

# Jak rostliny reagují na změny světelných podmínek ve svém okolí

Hana Skálová

V minulém čísle (Živa 2004, 5: 201–203) jsme se podrobněji zabývali popisem radiálních podmínek na Zemi. V článku Jak rostliny mění světelné podmínky ve svém okolí jsme si říkali, že v rostlinných porostech dochází nejen k úbytku celkového množství záření, ale i k poměrně podstatným změnám v jeho spektrálním složení. Pod vegetací se významně snižuje podíl modrého záření (B, vlnová délka 380–450 nm) a krátkovlnného červeného záření (R, v blízkosti vlnové délky 660 nm). Na druhé straně roste relativní podíl záření větších vlnových délek, z něhož je nejvýznamnější dlouhovlnné červené záření (FR, v blízkosti vlnové délky 730 nm). Pod vegetací i v jejím okolí tak dochází ke snižování poměru R/FR. Právě změny poměru R/FR jsou velmi důležitým signálem vypovídajícím o přítomnosti sousedních rostlin, současných nebo možných budoucích konkurentech. Nyní se budeme věnovat růstové odpovědi rostlin na změnu radiálních podmínek v jejich okolí.

Úbytek množství fotosynteticky aktivního záření (FAR) ve spodních patrech vegetace má za následek nižší rychlost fotosyntézy. Tím dochází ke zmenšení množství využitelných asimilátů, což má za následek snížení růstové rychlosti. Mnohé rostliny reagují na snížení FAR nárůstem specifické listové plochy, změnou orientace listů, změnami ve stavbě listu, struktuře a orientaci chloroplastů i aktivitě enzymů, které se podílejí na fixaci  $\text{CO}_2$ , což může omezit vliv snížených dávek záření. U zastíněných rostlin dochází i k významnému prodloužení stonků a řapíků a k útlumu vývoje úžlabních pupenů. Následkem toho mají dvouděložné rostliny málo větvené stonky. Trávy vlivem redukce FAR mají menší počet odnoží a vytvářejí tak menší trsy.

Změny modrého záření vyvolávají u krytosemenných rostlin především pohybové reakce — fototropismus (ohýbání ke světlu) a otevírání průduchů. U výtrusných rostlin vyvolává ještě další morfogenetické efekty. U řas a hub iniciuje tvorbu některých orgánů, např. kloboučku. V řadě případů interaguje modré záření s červeným.

Jak již bylo řečeno, nejdůležitějším signálem přítomnosti sousedních zelených rostlin je snížený poměr R/FR. U rostlin pěstovaných za nezměněné hodnoty FAR, ale za sníženého R/FR dochází ke stejným růstovým reakcím jako u rostlin ve stínu přirozené vegetace.

Naprosto typickou růstovou reakcí rostlin pěstovaných při sníženém R/FR je prodloužení lodyžních článků a řapíků, spojené s ukládáním většího množství biomasy do lodyh na úkor listů (viz obr. 1 publikovaný již též v Živě 2000, 4: 159–162). Rozdíly v R/FR v odraženém záření naměřené na polích se severo-jihně a východo-západně orientovanými řádky vyvolávají velké rozdíly v biomase nadzemních částí, především lusků fazolí. Orientaci řádků lze tedy podstatně ovlivnit výnos zemědělské plodiny. Další typické reakce rostlin na snížení poměru R/FR představuje zpomalení až zástava větvení. Reakce trav jsou obdobné: snížení poměru R/FR ve světle dopadajícím na celou rostlinu nebo její bázi má za následek útlum odnožování (obr. 2a) a zvýšené prodloužování listů (obr. 2b). Adaptační význam těchto růstových reakcí je v rámci možností umístit asimilační orgány mimo dosah skutečného nebo očekávaného stínu okolních rostlin.

