (max. 660 nm), lokalizovaná v cytoplasmě;

**Forma Pfr** je biologicky aktivní forma, která absorbuje v oblasti záření FR (max. 730 nm), lokalizovaná především v jádře.

**Molekulární mechanismus funkce fytochromu** je následující: Absorpce světelného záření fytochromem Pr vede ke změně konformace molekuly na fytochrom Pfr. To je proces zvaný **fototransformace**, který zahajuje signální kaskádu biochemických reakcí směřující k odpovědi. Forma Pfr je považována za fotomorfogeneticky aktivní a absorpcí fotonu FR se mění ve formu Pr, která je opět schopna absorbovat foton R. Na světle probíhá neustálá přeměna jedné formy fytochromu v druhou a zároveň dochází k odbourávání Pfr a syntéze fytochromu *de novo* do formy Pr. Změna konformace z Pfr na Pr je vratná a nazývá se **fotoreverz**. U některých rostlin se Pfr mění na Pr i ve tmě, pak se tato reakce nazývá **temnostní reverz**. Po čase se mezi těmito procesy ustanoví dynamická rovnováha, v níž poměr Pfr a Pr odráží poměr R a FR v dopadajícím záření.

V rostlinách není pouze jeden druh fytochromu, ale celá skupina. Jednotlivé fytochromy se od sebe odlišují složením proteinové části, která je kódována různými geny. Například u modelové rostliny huseničku rolního (*Arabidopsis thaliana*), u kterého jako prvního rostlinného druhu byl v r. 2000 přečten celý genom, existuje skupina pěti



Obr. 4 Vzájemné přeměny forem fytochromů Pr na Pfr působením světla či tmy. Upraveno podle Pavlové, (2007).

různých genů PHYA, PHYB, PHYC, PHD a PHYE pro fytochromové proteiny **PHYA – PHYE** (Wang, 2005). U krytosemenných rostlin se pouze fytochromy A a B vyskytují u všech taxonomických skupin a jsou nejvíce prostudovány a považovány za evolučně původní (Mathews, 2010).

**Fytochrom A** je nejdůležitější fotoreceptor, který je zodpovědný za vnímání FR záření a jako jediný dokáže zprostředkovat informaci o tomto záření (Weller et al., 2004). Žádný jiný fytochrom ho není schopen nahradit. **Fytochrom B** působí ve velkém množství reakcí jako antagonist fytochromu A. Jako jediný zprostředkovává informaci o R (červeném záření) a není v této funkci plně zastupitelný. Více je v přehledech (Pavlová & Daněk, 2002b; Pavlová, 2007; Wang, 2005; Montgomery, 2016) a učebnicích (Pavlová, 2007, Taiz & Zeiger, 2006).

**Fytochromy přinášejí zásadní informaci o zastínění v porostu**, neboť při průchodu záření porostem dochází ke **snížení poměru krátkovlnného a dlouhovlnného červeného záření R/FR**. V reakci na zastínění spolupracují fytochromy s dalšími fotoreceptory – kryptochromy, ale i fototropiny a UVR8 (Obr. 2). Fytochromy regulují či spoluregulují celou řadu dalších vývojových procesů v závislosti na délce a intenzitě působení světelného signálu od klíčení, deetiolizace, přes růstové a vývojové procesy spoje-

né s vyhnutím se stínu, nástupem kvetení, po účast v regulaci cirkadiánních rytmů. Například krátkodobé působení velmi slabého signálu Pr/Pfr ovlivňuje klíčení plevelů. Více v přehledu Demotes-Mainard et al., 2016.

### Fotoreceptory modrého světla a UV-A

V rostlinném těle se vyskytuje několik druhů receptorů modrého záření a záření UV-A. Jsou to **kryptochromy**, **fototropiny** a **ZTL/FKF1/LKP2 proteiny**.

#### Kryptochromy

Kryptochromy, tvořené apoproteinem a dvěma chromofory, patří do rodiny flavoproteinů. Jsou důležité především během deetiolace, tj. při inhibici dlouhivého růstu hypokotylu a jeho napřimování z původní stočené polohy, při otevírání děloh a jejich růstu do plochy a při vývoji řapíku. Mohou též ovlivňovat indukci syntézy antokyanů, rozsah fototropických reakcí a signalizaci během cirkadiánních rytmů. Iniciují dílčí reakce v modrém světle samy, ale především fungují v součinnosti s dalšími fotoreceptory, včetně fytochromů.

