

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra experimentální biologie rostlin

Libor Sedlecký

Vliv světla na fotomorfogenezi u rostlin ve výuce biologie na středních školách



Bakalářská práce

Praha, 2010

Školitel: Doc. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Jan Kolář, Ph.D., ÚEB AV ČR, v.v.i.

Poděkování

Chtěl bych poděkovat zejména vedoucí své bakalářské práce doc. Janě Albrechtové za cenné rady a nápady. Velký dík patří také konzultantům doc. Věře Čížkové Mgr. a Janu Kolářovi za podnětné připomínky.

Dále děkuji svým rodičům za podporu nejen při studiu, ale v celém mém životě.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně s použitím citované literatury pod vedením doc. Jany Albrechtové a souhlasím s jejím zveřejňováním.

V Praze, dne 28. 4. 2010

Libor Sedlecký

Obsah:

Seznam zkratk	4
Abstrakt	5
Abstract	6
1. Úvod	7
2. Světlo	9
2.1 Světelné spektrum	9
2.2 Sluneční záření	10
2.3 Umělé zdroje světla	12
2.4 Absorbce světla	13
3. Rostlinné pigmenty	14
3.1 Fotoreceptory červeného světla	14
3.1.1 Fytochrom A	17
3.1.2 Fytochrom B	17
3.1.3 Mechanismus účinku fytochromu	18
3.1.4 Reakce fytochromu k různým intenzitám záření	19
3.2 Fotoreceptory modrého světla	20
3.2.1 Kryptochromy	21
3.2.2 Fototropin	23
3.2.3 Mechanismus účinků modrého záření	23
4. Deetiolace	23
4.1 Plastogeneze	24
5. Fotoperiodismus	25
5.1 Cirkadiánní rytmicita	27
6. Fototropismus	29
7. Fotonastie	30
8. Zařazení tématu fotomorfogeneze do gymnaziálního vzdělávání	31
8.1 Systém kurikulárních dokumentů	31
8.2 Oprávněnost zařazení tématu fotomorfogeneze	32
8.3 Analýza zpracování tématu fotomorfogeneze ve vybraných českých učebnicích biologie určených pro střední školy	33
9. Závěr	35
10. Použitá literatura	36

Seznam zkratek:

B	– modré záření v oblasti s vlnovou délkou 425 – 490 nm
CO ₂	– oxid uhličitý
Cry	– kryptochrom
DNA	– deoxyribonukleová kyselina
FMN	– flavinmononukleotid
FR	– dlouhovlnné červené záření v oblasti s vlnovou délkou 720 – 800 nm.
G	– zelené záření v oblasti s vlnovou délkou 490 – 560 nm
HFR	– odezvy na vysokou prahovou ozáření
LED	– light emitting diod
LFR	– odezvy na nízkou prahovou ozáření
mRNA	– mediátorová RNA
NVP	– národní vzdělávací program
P _{FR}	– konformace fytochromu s absorbním maximem záření o vlnové délce 730 nm
Phy	– fytochrom
P _R	– konformace fytochromu s absorbním maximem záření o vlnové délce 660 nm
PSI	– fotosystém 1
PSII	– fotosystém 2
R	– červené záření v oblasti s vlnovou délkou 640 – 720 nm
RNA	– ribonukleová kyselina
RVP	– rámcový vzdělávací program
RVP G	– rámcový vzdělávací program pro gymnázia
RVP ZV	– rámcový vzdělávací program pro základní školy
ŠVP	– školní vzdělávací program
UV – A	– ultrafialové záření v oblasti s vlnovou délkou 320 – 400nm
UV – B	– ultrafialové záření v oblasti s vlnovou délkou 280 – 320 nm
UV – C	– ultrafialové záření v oblasti s vlnovou délkou 280 – 210 nm
VLFR	– odezvy na velmi nízkou prahovou ozáření

Abstrakt

Světlo neslouží rostlinám pouze jako zdroj energie, ale slouží i jako informace o stavu okolí a signální informace pro vývojové procesy, které v rostlinách probíhají. Záření může přicházet jak od přírodního zdroje, tak i od zdroje umělého a to v celém spektrálním rozsahu. Záření je rostlinou vnímáno díky široké paletě receptorů, které jsou známy jako fotoreceptory – receptorové molekuly. Díky fotoreceptorům se rostlina dokáže svému okolí přizpůsobit tak, aby v co největší míře zefektivnila činnost svého metabolismu. Ve fotomorfo-genetických reakcích rostlina reaguje především na červenou, modrou část elektromagnetického spektra a v menší míře i na záření ultrafialové. Pro červené světlo existuje pouze jediný fotoreceptor a to fytochrom, který se vyskytuje ve dvou konformacích a v několika druzích. Fytochrom patří k nejvíce prozkoumaným fotoreceptorům. Modré viditelné světlo a v menší míře ultrafialové záření je pak vnímáno pomocí kryptochromů, které dlouho odolávaly vědeckému poznání. Je značný rozdíl v tom, jak rostlina reaguje na světlo a tmu. V rozdílných světelných podmínkách se vytváří značně odlišný habitus a probíhají odlišné fyziologické děje. Jedna z hlavních reakcí při přechodu ze tmy na světlo je deetiolizace, kdy rostlina začíná nebo obnovuje svou fotosyntetickou aktivitu. Světelné podněty také slouží k seřizování cirkadiánních biologických rytmů a k měření délky dne ve fotoperiodických reakcích. Tyto mechanismy umožňují optimální načasování najrůznějších procesů během dne a roku. Ozářeností jsou řízené i pohybové reakce jako fototropismy a fotonastie. Fototropické reakce směřují růst rostliny směrem ke zdroji světla. Fotonastie jsou směrově nespecifické, ale světelné signály indukují fyziologické reakce, které způsobují pohyby různých částí rostlin.

V první části je cílem této práce přinést souhrn současných informací o fotomorfo-genezi a vytvoření podkladů pro řešení úloh dané problematiky na středních školách a gymnáziích. Tato část byla čerpána především z vysokoškolských učebnic a odborných článků a může sloužit jako podkladový studijní materiál pro středoškolské učitele a jejich studenty.

Ve druhé části tato práce poukazuje na to, jak se mohou s problematikou fotomorfo-geneze setkat studenti na středních školách. Přináší souhrn současných kurikulárních dokumentů, které poskytují vzor pro samotnou výuku. Práce se zabývá též analýzou středoškolských učebnic – zda a na kolik je děj fotomorfo-geneze rostlin popsán.

Klíčová slova: Fotomorfogeneze, světelné spektrum, záření, fytochrom, kryptochrom, fotoperioda, fototropismus, fotonastie, fototropin, deetiolizace, RVP (rámcový vzdělávací program).

Abstract

Light does not serve plants only as a source of energy, but it mediates the information about the environmental conditions and brings signal information for developmental processes taking place in plants. Radiation within the whole spectrum range can be produced by a natural source, or an artificial source. Radiation is perceived by a plant due to the whole range of receptors, known as photoreceptors – receptor molecules. Because of photoreceptors plant is able to adapt to its environment and to adjust its metabolism to be as effective as possible. In photomorphogenetic reactions a plant responds mostly to red, blue and partly ultraviolet part of electromagnetic spectrum. For the red radiation there is only one receptor – phytochrome, existing in two various conformations and in several species. Phytochrome is one of the most studied photoreceptors. Blue visible light and partly also ultraviolet radiation is therefore perceived through cryptochromes, which were resistant to research for a long time. In photomorphogenesis there is an enormous difference in plant reactions to light and dark condition. Very different response is observed in various radiation conditions and different physiological events are triggered and take place. One of the main reactions occurring during change from dark to light conditions is deetiolization, when plant is able to begin or renew its photosynthetic activity. Light signals also serve to entrain circadian biological rhythms and to measure daylength in photoperiodic reactions. These mechanisms enable an optimal timing of various processes during the day and the year. Movement reactions as phototropisms and photonasties are also controlled by radiation availability. Phototropic reactions are forcing a plant to grow closer to the source. Photonasties are growth movements unspecific to a direction of the light source, but light signal induces physiological responses, which cause movement of different parts of a plant.

The aim of the present thesis in the first part is to provide an introductory information about photomorphogenesis and thus to give background for experiments on the role of radiation in photomorphogenesis. This part has been created based on university textbooks and on current scientific articles, with the aim to be used as a teaching material for a highschool teachers.

In the second part it is shown, how can high school students meet the photomorphogenesis issues during their study. It also brings a summary of documents providing the pattern for current education. The present thesis also deals with an analysis of available current high school textbooks and if and to what extent there is a phenomenon of plant photomorphogenesis dealt with.

Key words: Photomorphogenesis, light spectrum, radiation. Irradiation, phytochrome, cryptochrome, photoperiod, phototropism, photonasty, phototropin, deetiolization, RVP (abbreviation for Czech framework education program).

1. Úvod

Fotomorfogeneze je souhrn reakcí, které jsou závislé na světelných podmínkách v daném prostředí, podle kterých si rostlina utváří svou vnější podobu i vnitřní strukturu a reguluje svůj metabolismus, ontogenetický vývoj i pohyby. Na rozdíl od fotosyntézy však tyto reakce neslouží k ukládání absorbované energie do makroenergetických chemických vazeb 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.

Fotomorfogenetické procesy rostlin probíhají ve třech krocích:

1. Fotorecepce: příjem světelného signálu – absorpce fotonu recepční molekulou – fotosenzorem.
2. Transdukce signálu: vedení, transport signálu rostlinou – transformace světelného signálu v signál biologický. V této fázi také dochází k amplifikaci – zesílení nebo k zeslabení signálu.
3. Interpretace: reakce, odpověď organismu na přijatý světelný signál. V organismu dojde k takovým změnám metabolismu a struktury, které naleznou optimální stav pro přizpůsobení se k daným podmínkám.

Obecně pod pojmem světlo je míněno záření vnímané člověkem prostým okem. Fyzikální význam tohoto pojmu je pak elektromagnetické vlnění. Člověk vnímá světelné záření v rozmezí od 390 do 760 nm, zatímco rostliny jsou schopny využívat pro své reakce rozmezí radiace zhruba od 280 do 800nm, proto se ve fotomorfogenezi pojem světlo rozumí elektromagnetické záření v tomto rozsahu. Dále jsou uvedeny základní pojmy z tématu světlo.

Záření - proces šíření energie prostorem, přenos energie ze zdroje na příjemce. Hlavním zdrojem je sluneční záření.

Ozářenost - $W m^{-2}$ - Energie slunečního záření dopadající za časovou jednotku na jednotku nezastíněné /otevřené/ plochy se označuje jako ozářenost. Hodnota závisí na zeměpisné šířce, expozici a sklonu svahu, denní a roční době, atmosférických podmínkách, apod.

Relativní ozářenost vyjadřuje světelné poměry uvnitř nebo pod rostlinným porostem. Jako příklad lze uvést např. ozářenost nad povrchem půdy ve stadiu hustých smrkových lesích, kdy klesá až pod 1 % ozářenosti dopadajícího na povrch.

Světelný tok - udává, kolik světla celkem vyzáří světelný zdroj do všech směrů. Je to světelný výkon, který je posuzován z hlediska citlivosti lidského oka. – základní jednotka lumen [lm]

Albedo je míra odrazivosti tělesa nebo jeho povrchu. Jde o poměr odraženého elektromagnetického záření ku množství dopadajícího záření. Zlomek, obvykle vyjadřovaný procentuálně od 0 % do 100 %.

Morfogenní účinky světla na rostliny závisí především: na světelných podmínkách, citlivosti rostliny ke světelnému signálu a na způsobilosti rostliny na signál reagovat.

