

Jan PILARSKI
Krzysztof TOKARZ
Maciej KOCUREK

ADAPTACJA ROŚLIN DO SKŁADU SPEKTRALNEGO I INTENSYWNOŚCI PROMIENIOWANIA

STRESZCZENIE *Promieniowanie słoneczne docierające do powierzchni roślin podlega procesom refleksji, absorpcji i transmisji prowadzącym do zmian jego składu spektralnego. Skład spektralny i natężenie promieniowania docierającego do rośliny wywiera fundamentalny wpływ na jej wzrost i rozwój. Decyduje ono nie tylko o możliwości przebiegu i wydajności procesów fotochemicznych, składających się na fotosyntezę, ale również dostarcza informacji o otaczającym środowisku, a także o porze roku, pozwalając na jak najlepszą adaptację rośliny do aktualnych warunków otoczenia w procesie fotomorfogenezy. Receptorami fotomorfogenetycznymi są kryptochromy, fototropiny i fitochromy.*

Słowa kluczowe: *UV, PAR, NIR, kryptochrom, fototropina, fitochrom, chlorofil, karotenoidy, fotosynteza*

prof. dr hab. Jan PILARSKI^{1, 2)}
e-mail: j.pilarski@ifr-pan.krakow.pl
dr inż. Krzysztof TOKARZ^{1, 3)}
e-mail: k.tokarz@ifr-pan.krakow.pl
dr inż. Maciej KOCUREK^{1, 2)}
e-mail: m.kocurek@ifr-pan.krakow.pl

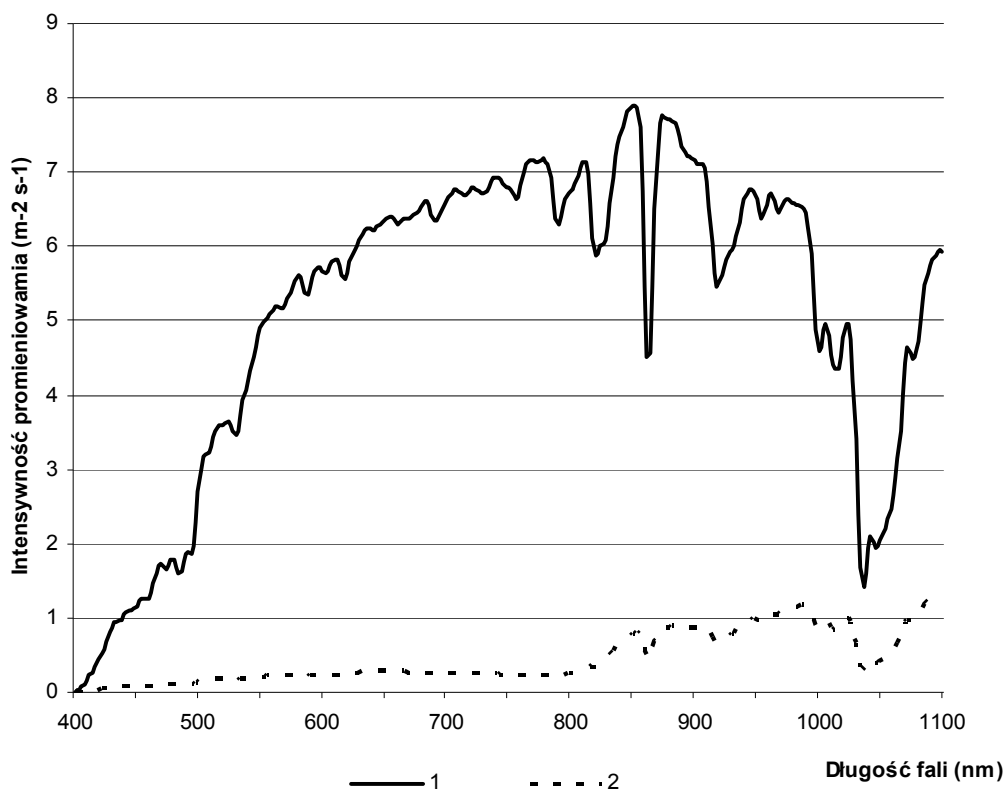
¹⁾ Instytut Fizjologii Roślin PAN w Krakowie

²⁾ Uniwersytet Jana Kochanowskiego w Kielcach

³⁾ Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja w Krakowie

Widmo słoneczne docierające do powierzchni atmosfery ziemi obejmuje bardzo szerokie spektrum promieniowania; od kilkuset do kilku tysięcy nm. Podczas przechodzenia przez atmosferę, promieniowanie słoneczne ulega absorpcji i rozpraszaniu w wyniku oddziaływania z atomami, cząsteczkami, aerozolami i pyłami naturalnymi lub antropogenicznymi tam zawartymi. Szczególną rolę spełnia tu tlen, zarówno cząsteczkowy, jak i w postaci atomowej lub ozonu, absorbujący promieniowanie ultrafioletowe, a także para wodna, woda i dwutlenek węgla, pochłaniające promieniowanie podczerwone. Skutkuje to znacznymi zmianami widma docierającego do powierzchni ziemi. Pozbawione jest ono praktycznie promieniowania UV-C i UV-B oraz zawiera nieznaczne ilości w zakresie UV-A. Również w zakresie podczerwieni ulega znacznemu ograniczeniu. Tak więc, do powierzchni roślin dociera niewielka ilość promieniowania w zakresie 315-400 nm (UV-A), ponadto promieniowanie fotosyntetycznie czynne (PAR) w zakresie 400-700 nm oraz bliska podczerwień (NIR) 700-1100 nm, które oprócz roli sygnałnej, odpowiada za ogrzewanie tkanek roślinnych. Część tego promieniowania jest wykorzystana przez rośliny bezpośrednio w procesach fotochemicznych, np. promieniowanie PAR, a część – zwłaszcza promieniowanie UV-A, z uwagi na zbyt dużą ilość niesionej energii, wymusza na roślinach zmiany adaptacyjne, mające na celu uniknięcie jego szkodliwego wpływ [19]. Zakres tego promieniowania obejmuje widmo absorpcyjne kwasów nukleinowych – zarówno DNA, jak i RNA, i może powodować dimeryzację tyminy [13, 16], uszkodzanie białek histonowych [7], produkcję reaktywnych form tlenu np. tlenu singletowego ($^1\text{O}_2$), czy rodnika ponadtlenkowego ($\text{O}^-\text{2}$) [2]. Wzrost ilości UV może również indukować stres fizjologiczny, prowadzący do obniżenia produktywności fotosyntetycznej [31, 34]. Stąd wynika szkodliwość promieniowania UV, jako promieniowania krótkofalowego o dużej energii.

