

O WPLYWIE ŚWIATŁA NIEBIESKIEGO I NADFIOLETOWEGO NA ZJAWISKA MORFOGENICZNE I NIEKTÓRE METABOLICZNE U ROŚLIN

On the effects of blue and ultraviolet light on morphogenesis and some metabolic processes of plants

Stefan GUMIŃSKI

Summary. On the basis of review paper of Schäfer and Haupt [28] examples of independent influence of blue and red light on growth, chloroplast movements and metabolism of plants, as well as their interaction have been considered. Subsequently, the resulting statements were supported by detailed experimental studies [3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 20, 21, 22, 23, 24, 26, 27, 29]. The section referring to UV was based on the synthetic paper of Wellmann [32] and on subsequent thorough experiments [2, 12, 16, 17, 18, 30, 32, 33, 34]. The most interesting are results of investigations on the influence of UV on production of cell sap pigments protecting plants against the UV-caused damages. Alphabetically arranged list of papers makes easy finding of a particular paper provided with number in order of quotation.

Key words: blue light, red light, ultraviolet light (UV), plant morphogenesis, plant metabolic processes, UV-caused damages

Prof. dr Stefan Gumiński, Instytut Botaniki, Uniwersytet Wrocławski, ul. Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław

W tomie 16 B *Encyclopedia of Plant Physiology* znajdujemy obszerne artykuły Schäfera i Haupta [28] o fotomorfogenicznym działaniu światła niebieskiego oraz Wellmanna [32] o takimże wpływie nadfioletu.

Schäfer i Haupt [28] przedstawiają trzy możliwości równoczesnego działania poprzez fotoreceptor światła czerwonego (fitochrom) i niebieskiego (kryptochrom). Pierwsza możliwość to niezależne efekty recepcji światła czerwonego i niebieskiego, druga to przekazywanie pobudzenia kryptochromu na fitochrom i wywoływanie w ten sposób zmiany efektu fizjologicznego powodowanego pośrednio pobudzonym fitochromem, trzecia to przekazywanie pobudzenia fitochromu na kryptochrom lub na odwrót i wywoływanie zmiany efektu powodowanego bądź to przez sam fitochrom, bądź sam kryptochrom.

Wyniki prac wykonanych na chloronemie

paproci *Dryopteris filix-mas*, cytowanych przez Schäfera i Haupta [28] ujawniły, że światło niebieskie (maksimum efektywności około 450 nm) powoduje silne zmniejszenie stosunku długości do szerokości chloronemy; natomiast światło czerwone powoduje wzrost tego stosunku (maksimum efektywności około 700 nm). Wpływ światła niebieskiego okazał się silniejszy niż czerwonego, a równoczesne naświetlania czerwienią o tej samej intensywności co światło niebieskie nie niwelowało efektu światła niebieskiego. Nie znaleziono więc współdziałania pomiędzy barwami światła i efekty ich działania można interpretować jako niezależne.

U chloronemy paproci *Adiantum capill-veneris* znaleziono, że fitochrom rozmieszczony jest w komórkach powierzchniowo, natomiast kryptochrom mieści się w okolicy jądra. Światło niebieskie powoduje na-

brzmiewanie wierzchołka chloronemy i jej wzrost poprzeczny; natomiast tak światło niebieskie jak i czerwone hamują niezależnie od siebie wzrost wydłużeniowy chloronemy. Nie ma więc interakcji pomiędzy efektami pobudzenia kryptochromu i fitochromu, co odpowiada pierwszej możliwości przedstawionej przez Schäfera i Haupta [28], tak samo jak w poprzednim przypadku.

Doświadczenia wykonane na *Mougeotia* sp. co do ustawiania się chloroplastu w stosunku do źródła światła, dały według Schäfera i Haupta [28] wyniki wskazujące na to, że występuje tu interakcja pomiędzy działaniem światła niebieskiego i czerwonego według możliwości drugiej, z tym, że pobudzenie kryptochromu powoduje nie tyle bezpośrednie działanie na fitochrom, a raczej modyfikację przekazywania działania fitochromu na ustawianie się chloroplastów. Sprawa jest skomplikowana przez to, że reakcja chloroplastu na czerwień, wywoływana jest niskim natężeniem światła i może być odwrócona przez ciemną czerwień, a reakcja na światło niebieskie powodowana jest silnym światłem. Okazało się przy tym, że zastosowanie światła niebieskiego po indukcji słabym światłem czerwonym przeciwdziała wygaszaniu efektu czerwieni przez ciemną czerwień. Wobec tego trudno jest o jednoznaczną interpretację interakcji pomiędzy światłem czerwonym i niebieskim.