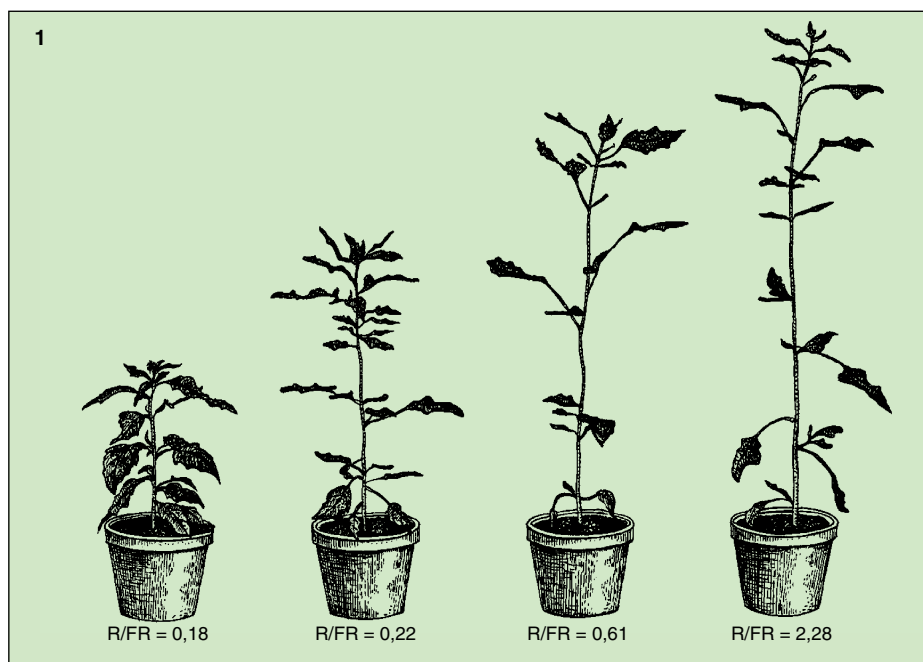
K popsaným růstovým reakcím však nedochází u rostlin pěstovaných v blízkosti uměle „vybělených“ (bezchlorofylových)

rostlin, které nemění spektrální složení propouštěného ani odraženého záření. Na druhou stranu jsou tyto jevy, především prodloužení stonků, významně potlačeny, když na stonky rostlin umístíme květy s roztokem modré skalice ( $\text{CuSO}_4$ ), který FR silně absorbuje a tím vyrovnává pokles poměru R/FR způsobený přítomností okolních rostlin. Účinek přirozeného stínu vegetace lze anulovat i přidávkem červeného záření, které emitují drobné diody umístěné v blízkosti cílových rostlin.

Zdá se, že účinky R/FR a FAR se mohou vzájemně doplňovat. Semena mnohých druhů reagují na snížení FAR i R/FR zesíleným prodloužovacím růstem. Nejvyšší výšky však dosahují, pokud působí oba faktory současně (obr. 3). Stejný mechanismus byl pozorován i u větvení stonků. Zastínění jetele plazivého (*Trifolium repens*) zelenými listy trav vyvolalo podstatně větší snížení počtu postranních větví než zastínění černou fólií, která propouštěla stejné množství FAR jako zelené listy.

Vedle výše popsaných celkových růstových odpovědí rostlin byl pozorován i vliv poměru R/FR na směřování růstu rostlinných orgánů. Zdá se, že růst rostlin může být alespoň částečně nasměrován do míst s příznivým poměrem R/FR. Stonky *Portulaca oleracea* se ohýbají do míst, odkud přichází signál „volného prostoru“, tedy vyšší R/FR. K jejich silnému ohýbání dochází i za situace, kdy jsou rostliny zastíněny z jedné strany zelenou fólií snižující R/FR a z opačné strany zastíněny spektrálně neutrálním, tedy šedým filtrem, který způsobuje srovnatelný pokles FAR (obr. 4). Rostliny se přestávají ohýbat, až když pokles FAR při spektrálně neutrálním zastínění dosáhne několikanásobně vyšších hodnot, než které vyvolává zastínění zelenou fólií.