U modelového organismu *A. thaliana* byly nalezeny dva hlavní kryptochromy, CRY1 a CRY2. V rostlinách se vyskytují po celý život jedince. CRY1 je proti CRY2 na modrém světle stabilnější, což mu dává celkově větší význam při zprostředko-

vání účinku modrého světla. Mechanismus účinku po přijetí světelného signálu zahrnuje fosforylaci receptorové molekuly s následnou aktivací specifické degradace transkripčních faktorů. Více v přehledech Pavlová & Daněk, (2002a); Pavlová, 2007; Wang, 2005 a Yang et al., (2017).

### Fototropiny

Fototropiny patří také do rodiny flavoproteinů, ale s kryptochromy nejsou příbuzné. Hrají klíčovou úlohu ve vnímání světelného gradientu uvnitř pletiv (viz přehled Casal, 2013). Absorbují modré záření a zprostředkovávají informaci o pozici zdroje záření. Rostlina tuto informaci interpretuje jako směrovanou pohybovou anebo růstovou reakci, tzv. tropizmus. Fototropiny se účastní při fototropizmu otevírání květů, pohybu chloroplastů v buňce, změně turgoru svéracích buněk průduchu, inhibice stonkového růstu a pohybu listů.

U *A. thaliana* byly objeveny dva druhy fototropinu, fototropin 1 a 2 (PHOT1 a PHOT2). Tyto dva druhy fototropinů se účastní hlavně fototropizmu, ale regulují i další fyziologické odezvy vyvolané modrým zářením. Více v přehledech (Pavlová & Daněk, 2002a; Pavlová, 2007; Wang, 2005; Yang et al., 2017).

### ZTL/FKF1/LKP2 proteiny

ZTL/FKF1/LKP2<sup>6</sup> proteiny byly objeveny nedávno. Jsou to receptory absorbující modré světlo, které kontrolují degradaci proteinů procesem nazývaným ubikvitinace 2 (Ito et al., 2012). Bylo zjištěno, že tyto proteiny jsou zahrnuty do regulace cirkadiálních rytmů i fotoperiodismu kvetení, a tedy mohou ovlivňovat významné vlastnosti rostlin (více např. přehled Zoltowski & Imaizumi, 2014; Mawphlang & Kharshiing, 2017).

### Fotoreceptory pro UV-B záření:

#### Fotoreceptor UVR8

Fotoreceptor UV-B záření, protein UVR8, byl objeven v roce 2011 (Rizzini et al., 2011). Způsob vnímání světla tímto receptorem a na něm založená signalizace byla objevena velmi nedávno (viz přehled Heijde & Ulm, 2012). Název UVR8 je odvozen z anglického „UV RESISTANT LOCUS“.

K fotomorfoenním projevům zprostředkovaným fotoreceptorem UVR8 patří inhibice prodlužování stonku, inhibice růstu buněk vedoucí k menší listové ploše, ovlivnění účinnosti fotosyntézy a syntézy antokyanů<sup>7</sup> a další vlastnosti, které mohou být využity při optimalizaci rostlinné výroby (přehled v Escobar-Bravo et al., 2017; Mawphlang & Kharshiing, 2017).

### Jak složení světla v porostu mění a ovlivňuje rostliny

V přírodě se složení světla během dne mění. Za svítání a za soumraku je zvýšený podíl rozptýleného záření a modrá složka B záření je relativně vysoká. Je-li Slunce výše než 10° nad obzorem, stoupá podíl přímého záření a převládá složka červená. Nad porostem je poměr R/FR asi 1,15. V porostu se však mění nejen celkové množství světla, ale i jeho kvalita. Záření B a R jsou absorbována fotosyntetickými pigmenty (chlorofyly a karotenoidy), FR je propouštěno nebo odráženo a poměr R/FR klesá, např. na 0,5 i méně.