Rolę ochraniającą przed szkodliwym działaniem UV spełniają flawonoidy, a wśród nich np: flawonole i antocyjany. Redukują one transmisję przez epidermę promieniowania UV, przy jednoczesnej przepuszczalności promieniowania PAR [32], ochraniając przed uszkodzeniami DNA i aparat fotosyntetyczny. Barwniki te zlokalizowane są od górnej strony liści w komórkach epidermalnych. Ich synteza jest stymulowana przez promieniowanie UV, a zawartość jest największa w epidermie roślin górskich. Oprócz barwników ekranujących, ochronną rolę spełniają różne wytwory epidermy, spośród których włoski mogą rozpraszać do 70% docierającego promieniowania UV. Do barwników ochraniających przed szkodliwym działaniem UV należą również karotenoidy, które mają właściwości antyutleniające, wygaszając aktywne formy tlenu [2, 23].



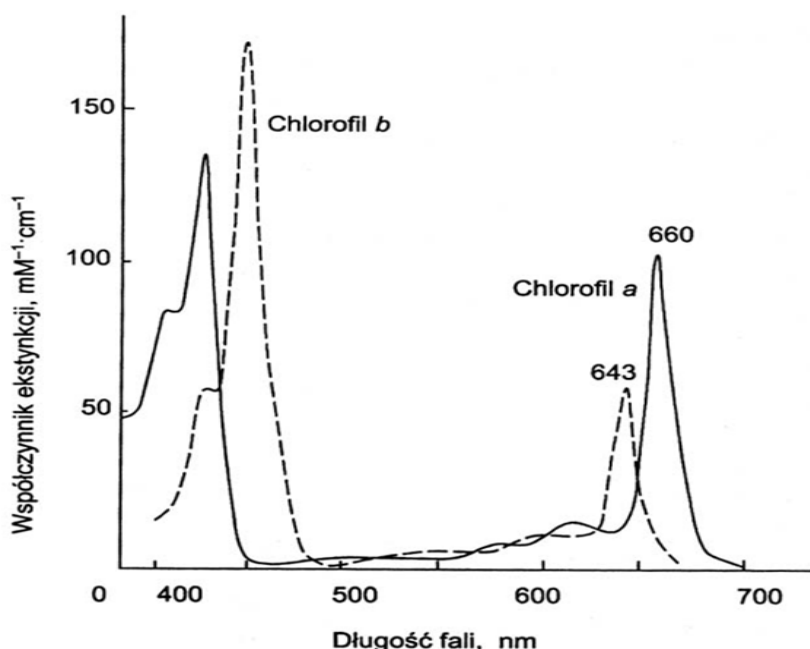
Rys. 1. Charakterystyka spektralna promieniowania słonecznego PAR w okolicach Krakowa, docierającego do ekosystemów (1) i pod koroną drzewa

Promieniowanie docierające do liści podlega procesom fizycznym, z których najważniejsze to: refleksja, absorpcja i transmisja.

Refleksja jest odbiciem od powierzchni – refleksja zewnętrzna, oraz odbiciem wewnętrznym promieniowania od struktur komórkowych w czasie przenikania przez tkanki [11, 25]. Refleksja zewnętrzna uzależniona jest od: kąta padania promieniowania, obecności włosków, grubości kutikuli oraz pokrycia woskiem. Odbicie zewnątrz jest to tzw. efekt lustra i jest związane z przejściem promieniowania przez granicę faz powietrze/kutikula. Skład spektralny promieniowania pochodzącego z odbicia zewnętrznego jest podobny do składu spektralnego promieniowania padającego. Refleksja zewnętrzna zależy w dużej mierze od kąta padania promieniowania i w zakresie od 0 do 40° jest względnie stała, natomiast silnie wzrasta ze zwiększaniem się kąta padania promieniowania powyżej 45°. Grubsza warstwa kutikuli, czy większa ilość wosków, zwiększają odbicie zewnętrzne, ale pokrycie włoskami zmniejsza je. Refleksja wewnętrzna jest związana z licznymi przejściami międzyfazowymi promieniowania wewnątrz liścia (przestwory międzykomórkowe/komórka), z przenikaniem przez komórki i z odbiciem od składowych jej organelli. Promieniowanie pochodzące od odbicia wewnętrznego jest zmienione spektralnie w porównaniu z promieniowaniem padającym. Refleksja wewnętrzna wynosi