U roślin nasiennych stwierdza się na ogół większą wrażliwość na światło czerwone niż na niebieskie. Stąd wypływają przypuszczenia, że światło niebieskie pochłaniane przez kryptochrom może działać raczej pośrednio poprzez fitochrom.

Zahamowanie wzrostu hipokotyli salaty powodowane jest przez światło o maksimum absorpcji w zakresie 350-500 nm długości fal. Wskazuje to na kryptochrom, ale nie można wykluczyć udziału fitochromu w reakcji wzrostowej. Pomiary wpływu równej ilości kwantów światła czerwonego i niebieskiego wskazały na zasadnicze działanie kryptochromu, lecz mówi się również o su-

mowaniu się pobudzenia kryptochromu i fitochromu w wywoływaniu efektu hamowania wzrostu. Badania wykonane na *Lycopersicon esculentum*, *Lactuca sativa* i *Cucumis sativa* wskazują wyraźnie na takie sumowanie się efektów. Przy przerywanych impulsach świetlnych reakcje powodowane są przez sam fitochrom; natomiast reakcje na ciągle, silne naświetlanie wywoływane są za pośrednictwem kryptochromu.

Doświadczenia wykonane na hipokotylach *Sinapis alba* ujawniły skomplikowane współdziałanie fotoreceptorów światła niebieskiego (kryptochromu) i czerwonego (fitochromu). Na podstawie tych badań nie można jednak wywnioskować jednoznacznie czy pobudzenie fitochromu czerwienią jest reakcją pierwotną w stosunku do pobudzenia kryptochromu, czy też pobudzony niebieskim światłem kryptochrom stanowi podniętę dla fitochromu.

Jest rzeczą znaną, że wzrost rośliny wyższej ulega hamowaniu nie tylko pod wpływem światła niebieskiego lecz także i czerwonego, a to ostatnie zjawisko związane jest z recepcją światła przez fitochrom i jest to tak zwany efekt niskoenergetyczny, podczas gdy reakcja na światło niebieskie wymaga większego natężenia światła przejmowanego przez kryptochrom, co nazywamy efektem wysokoenergetycznym. Jednakże efekt wywoływany przez światło niebieskie można przynajmniej częściowo zmniejszyć lub nawet anulować działając poprzednio czerwienią. Ciemna czerwień stosowana w silnym natężeniu hamuje całkowicie wzrost hipokotyli *Fagopyrum esculentum*. W tych warunkach słabe światło niebieskie powoduje jednak skrzywienie fototropijne. Ta interakcja fitochromu i kryptochromu jest rzeczą trudno zrozumiałą zważywszy na to, że w gruncie rzeczy fototropizm jest zjawiskiem wzrostowym. Schäfer i Haupt [28] powiadają, że pobudzony kryptochrom działa wektorialnie powodując skrzywienie, podczas gdy fitochrom działa skalarnie, wpływając na wzrost wydłużeniowy. Mówią też

o wzmacnianiu wrażliwości na bodziec wektorialny przez bodziec skalarny; innymi słowy, stopień skrzywienia fototropijnego powodowany przez pobudzenie kryptochromu miałby być wzmacniany przez pobudzenie fitochromu.

W doświadczeniach wykonanych na *Sorghum vulgare* przekonano się, że dla syntezy antocyjanu potrzebne jest światło niebieskie lub fioletowe. Sama czerwień nie wystarcza, ale potrzebne jest wytwarzanie formy P₇₃₀ fitochromu. Wydaje się więc, że chodzi o współdziałanie pobudzania kryptochromu i fitochromu. Natomiast hamowanie wzrostu mezokotyłu powodowane jest raczej niezależnie przez kryptochrom, i fitochrom, i należy uważać ten efekt świetlny za skutek sumarycznego działania światła niebieskiego i czerwonego.

Wydaje się, że przypadek interakcji dwóch barw światła na tworzenie się antocyjanu, u *Sorghum vulgare* jest dosyć specyficzny, gdyż doświadczenia wykonane na innych gatunkach roślin nie ujawniły takiego współdziałania. Naświetlając pierwotnie osobno różnymi barwami światła, a następnie stosując impulsy światłem czerwonym lub ciemnoczerwonym przekonano się, że *Sorghum vulgare* wymagało koniecznie poprzedniego, dłuższego naświetlania światłem niebieskim pochłanianym przez kryptochrom, natomiast u *Sinapis alba* wystarczyło samo światło czerwone, czyli efekt wywoływany był wprost przez pobudzenie fitochromu. U *Secale cereale* i *Lycopersicum esculentum* pobudzony fitochrom mógł sam inicjować tworzenie się antocyjanu, lecz pobudzony kryptochrom silnie wzmacniał czułość reakcji na pobudzenie fitochromu. Widać z tego, że rola tych dwóch barwników przedstawia się u różnych gatunków roślin różnie.