Světelnými podmínkami se rozumí:

1. Kvalita záření – zastoupení jednotlivých vlnových délek elektromagnetického spektra v záření.
2. Kvantita záření – množství zářivé energie dopadající na jednotkovou plochu za jednotku času
3. Doba působení světla

Morfogenně účinné je světlo červené (R), dlouhovlnné červené (FR), modré (B), blízké ultrafialové záření (UV-A, UV-B) a ve velmi malé míře také světlo zelené (G).

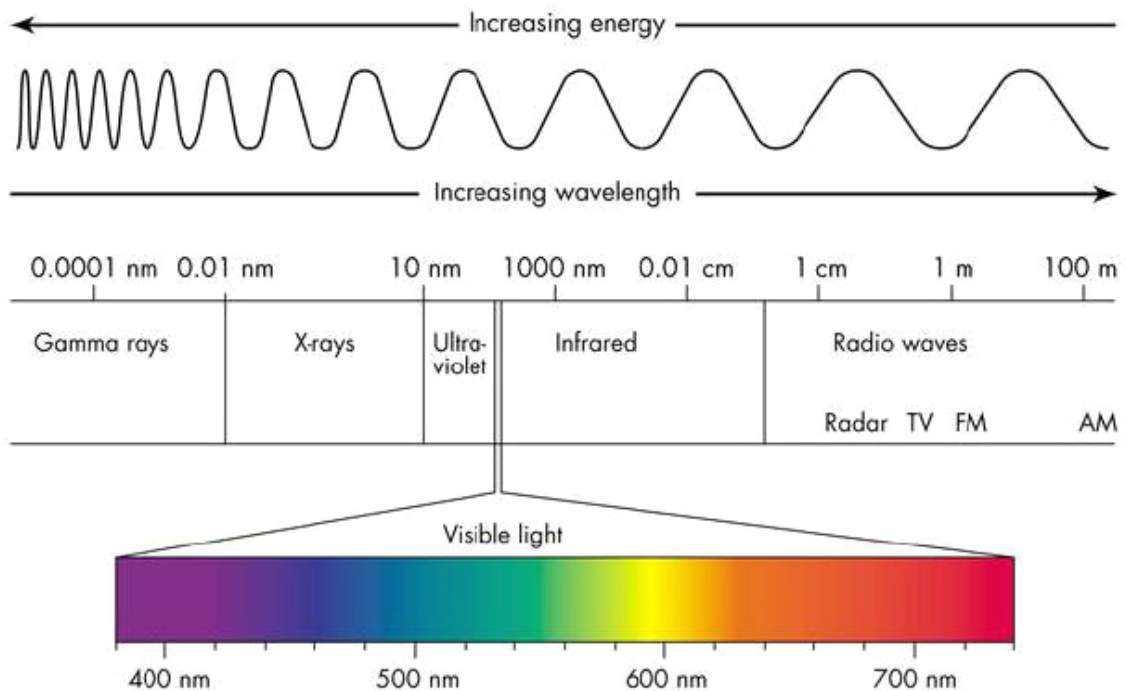
Následující kapitoly 2 – 7 byly sepsány především s použitím vysokoškolských učebnicových textů (Fyziologie rostlin – Pavlová, 2002, Fyziologie rostlin - Procházka a kol. 1998 a

anglické učebnice Plant Physiology – Taiz a Zeiger, 2002). Proto zdrojové citace původních prací je možno dohledat v těchto učebnicových zdrojích. Navíc byly použity údaje z nových prací, které jsou v textu citovány.

2. Světlo

2.1 Světelné spektrum

Distribuce světla probíhá v malých dávkách, jejichž jednotky jsou fotony. Energie, která je obsažena ve fotonu, se nazývá světelné kvantum (termíny foton a světelné kvantum se někdy staví jako synonyma). Světlo různých barev představují fotony o různé energii a tedy různé vlnové délce. Větší vlnová délka přitom odpovídá menší energii. Fotony červeného světla tedy mají menší energii např. než fotony zeleného světla (Alberts a kol., 1998). Přehled elektromagnetického vlnění ukazuje obr. 1.



Obr. 1: Světelné spektrum elektromagnetického vlnění. Oblast 400 – 700 nm odpovídá oblasti viditelného záření, tedy světla. Na měřítku dole je vidět barva odpovídající příslušné vlnové délce ve viditelném spektru záření. Zdroj <http://www.sciencedirect.com/science>

Rostliny jsou schopny využívat pro své reakce rozmezí radiace zhruba od 280 do 800 nm, tedy vyšším než je oblast viditelného záření, proto se ve fotomorfogenezi pojmem světlo rozumí elektromagnetické záření v tomto rozsahu (viz. Tab. 1.)

oblast	rozsah nm	charakteristická vlnová délka (nm)	energie v 1 molu fotonů (kJ)
UV - C	210 - 280	254	471
UV - B	280 - 320	300	399
UV - A	320 - 400	340	352
fialová	400 - 425	410	292
modrá	425 - 490	460	261
zelená	490 - 560	520	230
žlutá	560 - 585	570	206
oranžová	585 - 640	620	193
červená	640 - 740	680	176
infračervená	nad 740	1400	85

Tab. 1: Přehled vlnových délek a energie fotonů pro různé oblasti světelného spektra elektromagnetického vlnění.

Pro srovnání: za fyziologických podmínek se z 1 molu ATP hydrolyzou získá 40 – 50 kJ, což je asi pět až šestkrát méně než je energetická hodnota 1 molu fotonů v oblasti modrého světla. Spektrum viditelného světla a blízkého UV – záření nemá škodlivý efekt, protože energie 1 molu např. C-C je 348 kJ a O-H je 463 kJ. Rostliny jsou nejspíše adaptovány na oblast blízkého UV - záření. Naopak záření v oblasti UV - C a kratších vlnových délek má velmi škodlivé účinky, protože poškozuje strukturu organických molekul.

2.2 Sluneční záření

Existují dva typy světelných zdrojů – a) přírodní – např. slunce, blesk, oheň...

b) umělé – člověkem vytvořené (viz kap. 2.3)

Rostlina pro svůj vývoj z přírodních zdrojů využívá pouze sluneční záření vzhledem k jeho nepřetržitému přísunu, protože další zdroje jako oheň nebo blesk se pro svoji krátkodobost nemohou v životě rostlin uplatnit. Od Slunce k nám dopadá na povrch atmosféry záření o energii $1368 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$, což se udává jako solární konstanta – množství energie, která dopadá na

jednotkovou plochu pod úhlem 90° nad horní hranicí atmosféry. Podíl jednotlivých složek je zhruba následující: 5% UV - záření

28% patří viditelné oblasti

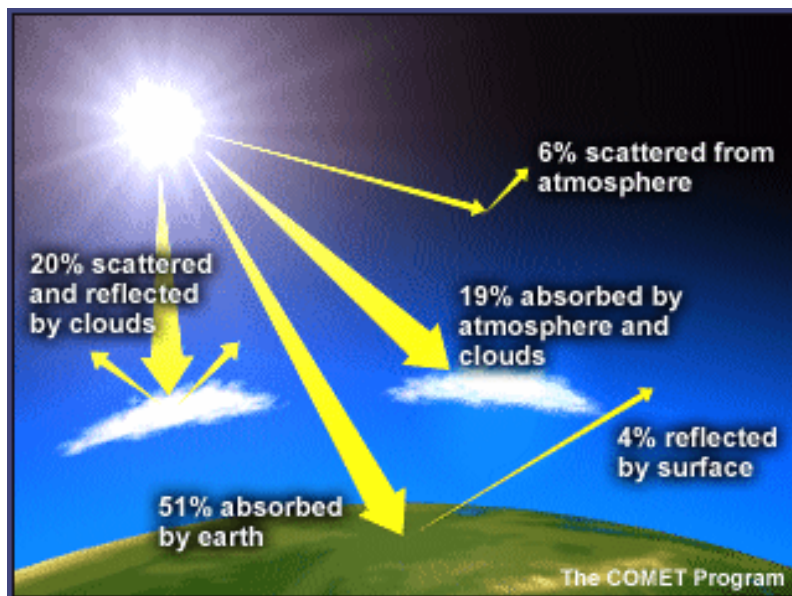
67% záření v oblasti infračervené

Na povrch planety se díky atmosféře dostane pouze něco přes 40% záření, které dopadá na povrch atmosféry. Část záření se odrazí od atmosféry zpět do vesmíru a část se při průchodu atmosférou absorbuje. To platí hlavně pro ozónovou vrstvu, která pohltí naprostou většinu záření, které má vlnovou délku menší než 300 nm. Z části také pohlcuje záření ve viditelném spektru. Molekuly CO_2 a vodní pára zase absorbují část infračerveného záření. Zastoupení složek slunečního záření se proto u povrchu a na vnější hranici atmosféry značně liší.

Záření na povrchu Země: 2% fotonů je v oblasti UV

45% patří viditelné oblasti

53% záření v oblasti infračervené



Obr. 2: Průchod slunečního záření atmosférou. 6% se odrazí od horní vrstvy atmosféry. 20% se odrazí od mraků. 19% je absorbováno atmosférou a mraky. 51% je absorbováno zemí. 4% se odrazí od povrchu.

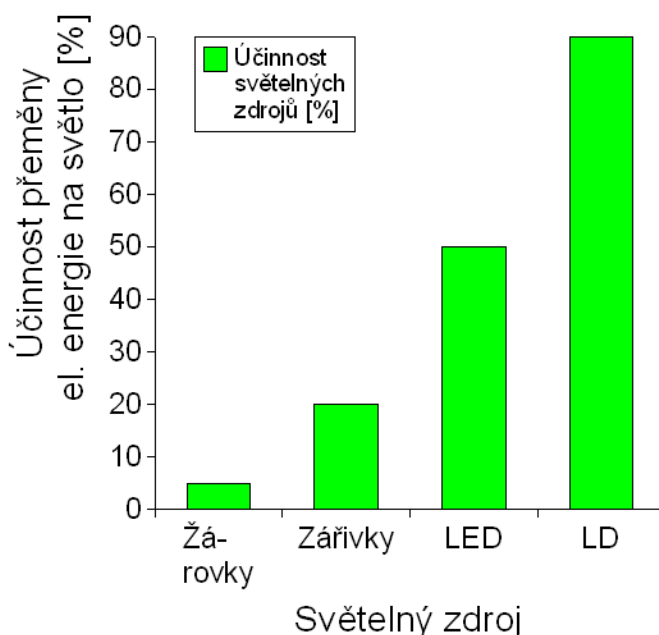
Převzato z www.ucar.edu/learn/images/radiate.gif

V přírodě se složení slunečního záření dopadajícího na zem během dne mění. Za svítání a za soumraku, když je slunce méně než 10° nad horizontem, je v globálním záření zvýšený podíl záření rozptýleného a relativně vysoká je modrá složka světla. Ve dne se zvyšuje přímé záření a převládá složka červená. Na otevřeném prostranství je poměr R/FR asi 1,15 a během dne se