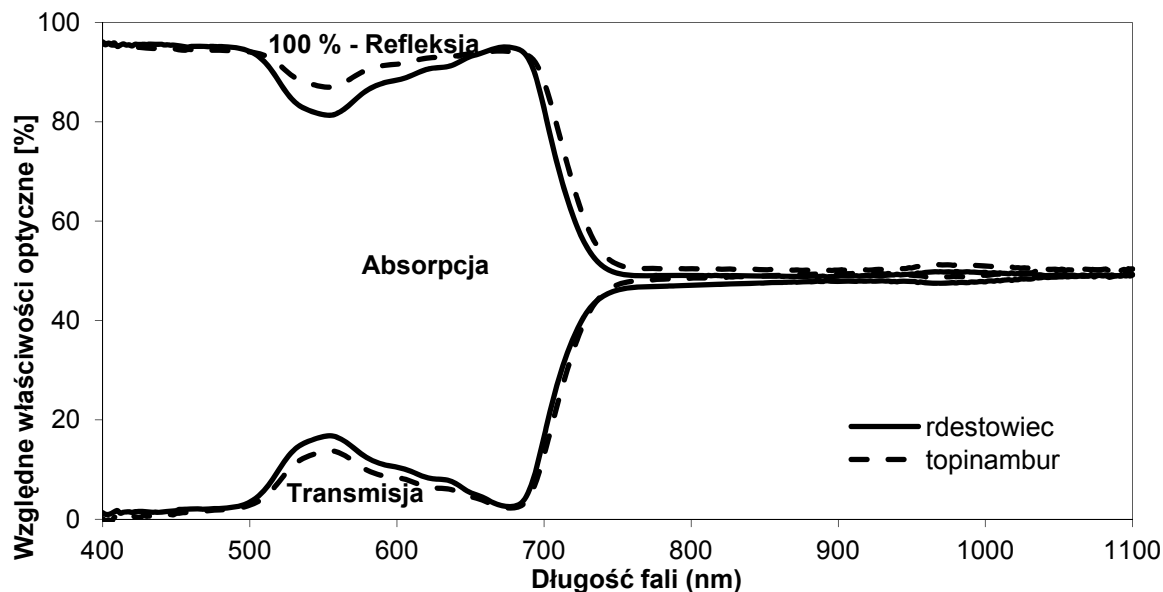
około 15-30% całkowitej refleksji. Refleksja całkowita w zakresie PAR wynosi około 10-15% padającego promieniowania i jest największa w zakresie 500-600 nm.

Promieniowanie słoneczne osłabione przez refleksje, wnikając do liści, ulega absorpcji. Uzależniona jest ona od grubości i zbitości tkanek oraz stopnia ich uwodnienia, a także zawartości barwników. Promieniowanie w zakresie PAR pochłaniane jest przez barwniki fotosyntetyczne, głównie przez chlorofil *a* i *b* oraz przez karotenoidy. Maksimum absorpcji dla chlorofilów mieści się w zakresie fioletowo-niebieskim 400-500 nm oraz pomarańczowo-czerwonym 600-700 nm z maksymami absorpcji przy 420 i 668 nm dla chlorofilu *a* oraz 440 i 648 nm dla chlorofilu *b*, a dla karotenoidów w zakresie 400-500 nm z maksymami absorpcji przy około 420 nm, 450 nm i 480 nm (rys. 2).



Rys. 2. Charakterystyka spektralna chlorofilu *a* i chlorofilu *b*

Promieniowanie w zakresie PAR jest dostatecznie bogate w energię do przeprowadzenia procesu fotosyntezy. Absorpcja liści wynosi około 70-90% padającego promieniowania. W promieniowaniu monochromatycznym krzywa absorpcji liścia jest przeciwieństwem krzywej refleksji. W zakresie 400-500 nm oraz 600-700 nm absorpcja liści jest bardzo duża i dochodzi do 95%, natomiast w zakresie 500-600 nm jest najmniejsza i wynosi około 70%. Głównym czynnikiem decydującym o absorpcji promieniowania przez liście jest zawartość w nich barwników. Liście roślin o barwie żółtej mają dużo słabiej zaznaczone pochłanianie w zakresie 400-500 nm i 600-700 nm w porównaniu z liśćmi zielonymi [25]. Również intensywność zielonego zabarwienia, wywołana zawartością chlorofilu, odpowiednio wpływa na wielkość ich absorpcji (rys. 3).