Wyniki badań wskazują na zależność wytwarzania betalain u *Amaranthus* zarówno od pobudzenia kryptochromu jak i fitochromu i można tu mówić o interakcji światła niebieskiego i czerwonego.

Badania dotyczące akumulacji chloro-

filu w siewkach *Sorghum vulgare* wykazały, że akumulacja następuje tak pod wpływem czerwieni jak i światła niebieskiego. Efekt ten ulega silnemu ograniczeniu pod wpływem ciemnej czerwieni i to w obu wypadkach. Wskazuje to na rolę fitochromu także przy naświetlaniu światłem niebieskim, pochłanianym przez kryptochrom. Jednakże chlorofil pojawiał się także przy naświetlaniu ciemną czerwinią oraz w ciemności, chociaż synteza chlorofilu była w tych warunkach bardzo słaba. Wobec takich wyników inhibicja efektu światła niebieskiego przez ciemną czerwień nie upoważnia do rozstrzygnięcia kwestii czy światło niebieskie działa na akumulację chlorofilu jedynie pośrednio przez kryptochrom, którego pobudzenie przenoszone jest następnie na fitochrom, czy bezpośrednio.

Przedstawione w ten sposób wywody oparte na syntetycznym artykule Schäfera i Haupta [28] należy uzupełnić wynikami prac późniejszych [19, 31].

Nawiązując do interpretacji efektów światła niebieskiego i czerwonego w odniesieniu do ruchów chloroplastów, podanej przez Schäfera i Haupta [28], należy podać wyniki badań Gabrys [9, 10], z których wynika, że ustawianie się chloroplastów pod wpływem światła niebieskiego jest niezależne od reakcji na światło czerwone. Według Yatsushashi i in. [35] ruchami chloroplastów u protonemy *Adiantum* rządzą niezależnie dwa fotoreceptory, jeden światła niebieskiego, drugi - czerwonego.

W relacji Schäfera i Haupta [28] była mowa o trudno zrozumiałej interakcji kryptochromu i fitochromu we wzroście i fototropizmie hipokotyłu *Fagopyrum esculentum*. Badania wykonane przez Gallanda i in. [11] na *Phycomyces blakesleanus* wskazały ponownie na paradoks w różnicy działania światła o tej samej długości fali w zjawiskach wzrostu wydłużeniowego i fototropizmu. Działano tak światłem niebieskim, jak i czerwonym stosując różne natężenia; porównanie reakcji fototropowej i wzrostowej wykazało znaczne

różnice.

Według Kjellboma i in. [15] kompleks flawoproteinowy – cytochromowy określany jako kryptochrom, wykazujący maksymalną absorpcję światła o długości fali 420 nm, ulega redukcji pod wpływem światła niebieskiego i wytwarza się substancja o maksymalnej absorpcji fali o długości 450 nm. Mówi się o substancjach P₄₂₀ P₄₅₀ będących podjednostkami oksydaz powodujących, między innymi, zmiany w metabolizmie fitohormonów. Badania te wykonano na kwiatostanach kalfiora. Podobne wyniki otrzymali Borgeson i Bowman [6], wykonując badania na grzybach.

Według Assmanna i in. [3] światło niebieskie stymuluje otwieranie się szparek u *Vicia faba*. Ma to być połączone z aktywacją pompy elektrogenicznej w komórkach przyszparkowych. Następuje hiperpolaryzacja do 45 mV. Powoduje to influx (napływ) jonów K⁺ i, w następstwie, zwiększenie turgoru komórek aparatu szparkowego. Dalsze badania Assmanna [4] wykazały, że światło czerwone, samo nieczynne, wzmagą efekt niebieskiego. Zmniejszenie stężenia CO₂ wzmagą efektywność światła niebieskiego, a wzrost niedosytu pary wodnej w szparkach zmniejsza tę efektywność. Reakcje szparek na działanie światła nie zależą od fosforylacji fotosyntetycznej, gdyż efekt działania światła występuje także gdy komórki przyszparkowe nie zawierają chlorofilu.

W nawiązaniu do pracy Assmanna i in. cytowanej poprzednio, a wykonanej na *Vicia faba*, warto wspomnieć o badaniach Kataoka i Weisenseel [14] wskazujących na to, że u glonu *Vaucheria terrestris* światło niebieskie stymuluje influx (napływ) jonów, i że strumień influxu jest związany kinetycznie i miejscowo z reakcją wzrostową na światło oraz z wygięciem fototropowym tego glonu.