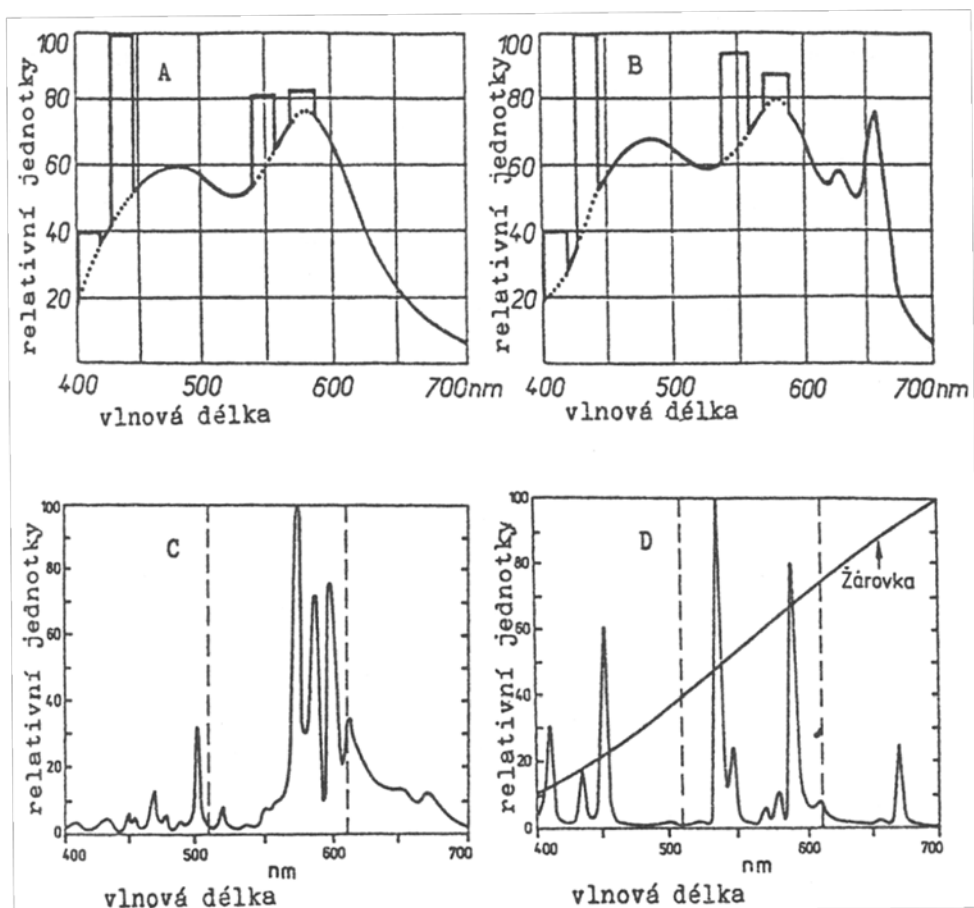
nemění. V porostu se však mění nejen celkové množství dopadajícího záření, ale i jeho složení, protože B a R jsou absorbovány fotosyntetickými pigmenty – karotenoidy a chlorofyly, FR je propouštěno a odráženo, a tak poměr R/FR klesá.

2.3 Umělé zdroje světla

V praxi se používají kromě slunečního záření také umělé zdroje. V řadě fotomorfo-genetických reakcí je potřeba určité vlnové délky, a proto bychom se měli při výběru zdroje světla těmito požadavky řídit v závislosti na fotomorfo-genetické reakci, kterou chceme docílit. V praxi se nejčastěji používají zářivky a výbojky, avšak tyto zdroje neobsahují dlouhovlnnou červenou oblast, která je v určitých fotomorfo-genetických reakcích potřebná (obr. 3). Proto se různé zdroje kombinují. Při práci s různými vlnovými délkami se často využívá také nejrůznějších filtrů, které propouští přesně požadovanou vlnovou délku. V současné době se též hojně začíná využívat LED diody (light – emitting diod). Oproti starším zdrojům světla se jeví jako mnohem výhodnější. Hlavní výhoda je především ve větší účinnosti, tedy že produkují více světla na watt energie než např. žárovky (Graf 1). Mohou vyzářít světlo v přesně požadované barvě bez použití složitých barevných filtrů. Nevýhody jsou ve vyšších pořizovacích nákladech, než mají tradiční světelné zdroje (Yeh a Chung, 2009).



Graf 1: Účinnost světelných zdrojů (LD – laserová dioda). Převzato z www.microdesinum.cz



Obr. 3: Poměrné složení zářivého toku různých zdrojů. A – zářivka Philips cool daylight, B – zářivka Philips daylight, C . halogenidová výbojka, D – sodíková výbojka a žárovka. Převzato z Pavlová 1996.

2.4 Absorpce světla

Při šíření prostorem může záření narazit na hmotu. Pak se může buďto odrazit jiným směrem, nebo projít hmotou s tím, že část záření hmota absorbuje (pohlítí). Odborněji je to fyzikální proces, při kterém je energie fotonu (světelného kvanta) pohlcena látkou, například atomem, jehož valenční elektrony přecházejí mezi dvěma úrovněmi energie. Absorpce je při fotomorfogenezi nezbytná. Rostliny obsahují ve svém těle specifické látky, které jsou schopny absorbovat různé záření různých vlnových délek. Tyto látky označujeme jako rostlinné pigmenty.

3. Rostlinné pigmenty

Pigmenty, které absorbují záření, se mohou rozdělit zhruba do tří skupin:

- 1) **Pigmenty se signální funkcí:** hlavní role je v reprodukční strategii. Má-li absorpce fotonu signální charakter pro okolí, je signál přijímán okolním prostředím (např. hmyzem) – jsou to hlavně flavonoidy nebo karotenoidy.

Pigmenty, které jsou v dalších dvou skupinách, se označují jako fotoreceptory.

- 2) **Fotoreceptory fotosyntetické:** výrazně se podílejí na zbarvení rostliny a jejich hlavní funkce je v přeměně energie a tvorbě primárních metabolitů (při fotosyntéze). Chemicky jsou dvojího typu – pyrolové deriváty a karotenoidy.

- 3) **Fotoreceptory fotosenzorické:** je jich ve srovnání s předchozími fotoreceptory velmi málo a na zbarvení orgánů ve viditelné části spektra se téměř nepodílejí. Nemění ani nepředávají absorbovanou energii, ale slouží k příjmu a zpracování signálů, které informují o vnějším prostředí.

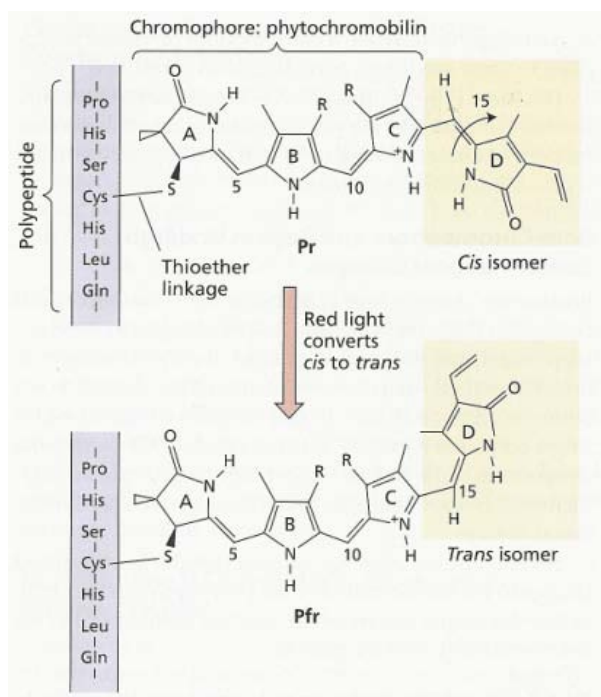
- V této práci se nadále budu soustředit na receptory především tohoto 3. typu.

Výzkumem fotomorfogeneze se zjistilo, že rostlina získává informace z okolí pomocí tří skupin fotosenzorických fotoreceptorů – fytochromy, které absorbují červené (R) a dlouhovlnné červené (FR) záření. Kryptochromy, které absorbují UV – A a modré (B) záření. Třetí skupinou jsou Fototropiny, které absorbují modré záření (Schärfer a Nagy, 2006).

3.1 Fotosenzorické fotoreceptory červeného světla

Existuje jeden typ fotosenzorického fotoreceptoru červeného světla – fytochrom. Je to jediný známý fotoreceptor, který vnímá především záření R/FR a přitom absorbuje toto záření pouze pro fotosenzorické (Takano et al., 2009). Fytochrom je relativně velký dimerický chromoprotein. Je to komplex dvou monomerů, z nichž se každý skládá ze dvou částí – chromoforu, části která absorbuje světelné záření a proteinu. Velikost monomeru se u zatím identifikovaných fytochromů pohybuje mezi 118 a 125 kDa. Chromofor, je lineární tetrapyrrol

(fytochromobilin), který je u všech fytochromů identický (Franklin a Quail, 2009). K chromoforu je kovalentně vázána proteinová část (Parks, 2003).



Obr. 4: Struktura chromoforu konformací P_R a P_{FR} . Převzato z Teiz a Zeiger, 2002.

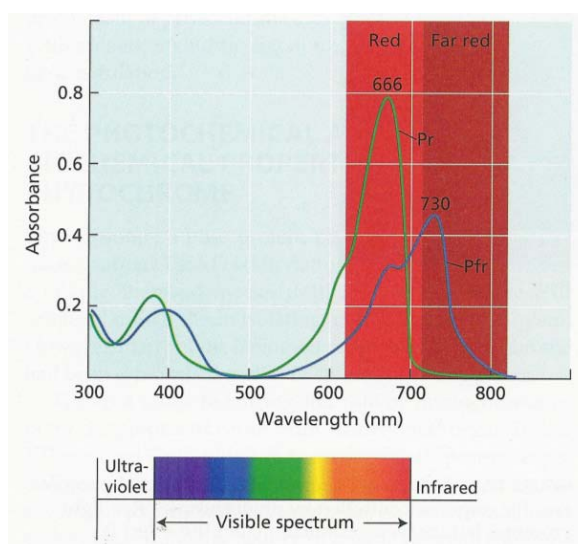
na formu P_R po absorpci fotonu z oblasti FR se nazývá **fotokonverze**. Forma P_{FR} je považována za biologicky (fyziologicky) aktivní, protože její vznik vyvolá fyziologickou reakci na světelné záření. Absorbční spektra obou forem se překrývají, a proto se fototransformací nikdy nepřemění veškeré molekuly fytochromu (Obr. 5). Při monochromatickém záření proběhne fototransformace asi u 80% molekul fytochromu P_R a opačným směrem zůstává asi 5% molekul ve formě P_{FR} . Forma P_R je poměrně stálá, zatímco forma P_{FR} se ve tmě rychle mění zpět na P_R (temnostní reverze) a zčásti se rozkládá za účasti ubiquitinu. Celkový úbytek fytochromu je pak kompenzován jeho syntézou *de novo*, při

Fytochrom existuje ve dvou vzájemně reverzibilních konformacích:

Biologicky inaktivní ($\lambda_{max} \sim 660 \text{ nm}$) P_R

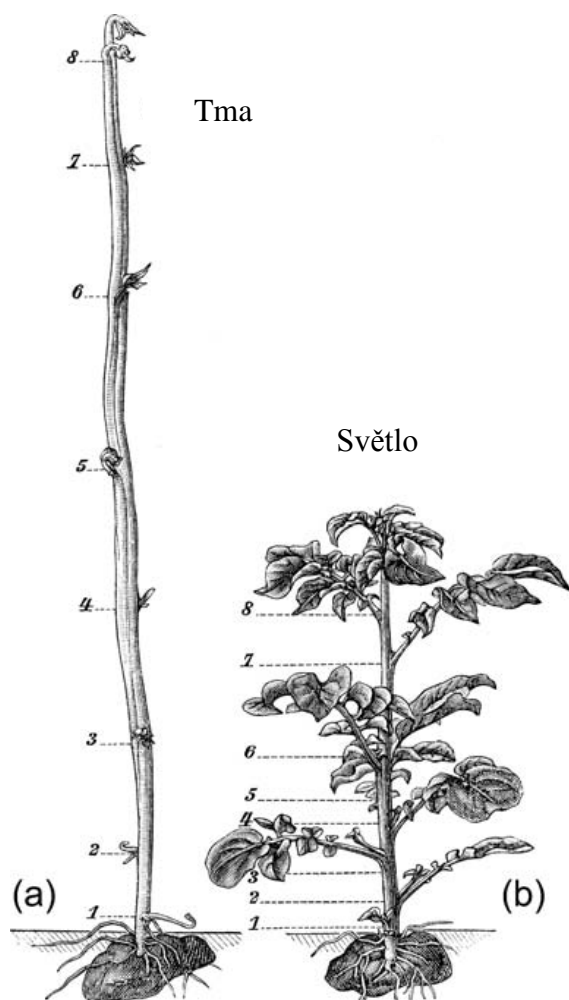
Biologicky aktivní ($\lambda_{max} \sim 730 \text{ nm}$) P_{FR}

Absorbce fotonu molekulou P_R vede ke změně konformace proteinu, který přejde ve formu P_{FR} (Obr. 4). Tato změna se nazývá **fototransformace** a probíhá velmi rychle, po absorpci proběhne tato změna již za 1 ps. Tetrapyrrolová struktura fytochromu tedy při absorpci záření o vlnové délce 660 nm mění svoji konfiguraci a po ozáření vlnovou délkou 730 nm se vrací do původní formy. Změna P_{FR}



Obr. 5: Absorbční spektrum fytochromu v konformaci P_R a P_{FR} . Převzato z Teiz a Zeiger, 2002.

kteří je receptor syntetizován ve formě P_R . Účinky vyvolané ozářením R, je možné zrušit ozářením FR jen během určité doby po ukončení působení R. Tato doba se nazývá únikový čas (escape time) a může trvat od několika minut do několika hodin.