Díky poměru R/FR rostliny vnímají zastínění sousedními rostlinami v porostu. Nízký poměr R/FR spouští kaskádu různých morfoenních procesů, které pomáhají rostlině vyhnout se stínu a překonat konkurenci okolních rostlin. Pod vlivem nízkého

6 Zkratka ZTL/FKF1/LKP2 je odvozena z ZEITLUPE/FLAVIN-BINDING KELCH REPEAT F-BOX 1/LOV KELCH PROTEIN 2.

7 Antokyaniny patří k sekundárním metabolitům rostlin, jsou to ve vodě rozpustná barviva, často se vyskytují ve zralých ovocných plodech, některých druzích zeleniny (např. červené zelí) a květů a mívají antioxidační aktivitu.



poměru R/FR dochází ke zvýšení prodlužovacího růstu stonků, řapíků listů, naopak je potlačeno prorůstání postranních pupenů. To umožňuje zastíněné rostlině rychle vyrůst zpod zastínění okolními rostlinami do vrchního patra porostu (viz **Obr. 2**). Různé druhy rostlin také reagují na nízký poměr R/FR změnou růstu listů. Zatímco u dvouděložných je reakce různá, tak u trav a ječmene se růst listů zvyšuje, u kukuřice listy projevují negativní fototropizmus, kdy v reakci na nízký poměr R/FR rostou směrem od tohoto signálu. Rostliny také pod vlivem nízkého poměru R/FR urychlují nástup kvetení. Mimo to také poměr R/FR ovlivňuje různé kroky minerální výživy, např. nízký poměr R/FR snižuje asimilaci dusíku, zvyšuje alokaci prvků N, P a K do nadzemních orgánů. Navíc poměr R/FR ovlivňuje odolnost rostlin k různým faktorům prostředí, např. odolnost k suchu, citlivost rostlin vůči napadení patogeny či herbivory (více v přehledech Demotes-Mainard et al., 2016; Tang & Liesche, 2017). Změny v modrém záření či UV-A a UV-B také podobně mění růstové a vývojové odpovědi rostlin i odpovědi na stresové faktory prostředí (více v přehledu Huche-Thelier et al., 2016).

Je třeba ale zdůraznit, že odpovědi rostlin na poměr R/FR záření jsou velmi druhově specifické. Některým druhům rostlin se daří na světle s velkou intenzitou – rostliny sluncemilné (heliofytní nebo heliofilní), např. druhy pouští, stepí, velehor, zatímco jiné snášejí mírné zastínění, což jsou rostliny světlomilné (heliosciofytní nebo fotofilní). Pak existují rostliny, pro které je optimální velké zastínění a ty se nazývají rostliny stínomilné (sciofytní nebo sciofilní), což bývají např. druhy lesních podrostů či některé druhy pokojových květin.

## Možné využití fotomorfogenetických procesů v zemědělství

V umělých skleníkových či komorových kultivačních systémech v zahradnické či zemědělské výrobě je možné využívat umělého osvětlení. V současnosti díky technologickému pokroku umíme nejen zvyšovat intenzitu ozáření v těchto umělých pěstebních systémech a pěstovat tak rostliny i v zimě a třeba i v polárních oblastech v době polární noci, ale můžeme i přesně zvolit nejen délku ozáření, ale i kvalitu světla, tj. složení záření o přesných potřebných vlnových délkách. Tím pak můžeme změnit fotomorfogenetické odpovědi rostlin způsobem, který je pro nás výhodný. Můžeme takto měnit jak kvalitu rostlin (docílit dle požadavku zkrácený, či prodloužený stoněk, změny ve větvení, změny v nástupu a intenzitě kvetení), tak i změny v obsahu antioxidantů či změněnou odolnost vůči stresovým faktorům, atd.). Můžeme také měnit množství tvorby biomasy a výnosu hospodářských plodin.

Změna poměru R/FR je využívána v současnosti nejvíce v zahradnické a zelinářské výrobě. Například kompaktnější vzhled pokojových rostlin lze docílit snížením prodlužovacího růstu stonku a změnou postranního větvení, které lze navodit zvýšením poměru R/FR. Modré světlo může například snížit koncentraci nitrátu v listech salátu až o třetinu, UV-B záření může zvýšit obsahy antioxidantů v zelenině či zapříčinit kompaktnější vzhled hrnkových rostlin (více v přehledech Demotes-Mainard et al., 2016; Huché-Thelier et al., 2016, Tang & Liesche, 2017).