Według Shorta i in. [29] w błonach protoplazmatycznych występują dwa białka czule na naświetlanie. Pierwsze z nich wykazuje właściwości fitochromu i zanika (ulega transformacji) pod wpływem światła czerwonego

i jest raczej nieczule na światło niebieskie. Drugie, które łatwo ulega fosforylacji pod wpływem ATP, naświetlane promieniami niebieskimi traci znamiona białka ufosforylowanego. Można przypuszczać, że jest ono kryptochromem.

Przy pomocy dwuwymiarowej elektroforezy na żelu wydzielono dwa białka występujące u grzyba *Phycomyces sporangiofores* czule na światło niebieskie; były one kowalennie związane z flawiną. Białko oznaczone jako FP₁ miało ciężar drobinowy 71000 i punkt izoelektryczny przy pH 6,6, drugie, oznaczone jako FP₂ miało ciężar drobinowy 59000 i punkt izoelektryczny przy pH 6,5. Ich względne stężenia zmieniały się pod wpływem światła niebieskiego podczas wzrostu grzyba. Te dwa białka uważają Pollock i in. [22] za prawdopodobne składniki kompleksu receptora światła niebieskiego w zjawisku fototropizmu grzyba.

Światło niebieskie o niskim natężeniu, o ile działa stale, pobudza proces redukcji azotanów. Działanie to ma charakter podwójny: polega ono na stymulacji aktywności reduktazy azotanowej, ale też, chociaż w mniejszej mierze, wzmagą syntezę tej reduktazy. Doświadczenia wykonano na dyni *Cucurbita maxima*. Autorami pracy byli Rajsekhar i Campbell [23].

Humbeck i in. [13] zajmowali się porównawczo wpływem światła niebieskiego i czerwonego na akumulację chlorofilu i karotenoidów u zielenicy *Scenedesmus obliquus*. Okazało się, że komórki adaptowane do światła niebieskiego wykazywały wyższą zawartość chlorofilu, wyższy stosunek chlorofilu a do b, wyższy stosunek chlorofilu do karotenoidów oraz do cytochromu f w porównaniu do komórek adaptowanych do światła czerwonego.

W badaniach nad morfogenezą grzyba *Phycomyces* Corrochano i in. [8] wykryli, że światło niebieskie hamuje rozwój mikroforów i pobudza rozwój makroforów. Znalaziono dwa oddzielne składniki fotoreceptorów tego światła. Próg reakcji składnika

odpowiadającego niskiemu natężeniu światła jest znacznie niższy od progu składnika odpowiadającego silnemu natężeniu. Spektrum aktywne obu składników różni się nieco od siebie choć oba spektra są podobne. Są one też podobne do spektrów właściwych dla fototropizmu.

Porównawcze badania nad wpływem światła niebieskiego i czerwonego, a także ultrafioletu na intensywność oddychania u zielenicy *Dunaliella tertiolecta* przeprowadzał Ruyters [27]. Rozkład skrobi i pobieranie O_2 przy oddychaniu stymulowało zarówno niebieskie jak i czerwone światło. Odwracalność stymulacji przez ciemną czerwień oraz szczyt aktywności czerwieni przy 652 nm wskazywały na fitochrom jako fotoreceptor. Fale krótkie wykazywały dwa szczyty efektywności: słabszy około 390-400 nm, właściwy dla ultrafioletu i silny przy 458, właściwy dla światła niebieskiego, absorbowanego przez kryptochrom.

Baronelli i in. [5] wykonywali doświadczenie nad wpływem światła w powiązaniu z aktywnością gibereliny GA_5 przy podziałach komórkowych. Badali reakcje liści dwóch odmian *Triticum durum*, z których jedna *Capelli* była wyraźnie wrażliwa na działanie egzogennej gibereliny, druga zaś *Creso* była niewrażliwa lub co najwyżej bardzo mało wrażliwa. Na podstawie wyników otrzymanych przy stosowaniu gibereliny znaleziono, że u odmiany *Capelli* giberelina hamuje mitozy wyraźnie jedynie przy stosowaniu światła niebieskiego, podczas gdy u odmiany *Creso* reakcje mitotyczne na różne barwy światła nie były jednoznaczne. Autorzy sądzą, że różnice w reakcjach są wynikiem swoistych poziomów endogennych hormonów.

Okazało się, że światło niebieskie ma wpływ na funkcję genów. Doświadczenia przeprowadzone przez Richtera [24] wskazują na to, że światło niebieskie działa poprzez indukcję mRNA, co może być anulowane przez czerwień. U *Neurospora* wykazano wpływ na transkrypcję w ramach różnych

genów przez światło niebieskie.