Obr. 6: Vývoj rostliny za rozdílných světelných podmínek. A – růst ve tmě. B – růst na světle. Převzato z Kutschera, 2009.

v rostlinách, které jsou etiolované (viz kapitola 4). Rostlina, která je vystavena světelnému záření, obsahuje ve svých buňkách typ II. Ten je zastoupen převážně fytochromem B (ale také fytochromy C – E) (Parks, 2003).

Poměr zastoupení mezi typem I a II je tedy velmi silně ovlivněn světelnou situací (Obr. 6). Každý fytochrom působí na růst a vývoj rostliny jinak. Pokud rostlina roste ve tmě, má ve

V rostlině není pouze jeden druh fytochromu, ale celá skupina, kde se od sebe jednotlivé fytochromy odlišují složením proteinové části, která je kódována různými geny (Azari et al., 2010). Po přečtení kompletní genomové sekvence se molekulárním výzkumem u *Arabidopsis thaliana* se zjistilo, že existuje skupina pěti různých variant označovaná jako fytochrom (phy) A – E (Takano et al., 2009). U krytosemenných se fytochrom C, D a E se vyskytují pouze v některých taxonomických skupinách, fytochrom A a B jsou zastoupeny v celém oddělení a jsou evolučně původní (Mathews, 2010).

Většina biofyzikálních charakteristik je známa pro fytochromy A a B (phyA a phyB), které jsou zároveň nejvíce prozkoumané.

V rostlině se vyskytují dva hlavní typy fytochromů. Typ I je reprezentován fytochromem A a nacházíme ho

svém těle větší množství fytochromu A a její tělo má jiný tvar než rostlina, která rostla na světle a má tudíž ve svých buňkách větší množství fytochromu B. V následujících podkapitolách se zaměřím na dva nejčastěji zastoupené fytochromy v rostlinách a jejich účinky.

3.1.1 Fytochrom A

Fytochrom A je primárně zodpovědných za vnímání FR záření v reakcích na vysokou ozářenost (HFR – viz kap. 3.1.4). Je jeden z nejdůležitějších fotoreceptorů v rostlině a jako jediný dokáže zprostředkovávat informaci o FR (Weller et al., 2004). Fytochrom B ani ostatní fytochromy ho nejsou schopny nahradit (Pavlová, 2002). Tyto reakce regulují mnoho aspektů v rostlinném vývoji – např. deetiolizace, inhibice prodlužování hypokotylu, změny v genové expresi, syntéze anthokyanu, atd...(Weller et al., 2004). Fytochrom A také zprostředkovává VLFR (viz kap. 3.1.4) v etiolovaných rostlinách a je důležitý při vnímání délky dne. Rostliny, které rostou ve tmě, mají fytochrom A prezentovaný ve formě P_R lokalizovaný v cytosolu. Světlem navozený stav P_{FR} zahájí rychlou migraci phyA do jádra (Nagy and Schäfer, 2002).

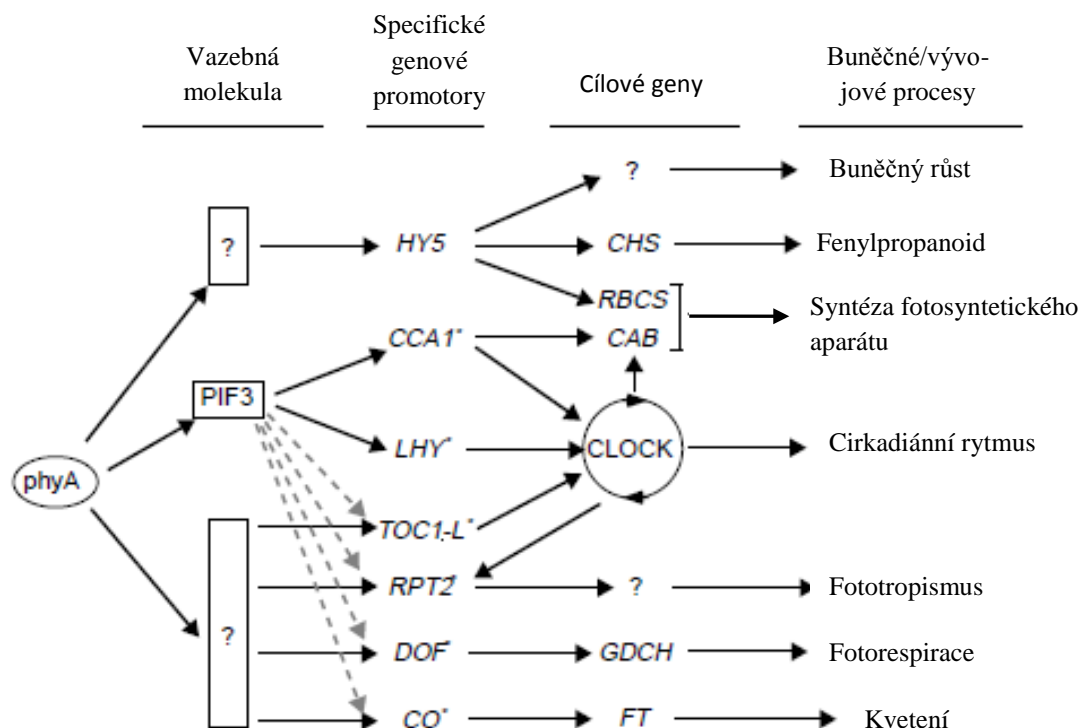
3.1.2 Fytochrom B

Fytochrom B je pro rostlinu důležitý, pokud její vývoj probíhá za světelných podmínek. Ve velkém množství reakcí působí jako antagonist fytochromu A. Fytochrom B přijímá a přenáší informaci o R a není v této funkci fytochromy A, C, D, E plně zastupitelný (Pavlová, 2002). Fytochrom B je v mnoha reakcích doprovázen fytochromy C – E a v některých případech bez přítomnosti těchto fytochromů není schopen vytvořit patřičnou fyziologickou reakci (Mathews, 2010). Bez fytochromu B není rostlina schopna deetiolizace (viz deetiolizace, kap. 4.) (Franklin and Quail, 2009) a fytochrom B je také považován za hlavní fytochrom, který je odpovědný za adaptaci na stín (shade avoidance) (Franklin, 2003). Funkce fytochromu B byly dokázány na fytochrom B - deficientnímu mutantu *arabidopsis thaliana*, kde se dokázalo, že deficiencie tohoto fytochromu vede k vývoji habitu typického pro rostliny, které jsou etiolované (prodloužené tělo rostliny, redukovanou listová oblast, zvětšení apikální dormance a brzké kvetení). Díky fytochromu B rostlina dokáže vnímat i okolní rostliny tím, že fytochrom B vnímá poměr R/FR signálů, které přichází z FR bohatého světla odraženého

nebo procházejícího skrz listy okolních rostlin (Franklin, 2003). PhyB hraje velkou roli v LFR působení na klíčení semen. Fytochrom B je lokalizován ve své aktivní formě v jádře buňky, kde se účastní buněčné signalizace (Smith, 2000).

3.1.3 Mechanismus účinku fytochromu

Fytochrom reaguje na signál záření vratnou změnou své struktury. Příjem signálu spustí změnu struktury fytochromu a ta je pak interpretována v signálních cestách. Regulace mnohých účinků fytochromu se účastní ionty vápníku. Zpočátku se věřilo, že fytochrom se váže na membránu a v důsledku změny jeho struktury se mění permeabilita membrán a tok iontů, zejména vápníku. Po prokázání lokalizace fytochromu v cytoplazmě byla tato domněnka zpochybněna, ale účast vápníku v řadě procesů regulovaných fytochromem je nepochybná. Příjem signálu probíhá na N-konci molekuly fytochromu, zatímco přenos signálu je spojována s C-koncem a pravděpodobně zahrnuje fosforylace dosud neidentifikovaných proteinů; fytochrom tedy působí jako proteinkináza. Fytochrom indukuje syntézu řady proteinů (enzymů) a naopak syntézu jiných inhibuje. Fytochrom je ve své aktivní formě přenes do jádra, kde díky specifickým vazebným molekulám spouští expresi genů a tím i potřebnou fyziologickou odezvu (Obr. 7). Celkový sled signálů od změny struktury fytochromu až po specifické sekvence promotorů však není dosud dost dobře znám. Fytochrom inhibuje svoji vlastní syntézu: po ozáření R koncentrace mRNA pro fytochrom velmi rychle klesá (během 15 minut). Znamená to, že geny pro fytochrom podléhají autoregulaci. Při úvahách o mechanismu působení fytochromu nelze opomenout ani jeho vliv na koncentraci fytohormonů. Po ozáření R se často zvyšuje obsah giberelinů a cytokininů, tvorba etylenu v etiolovaných rostlinách stoupá a v zelených klesá



Obr. 7: Schéma transkripční sítě fytochromu A. Na místě otazníků jsou dosud neznámé vazebné molekuly pro fytochrom A, nebo cílové geny, které ovlivňují buněčné/vývojové procesy. Převzato z Quail, 2002.

3.1.4 Reakce fytochromu na různé intenzity záření

Fytochrom je schopen reagovat i na velmi slabou ozáření, od $0,01 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Protože taková ozáření je hluboko pod hodnotou vyžadovanou pro fotosyntézu, lze podle intenzity použitého záření odlišit vlivy zprostředkované fotosyntézou od vlivů ostatních. Podle prahové hodnoty intenzity ozáření nutné k vyvolání dané odezvy lze fytochromem řízené reakce rozdělit na několik typů (Procházka a kol., 1998):

- Odezvy na velmi nízkou prahovou ozáření - VLFR – very low fluence responses. V nich reaguje již na ozáření $0,1 \text{ nmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Příkladem je vnímání záření při svítání. Tyto odezvy není možné ovlivnit ozářením FR, neboť při nich je pouze nepatrné množství fytochromu ve formě P_{FR} . Podmínkou je vysoká citlivost rostliny ke světelnému signálu.

b) Odezvy na nízskou prahovou ozáření – LFR – low fluence responses.