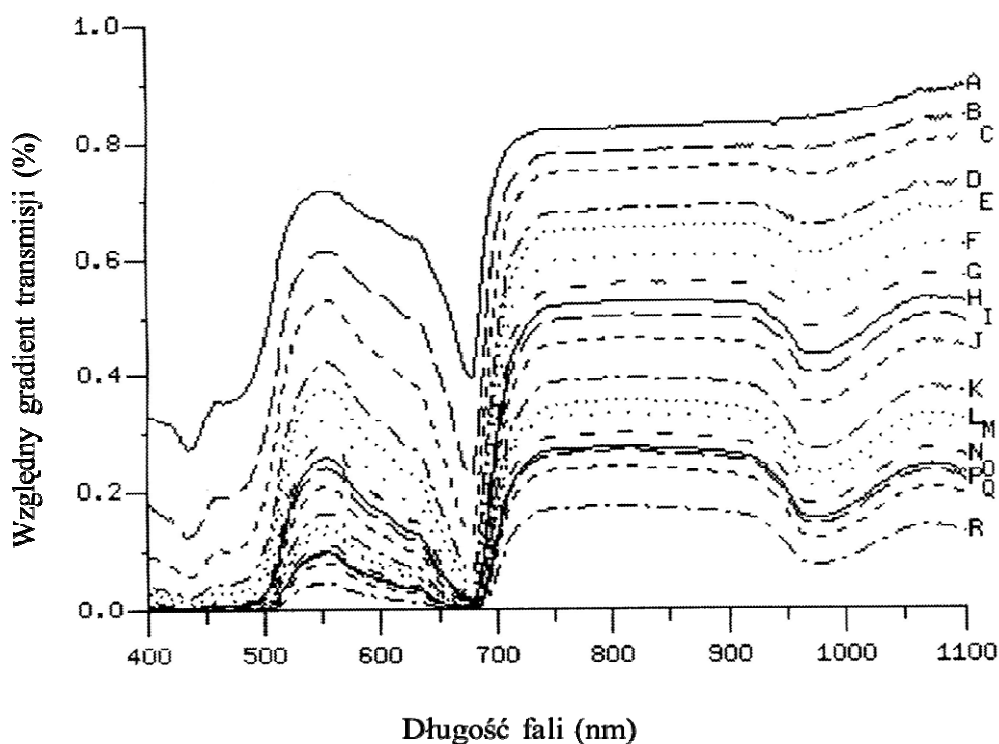


	Długość fali (nm)				
	400-700	400-500	500-600	600-700	700-1100
Rdestowiec					
Refleksja	9,0	4,7	14,2	8,0	49,7
Absorpcja	84,0	93,4	73,3	85,5	3,7
Transmisja	7,0	1,9	12,5	6,5	46,7
Topinambur					
Refleksja	7,4	5,3	10,1	6,9	48,0
Absorpcja	87	93,5	79,9	87,9	4,4
Transmisja	5,5	1,2	10,0	5,2	47,7

Rys. 3. Właściwości optyczne liści rdestowca i topinambura

Niezaabsorbowane w tkankach promieniowanie jest transmitowane na zewnątrz. Promieniowanie to jest zwykle spektralnie bardzo zmienione w porównaniu do promieniowania bezpośrednio docierającego do roślin: zawiera niewielkie ilości w zakresie fioletowo-niebieskim i czerwonym, a więcej w zakresie zielono-żółtym. Transmisja promieniowania w zakresie PAR wynosi około 10-20%.

W zakresie NIR zarówno transmisja, jak i refleksja promieniowania są bardzo duże w porównaniu z PAR i wynoszą ponad 45%, natomiast absorpcja jest bardzo mała, osiągając kilka procent. Za absorpcję promieniowania w tym zakresie odpowiada woda, dlatego grubsze liście, bardziej uwodnione, absorbują go więcej. Absorpcję promieniowania i zmiany jego składu w zakresie PAR i NIR w czasie transmisji przez tkanki roślinne ilustrują wyniki zestawione na rysunku 4.



Głębokość (mm)	400-700 nm	700-1100 nm	400-500 nm	500-600 nm	600-700 nm
A - 0,20	54,75	86,81	33,37	68,65	58,90
B - 0,35	40,26	82,12	17,83	56,13	43,51
C - 0,70	30,31	78,35	9,51	46,43	32,12
D - 1,15	21,32	70,74	4,36	35,28	22,12
E - 1,70	18,00	66,89	2,91	30,98	18,23
F - 2,40	14,49	60,76	1,74	25,84	14,34
G - 2,80	12,16	55,46	1,20	22,09	11,88
H - 3,30	10,77	51,55	0,92	19,89	10,36
I - 3,70	9,86	48,80	0,74	18,40	9,39
J - 4,25	8,26	44,23	0,45	15,72	7,74
K - 5,25	6,23	36,86	0,27	12,10	5,69
L - 5,90	5,16	32,68	0,22	10,14	4,62
M - 6,90	4,79	30,48	0,18	9,42	4,28
N - 7,30	3,98	26,96	0,11	7,93	3,50
O - 7,70	3,47	24,43	0,08	6,97	3,03
P - 8,05	3,32	23,56	0,11	6,68	2,86
Q - 8,70	2,73	20,81	0,10	5,53	2,30
R - 9,30	1,49	14,49	0,03	3,10	1,21

Rys. 4. Zmiany w ilości i jakości promieniowania w wyniku absorpcji przez ścianę owocu papryki

Zaabsorbowane promieniowanie PAR bierze udział w różnych procesach fizjologicznych w roślinie:

- 90% ulega rozproszeniu jako ciepło utajone – transpiracja liści, ciepło odczuwalne;
- 2% to emisja w postaci fluorescencji;
- 3-7% bierze udział w różnych procesach, takich jak: fotooddychanie, synteza barwników fotosyntetycznych, modyfikacja rozwartości aparatów szparkowych, transformacja strukturalna chloroplastów, fotomorfoogeneza, fototropizm, fotoindukcja rozwoju generatywnego roślin.

Pomimo bardzo dużej – prawie 90% absorpcji promieniowania w zakresie PAR przez liście, tylko niewielka jego część zostaje chemicznie związana: w roślinach rosnących w warunkach naturalnych – około 1,5-3%, a w roślinach uprawowych do 7%.

Promieniowanie w zakresie fotosyntetycznie czynnym (PAR) pełni dwie podstawowe role:

1. stanowi źródło energii w procesie fotosyntezy;
2. jest czynnikiem niezbędnym, warunkującym powstanie i budowę aparatu fotosyntetycznego, tj. jego ultrastrukturę oraz budowę anatomiczną liści.

Powstające w ciemności prekursorzy chloroplastów – etioplasty – przekształcają się w chloroplasty pod wpływem światła w zakresie PAR, a proces ten zwany jest deetiologią.

Promieniowania w zakresie czerwonym lub białym powoduje syntezę chlorofilu oraz zmiany w ultrastrukturze chloroplastów. Pod wpływem światła następuje synteza barwników fotosyntetycznych oraz enzymu katalizującego asymilację CO₂ – RuBisCo (karboksylaza bisfosforybulozy), a także utworzenie pozostałych enzymów i białek tworzących aparat fotosyntetyczny i ultrastrukturę chloroplastów.