Roscher i Zetsche [26] wykazali w badaniach przeprowadzonych na zielenicy *Chlo-rogonium elongatum*, że synteza karboksylazy RuDP stymulowana jest przez światło niebieskie. Stymulacja ta wzmagą się w miarę wzrostu intensywności światła do 26 $W \cdot m^{-2}$. Zachodzi ona przez podwyższanie poziomu mRNA czynnego w syntezie RuDP-karboksylazy.

Według Marsa i Kaufmana [20] światło niebieskie wzmagą transkrypcję genów w odniesieniu do białka wiążącego chlorofilę a i b oraz podnosi poziom odpowiedniego RNA, natomiast na transkrypcję i poziom RNA innych rodzin genów może wpływać przeciwnie.

Ostatnio Pinker i in. [21] przeprowadzili badania nad wpływem światła na tworzenie się korzeni przybyszowych u brzozy. Światło czerwone wyraźnie stymulowało tworzenie się tych korzeni na wycinkach pędów hodowanych *in vitro*. Światło niebieskie nie powodowało takiego efektu, jednakże zacienianie podstawy wycinka wzmagало efektywność nie tylko światła czerwonego, lecz także i niebieskiego. Doświadczenia przeprowadzone ze stosowaniem IAA wskazały na pośrednie działanie światła poprzez wpływ na wytwarzanie auksyny. Wyniki tych doświadczeń warto zestawić z rezultatami badań Baronellego i in. [5] omawianymi poprzednio; dotyczyły one stosowania gibereliny na tle efektów morfogenicznych światła.

Wywody przedstawione przez Wellmanna [32] w jego opracowaniu syntetycznym na temat efektywności nadfioletu w procesach morfogenicznych można streścić następująco: w biologii i medycynie przyjęto podział nadfioletu na trzy kategorie. Pierwsza nosi nazwę UV-A i odpowiada zakresowi fal świetlnych 320-390 nm. To światło jest dla organizmów mało niebezpieczne. Druga kategoria określona została jako UV-B; obejmuje ona zakres fal 280-320 nm. U ludzi powoduje to światło opaleniznę i garbowanie skóry, ale może mieć także działanie

rakotwórcze w skórze. U roślin powoduje efekty fizjologiczne i patologiczne, co będzie opisane następnie bardziej szczegółowo. Trzecia kategoria, określana jako UV-C, odpowiada długości fal 200-280 nm. Tego rodzaju promieniowanie jest bardzo szkodliwe dla organizmów, ale na szczęście nie jest obecne w normalnych warunkach, w widmie słonecznym docierającym do ziemi. Chroni nas warstwa ozonu otaczająca kulę ziemską. W związku z możliwością powstawania otworów w tej warstwie na skutek niebezpiecznych doświadczeń technicznych przeprowadzanych przez człowieka, mówi się obecnie o potencjalnych możliwościach zabójczego działania UV-C w naszym środowisku. O szkodliwym działaniu nadfioletu tego rodzaju informują nas doświadczenia przeprowadzane ze specjalnie skonstruowanymi lampami. Jeszcze krótsze fale, nie objęte tymi kategoriami, a istniejące w świetle słonecznym, pochłaniane są przez tlen i parę wodną i nie docierają nigdy do ziemi.

W naszym środowisku wykrywa się wyraźnie fale świetlne dopiero od 295 nm, a więc w zakresie UV-B. Powyżej tej długości wzrasta gwałtownie udział nadfioletu w świetle słonecznym docierającym do ziemi. Wpływają na to oczywiście różne czynniki, jak wzniesienie nad poziom morza, zachmurzenie, zapylenie atmosfery, albedo oraz szerokość geograficzna.

UV-A jest stosunkowo mało absorbowane przez atmosferę.

Obserwując rośliny rosnące w szklarniach za szybami absorbującymi nadfiolet przekonano się, że wynoszenie tych roślin na zewnątrz powoduje u nich objawy chorobowe, które nie występują u okazów rosnących stale w pełnym świetle słonecznym. Wskazuje to na adaptację do nadfioletu. Adaptacja ta ma prawdopodobnie szczególne znaczenie w górach, gdzie występuje u wiele silniejsze nasświetlanie nadfioletem w zakresie UV-B.

Ultrafiolet działa zabójczo na bakterie i używany jest do sterylizacji. Rośliny

wyższe nie są tak wrażliwe, chociaż obserwuje się wyraźnie niekorzystne działanie promieniowania także w zakresie UV-B. Tego rodzaju promieniowanie powoduje hamowanie wzrostu. Mówiliśmy o adaptacji roślin górskich do nadfioletu. Już samo zmniejszenie wymiarów tych roślin chroni je w pewnym stopniu przed szkodliwością absorpcji tych fal świetlnych; ponadto obserwuje się w roślinach górskich wzmoczoną produkcję flawonoidów i antocyjanów. Barwniki te absorbują nadfiolet i chronią w ten sposób protoplazmę głębiej położonych komórek przed uszkodzeniem, gdyż występują szczególnie obficie w soku komórkowym skóry.