Vyvolána krátkodobým působením R (nejčastěji 660 nm) nízkých intenzit. Prahová hodnota zářivého toku je asi $1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Tyto reakce lze revertovat působením FR (nejčastěji o vlnové délce 730 nm). Mezi tyto odezvy patří většina „klasických“ fotoreverzibilních reakcí, např. stimulace klíčení, inhibice kvetení krátkodenních rostlin apod.

c) Odezvy na vysokou prahovou ozáření – HFR – high fluence responses.

Tyto odezvy vyžadují obvykle dlouhodobé působení ozáření, které je vyšší než $10 \text{ nmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Mají akční spektrum s maximy v oblasti FR a B a nejsou fotoreverzibilní. Regulace těchto procesů se zřejmě účastní fytochrom spolu s receptorem pro modré záření. Takovou reakcí je např. tvorba antokyanů, zvětšování děloh nebo inhibice prodloužení hypokotylu.

3.2 Receptory modrého světla

Záření v modré oblasti spektra (380 – 450 nm) vyvolává u rostlin obecné fyziologické reakce, které se projevují na různých úrovních a s různou intenzitou, která se v ontogenezi může měnit. Charakteristické pro B jsou pohybové reakce – fototropismus, otevírání průduchů, přemísťování chloroplastů, nebo u nižších rostlin i fototaxe, v nichž mají signály z oblasti B svrchované postavení. Fototropismus je spouštěn jednostranným ozářením či působením gradientu ozáření a jeho akční spektrum ukazuje, že je spouštěn zářením v modré oblasti. U rostlin, jejichž vývoj probíhal ve tmě či v červeném záření, vyvolá krátkodobé ozáření B téměř okamžitou redukci prodloužení stonku a také otevření průduchů. V řadě fyziologických dějů interaguje modré záření se zářením červeným (Charterjee, 2006). Fytochrom má vedlejší absorpční maximum také v modré oblasti spektra, a proto může zprostředkovávat určité reakce (Liscum et al., 2003). Při fototropických reakcích fytochrom ovlivňuje citlivost rostlin k působení modrého záření (Procházka a kol., 1998). Receptor modrého záření reaguje obvykle i při velmi nízkých dávkách ozáření, tedy v reakcích typu VLFR, a mohl by se tak účastnit v reakcích rostlin na zastínění (shade avoidance) nebo také na percepci svítání a stmívání.

Původně se předpokládalo, že pro všechny reakce na B existuje jeden společný fotoreceptor, který byl pracovním názvem kryptochrom, avšak dlouho se jeho existenci nedařilo přímo dokázat, a proto byl přijímán pouze jako teoretický fotoreceptor. Při studiu fototropismu se zjistilo, že koleoptile v místě nejcitlivějším ke světelnému signálu mají vysoký obsah karotenoidů, a tak se dlouho předpokládalo, že chromofor kryptochromu má charakter karotenoidů. Zjištění, že akční spektra reakcí na B přesahují do oblasti záření UV-A, vedlo k alternativní představě, že se může jednat o látku flavinového typu (Hertel, 1980). V současné době už bylo jasně detekováno několik kryptochromů, které budou popsány v následující podkapitole.

3.2.1 Kryptochromy

V r. 1980 byl izolován mutant *Arabidopsis thaliana*, který se jevil jako necitlivý k modrému světlu, neboť růst jeho hypokotylu nebyl modrým světlem inhibován. Mutant byl označen *hy4* (Koornneef et al., 1980) a jeho molekulárně biologická analýza vedla k identifikaci fotoreceptoru pro modré světlo a záření UV-A, který byl nazván kryptochrom (Ahmad a Cashmore, 1993).

Kryptochromy jsou signální molekuly především pro růst a vývoj rostliny během deetiologie, například pro inhibici dlouhivého růstu hypokotylu a jeho napřimování z původní stočené polohy, pro otevírání děloh a jejich růst do plochy a pro tvorbu řapíku. Signály mohou též ovlivňovat indukci syntézy anthokyaninů a ovlivňovat velikost fototropických reakcí. U *Arabidopsis thaliana* byly nejprve objeveny dva kryptochromy (*cry1* a *cry2*), které se liší svým C – koncem (Lin a Shalitin, 2003). Později byly objeven další kryptochrom – kryptochrom 3 (Platten, 2005). Vyskytují se v rostlinách po celé délce trvání ontogeneze na světle i ve tmě a můžeme je najít ve všech částech rostliny. Jsou to flavoproteiny, které se velmi podobají DNA fotolyasam, ale liší se ve své aktivitě (Lin and Todo, 2005). Kryptochromy nekovalentně vážou FAD, vazba flavinu ve formě semichinonu je velmi stálá. Kryptochrom 1 je velmi stálý a jeho množství neovlivňuje světelná situace na stanovišti. Kryptochrom 2 je na světle labilní a během hodiny jeho množství velmi razantně klesá na setrvalý stav. Působení kryptochromu 2 je důležité v růstových reakcích typu VLFR při deetiolizaci. Kryptochromy iniciují různé reakce v modrém světle samy, avšak za určitých situací mohou reagovat spolu s fytochromy (Chatterjee, 2006). Například u *Arabidopsis* při

zahájení kvetení pomocí kryptochromu 2 a fytochromu A působí fytochrom B jako antagonist a má tak inhibiční efekt (Valverde et al., 2004). Kryptochromy, podobně jako fytochromy, zprostředkovávají signál pro vazbu mezi vnějším střídáním světla a tmy a endogenním oscilátorem, který měří čas – podobný mechanismus můžeme nalézt i u zvířat, kde hraje roli v cirkadiánním rytmu (Platten, 2005). Kryptochrom 1 je za tmy lokalizován v jádře. Pokud je aktivován zářením přesouvá se do cytoplazmy. Kryptochrom 2 je za všech podmínek umístěn v jádře. Kryptochrom 3 je součástí dvou organel – chloroplastu a mitochondrie.

3.2.2 Fototropin

Fototropin je protein o velikosti 120 kDa, který signalizuje modré ozáření. Proteinový N-konec obsahuje dvě identické sekvence LOV1 a LOV2 (light oxygen voltage). Tyto sekvence mohou interagovat s flaviny a fungují jako vazebná místa pro chromofor, ke kterému je nekovalentně vázán FMN (flavinmononukleotid) (Liscum, 2002). Cystein, který je důležitý pro interakci s chromoforem, leží v krátké hydrofóbní oblasti, která je zanořena do proteinu. V doménách s chromoforem pak probíhá vlastní uzavřený cyklus. Po absorpci záření se mezi FMN a cysteinovým zbytkem fototropinového proteinu tvoří stabilní adukt, v němž už FMN není další absorpce schopen (Pavlová, 2002). Po vstupu do tmy se schopnost absorpce záření opět obnovuje. Výzkumem se objevili dva druhy fototropinu označovaný jako phototropin 1 a 2 (phot1 a Phot2). U *Arabidopsis* phot1 a Phot2 se hlavně podílejí na fototropizmu, ale regulují i jiné fyziologické děje vyvolané modrým zářením. Fototropiny regulují otevírání květů, pohyb chloroplastů, pohyb listů a inhibici růstu stonku. Fototropin lze najít ve všech částech rostlinné buňky, avšak přesný mechanismus jeho pohybu zatím neznáme (Holland et al., 2009)

3.2.3 Mechanismus účinku modrého záření

Rostliny mohou reagovat na modré záření třemi možnými mechanismy (Procházka a kol., 1998):

- 1) Při působení na otevírání průduchů indukuje modré záření téměř okamžitou hyperpolarizaci plazmatické membrány svěřacích buněk, která je následována otevřením draslíkového kanálu, tokem draselných iontů do svěřacích buněk a výtokem protonů
- 2) Při studiu inhibice dlouhivého růstu modrým zářením byla zjištěna, podobně jako u záření červeného, aktivace některých genů a tvorba nových proteinů
- 3) Dalším velmi často pozorovaným účinkem modrého záření je aktivace tzv. G-proteinů, tj. proteinů vázících a hydrolyzujících guanozintrifosfát (GTP). Aktivace G-proteinů může proběhnout i *in vitro* v izolovaných membránových preparátech. To by svědčilo o tom, že v těchto preparátech je patrně vázán i receptor modrého záření, po ozáření B také často nacházíme změnu ve fosforylaci bílkovin, G-proteinů (signální řetězce obecně obsahují receptor signálu, G-protein a klíčový enzym, který přímo či nepřímo dává vznik druhým posílům – second messenger). Druhý posel pak obvykle vyvolá změnu fosforylace bílkovin.

4. Deetiologizace

Rostliny, u nichž proběhnul vývoj ve tmě, jsou etiologizované. Pokud se rostlina vyvíjí ve tmě, tak „investuje“ svůj rezervní materiál, který je uložený v zásobních tkáních, do dlouhivého růstu internodií, zatímco tvorba fotosyntetického aparátu je potlačena – netvoří se chlorofyl a listy jsou zakrnělé (Obr. 6 - 8). Dvouděložné etiologizované rostliny se vyznačují tím, že mají prodloužené části stonku jako hypokotyl, epikotyl, internodia. Charakteristicky je zakřivena nejmladší stonková část pod vzrostným vrcholem, dělohy rostliny jsou malé a přiložené k sobě, v pozdějším stadiu se tvoří listy bez řapíků s redukovanými čepelemi, které přiléhají ke stonku (Hecht, 2007). Na rozdíl od dvouděložných mají jednoděložné rostliny naopak prodloužené listy, často po délce stočené, u trav jsou zpočátku zakryté koleoptilí. Etiologizované krytosemenné rostliny nemají chlorofyl, mají bledě žlutou barvu, není vyvinut fotosyntetický aparát a z protoplastidů se vyvíjejí etioplasty. Po přechodu ze stálé tmy na světlo

(deetiolizace) rostliny začínají okamžitě se syntézou chlorofylu, proteiny fotosyntetického aparátu, enzymy Calvinova cyklu, v protoplastidech nebo etioplastech se začíná s tvorbou fotosyntetických struktur, pod vzrostným vrcholem se narovnává zakřivení stonku, zastavuje se elongace stonkových částí, u dvouděložných rostlin začnou čepele listů růst do plochy a tvoří se řapíky. Pokud se ovšem rostlina, jejíž vývoj probíhal na světle, dostane do tmy, dojde k etiolizaci. V jejím těle pak dojde ke změnám, které vedou k vývoji, který je typický pro etioloizované rostliny. Jednoděložné rostliny zastavují dlouhivý růst listů a jejich čepele se rozvíjejí do plochy. Podle světelných podmínek se v pokračujícím vývoji formuje habitus a vnitřní struktura rostlin. Rostliny jsou schopny vnímat a reagovat na změny světelných podmínek způsobených blízkostí jiných rostlin (změna poměru R/FR) velmi záhy, i v době, kdy sousední rostliny ještě nepůsobí výrazné snížení fotosynteticky aktivního záření (Ballaré, 1999). Některé druhy rostliny reagují na zastínění porostem tvorbou dlouhých internodií a řapíků, zvýšením apikální dominance, urychlením kvetení, sníženou tvorbou plodů a semen.