Wykształtowanie się aparatu fotosyntetycznego uzależnione jest od intensywności i składu spektralnego docierającego promieniowania. W niskich intensywnościach światła słonecznego przeważa promieniowanie w zakresie czerwonym, co prowadzi do rozbudowywania w aparacie fotosyntetycznym systemu antenowego, absorbującego promieniowanie, przy jednoczesnym spadku ilości syntetyzowanego RuBisCo. Chloroplasty powstałe w takich warunkach charakteryzują się niewielką ilością gran, z przewagą tylakoidów stromy. W błonach tylakoidów gran zlokalizowane są głównie kompleksy *PS II* (fotosystem II), natomiast tylakoidy stromy obfitują w *PS I* (fotosystem I) oraz kompleksy cytochromu *b6f* i syntazy ATP. Duży rozmiar anten wynika z konieczności maksymalnej absorpcji i wykorzystania niewielkich ilości docierającego promieniowania. Ponadto, w warunkach niskich intensywności światła, maleje

wartość stosunku chlorofilu *a/b*, a także *PS II/PS I*. Chloroplasty powstałe w warunkach intensywnego promieniowania, charakteryzują się natomiast bardzo rozbudowanym systemem lamellarnym błon z bardzo licznymi granami oraz pojedynczymi tylakoidami stromy, co skutkuje wysoką wartością stosunku chlorofilu *a/b*, a także *PS II/PS I*.

Warunki świetlne wpływają również na zawartość karotenoidów. Karotenoidy w procesie fotosyntezy pełnią dwie funkcje w zależności od warunków świetlnych. W warunkach silnego światła ochraniają układ fotosyntetyczny przed fotodestrukcją, natomiast w warunkach cienistych absorbują promieniowanie w antenach fotosyntetycznych i przekazują energię na chlorofil, w ten sposób wspomagając energetycznie układ fotosyntetyczny.

Intensywność fotosyntezy zależy od intensywności promieniowania w zakresie PAR. Wzrostowi intensywności promieniowania towarzyszy zwiększanie intensywności fotosyntezy do wysycenia tego procesu. Wysycenie fotosyntezy następuje w intensywności promieniowania około $800 \mu\text{m m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a do około $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ obserwuje się jej liniową zależność od intensywności napromieniowania. To wskazuje, że do sprawnego przebiegu fotosyntezy nie potrzeba tak wysokich intensywności promieniowania słonecznego. W letnie dni w godzinach południowych intensywność docierającego promieniowania słonecznego może dochodzić do $2000 \mu\text{m m}^{-2} \text{s}^{-1}$ i w wielu sytuacjach może być nadmierna i przez to szkodliwa. Może ono działać destrukcyjnie na aparat fotosyntetyczny.

Natężenia promieniowania poniżej wysycenia świetlnego fotosyntezy wpływają ograniczająco na intensywność fotosyntezy, natomiast wysokie intensywności światła mogą działać destrukcyjnie na aparat fotosyntetyczny. Zjawisko to może być zależne od natężenia światła, a także od innych czynników zewnętrznych. Do inhibicji dochodzi często, kiedy reakcje fotochemiczne (zależne od światła) przebiegają sprawnie, a reakcje enzymatyczne fotosyntezy (niezależne od światła) a zależnie od temperatury są ograniczone.

Może mieć to miejsce przy słonecznej pogodzie i niskiej temperaturze np. u roślin zimozielonych w okresie zimy, wiosną w czasie przymrozków nocnych, podczas ograniczonego dostępu CO_2 , np. spowodowanym przymknięciem aparatów szparkowych. Zjawisko to obserwuje się również w momencie ekspozycji roślin lub liści zaadaptowanych do niskich intensywności światła na intensywne promieniowanie, np. w uprawach szklarniowych, w tunelach, komorach hodowlanych, a także w czasie suszy lub przy zasoleniu gleby. Główną przyczyną inhibicji fotosyntezy są uszkodzenia fotosystemu II i związane z tym zaburzenia w liniowym transporcie elektronów od fotosystemu II poprzez fotosystem I do utlenionego akceptora, w wyniku czego pozostają trwale zredukowane. Dochodzi w tedy do uszkodzenia białka w *PS II*. Powoduje to, że anteny energetyczne nie mogą przekazać zaabsorbowanej

energii do centrum reakcji, co może prowadzić do tripletowych stanów wzbudzenia chlorofilu, do wytwarzania reaktywnych form tlenu, np. tlenu singletowego, anionorodnika ponadtlenkowego, nadtlenu wodoru, czy też rodnika hydroksylowego. Mogą one powodować uszkodzenia fotosystemu II. Powstawanie reaktywnych form tlenu wpływa na ekspresję genów kodujących białka enzymów usuwających je, takich jak katalazy, peroksydazy, dyzmutazy ponadtlenkowe. Usuwanie reaktywnych form tlenu przeprowadzają również drobnocząsteczkowe antyutleniacze, takie jak: glutation, kwas askorbinowy (witamina C), α -tokoferol (witamina E), a także karotenoidy. Ochronna rola karotenoidów w układach fotosyntetycznych polega na tym, że mają one zdolność przejmowania energii stanów tripletowych chlorofilu i tlenu singletowego, a poprzez cykl ksantofilowy rozproszenia energii w postaci ciepła. Obecny w niewielkiej ilości w centrum reakcji *PS II* β -karoten także zabezpiecza centrum fotosystemu przed fotoinhibicją pod wpływem tlenu singletowego, przejmując energię stanu wzbudzenia z tlenu [18]. Podczas fotoinhibicji może dochodzić również do uszkodzenia kompleksu rozszczepiającego wodę, poprzez odłączanie jonów manganu.

Fotoinhibicję aparatu fotosyntetycznego może również wywoływać duży udział wysokoenergetycznego promieniowania w składzie promieniowania absorbowanego przez chlorofil, promieniowania ultrafioletowego. Powoduje ono degradację białek w centrum *PS II*, destrukcję plastochinonu, zahamowanie transportu elektronów w obrębie *PS II*, niszczenie błon tylakoidów, destrukcję barwników. Zmiany w ultrastrukturze chloroplastów w postaci nabrzmienia błon tylakoidów, zniszczenia ich struktury, uszkodzenie błon otoczki chloroplastów, nadmierne gromadzenie skrobi, prowadzą do śmierci komórki.