Szkodliwe działanie nadfioletu polega głównie na niszczeniu kwasów nukleinowych i białek wrażliwych na fale o długości 290 nm, a fale te powodują właśnie znaczny wzrost produkcji flawonoidów i antocyjanów. Przy ich syntezie stwierdzono współdziałanie promieniowania czerwonego, niebieskiego i nadfioletu. Wskazuje to na rolę kryptochromu i fitochromu w tej syntezie. Samo światło niebieskie i samo czerwone bez udziału nadfioletu nie pobudza jednak syntezы barwników flawonoidowych i antocyjanowych - konieczny jest udział nadfioletu.

Wellmann, którego artykuł syntetyczny [32] omówiliśmy powyżej prowadził nadal badania nad wpływem ultrafioletu na organizmy. Autor ten wespół z innymi badaczami ogłosił w roku 1984 pracę na temat interakcji fitochromu z receptorem UV-B [33]. Doświadczenia przeprowadzono na siewkach *Sinapis alba*. Światło o długości fali 260-280 nm silnie hamowało indukcję tworzenia się antocyjanu, powodowaną przez światło czerwone za pośrednictwem fitochromu. Natomiast zastosowane następnie nasświetlanie przez fale o długości 360 nm reaktywowało indukcję wytwarzania antocyjanu przez czerwień. Inhibycyjne działanie leżało na pograniczu UV-C i UV-B, natomiast długość fali światła reaktywującego odpowiadała UV-A. Z dyskusji wyników przeprowadzonej

przez autorów wynika, że gdyby nawet samo naświetlanie ultrafioletem wzmogło się o 30% na skutek obniżenia poziomu ozonu w stratosferze, to nie miałyby to istotnego znaczenia dla roślin.

W następnej pracy Wellmann [34] wykonywał badania na różnych gatunkach roślin i na różnych ich organach oraz tkankach. Ujawnił, że uszkodzenia powodowane przez ultrafiolet odbierany przez kwasy nukleinowe są usuwane, a przynajmniej łagodzone, przez pobudzanie wytwarzania barwników soku komórkowego (głównie flawonoidów) osłaniających przed ultrafioletem. Barwniki te mogą być indukowane tak przez samo światło nadfioletowe jak i niebieskie, czy też przez całe światło widzialne. Stąd wniosek, że wzmoczenie przepuszczania ultrafioletu na skutek częściowego osłabienia osłony ozonowej nie wyrządza roślinom takiej szkody, jak tego można było się spodziewać.

Według Steinmüllera i Tevina [30] naświetlanie promieniami o długości fali 280-320 nm, to jest ultrafioletem UV-B, powoduje na liściach jęczmienia, fasoli i ogórka wzrost ogólnej ilości wosków o około 25%. Ilość aldehydów u ogórka i jęczmienia ma wzrastać dwukrotnie. W ogólności autorzy obserwowali u poszczególnych homologów tłuszczowców skrócenie łańcuchów acylo- wych pod wpływem UV-B.

Arakawa i in. [2] badali wpływ światła na wytwarzanie antocyjanów w skórkach jablek. Okazało się, że nadfiolet UV-B pobudza wytwarzanie tego barwnika, lecz najsilniejszy efekt występował przy łącznym naświetlaniu nadfioletem i czerwienią. Zachodziło działanie synergistyczne, przy czym sama czerwień była mało efektywna.

Wyniki badań cytowanych powyżej autorów można by interpretować jako adaptację ochronną przed niekorzystnym wpływem nadfioletu, na co zwracał już uwagę Wellmann w swym artykule syntetycznym [32].

Badania przeprowadzone przez Hashimoto i in. [12] na *Sorghum bicolor* ujawniły, że bodźce powodowane ultrafioletem, sto-

sowane jednostronnie na strefę wzrostu w pierwszym międzywęźlu, powodowały fototropijne skręcanie pędu oraz fototropijne wygięcia. Skręcanie było wywołane falami o długości 257 do 302 nm. Wygięcia natomiast były powodowane światłem o długości fali 308 do 413 nm, ale także światłem czerwonym. Reakcje wygięciowe były częściowo zmniejszane pod wpływem ciemnej czerwieni stosowanej po ultrafiolecie, podczas gdy na skręcanie się pędu, pod wpływem nadfioletu, następcze naświetlanie ciemną czerwienią nie miało wpływu.