Obr. 8: Vývoj rostliny za rozdílných světelných podmínkách. Vlevo: vývoj ve tmě. Vpravo: vývoj na světle. Zdroj www.botit.botany.wisc.edu

4.1 Plastogeneze

Plastogeneze je jedním z nejdůležitějších dějů, pokud se rostlina dostává do fotosynteticky aktivního prostředí a hraje tak hlavní roli při deetiolizaci. Chloroplasty se vyvíjejí

z protoplastidů, z nichž však ve tmě vznikají etioplasty, orgány charakterizované strukturálně plastidovým stromatem, prolamelárním tělískem a membránovými útvary – protylakoidy. Obsahují vlastní DNA, RNA a ribozomy i řadu komponent pro tvorbu chloroplastů původem jak z plastidového, tak z jaderného genomu. Klíčovým momentem přeměny etioplastu v chloroplast, k němuž dochází pod vlivem viditelného záření, je indukce syntézy chlorofylu a bílkovin světlosběrného komplexu (PSI a PSII) (Waters and Langdale, 2009). Prekurzor chlorofylu, protochlorofylid, je obsažen v etioplastu, nikoliv však bílkoviny světlosběrného komplexu ani jejich mRNA. Účinkem záření, které je absorbováno protochlorofylidem (působí jako primární receptor), dochází k jeho redukci na chlorofylid. Fytochrom reguluje především rychlost akumulace chlorofylu a syntézu bílkovin světlosběrného komplexu PSII. Pod kontrolou fytochromu je dále proteosyntéza struktur, na nichž probíhá fotolýza vody (OEC – oxygen evolving complex), syntéza ferredoxinu, malé podjednotky Rubisco a chloroplastové glycerinaldehyd-3-fosfátdehydrogenázy (Waters and Langdale, 2009).

5. Fotoperiodismus

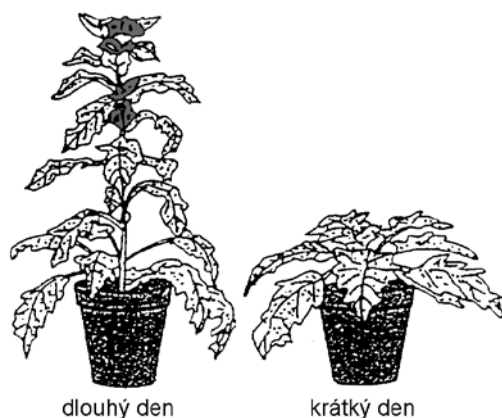
Fotoperiodismus je vývojová reakce rostlin na délku dne, tj. na dobu denního ozáření. Fotoperiodické reakce rostlin zahrnují schopnost rozlišovat mezi zářením a tmou, vnímat čas a reagovat na změny doby ozáření morfogenetickými změnami. Fotoperioda je nejspolehlivějším ekologickým signálem, který rostliny informuje o ročním období a jako taková určuje u značné části rostlinných druhů trvání vegetativní fáze vývoje a řídí přechod ke kvetení. Délka dne se nejvýrazněji projevuje ve fotoperiodické květní indukci. Kvetení není však pouze jediným procesem, který je ovlivněn fotoperiodou. Délka dne ovlivňuje i velké množství dalších růstových i vývojových procesů: klíčení, vegetativní růst, habitus rostliny, vegetativní rozmnožování, opad listů nebo nástup dormance. Například internodia mnohých rostlin jsou během krátkého dne často kratší. U jahodníku (*Fragaria*) je tvorba stonků stimulována při dlouhém dni. Krátkodenním režimem je podporována tvorba hlíz řady druhů.

Fotoperiodická klasifikace rostlin:

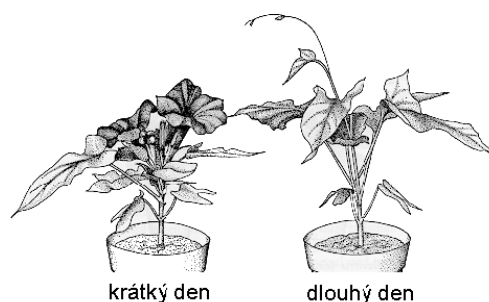
- A) Dlouhodenní rostliny – vstup do generativní fáze se zrychluje tím více, čím je delší den. Kvalitativně dlouhodenní rostliny nejsou schopny kvést, pokud délka dne nedosáhne kritické hodnoty, do té doby setrvávají ve vegetativní fázi. Mezi dlouhodenní patří např. pšenice, žito, oves, ředkvička, salát, špenát a také *Arabidopsis thaliana*.
- B) Krátkodenní rostliny kvetou je-li skutečná fotoperioda kratší než kritická délka dne. Na delších fotoperiodách již nejsou schopny kvést. Patří sem např. kukuřice, rýže, konopí, atd.
- C) Rostliny neutrální k délce dne. Jejich přechod do reprodukční fáze probíhá autonomně, bez ohledu na délku dne.

Pokusy v laboratorních podmínkách ukázaly, že tma musí trvat určitou dobu. Záleží také na délce a spektru světla, které předchází tmě.

Rostliny připravující se ke kvetení často mění velmi nápadně celý svůj růst. Zvlášť výrazné je prodlužování stonku u dlouhodenních rostlin (obr. 9 - 11)



Obr. 9: Dlouhodenní rostlina *Hyoscyamus niger* z dlouhého dne s prodlouženými internodii a založenými květy v úžlabích horních listů; srovnání s vegetativní růžicí listů. Převezato z: <http://kfr.prf.jcu.cz/?act=2>.

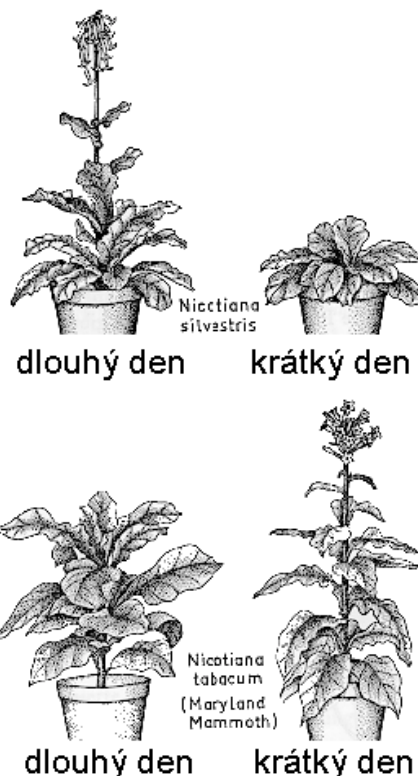


Obr. 10: Krátkodenní rostlina *Pharbitis nil* vystavena jednomu krátkému dni ve fázi děložních listů kvete, kdežto kontrola z dlouhého dne roste jako vegetativní. Převezato z: <http://kfr.prf.jcu.cz/?act=2>.

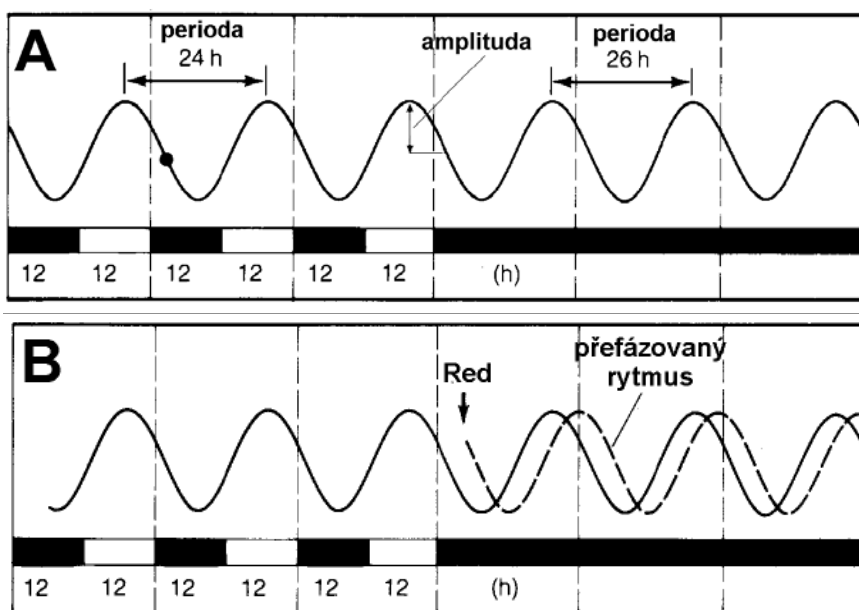
Podstatou měření délky dne a noci ve fotoperiodismu je interakce přímé reakce na světlo (zprostředkované fotoreceptory ze skupin fytochromů a kryptochromů) a cirkadiálním biologickým rytmem.

5.1 Cirkadiální rytmicita

V živém organismu má každý fyziologický děj zpravidla rytmický charakter, který z velké části vyplývá ze závislosti životních aktivit na střídání dne a noci. Oscilace dějů, které jsou pod vlivem střídání světla a tmy, mají proto periodu, která se blíží 24 hodinovému astronomickému dni. Oscilace mnoha dějů může pokračovat i poté, co je rostlina přenesena do stálých podmínek. Rytmus, který tak pokračuje v konstantních podmínkách, se nazývá rytmus endogenní. Endogenní rytmus má periodu, která není přesně 24 hodinová, ale k této hodnotě se přibližuje, je to rytmus cirkadiální. Amplituda endogenního rytmu se dříve nebo později v konstantních podmínkách zmenšuje a



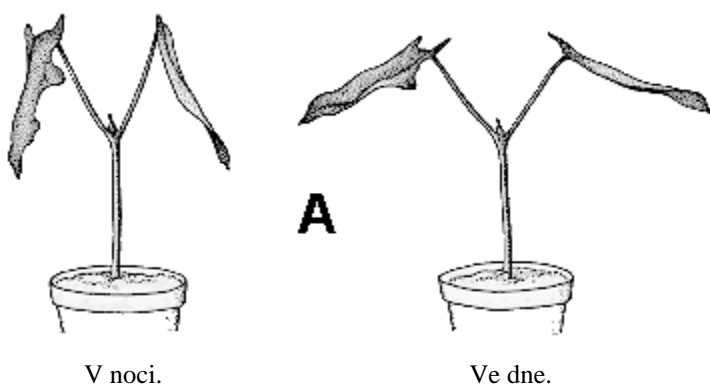
Obr. 11: Dlouhodenní tabák *N. silvestris* a krátkodenní tabák *N. tabacum* na dlouhém dni (vlevo) a na krátkém dni (vpravo). Převzato z : <http://kfr.prf.jcu.cz/?act=2>.



Obr. 12: **A** - Rytmus navozený střídáním 12h světla a 12h tmy má periodu 24 h. Po přenesení do stále tmy běží rytmus endogenní s periodou poněkud odlišnou - cirkadiální, **B** - Fázi rytmu je možné posunout působením dostatečně velké energie červeného záření (R). Převzato z : <http://kfr.prf.jcu.cz/?act=2>

rytmus odeznívá. Po celou dobu trvání rytmu jeví perioda značnou stálost. Fázi endogenního rytmu lze posunout pomocí světelného, teplotního či jiného signálu. Příkladem světelného podnětu je působení dostatečně velké energie červeného záření (R) (obr. 13). V přírodě je cirkadienní rytmus seřizován každý den na periodu 24 hodin. Světelný signál přijímají fotoreceptory: v případě cirkadiálních rytmů fytochromy, kryptochromy a rovněž specializované světločivné proteiny z rodiny ZEITLUPE.

První fyziologické děje, na kterých byly popsány endogenní cirkadiální rytmy rostlin, byly spánkové pohyby listů (Obr. 14). V přírodě listy některých druhů (hojně např. z čeledi bobovitých) svými pohyby reagují na den a noc. Po přenesení rostliny do stálé tmy tyto pohyby listů neustále pokračují ještě několik dní. Pohyb listů je v závislosti na druhu rostliny vyvolán buď růstovými pohyby (nestejná rychlost prodlužovacího růstu na spodní a horní straně řapíku) nebo změnami objemu buněk v tzv. pulvinu na bázi listových řapíků. Tyto změny objemu jsou důsledkem transportu vody přes cytoplazmatickou membránu buněk pulvinu. Příčinou transportu vody jsou změny osmotického tlaku způsobené výdejem a příjmem draslíkových iontů. Hlavním motorem tohoto procesu je protonová pumpa, jejíž činnost má rytmický charakter. Ohyb listu v pulvinu je podpořen také tím, že fáze rytmu na straně odvrácené a přivrácené ke stonku jsou proti sobě posunuté. Tento proces je spouštěn a korigován světelným signálem, který je přijímán fytochromem, má výraznou reakci v červené oblasti (660 nm) spektra a je vratný světlem FR. Endogenní rytmus reakcí na modré světlo mají změny turgoru, které řídí otevírání a zavírání průduchů v průběhu dne.