Także zanieczyszczenia atmosfery, jak ozon, dwutlenek siarki, tlenki azotu, mogą powodować powstawanie reaktywnych form tlenu i uszkodzenia chloroplastów.

Ilość i jakość promieniowania docierającego do powierzchni roślin prowadzi do powstania aparatu fotosyntetycznego najlepiej przystosowanego do danych warunków środowiska – w przypadku stanowisk zacienionych – do maksymalnego wykorzystania niewielkich intensywności promieniowania, głównie w zakresie długofalowym lub w przypadku stanowisk eksponowanych na bezpośrednie działanie słońca, zdolnych do korzystania z intensywnego promieniowania w zakresie widm niebieskiego i bliskiej czerwieni. Zdolność adaptacyjna aparatu fotosyntetycznego do zmieniających się warunków zewnętrznych jest jednak ograniczona i często dochodzi do degradacji aparatu fotosyntetycznego, niejednokrotnie inicjowanego przez samą roślinę, w przypadku wystąpienia warunków przekraczających możliwości adaptacyjne. Wydaje się więc, że bilans energetyczny degradacji, remobilizacji i ponownego wytworzenia aparatu fotosyntetycznego, dostosowanego do nowych warunków,

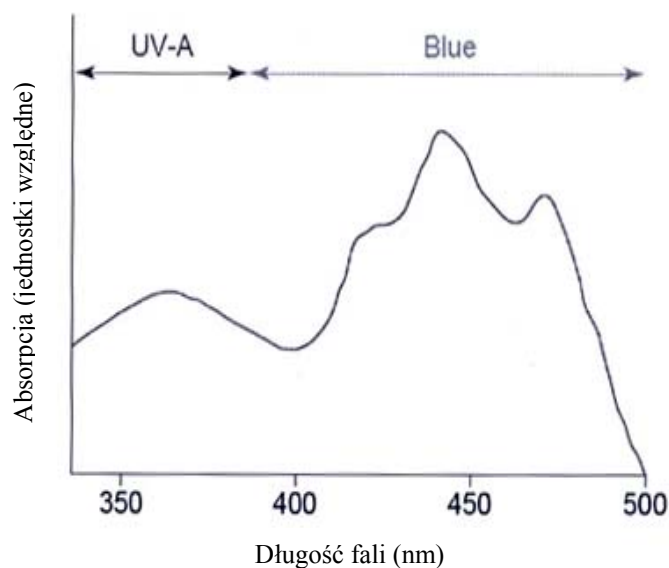
jest korzystniejszy dla rośliny, niż korzystanie z już istniejącego, ale powstałego w innych warunkach aparatu fotosyntetycznego.

Promieniowanie, oprócz funkcji czysto fotochemicznych, pełni funkcje fotomorfogenetyczne. Fotomorfogeneza jest to całokształt procesów wzrostu i rozwoju roślin indukowanych światłem, a niezależnych od fotosyntezy [17, 18]. Spośród widma promieniowania docierającego do powierzchni rośliny najlepiej poznany jest fotomorfogenetyczny wpływ promieniowania niebieskiego i czerwonego, a także promieniowania w zakresie zielonym.

W zakresie promieniowania UV-A i niebieskiego fotoreceptorami są kryptochromy i fototropiny [18, 8].

Kryptochromy wykazują maksimum absorpcji w zakresie 390-480 nm, z nieostrym pikiem przy 450 nm [1, 5]. Stymulują one reakcje roślin, np. ekspansję liści, otwieranie się liścieni, promują rozwój aparatów szparkowych i pośredniczą w ich zamykaniu [15, 22], przyspieszają kwitnienie, hamują wydłużanie hypokotyła (części podliścieniowej siewki) [6, 21]. Redukcja promieniowania fotosyntetycznie czynnego w zakresie niebieskim stymuluje wydłużanie hypokotyła przez wzrost aktywności auksyn, ułatwiając roślinie wyjście z zacienienia [24].

Fototropiny odpowiedzialne są za fototropizm roślin (ruch roślin wywołany światłem) [1], stymulują wygięcie łodyg roślin w kierunku światła [3], ustawienie liści na roślinie ruchy chloroplastów i ich pozycję w celu osiągnięcia optymalnej absorpcji promieniowania w zakresie PAR i optymalnej fotosyntezy, a także regulują wzrost roślin [14], otwieranie aparatów szparkowych [20], ekspansję liści [30]. Promieniowanie niebieskie powoduje reakcję fototropin w postaci gwałtownej inhibicji wzrostu hypokotyła [9]. Silne światło niebieskie osłabia fototropizm, natomiast słabo stymuluje wzrost reakcji fototropicznej [33] (rys. 4).



Rys. 4. Charakterystyka spektralna fototropiny

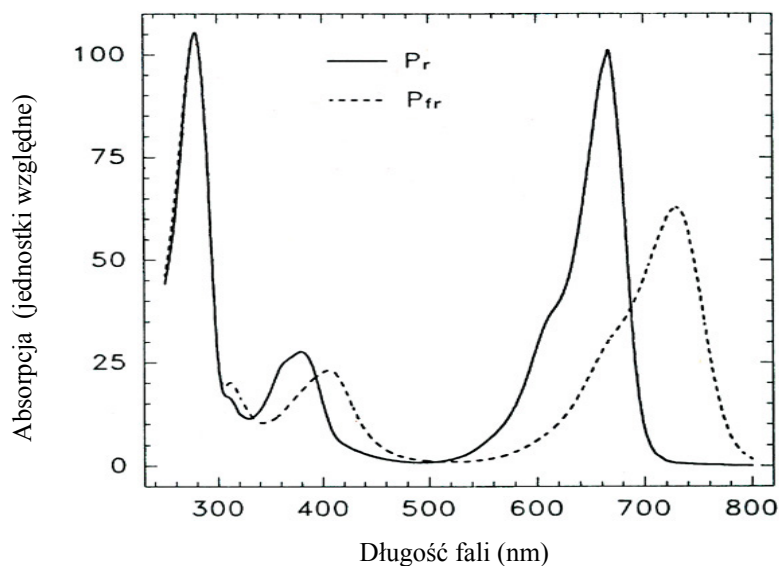
W zakresie światła czerwonego fotoreceptorami są fitochromy, absorbujące promieniowanie w zakresie 600-750 nm. Są one odpowiedzialne za reakcje roślin na zmianę czasu trwania okresów ciemności i światła w rytmie okołodobowym i zakwitanie roślin dnia długiego oraz krótkiego przy odpowiednio długim okresie światła i ciemności, za reakcje morfologiczne [8].