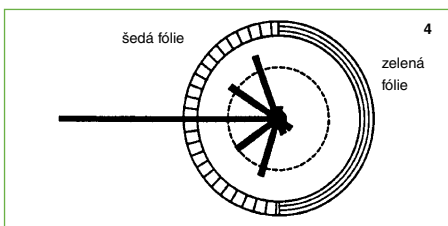
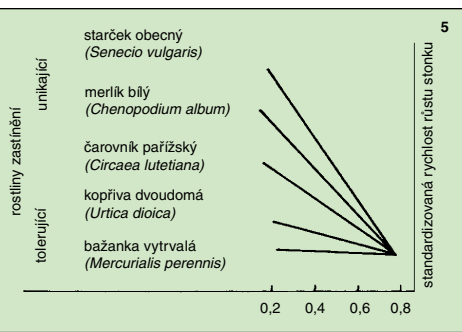
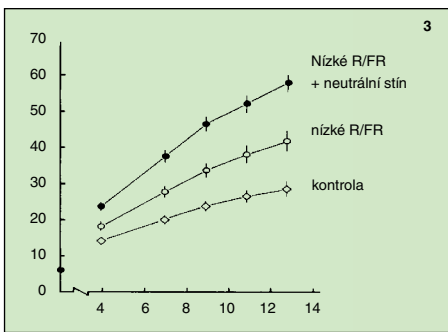
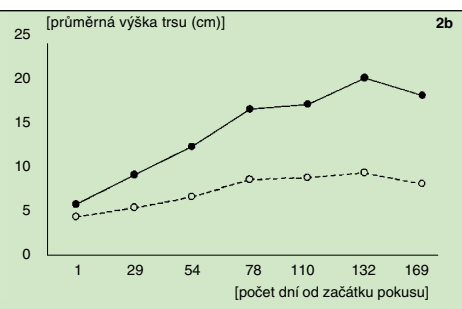
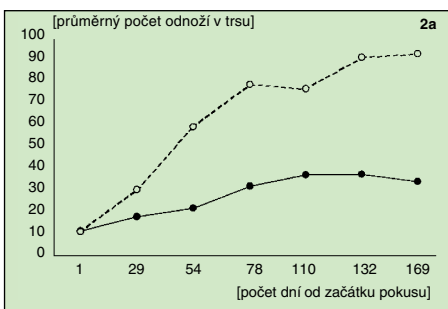
V blízkosti vegetace je většinou pozorován jak pokles R/FR, tak i pokles FAR. Pro ekologická studia je tedy mnohdy velmi vhodné studovat vliv těchto faktorů společně. Cílem by mělo být dosažení co nejpodobnějších radiálních podmínek jako v přirozených porostech. V praxi však povaha radiálních změn silně závisí na technických možnostech experimentátora. V klimatizovaných komorách lze změny radiálních podmínek dosáhnout manipulací se světelnými zdroji. Lze kombinovat zdroje emitující záření rozdílného spektrálního složení. Např. zářivky produkují záření kratších vlnových délek do 700 nm. Žárovky naopak vydávají především dlouhovlnné záření. Vhodnou kombinací zářivek a žárovek pak lze docílit požadovaných radiálních podmínek. Dále je možno použít zastíňovací sítě či fólie (viz foto). Velmi elegantní je užití částí nebo celých živých rostlin. Při použití celých rostlin je však třeba vyloučit kořenovou konkurenci mezi zkoumanými rostlinami a rostlinami použitými pro stínění. Je proto třeba zajistit oddělení kořenů těchto rostlin. O vlivu změny radiálních podmínek na růst a vývoj rostlin v přirozeném prostředí nejvíce vypovídají pokusy přímo v rostlinných porostech. Tento přístup však patří k těm technicky nejnáročnějším. Vedle již dříve popsaných fólií lze použít zrcadla, která odrážejí záření přímo do porostu,



Obr. 1 Vliv záření s různým R/FR při zachování stejné úrovně fotosynteticky aktivního záření (FAR) na vzhled rostlin merlíku bílého (*Chenopodium album*). Podle H. Smithe a D. C. Morgana (1983) kreslila M. Chumchalová