Přesné složení záření o určitých vlnových délkách umožnil především vývoj LED diod, které navíc oproti klasické žárovce mají nízkou spotřebu energie, velmi vysokou životnost a vysokou účinnost (Sedlecký, 2013). LED diody se již začínají úspěšně používat ve skleníkové výrobě zahradnic-

ké a zelinářské, a umožňují poskytnout rostlinám přesné složení záření o určitých vlnových délkách (více v přehledu Davis & Burns, 2016). Fotomorfo- geneze rostlin má tedy ohromný potenciál využití v moderních skleníkových kultivačních systémech. Nicméně je známo, že řada projevů a reakcí rostlin na změněné složení záření je druhově a genotypově specifická a navíc reaguje na určité okolní podmínky. Proto pro úspěšné použití manipulací se záře- ním v umělých pěstebních systémech je třeba vše ověřovat nejprve pokusy na konkrétních případech.

## Téma fotomorfo- geneze v učebnicích

Témata z fotomorfo- geneze rostlin jsou v českých učebnicích biologie pro gymnázia pojednána spíše okrajově. Pokud se vyskytují, spíše jsou jen vysvět- leny termíny fototropizmus, případně etiolizace, fotonastie<sup>8</sup> a rostlinná periodicitá (např. Kincl & Jakrlová, 2003, Rosypal et al., 2003, Jelínek & Zi- cháček, 2011).

Nejvíce detailní text zaměřený na fotomorfo- genezi je možné najít v učebnici botaniky Kubát et al., (1998). Tam, jako v jediné současné české učebnici, se vyskytuje jednoduchý popis základních rostlin- ných fotoreceptorů a je zde informace o změnách konformace fytochromu z formy Pr na Pfr. V žádné z učebnic se nevyskytují náměty na laboratorní cvi- čení, která by mohla být velmi zajímavá a poučná pro zahrádkářství.

## SHRNUTÍ A ZÁVĚR

Fotomorfo- geneze – regulace vývoje, růstu nebo pohybů částí rostlin či organel pomocí kvality, in- tenzity a směru dopadajícího záření během živo- tního cyklu rostlin je zahájena zachycením světel- ných signálů fotoreceptory. K tradičním známým fotoreceptorům (fytochromy pro převážně červené světlo, kryptochromy a fototropiny pro modré svět- lo a UV-A) přibily nedávno objevené ZTL/FKF1/ LKP2 proteiny též pro modré světlo a UVR8 recep- tor pro UV-B záření. Pomocí těchto fotoreceptorů řídí rostlina velkou řadu různých procesů: klíčení, deetiolizaci, vyhnout se stínu, fototropizmus, vývoj listu, kvetení, pohyb chloroplastů pro optimalizaci na ně dopadajícího záření, atd. (Obr. 2). Fotore- ceptory spolu mohou interagovat v signalizaci růz- ných pohybových, vývojových a růstových reakcí. Fotomorfo- genetické odezvy rostlin jsou výsledkem spolupůsobení vnějších a vnitřních signálů a jsou druhově specifické.

Díky fotoreceptorům rostliny vnímají své sou- sedy v porostu a fotomorfo- genními odpověďmi (např. zvýšením prodlužovacího růstu stonku) se mohou vyhnout stínu. V umělých skleníkových kultivačních systémech v zahradnické či zeměděl- ské výrobě je možné uzpůsobit umělé osvětlení pro zlepšení kvality a kvantity pěstovaných rostlin. V současnosti díky technologickému pokroku umí- me nejen pěstovat rostliny i v zimě a třeba i v po- lárních oblastech v době polární noci, ale můžeme i přesně zvolit kvalitu světla, a tím změnit foto- morfo- genetické odpovědi rostlin způsobem, který nám pomůže, aby rostliny byly odolnější, kvetly ve správnou dobu, spolehlivě klíčily, měly větší ná- růst biomasy a výnosu a navíc byly kvalitnější z hle- diska obsahových látek, jako je nižší obsah nitrátů nebo vyšší obsah antioxidantů.