Cząsteczka fitochromu występująca w dwóch formach, oznaczonych jako *Pr* i *Pfr*, zmieniających się odwracalnie w zależności od rodzaju traktowania jej promieniowaniem z zakresu czerwieni (*C*) lub dalekiej czerwieni (*DC*). Forma *Pr* absorbuje czerwień (600-700 nm) z maksimum 655-665 nm, a *Pfr* daleką czerwień (700-750 nm) z maksimum 725-735 nm. W ten sposób stosunek *daleka czerwień/czerwień* (*DC/C*) określa stan fotostacjonarny fitochromu [26, 28]. Koncentracja *Pr* i *Pfr* zależna jest od składu spektralnego docierającego promieniowania [29].

Naturalne zacienienie w uprawach: w sadach, łąkach lasach, łanach zbóż, daje wysoki stosunek *DC/C* w porównaniu do naturalnego promieniowania słonecznego w otwartej przestrzeni [8], z powodu wysokiej absorpcji chlorofilu i innych fotosyntetycznych barwników w zakresie widma niebieskiego i czerwonego. Natomiast absorpcja promieniowania w zakresie ponad 700 nm jest relatywnie niska (rys. 1). Te naturalne zmiany promieniowania są przyczyną odpowiedniego stanu fotostacjonarnego fitochromu, od 0,9 w promieniowaniu słonecznym w otwartej przestrzeni do mniej niż 0,1 w gęstym łanie [12]. Charakterystyczną reakcją morfologiczną na promieniowanie o wysokim stosunku *DC/C* jest wydłużanie pędu, hypokotyla, międzywęźli [27], ogonków liściowych [24], liści i liścieni [27], redukcja stosunku suchej masy liścia do suchej masy łodygi [4]. Zmiany w ilości dalekiej czerwieni są skorelowane z gęstością i bliskością sąsiednich roślin. Spektrum promieniowania roślinności jest modyfikowane głównie przez absorpcje i odbicie, a to zależne jest od zawartości chlorofilu w organach roślin.

Również zmiana kąta padania promieniowania słonecznego wiąże się z różnicami w stosunku *DC/C*. Rano oraz wieczorem przeważa promieniowanie długofalowe, natomiast w ciągu dnia dominuje światło niebieskie i czerwone. Podobnie jak pora dnia, także pory roku odczytywane są przez rośliny dzięki stosunkowi *DC/C*. Na wiosnę dochodzi do wydłużania się dnia, a tym samym zmniejsza się ilość promieniowania *DC* na korzyść promieniowania krótkofalowego. Jesienią obserwuje się zjawisko odwrotne. Rośliny odbierają te sygnały i odpowiednio adaptują aparat fotosyntetyczny oraz swoją wegetację (rys. 5).

Promieniowanie w zakresie zielonym (505-550 nm) pełni przede wszystkim funkcje sygnałno-regulacyjne. Stymuluje syntezę chlorofilu i karotenoidów, aktywuje akumulację biomasy w nadziemnych częściach rośliny, a także jest odpowiedzialne za wzrost intensywności metabolizmu węglowego i azotowego [10].



Rys. 5. Charakterystyka spektralna fitochromu

Skład spektralny i natężenie promieniowania docierającego do rośliny mają więc fundamentalny wpływ na jej wzrost i rozwój. Decydują nie tylko o możliwości przebiegu i wydajności procesów fotochemicznych składających się na fotosyntezę, ale zawierają informację o otaczającym środowisku, a także o porze roku, pozwalają na jak najlepszą adaptację do aktualnych warunków środowiska.

LITERATURA

1. Ahmad M., Grancher N., Heil M., Black R.C., Giovanni B., Gallant P.: Lardemar DAction spectrum for cryptochrome-dependent hypocotyl growth inhibition in Arabidopsis, *Plant Physiol.* 129: 744-785, 2002.
2. Bartosz G.: *Druga twarz tlenu, Wolne rodniki w przyrodzie*, PWN, Warszawa, 2009.
3. Briggs W.R., Christie J.M.: Phototropins 1 and 2: Two versatile plant blue-light receptors, *Trends Plant Sci.* 7: 204-210, 2002.
4. Casal J.J., Sánchez R.A., Yanovsky M.J.: The function of phytochrome A, *Plant Cell Environ.* 20: 813-819, 1997.
5. Cashmore A.R. The cryptochrome family of photoreceptors, *Plant Cell Environ.* 20: 764-767, 1997.
6. Cashmore A.R., Jarillo J.A., Wu Y.J., Liu D.: Cryptochromes: blue light receptors for plants and animals, *Science* 284: 760-765, 1999.
7. Cockeel C.S., Churio M.S., Previtali C.M.: Ultraviolet radiation screening compounds, *Biol. Rev.* 74: 311-345, 1999.