Způsob zastínění trsů kostřavy červené (*Festuca rubra*) simulující stín porostu. Kontrolní rostlina (vlevo) je ošetřena průsvitnou fólií, aby se pokud možno vyvážily další vlivy zelené fólie (např. zhoršené proudění vzduchu a vyšší vzdušná vlhkost okolo pokusné rostliny nebo možné ovlivnění kořenů fixačními dráty). Pro zastínění cílové rostliny (vpravo) byla použita dříve komerčně dostupná zelená fólie umafol. Snímky S. Březiny



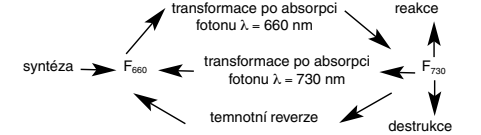
Obr. 2 Počet odnoží v trsech (a) a výška trsů (b) kostřavy červené (*Festuca rubra*) pěstovaných za sníženého R/FR; plné symboly a plná čára značí rostliny pěstované při sníženém R/FR, prázdné symboly a přerušovaná čára značí kontrolní rostliny. Obr. 3 Vliv nízkého R/FR a neutrálního stínu (tj. snížené hladiny FAR) na délku internodií semenáčů hořčice bílé (*Sinapis alba*). Na ose x počet dní od začátku pokusu, na y ose délka stonkových článků (mm). Podle C. L. Ballarého a kol. 1991. Obr. 4 Ohýbání stonků semenáčů šruchy zelné (*Portulaca oleracea*) pod vlivem nerovnoměrného zastínění. Rostliny byly z jedné strany zastíněny zeleným filtrem snižujícím R/FR a z druhé strany spektrálně neutrálním šedým filtrem, který způsoboval srovnatelný pokles FAR. Délka úseček odpovídá počtu rostlin, jejichž stonky rostly příslušným směrem. Oba filtry propouštěly srovnatelné množství fotosynteticky aktivního záření. Podle A. Novoplanského a kol. 1990. Obr. 5 Srovnání rychlosti růstu stonku pod vlivem měnícího se poměru  $F_{730}/F_{660}$  (na ose x) u druhů tolerantních zastínění (stínobytných) a zastínění unikajících (slunobytných) druhů. Podle I. Macháčkové a J. Krekule (1998)

nebo diody, které cíleně emitují záření v úzkém pásmu požadovaných vlnových délek.

Zastavme se podrobněji u příjmu signálu R/FR. Receptorem R a FR u rostlin je fytochrom, což je poměrně složitá látka. Skládá se ze dvou částí: chromoforu a bílkoviny. Obě složky jsou syntetizovány nezávisle a až poté mezi nimi vzniká pevná vazba. Podle typu bílkoviny rozlišujeme dva základní typy fytochromu — I a II. Fytochrom I se vyskytuje zejména v etiolovaných rostlinách nebo v rostlinách, které byly delší dobu ve tmě. Po ozáření se poměrně rychle rozkládá. Fytochrom II je podstatně stabilnější, a proto je ve větším množství zastoupen v zelených rostlinách. Na rozdíl od fytochromu typu I zahrnuje skupinu (rodinu) molekul s poněkud

odlišným aminokyselinovým složením. Z pokusů s mutanty neschopnými vytvářet jeden z typů fytochromu vyplývá, že každý typ má odlišnou funkci. Schopnost rostlin vyhledávat radiálně příznivé podmínky je značně závislá na fytochromu II.

Fytochromový chromofor se vyskytuje ve dvou konformacích, cis a trans. Forma cis se považuje za základní. V této formě, která má absorpční maximum 660 nm, je také chromofor syntetizován. Absorpce fotonu vlnové délky 660 nm se mění na formu trans. Změna konformace chromoforu vyvolá konformační změny bílkovinné části fytochromu. Takto vzniklá forma má absorpční maximum 730 nm a považuje se za fyziologicky aktivní, neboť vyvolává fyziologické reakce. Zatímco forma  $F_{660}$  je poměrně stálá, forma  $F_{730}$  se ve tmě rychle mění zpět na formu  $F_{660}$ . Tento proces se nazývá temnotní reverze. Fototransformaci fytochromu shrnuje následující schéma (podle H. Smithe 1975, upraveno):



Důležitým ukazatelem je množství fytochromu ve fyziologicky aktivní formě ( $F_{730}$ ), resp. jeho podíl na celkovém množství fytochromu v příslušných rostlinných orgánech. Množství fytochromu se stanovuje buď fotometricky, nebo imunologicky. Na fotoreceptci bezprostředně navazují složité, dosud plně neprozkoumané transdukční řetězce, do kterého jsou pravděpodobně částečně zapojeny fytohormony.