Obr. 13: Spánkové pohyby listu. Rozdíly mezi dnem a nocí. Zdroj: <http://kfr.prf.jcu.cz/?act=2>

6. Fototropismus

Fototropismus je specifický typ pohybové reakce, kdy se rostliny ohýbají směrem ke zdroji světla. Rostlina rozezná nejen samotný světelný podnět, ale také dokáže určit polohu zdroje a reagovat na ni. V rostlině se určení polohy zdroje projevuje jako gradient toku fotonů. Fototropismus je obecný typ ekologické adaptace, který je zásadní především u klíčících rostlin. Jeho hlavní funkce je v co nejrychlejších dosažení prostředí, kde může rostlina začít s fotosyntetickou aktivitou. Tento jev je nejčastěji studován na hypokotylech nebo koleoptiliích etiolovaných klíčících rostlin, protože mladé rostliny jsou fototropicky velmi senzitivní. Ohýbají se především stonkové části (obr. 14), ale při tzv. negativním fototropismu se kořeny také ohýbají a to směrem od zdroje záření. Ohyb vzniká rozdílným růstem buněk. Buňky blíže k podnětu se prodlužují méně a pomaleji než buňky od zdroje záření vzdálenější. (Pavlová, 2002). Velikosti ohybu je závislá na síle podnětu, u koleoptilí se v závislosti na intenzitě záření obvykle vyskytují dvě vlny citlivosti, které se projevují velikostí zakřivení, tzv. první a druhou pozitivní reakcí, mezi nimiž je oblast nižší citlivosti, označovaná jako reakce (fáze) negativní (Celaya, 2005). Fototropismus je velmi komplexní fyziologický děj, který je řízen specifickými fototropickými fotoreceptory. Akční spektrum má hlavní maximum (450 nm) a dva vedlejší vrcholy (430 a 470 nm) v modré oblasti, nevýrazný přesah do zelené a široký ale nízký vrchol křivky v oblasti záření UV-A (kolem 380 nm) (Janoudi et al., 1997, Liscum a Stowe-Evans, 2000). Senzitivita k signálu se snižuje s délkou jeho trvání a je ovlivněna dalšími signály, které zprostředkují kryptochromy i fytochromy (Casal, 2000). Receptory, které jsou specifické pro vnímání směru záření od podnětu, byly dlouho neznámy. Zprávy o proteinu vázaném na membránu, jehož fotofosforylace koreluje s fototropickým zakřivením, se objevily v první polovině 90. let (Palmer et al. 1993). Analýza mutantu *nph1* (*non-photo-tropic hypocotyl*) u *Arabidopsis*, který postrádal fototropickou reakci, vedl k identifikaci jednoho z receptorů, který byl nazván fototropin (Liscum a Briggs, 1995).



Obr. 14: Ohyb rostliny směrem ke zdroji světla. Převzato z www.mg1.photographersdirect.com

7. Fotonastie

Fotonastie jsou pohyby částí rostliny vyvolané světelným podnětem, ale které nejsou směrově orientované. Projevují se například nestejným růstem na protějších stranách orgánu. Nejčastěji jsou fotonastie způsobeny změnami objemu motoricky specializovaných buněk a změnou turgoru v buňkách. Příklady fotonastií se nejčastěji uvádějí na pohybech květů a změny v postavení listů. Pohyby listů nebo lístků jsou působeny reverzibilními změnami objemu motorických buněk, které tvoří útvar, který je umístěn na bázi řapíku zvaný polštářek (pulvinus) (Taiz a Zeiger, 2002). Ve struktuře pulvinu jsou dvě části, které jsou stavěny proti sobě jak pozičně, tak i funkčně – flexor a extensor. Buňky extensoru na světle zvětšují svůj objem a při otevírání listů zaujímají horizontální pozici. V té době se buňky flexoru začínají smršťovat. Při zavírání listů zvětšují svůj objem zase flexory a tím listy zaujímají vertikální pozici. Při této situaci se extensory smršťují. Pokud rostlina přechází ze tmy na světlo, je v bílém světle hlavní účinnost B. Pokud rostlina přechází ze světla do tmy, je tato změna registrována fytochromem. Na stejné světelné signály reagují buňky flexorů a extensorů opačně (Obr. 13, 15).



V noci.

Ve dne.

Obr. 15: Spánkové pohyby listů.
Převzato z Kutschera, 2009.

8. Zařazení tématu fotomorfogeneze do gymnaziálního vzdělávání

8.1 Systém kurikulárních dokumentů

Národní program rozvoje vzdělávání v ČR (v tzv. Bílé knize) formuluje nové principy kurikulární politiky, které jsou zakotveny v zákoně č. 561/2004 Sb., zákon o předškolním, základním, středním, vyšším odborném a jiném vzdělávání, a do vzdělávací soustavy tak zavádí nový systém kurikulárních dokumentů pro vzdělávání žáků od 3 do 19 let. Veškeré kurikulární dokumenty byly vytvořeny pro státní a školní úroveň. Pro státní úroveň byl vytvořen Národní program vzdělávání (NPV) a rámcové vzdělávací programy (RVP). Požadavky na vzdělávání jsou u NPV platné ve vzdělávání jako celek. Na rozdíl od NPV dokumenty RVP vymezují závazné rámce pro jeho jednotlivé etapy (pro předškolní, základní a střední vzdělávání). Na jednotlivých školách se vzdělávání vytváří podle Školních vzdělávacích programů (ŠVP). Školní vzdělávací program si každá škola vytváří libovolně sama, avšak podle zásad stanovených v příslušném RVP.

Rámcové vzdělávací programy

V roce 2007 byl Ministerstvem školství, mládeže a tělovýchovy schválen Rámcový vzdělávací program pro gymnaziální vzdělávání (RVP G), který je určen pro čtyřletá gymnázia a vyšší stupeň víceletých gymnázií.

Obecná část RVP G vymezuje pojetí a cíle vzdělávání a klíčové kompetence – souhrn vědomostí, dovedností, schopností, postojů a hodnot, kterých by měl žák za dobu studia dosáhnout. Vzdělávací obsah, který je tvořen očekávanými výstupy a učivem, potom určují vzdělávací oblasti (v nichž jsou začleněny odpovídající vzdělávací obory) a průřezová témata. Průřezová témata se stala ve vzdělávání novým prvkem a jejich obsah je tvořen z aktuálních otázek týkajících se světových problémů. Kladou důraz zejména na multikulturní, demokratický, globální a proevropský aspekt výchovy a vzdělávání. V RVP G je učivo závazné a je třeba naplnit všechny jeho body.

Školní vzdělávací programy

Od 1. 9. 2007 začala gymnázia vytvářet své školní vzdělávací programy tak, aby podle nich mohla nejpозději od 1. 9. 2009 vyučovat. Tvorba ŠVP musí vycházet v souladu s RVP G i v souladu s obecně platnými právními předpisy. Při tvorbě ŠVP vycházejí víceletá gymnázia z požadavků RVP ZV a z požadavků RVP G.

Podle školních vzdělávacích programů se uskutečňuje vzdělávání v konkrétní škole. Pro své jedinečné ŠVP si každá škola vytváří své podmínky, záměry a plány, podle kterých se budou řídit. Tento program tak otevírá dveře pro větší autonomii škol, větší kreativitu učitelů a zdokonalení samotného vzdělávání.

8.2 Oprávněnost zařazení tématu fotomorfogeneze do vzdělávacího obsahu

V systému RVP G je vzdělávací obor Biologie zpracován tak, že je součástí vzdělávací oblasti Člověk a příroda, ve které se nachází další přírodovědné obory jako je Fyzika, Geografie, Chemie a Geologie. Propojením těchto oborů v rámci jedné skupiny je žákům umožněno lépe nahlížet do problematiky zákonitostí přírodních procesů a snáze tak odpovídat na otázky, které se mohou vyskytnout v praktickém životě. Koncepce vzdělávacího oboru Biologie by

měla poskytnout žákovi nejen základní vědomosti a dovednosti, ale také prostor a příležitost pro rozvoj postojů a hodnot (např. kritický přístup ke zprávám v médiích, hodnotový systém ve vztahu k životnímu prostředí apod.).

Fotomorfogenetický děj nevychází pouze z učiva vzdělávacího oboru Biologie, ale také z učiva Chemie i Fyziky, a tak se může řadit mezi témata interdisciplinární. Toto téma svým obsahem nepochybně náleží do oblasti Člověk a příroda.

8.3 Analýza tématu fotomorfogeneze ve vybraných českých učebnicích biologie určených pro střední a základní školy

Pro vytvoření analýzy jsem si vybral veškeré učebnice pro střední školy, základní školy a nižší stupně gymnázia, které souvisejí s tématem fotomorfogeneze:

1. Biologie rostlin pro 1. ročník gymnázia. Jarklová a kol.
2. Biologie pro gymnázia. Jelínek a kol.
3. Biologie rostlin. Kincl a kol.
4. Biologie pro střední odborné školy. Bumerl a kol.
5. Biologie I v kostce pro střední školy. Hančlová a kol.
6. Přírodopis. Botanika 2, učebnice pro základní školy a nižší stupeň víceletých gymnázií. Maleninský a kol.
7. Přírodopis. Učebnice pro základní školy a víceletá gymnázia. Čabradová a kol.
8. Přírodopis 2. Botanika, pro 7. Ročník základní školy. Černík a kol.
9. Přírodopis 2. Zoologie – Botanika, pro 7. Ročník základní školy. Bičík a kol.

Pro hodnocení výše uvedených publikací jsem si jako kritérium zvolil přítomnost jakékoliv části textu nebo zmínky, která se týká problematiky fotomorfogeneze. Publikace jsem srovnal do tabulky a ke každé jsem připsal, zda obsahuje nějaké informace, které by se dali zahrnout do tématu fotomorfogeneze.

Učebnice č.	Poznámka
Jarklová a kol. 1993	Odstavec o fotoperiodě a znázornění vlivu fotoperiody na kvetení krátkodenních a dlouhodenních rostlin, pojem fototropismus, fotonastie a spánkové pohyby.
Jelínek a kol. 1999	Pojem fotoperiodismus a rozdělení rostlin podle délky dne a noci, která jim vyhovuje. Fototropismus a Fotonastie - oba pojmy doprovázené obrázky.
Kincl a kol. 2000	Vliv fotoperiodismu na vývoj rostliny. Pohybové reakce - fototropismus i fotonastie. Veškeré pojmy jsou doplněny názornými obrázky.
Bumerl a kol. 1997	Rozdělení rostliny podle nároku na délku osvětlení. Zmínka o signálním účinku světla o různé vlnové délce.
Hančová a kol. 1997	Pojmy fototropismus a fotonastie - pouze jednoduché vysvětlení jednou větou.
Maleninský a kol. 2006	Bez jakékoliv zmínky o vymezené problematice.
Čabradová a kol. 2005	Bez jakékoliv zmínky o vymezené problematice.
Bičík a kol. 1999	Popis pojmu fotonastie i fototropismu, ovšem v textu se nevyskytují názvy těchto dějů.
Černík a kol. 1997	Bez jakékoliv zmínky o vymezené problematice.

Tab 2: Výsledky analýzy učebnic.