Kumagai [16, 17] opisał indukcję tworzenia konidioforów u *Alternaria tomatu* i *Helminthosporium oryzae* przez UV-B o wierzchołku absorpcji 313 nm. Światło niebieskie o wierzchołku 450 nm niwelowało ten efekt. Dwa odrębne receptory tych barw określone zostały jako układ „mykochromu”. Autor mówi o reakcjach redokso- wych pod wpływem wymienionych barw światła. Prawdopodobnie oba fotoreceptory związane są z błonami cytoplazmatycznymi. Podobne wyniki w badaniach nad *Alternaria cichorii* uzyskali następnie Kumagai i Bjorn [18]. W pracy tej zastosowano światło spolaryzowane. Po indukcji poziomo spolaryzowanym ultrafioletem, światło niebieskie spolaryzowane prostopadle do działania ultrafioletu silniej hamowało indukcję powodowaną nadfioletem niż niebieskie spolaryzowane równoległe do nadfioletu. Wyciągnięto stąd wniosek, że zarówno komponent „mykochromu” absorbujący światło niebieskie, jak też komponent absorbujący ultrafiolet, związane są z błonami protoplazmatycznymi oraz, że moment przejścia, fal świetlnych związany z absorpcją światła niebieskiego w barwniku flawoproteinowym tworzy kąt przynajmniej 53° z momentem przejścia, związanym z absorpcją ultrafioletu w cząsteczkach „mykochromu” absorbujących ultrafiolet UV-B. Przy wytwarzaniu chalconu, a więc i flawonów, biorą udział trzy fotoreceptory: nadfioletu, światła niebieskiego i czerwonego [7].

Jak dotąd chemiczna natura fotoreceptora nadfioletu pozostaje nieznana.