8. Doroszewski A.: Skład spektralny promieniowania jako czynnik kształtujący pokrój i plon roślin zbożowych, IUNG, Puławy, 2011.
9. Folta K.M., Spadling E.P.: Unexpected roles for cryptochrome 2 and phototropin revealed by high-resolution analysis of blue light-mediated hypocotyl growth inhibition, *Plant J.* 26: 471-478, 2001.
10. Folta K.M., Maruhnich S.A.: Green light: a signal to slow down or stop, *J. Exp. Bot.*, Vol. 58: 3099-3111, 2007.
11. Hodánová D.: Leaf optical properties. W: Šesták (red). *Photosynthesis during leaf development*, Academia, Praha, 107-127, 1985.
12. Holmes M.G., Smith H.: The function of phytochrome in plants growing in the natural environment, *Nature* 254: 512-514, 1975.
13. Jagger J.: *Solar UV action on living cells*, New York, Praeger, 1985.
14. Kagawa T., Wada M.: Blue light-induced chloroplast relocation in *Arabidopsis thaliana* as analyzed by microbeam irradiation, *Plant Cell Physiol.* 41: 84-93, 2002.
15. Kang Ch.Y., Lian H.L., Wang F.F., Huang J.R., Yang H.Q.: Cryptochromes, phytochromes, and COP1 regulate light-controlled stomatal development in *Arabidopsis*, *Plant Cell* 21: 2624-2641, 2009.
16. Karentz D., Cleaver J.E., Mitchell D.L.: DNA damage in the Antarctic, *Nature* 350: 28, 1991.
17. Kopcewicz J, Lewak S.: *Fizjologia roślin*, PWN, Warszawa, 2002.
18. Kodis G., Herrero C., Palacios R., Mariño-Ochoa E., Gould S., Grondelle R., Gust D., Moore T.A., Moore A.L., Kennis J.T.M.: Light Harvesting and Photoprotective Functions of Carotenoids in Compact Artificial Photosynthetic Antenna Designs, *J. Phys. Chem.* 108: 414-425, 2004.
19. Kozłowska M.: *Fizjologia roślin*, Poznań, PWRiL, 2007.
20. Lechowski Z., Białczyk J.: Barwniki ekranujące słoneczne promieniowanie ultrafioletowe u roślin i grzybów, *Wiad. Bot.* 47: 41-54, 2003.
21. Li Ch., Shalitin D.: Cryptochrome structure and signal transduction, *Annu. Rev. Plant Biol.* 54: 469-96, 2003.
22. Lin C.: Photoreceptors and associated signaling II: Cryptochromes. W: *Encyclopedia of Plant and Crop Science*, R.M. Goodman Ed. New York: Marcel Dekker, Inc Marcel Dekker, 885-888, 2004.
23. Negash L., Björn L.O.: Stomatal closure by ultraviolet radiation, *Physiol. Plant.* 66: 360-364, 1986.
24. Lüttge U., Kluge M., Thiel G.: *Botanik*, WILEY-VCH Verlag GmbH&Co. KGaA, 2010.
25. Pierik R., Djakovic-Petrovic T., Keuskamp D.H., de Wit M., Voesenek L.A.C.J.: Auxin and ethylene regulate elongation responses to neighbor proximity signals independent of gibberellin and DELLA proteins in *Arabidopsis*, *Plant J.* 149: 1701-1712, 2009.
26. Pilarski J.: Optical properties of plants. W: Filek M, Biesaga-Kościelniak J, Marcińska I. (red)., *Analytical methods in plant stress biology*, Institute of Plant Physiology PAN, Kraków, 143-58, 2004.
27. Quail P.H., Boylan M.T., Parks B.M., Short T.W., Xu Y., Wagner D.: Phytochromes – photosensory perception and signal-transduction, *Science* 268: 675-680, 1995.
28. Robin C., Hay M.J.M., Newton P.C.D., Greer D.H.: Effects of light quality (red: far-red ratio) at the apical bud of the main stolon on morphogenesis of *Trifolium repens*, *L. Ann. Bot.* 74: 119-123, 1994.

29. Smith H.: Physiological and ecological function within the phytochrome family, *Ann. Rev. Plant Molec. Biol.* 46: 289-315, 1995.
30. Smith H., Holmes M.G.: The function of phytochrome in the natural environment III. Measurements and calculation of phytochrome photoequilibria, *Photochem. Photobiol.* 25: 547-550, 1977.
31. Takemiya A., Inoue S., Doi M, Kinoshita T., Shimazaki K.: Phototropins promote plant growth in response to blue light in low light environments, *Plant Cell.* 17: 1120-1127, 2005.
32. Tevini M.: UV-B radiation and ozone depletion. Effects on humans, animals, plant, micro-organisms and materials, Lewis Publishers, Boca Raton, Florida, 1993.
33. Tevini M., Brown J., Fieser G.: The protective function of the epidermal layer of rye seedlings against ultraviolet-B radiation, *Photochem. Photobiol.* 58: 395-400, 1991.
34. Whippo C.W., Hangarter R.P.: Second positive phototropism results from coordinated co-action of phototropins and cryptochromes, *Plant Physiol.* 132: 1499-1507, 2003.
35. Worrest R.C., Häder D.P.: Overview on the effects of increased solar UV on aquatic microorganisms, *Photochem. Photobiol.* 65: 257-259, 1997.

Rękopis dostarczono dnia 23.04.2012 r.

PLANT ADAPTATION TO LIGHT SPECTRA COMPOSITION AND INTENSITY

Jan PILARSKI, Krzysztof TOKARZ
Maciej KOCUREK

ABSTRACT *Solar radiation reaching the earth surface is partially reflected, partially absorbed and partially passes through, leading to changes its spectral composition. Light quality and quantity reaching the plant surface has a fundamental impact on plant's growth and development. It influences the efficiency of photosynthesis process, as well as it provides information about environmental conditions and seasons, leading to best adaptation to current conditions in photomorphogenesis process. The plant photomorphogenesis receptors are: cryptochrome, phototropin and phytochrome.*

Keywords: *UV, PAR, NIR, cryptochrome, phototropin, phytochrome, chlorophyll, carotenoids, photosynthesis*