Fytochrom hraje klíčovou úlohu i ve foteriodických reakcích — v regulaci kvetení, tvorby semen, nadzemních výběžků (stolonů), cibulí a dalších rostlinných orgánů. Měníci se délka dne zde působí jako signál informující o tom, že nastává období příznivé pro vývoj těchto orgánů. Podrobnější informace jsou uvedeny v článku J. Krekule (Živa 2000, 4: 159). Další oblastí, kde se fytochrom významně uplatňuje, je klíčení semen. Semena různých druhů mají na klíčení různé nároky. Některá klíčí ve tmě pod povrchem půdy, jiná až poté, kdy se alespoň krátkodobě dostanou na povrch, další pouze na místech s řídkou vegetací. Fytochrom slouží ke zprostředkování informace o tom, v jakém prostředí (v jakých radiálních podmínkách) se semena nacházejí.

Fytochrom se vyskytuje ve všech částech rostliny. Všechny orgány však nehrají při příjmu a předávání signálu stejnou úlohu. Např. vodorovný růst stonků jeleče plazivého (*T. repens*) je ovlivněn světelným prostředím u nejbližší stonkové uzliny, zatímco na prodlužovací růst svisle orientovaných orgánů této rostliny působí záření dopadající na špičky řapíků listů. Obecně se předpokládá, že se na příjmu a předávání signálu nejvíce podílejí mladé rostoucí orgány, které se

vyskytují v místech změněných radiačních podmínek. Dalšími takovými orgány mohou být zelené lodyhy, mladé listy, vrcholové i úžlabní pupeny. Zdá se, že se na registraci radiačních podmínek může podílet více orgánů současně a že je odpověď do jisté míry v rostlině integrována. Dochází patrně i k předávání informace mezi jednotlivými orgány, a to i mezi nadzemními a podzemními. Např. změna radiačních podmínek nad zemí má vliv na strukturu podzemního oddenkového i kořenového systému. Citlivost k radiačním signálům se mění v průběhu vývoje rostliny. U mladých rostlin zpravidla stačí k vyvolání odpovědi podstatně kratší doba a jejich růstová odezva bývá větší.

Rostliny jsou ve vztahu k světelným podmínkám rozdělovány do dvou skupin: na rostliny stínobytné, tedy stín tolerantní, a rostliny slunobytné, ke stínu netolerantní. Rostliny pocházející ze slunných stanovišť reagují na neutrální zastínění i změny spektrálního složení záření podobně jako rostliny ze stinných stanovišť, ale stupeň reakce je u nich zpravidla vyšší (obr. 5). Stínobytné rostliny tvoří většinou podrost lesů. Rozdíly v míře odpovědi těchto dvou skupin se vysvětlují rozdílnými možnostmi uniknout

z dosahu stínu svých sousedů. Stínobytné byliny mívají jen nepatrnou možnost umístit asimilační orgány nad okolní rostliny. Proto se zdá zbytečná investice do prodlužovacího růstu svisle orientovaných částí, především stonků a řapíků. Selektivní tlak tedy působí proti jejich schopnosti citlivé reakce na pokles R/FR i FAR. Naopak slunobytné rostliny se zpravidla vyskytují na otevřených stanovištích bez stromů a keřů. Sousední rostliny tedy dosahují srovnatelné výšky a zesílený prodlužovací růst stonků a řapíků může vynést nejdůležitější asimilační orgány, listové čepele, do míst s dostatkem FAR. Důležitou roli hraje pravděpodobně i „vidina“ dosažení lepších radiačních podmínek. V dosud ojedinelém experimentu bylo pozorováno, že rostliny rostoucí ve svislém gradientu R/FR a FAR vytvářejí podstatně delší řapíky než rostliny pěstované v homogenním prostředí s hodnotami R/FR a FAR odpovídajícími přibližně středu radiačního gradientu.