<sup>8</sup> Fotonastie je růstový pohyb rostlin vyvolaný změnou intenzity světla. Typickou ukázkou fotonastie je například denní rytmus otevírání či zavírání květů.

## Poděkování

Tato práce byla sepsána s podporou projektu NPUI LO1417 Ministerstva školství, mládeže a sportu České republiky. Děkujeme kolegům: Dr. Haně Konrádové a Dr. Janu Petráškoví za cenné připomínky k textu, Miroslavu Bartákovi za grafickou pomoc s tvorbou obrázků, Evě Neuwirthové za kontrolu seznamu literatury. Dále děkujeme recenzentům za cenné připomínky.

## Literatura

- Briggs, W. R., & Olney, M. A. (2001). Photoreceptors in Plant Photomorphogenesis to Date. Five Phytochromes, Two Cryptochromes, One Phototropin, and One Superchrome. *Plant Physiology*, 125(1), 85–88. <https://doi.org/10.1104/pp.125.1.85>
- Casal, J. J. (2013). Photoreceptor Signaling Networks in Plant Responses to Shade. *Annual Review of Plant Biology*, 64(1), 403–427.
- Davis, P. A., & Burns, C. (2016). *Photobiology in protected horticulture*. *Food and Energy Security*, 5(4), 223–238. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120221>
- Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Le Gourrierec, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huché-Théliér, L., Boumaza, R., Vian, A., Guérin, V., Leduc, N., & Sakr, S. (2016). Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 4–21. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.010>
- Escobar-Bravo, R., Klinkhamer, P. G. L., & Leiss, K. A. (2017). Interactive Effects of UV-B Light with Abiotic Factors on Plant Growth and Chemistry, and Their Consequences for Defense against Arthropod Herbivores. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00278>
- Glosová, B. M. (2010). Vliv světelných podmínek a teplotního stresu na aktivaci antioxidantních mechanismů u *Solanum lycopersicum* (diplomová práce). Nепublikováno. Univerzita Palackého v Olomouci. pp117 Získáno z <http://theses.cz/id/7ymjnn/82264-162869564.pdf>
- Heijde, M., & Ulm, R. (2012). UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants. *Trends in Plant Science*, 17(4), 230–237. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.01.007>
- Huché-Théliér, L., Crespel, L., Gourrierec, J. L., Morel, P., Sakr, S., & Leduc, N. (2016). Light signaling and plant responses to blue and UV radiations—Perspectives for applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 22–38. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.06.009>
- Ito, S., Song, Y. H., & Imaizumi, T. (2012). LOV Domain-Containing F-Box Proteins: Light-Dependent Protein Degradation Modules in Arabidopsis. *Molecular Plant*, 5(3), 47–56. <https://doi.org/10.1093/mp/sss013>
- Jelínek, J., & Zicháček, V., 2014. *Biologie pro gymnázia*. Olomouc: Nakladatelství Olomouc.
- Kincl, L., Kincl, M., & Jakrllová, J., (2003). *Biologie rostlin pro 1. ročník gymnázií*. Praha: Fortuna.
- Krekule, J., & Macháčková, I. (1996). Biologické hodiny u rostlin. *Vesmír*, 1996/1 (75), 27–31. Získáno z <http://casopis.vesmír.cz/clanek/biologicke-hodiny-u-rostlin>
- Krekule, J., & Macháčková, I. (2000). Fotomorfogeneze, přizpůsobení rostlin světelným podmínkám. *Živa*, 4/2000.(s. 159). Získáno z <http://ziva.avcr.cz/2000-4/fotomorfogeneze-prizpusobeni-rostlin-svetelnym-podminkam.html>
- Kubát, K., Kalina, T., Kováč, J., Kubátová, D., Prach, K., & Urban, Z., (1998). *Botanika*. Praha: Scientia.
- Mathews, S. (2010). Evolutionary studies illuminate the structural-functional model of plant phytochromes. *The Plant Cell*, 22(1), 4–16. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.072280>