LITERATURA

- [1] APPENROTH J., HERMANN G., AUGSTEN H., MULLER E. 1985. Photokinetic and photophysical parameters of the blue light induced photo-transformation of phytochrome in the presence of flavin. *Physiol. Plant.* **63**: 258-264.
- [2] ARAKAWA O., HORI Y., OGATA R. 1985. Relative effectiveness and interaction of ultraviolet-B, red and blue light in antocyanin synthesis of apple fruit. *Physiol. Plant.* **64**: 323-327.
- [3] ASSMANN S.M., SIMONCINI K., SCHROEDER J.I. 1985. Blue light activates electrogenic ion pumping in guard cell protoplasts of *Vicia faba*. *Nature* **318**: 285-287.
- [4] ASSMANN S. M. 1988. Enhancement of the stomatal response of blue light by red light, reduced intercellular concentration of CO₂ and low vapor pressure differences. *Plant Physiol.* **87**: 226-231.
- [5] BARONELLI S., CAROLINI A., LERCARI B., CIOMINI P. G., D'AMATO F.D. 1988. Effect of light and gibberelic acid on cell division in the first foliage leaf of durum wheat *Triticum durum*. *Planta* **137**: 257-262.
- [6] BORGESON CH. E., BOWMAN B.J. 1985. Blue light-reducible cytochromes in membrane fractions from *Neurospora crassa*. *Plant Physiol.* **78**: 433-438.
- [7] BRUNS B., HAHLBROCK K., SCHÄFER E. 1986. Fluence dependence of the ultraviolet-light-induced accumulation of chalcon synthase mRNA and effect of blue and far-red light in cultured parsley cells. *Planta* **169**: 393-398.
- [8] CORROCHANO L. M., GALLAND P., LIPSON E.D., CARDA-OHMEDO E. 1988. Photomorphogenesis in *Phycomyces*: Fluence response curves and action spectrum. *Planta* **174**: 315-320.
- [9] GABRYŚ H., WALCZAK T., HAUPT W. 1984. Blue light-induced chloroplasts orientation in *Mougeotia*. Evidence for separate sensor pigment besides phytochrom. *Planta* **160**: 21-24.
- [10] GABRYŚ H. 1985. Chloroplast movement in *Mougeotia* induces light pulses. *Planta* **166**: 134-140.
- [11] GALLAND P., POLIT A., LIPSON E.D. 1985. *Phycomyces*: Phototropism and light-growth response to pulses stimuli. *Planta* **165**: 538-547.
- [12] HASHIMOTO T., ITO S., YATSUHASHI H. 1984. Ultraviolet light-induced coiling and curvature of broom sorghum first internodes. *Physiol. Plant.* **61**: 1-7.
- [13] HUMBECK K., HOFFMANN B., SENGER H. 1988. Influence of energy flux and quality of light on the molecular organisation of the photosynthetic apparatus in *Scenedesmus*. *Planta* **173**: 205-212.
- [14] KATAOKA H., WESENSEEL H. 1988. Blue light promotes ionic current influx and the growing apex of *Vaucheria terrestris*. *Planta* **173**: 490-499.
- [15] KJELLBOM P., LARSSON C., ASKERLUND P., SCHALIN C., WIDEL S. 1985. W: B HOCK 1986. Developmental Physiology. *Progress in Botany* **48**: 191.
- [16] KUMAGAI T. 1983 a. Action spectra for the blue and near ultraviolet reversible photoreduction in the induction of fungal conidiation. *Physiol. Plant.* **57**: 468-471.
- [17] KUMAGAI T. 1983 b. Mycochrom and effect of molecular oxygen in the reversible photoinduction of conidiation in the fungus *Alternaria cichorii*. *Physiol. Plant.* **59**: 590-594.
- [18] KUMAGAI T., BJORN L.O. 1984. Light induced linear dichroism in reversibly photochromic sensor pigments. VI. Relation between the pigments of the mycochrome system in *Alternaria cichorii*. *Physiol. Plant.* **60**: 449-452.
- [19] LASKOWSKI M., BRIGGS W.R. 1988. Blue light induces rapid inhibition of epicotyl growth in red-grown Peas *Pisum sativum*. *Plant Physiol.* **86**: supplement, abstract nr 187.
- [20] MARS K.A., KAUFMAN L.S. 1988. Cryptochrome regulators of clear gene transcription in pea. *Plant Physiol.* **86**: supplement, abstract nr 190.
- [21] PINKER S., ZOGLAUER K., GORING H. 1989. Influence of light on adventitious root formation in birch shoot cultures in vitro. *Biologia Plantarum* **31**: 254-260.
- [22] POLLOCK I.A., LIPSON E.D., SULLIVAN D.T. 1985. Analysis of microsomal flavoprotein from *Phycomyces sporangiophores*. Candidates for the blue-light photoreceptor. *Planta* **163**: 506-516.
- [23] RAJASEKHAR W.K., CAMPBELL L.W.H. 1988. Phytochrome and blue-light modulation of the inducible nitrate reductase gene expression in cotyledons of squash seedlings. *Plant Physiol.* **86**: supplement, abstract nr 194.
- [24] RICHTER G. 1984. W: B. HOCK 1986. Developmental Physiology. *Progress in Botany* **48**: 192.
- [25] RICHTER G., WESEEL K. 1985. W: B. HOCK 1986. Developmental Physiology. *Progress in Botany* **48**: 192.
- [26] ROSCHER E., ZETSCHKE K. 1986. The effects of light quality and intensity on the synthesis of ribulose -1,5-biphosphate carboxylase and items mRNA in the green alga *Chlorogonium elongatum*. *Planta* **167**: 582-586.
- [27] RUYTERS G. 1988. Light stimulated respiration in the green alga *Dunaliella tertiolecta*. Involvement of the ultraviolet blue-light photoreceptor and phytochrome? *Planta* **174**: 422-425.

- [28] SCHÄFER E., HAUPT W. 1983. Blue-light effects in phytochrome mediated responses. W: Photomorphogenesis, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, **16(B)**: 723-744.
- [29] SHORT T., GALLAGER S., RAY P., PRATT H., BRIGGS W.R. 1988. Light induced changes in two plant plasma membrane-associated proteins from pea stem section. *Plant Physiol.* **86**: supplement, abstract nr 188.
- [30] STEINMÜLLER D., TEVIN M. 1985. Action of ultraviolet radiation UV-B upon cuticular waxes in some crop plants. *Planta* **164**: 557-564.
- [31] WARPELA K.M., KAUFMAN L.S. 1988. Cryptochrom regulation of epicotyl elongation in pea. *Plant Physiol.* **86**: supplement, abstract nr 187.
- [32] WELLMANN E. 1983. UV radiation and photomorphogenesis. W: Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, **16(B)**: 745-756.
- [33] WELLMANN E., SCHNEIDER-ZIEBERT U., BEGGS Ch.J. 1984. UV-B inhibition of phytochrome - mediated anthocyanin formation in *Sinapis alba*. *Plant Physiol.* **75**: 997-1000.
- [34] WELLMANN E. 1985. UV-B signal response-Beziehungen unter natürlichen und artifiziiellen Lichtbedingungen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **98**: 99-104.
- [35] YATSUHASHI H., KADOTA A., WADA M. 1985. Blue and end red - light action in photoorientation of chloroplasts in *Adiantum pro-tonema*. *Planta* **165**: 43-50.