Rozdíly v míře odpovědi na změnu radiačních podmínek byly pozorovány nejen na úrovni druhů, ale i kultivarů, populací i jedinců téhož druhu. Např. rostliny ze semen netýkavky *Impatiens capensis* a svízele pří-

tuly (*Galium aparine*) pocházejících z lesů a živých plotů, reagují na snížení R/FR podstatně slabším prodlužovacím růstem stonků než rostliny ze semen pocházejících z populací na volných osluněných stanovištích. Bylo dokonce pozorováno velmi originální přízpůsobení polního plevelu mračňáku *Theophrastova* (*Abutilon theophrasti*) plodině, která se delší dobu pěstovala na daných polích. Mladé rostlinky z populací mračňáku rostoucí na polích, kde byla po dlouhou dobu pěstována kukuřice, reagovaly na změnu radiačních podmínek slaběji než rostlinky z míst, kde docházelo ke střídání kukuřice s podstatně nižší sójou nebo kde rostl mračňák buď samostatně, nebo v kombinaci s dalšími podobně vysokými plevele. U trav byla v rámci jedné populace objevena řada klonů s nestejnou mírou růstové odpovědi ke změnám R/FR i k simulovanému stínu porostu. Ani podrobný výzkum však neprokázal žádnou vazbu na hustotu a výšku porostu v místech, odkud byly klony odebrány. Přesný důvod této proměnlivosti není dosud znám. Obecně se předpokládá, že rozdíly v růstových projevech klonů umožňují úspěšné přežívání druhu v proměnlivých podmínkách.

## Retenční nádrže — nová šance pro slanomilné rostliny v Poohří

Karel Kubát

Již od počátků intenzivního botanického průzkumu v polovině 19. stol. bylo střední a dolní Poohří známé svou slanomilnou flórou. V tu dobu vypadala flóra i vegetace rovin mezi vrchy při západním a jihozápadním okraji Českého středohoří jinak než dnes. Rozkládaly se zde rozlehlé rákosiny a slatiny s bohatými populacemi druhů, které jsou dnes mimořádně vzácné v celých Čechách a v severozápadních Če-

chách chybějí úplně, jako např. vstavač bahenní (*Orchis palustris*), hrachor bahenní (*Lathyrus palustris*), úporek kuřičkovitý (*Elatine alsinastrum*) a mnohé další. Poměrně snadné převedení těchto ploch na úrodná pole vedlo k tomu, že již v r. 1867 psal A. Reuss o mokřinách v okolí potoka Srpiny u Zaječic (a o slatinách mezi Roudnicí a Terezinem) v minulém čase. Zbytky kdysi rozsáhlých mokřých luk mezi

obcemi Počerady, Zaječice a Sedlec byly odvodněny na přelomu 19. a 20. stol. Při velkolepé pojaté akci bylo koryto potoka Srpiny nahrazeno umělým kanálem a do něj byly svedeny meliorační odpady z okolních pozemků. Další osud flóry těchto převážně slaných luk zcela přesně předpověděl na samém začátku 20. stol. K. Domin: „Místa, kde před několika lety byly ještě rákosové a ostřicové bažiny, jsou nyní pastvinné louky s ponorou vegetací ruderální, která bude nucena v krátku ustoupiti úrodným polím. ... během času zmizí vůbec nejbohatší části a jen někde v postranních údolích zbudou nevalné zbytky dnešní v celku přec jen velmi rozmanité vegetace“.

Odvodňovací práce probíhaly s různou intenzitou i později a byly dokončeny

*Jetel jahodnatý (Trifolium fragiferum) na jižním břehu nádrže u Lkáně, vlevo ♦ Výkvetý soli na nezapevněném jižním břehu nádrže u Lkáně, vpravo. Snímky K. Kubáta*