- Mawphlang, O. I. L., & Kharshiing, E. V. (2017). Photoreceptor Mediated Plant Growth Responses: Implications for Photoreceptor Engineering toward Improved Performance in Crops. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01181>
- Montgomery, B. L. (2016). Spatiotemporal Phytochrome Signaling during Photomorphogenesis: From Physiology to Molecular Mechanisms and Back. *Frontiers in Plant Science* 7 <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00480>
- Pavlová L., & Daněk L. (2002a). Fotomorfofenese I. Kryptochromy a fototropin. *Biologické listy* 67: 195-205, 2002.
- Pavlová L., & Daněk L. (2002b). Fotomorfofenese II. Fytochromy. - *Biologické listy* 67: 207-224. 2002.
- Pavlová L., (2006) *Fyziologie rostlin, Kap. 7. Vnější fyzikální a biotické faktory*. Praha: Karolinum. <http://kfrserver.natur.cuni.cz/studium/prednasky/pavlova/fyzrost/>
- Procházka S., Macháčková I., Krekule J., Šebánek J. a kol. (1998). *Fyziologie rostlin* (1.vyd.). Praha: Academia
- Rizzini L., Favory J. J., Cloix C., Faggionato D., O'Hara A., Kaiserli E., Baumeister R., Schäfer E., Nagy F., Jenkins G. I., & Ulm, R. (2011). Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 protein. - *Science* 332: 103-106. <https://doi.org/10.1126/science.1200660>
- Rosypal, S. a kol. (2003). *Nový přehled biologie*. Praha: Scientia.
- Sedlecký L. (2013). Fotomorfofenese: vliv světla na procesy vývoje rostlin ve výuce biologie na školách (diplomová práce). Nepublikováno. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Praha.
- Sullivan, J. A., & Deng, X. W. (2003). From seed to seed: the role of photoreceptors in Arabidopsis development. *Developmental Biology*, 260(2), 289–297. [https://doi.org/10.1016/S0012-1606\(03\)00212-4](https://doi.org/10.1016/S0012-1606(03)00212-4)
- Taiz L., & Zeiger, E. (2006). *Plant Physiology*. Sunderland, USA: Sinauer Associates. Inc., 690. Částečně získáno z <http://6e.plantphys.net/>
- Tang, Y., & Liesche, J. (2017). The molecular mechanism of shade avoidance in crops – How data from Arabidopsis can help to identify targets for increasing yield and biomass production. *Journal of Integrative Agriculture*, 16(6), 1244–1255. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61434-X](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61434-X)
- ÚEB a ÚFE AVČR: Ústav experimentální botaniky Akademie věd České republiky a Ústav fotoniky a elektroniky Akademie věd České republiky. (2007). Není světlo jako světlo aneb Jak to vidí rostliny. Získáno z [http://www.ueb.cas.cz/cs/system/files/users/public/kolar\\_27/PDF\\_soubory/postery\\_rostliny\\_svetlo.pdf](http://www.ueb.cas.cz/cs/system/files/users/public/kolar_27/PDF_soubory/postery_rostliny_svetlo.pdf)
- Vanhaelewyn, L., Prinsen, E., Van Der Straeten, D., & Vandenbussche, F. (2016). Hormone-controlled UV-B responses in plants. *Journal of Experimental Botany*, 67(15), 4469–4482. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw261>
- Wang, H. (2005). Signaling Mechanisms of Higher Plant Photoreceptors: A Structure-Function Perspective. *Current Topics in Developmental Biology*, 68, 227–261. [https://doi.org/10.1016/S0070-2153\(05\)68008-8](https://doi.org/10.1016/S0070-2153(05)68008-8)
- Weller, J. L., Batge, S. L., Smith, J. J., Kerckhoffs, L. H. J., Sineshchekov, V. A., Murfet, I. C., & Reid, J. B. (2004). A Dominant Mutation in the Pea PHYA Gene Confers Enhanced Responses to Light and Impairs the Light-Dependent Degradation of Phytochrome A. *Plant Physiology*, 135(4), 2186–2195. <https://doi.org/10.1104/pp.103.036103>
- Yang, Z., Liu, B., Su, J., Liao, J., Lin, C., & Oka, Y. (2017). Cryptochromes Orchestrate Transcription Regulation of Diverse Blue Light Responses in Plants. *Photochemistry and Photobiology*, 93(1), 112–127. <https://doi.org/10.1111/php.12663>