9. Závěr

Za posledních dvacet let intenzivního výzkumu fotomorfogeneze u rostlin, se již s poznáním tohoto děje značně pokročilo. Především díky pokrokům molekulární biologie se zprvu neznámé fyziologické pochody začaly postupně mapovat a odhalovat. Díky tomu si již nyní můžeme vytvořit vcelku jasnou představu o tom, jak rostlina reaguje vývojem a růstem na světelné záření ve svém. Pro fotomorfogenetické reakce jsou nejdůležitější záření v oblastech červené a modré barvy. Rostliny též vnímají i přesahy do ultrafialového a infračerveného spektra, protože jejich receptory jim umožňují vnímat širší spektrum než například lidé. Existují tři rodiny fotoreceptorů – fytochromy, kryptochromy a fototropiny, které umožňují rostlinám přijímat informace z okolí. Díky nim jsou schopny reagovat na vnější podmínky na úrovni molekulární, fyziologické i strukturální jak změnou vnějšího vzhledu, tak i změnami

uvnitř jejich těl. Rostliny skrze záření dokážou vnímat čas a přizpůsobit patřičně své vývojové procesy. Například jsou schopny změnit svůj habitus tak, aby co nejdříve opustily tmou a začaly s fotosyntetickou aktivitou. Sice známe z fotomorfogeneze již mnoho, ale mnohé objevy nás teprve čekají.

Práce, byla zaměřena i na analýzu současného stavu středoškolského a základoškolského učiva. Po analýze učebnic jsem zjistil, že ani modernější učebnice neobsahují hlubší vysvětlení fotomorfogenetických dějů. Většina obsahovala slabou zmínku o fototropických a fotoperiodických reakcích, ale fotoreceptorech nebyla zmínka ani jednou. Některé učebnice neobsahovaly zmínku o fotomorfogenezi vůbec žádnou. Toto téma si jistě zaslouží více pozornosti a své pevné místo v učivu, protože se z hlediska rostlin jedná o velmi důležitý fyziologický děj, který vysvětluje, jak rostliny vnímají své prostředí.

10. Použitá literatura:

1. Ahmad, M. Cashmore, A. 1993. Hy4 gene of *Arabidopsis thaliana* encodes a protein with characteristic of a blue – light photoreceptors. *Nature*, 366, 162 – 166.
2. Alberts et al., 2006. Základ buněčné biologie: úvod do molekulární biologie buňky. *Espero*. 630.
3. Azari et al., 2010. Light signaling genes and their manipulation towards modulation of phytonutrient content in tomato fruits. *Biotechnology*, 28, 108 – 118.
4. Briggs, W. Olney, M. 2001. Photoreceptors in Plant Photomorphogenesis to Date. Five Phytochromes, Two Cryptochromes, One Phototropin and One Superchrome. *Plant Physiology*, 125, 85 – 88.
5. Ballaré, C. 1999. Keep up with the neighbours: phytochrome sensing and signalling mechanism. *Trends Plant Science*, 4, 201 - 201.
6. Casal, J. Sanchez R. Yanovsky M. 1997. The function of phytochrome A. *Plant, Cell & Environment*, 20, 813–819.
7. Casal, J. 1996. Phytochrome A enhances the promotion of hypocotyl growth caused by reductions of phytochrome B Pfr levels in light-grown *Arabidopsis thaliana*, *Plant Physiology*, 112, 965–973.

8. Casal, J. 2000. Two photobiological pathways of phytochrome A activity, only one of which shows dominant negative suppression by phytochrome B. *Photochemistry and photobiology*, 71, 481 – 486.
9. Castillon, A. Shen, H. Huq, E. 2007. Phytochrome interacting factors: central players in phytochrome-mediated light signaling networks. *Trends Plant Science*, 12, 514–521.
10. Celaya, B. Liscum, E. 2005. Phototropins and associated signaling: Providing the power of movement to higher plants. *Photochemistry and Photobiology*, 81, 73-80.
11. Devlin, P. Patel, S. Whitelam, G. 1998. Phytochrome E influences internode elongation and flowering time in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10, 1479–1487.
12. Franklin, K. 2003. Phytochromes B, D, and E Act Redundantly to Control Multiple Physiological Responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 131, 1340 – 1346.
13. Franklin, K. a Quail, P. 2009. Phytochrome functions in *Arabidopsis* development. *Journal of Experimental Botany*, 61, 11 – 24.
14. Hecht, V. 2007. Pea LATE BLOOMER1 Is a GIGANTEA Ortholog with Roles in Photoperiodic Flowering, Deetiolation, and Transcriptional Regulation of Circadian Clock Gene Homologs. *Plant Physiology*, 144, 648 – 661.
15. Hertel, R. 1980. *Photoreception and Sensory Transduction in Aneural Organism*. Plenum, New York. 89.
16. Hennig, L. Stoddart, M. Dieterle, G. Whitelam, L. Schäfer, E. 2002, Phytochrome controls light-induced germination of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 128, 194–200.
17. Holland et kol., 2009. Understanding phototropism: from Darwin to today. *Journal of Experimental Botany*, 60, 1969 – 1978.
18. Chatterjee, M. 2006. Cryptochrome 1 from *Brassica napus* Is Up-Regulated by Blue Light and Controls Hypocotyl/Stem Growth and Anthocyanin Accumulation. *Plant Physiology*, 141, 61 -74.
19. Janoudi, A. 1997. Both phytochrome A and phytochrome B are required for the normal expression of phototropism in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Physiologia planetarum*. 101, 278 – 282.
20. Johnson, E. Bradley, M. Harberd N. Whitelam G. 1994. Photoresponses of light-grown phyA mutants of *Arabidopsis* – phytochrome A is required for the perception of daylength extensions. *Plant Physiology*, 105, 141–149.
21. Kutschera, U. 2009. Evolutionary plant physiology: Charles Darwin´s forgotten synthesis. *Naturwissenschaften*, 96, 1339 – 1354.
22. Kristlová, L. 2009. Skleníkové plyny v gymnaziálním učivu chemie. Bakalářská práce. Praha. UK v Praze. PřF.

23. Liscum, E. 2002 Phototropism: Mechanisms and outcomes. In *The Arabidopsis Book*, CR Somerville, EM Meyerowitz, eds (American Society of Plant Biologists) doi/10.1199/tab.0042, [online]. <http://www.aspb.org/publications/arabidopsis>
24. Lin, C. Shalitin, D. 2003. Cryptochrome structure and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 54, 469–496.
25. Lin, C. Shalitin, D. 2003. Cryptochrome structure and signal transduction. *Annu Rev Plant Biology*, 54, 469–496
26. Lin, C. Todo, T. 2005. The cryptochromes. *Genome Biology*, 6, 220 – 228.
27. Liscum et al. 2003. Blue Light Signaling through the Cryptochromes and Phototropins. So That´s What the Blues Is All About. *Plant Physiology*, 133, 1429 – 1436.
28. Liscum, E. Briggs, W. 1995. Mutations in the NPH1 locus of arabidopsis disrupt the perception of phototropic stimuli. *Plant Cell*, 7, 473.
29. Liscum, E. Stowe – Evans, E. 2000. Phototropism: A „simple“ physiological response modulated by multiple interacting photosensory – response pathways. *Photochemistry and photobiology*, 72, 273 – 282.
30. Mathews, S. 2010. Evolutionary Studies Illuminate the Structural – Functional Model of Plant Phytochromes. *The Plant Cell*, 22, 4 – 16.
31. Mizoguchi, T. Wright, L. Fujiwara, S. et al. 2005. Distinct roles of GIGANTEA in promoting flowering and regulating circadian rhythms in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 17, 2255–2270.
32. Nagy F, Schäfer E. 2002. Phytochromes control photomorphogenesis by differentially regulated, interacting signaling pathways in higher plants. *Annu Rev Plant Biology*, 53, 329–355.
33. Palmer, J. Short, T. Briggs, W. 1993. Correlation of blue light – induced phosphorylation to phototropism in zea – mays. *Plant physiology*. 102, 1219 – 1225.
34. Parks, B. 2003. The red side of photomorphogenesis. *Plant Physiology*, 133, 1437 – 1444.
35. Pavlová, L. 2002. Fotomorfogenese I. Kryptochromy a fototropin. *Biologické listy*, 67, 195 – 205.
36. Pavlová, L. 2002. Fotomorfogenese II. Fytochromy. *Biologické listy*, 67, 207 – 224.
37. Platten, J. 2005. Cryptochrome 1 Contributes to Blue-Light Sensing in Pea. *Plant Physiology*, 139, 1472 – 1482.

38. Procháza a kol, 1998. Fyziologie rostlin. Academia Praha. 484.
39. Psota, V. Šebánek, J. 1999. Za tajemstvím růstu rostlin. Scientia. 187.
40. Quail, P. 2002. Photosensory perception and signalling in plant cells: New paradigms? Current opinion in cell biology 14. 180 – 188.
41. Reed, J. Nagpal, P. Poole, D. Furuya, M. Chory, J. 1993. Mutations in the gene for the red/far-red light receptor phytochrome B alter cell elongation and physiological responses throughout Arabidopsis development. Plant Cell, 5, 147–157.
42. Sakamoto K, Nagatani A. 1996. Nuclear localization activity of phytochrome B. Plant Journal, 10, 859–868.
43. Schäfer E, Nagy F, eds. 2006. Photomorphogenesis in plants and bacteria, 3rd edn. Dordrecht, The Netherlands: Springer.
44. Smith H, Whitelam G. 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. Plant, Cell & Environment, 20, 840–844.
45. Taiz, L. Zeiger, E. 2002. Plant Physiology. Sinauer Associates. Inc. Sunderland, USA, 690.
46. Takano, M. et al., 2009. Phytochromes are the sole photoreceptors for perceiving red/far-red light in rice. Plant Biology, 106, 14705 – 14710.
47. Thomas, B. 2006. Light signals and flowering. Journal of Experimental Botany, 57, 3387 - 3393.
48. Thomas, B. Carre´, I. Jackson, S. 2006. Photoperiodism and flowering. In: Jordan BR, ed. The molecular biology and biotechnology of flowering, 2nd edn. CAB International, 3–25.
49. Yeh, N. Chung, J. 2009. High – brightness LEDs – Energy efficient lighting sources and their potential in indoor plant cultivation. Renewable and Sustainable Energy Reviews. 13, 2175 – 2180.
50. Valverde, F. et al. 2004. Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering. Science, 303, 1003–1006.
51. Watters, M. Langdale, J. 2009. The making of a chloroplast. The EMBO journal, 28, 2861 – 2873.
52. Weller et al. 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, 2186 – 2195.

Internetové odkazy:

53. Co pro gymnázia znamená schválení RVP G a RVP GSP? [online]. [cit. 25. 3. 2010]. Dostupné z www: <<http://www.rvp.cz/clanek/6/1541>>
54. Metodický portál RVP [online]. [cit. 25. 3.2010]. Dostupné z www: <<http://www.rvp.cz>>
55. Národní program rozvoje vzdělávání v České republice: Bílá kniha. MŠMT [online] [cit. 25.3.2010]. Dostupné z www: <<http://www.rvp.cz/soubor/00643-bk.pdf>>
56. Školská reforma [online]. [cit. 25. 3.2010]. Dostupné z www: <http://www.msmt.cz/vzdelavani/skolskareforma>
57. Rámcový vzdělávací program [online]. [cit. 25. 3.2010]. Dostupné z www: http://www.msmt.cz/uploads/Vzdelavani/Skolska_reforma/RVP/RVP_gymnazia.pdf
58. Etiolated – light beans MC [online]. [cit. 18. 4. 2010]. Dostupné z www: http://botit.botany.wisc.edu/images/130/Tropisms/Etiolation/Etiolated_-_light_beans_MC_.html
59. Katedra fyziologie rostlin. Jihočeská univerzita [online]. [cit. 18. 4. 2010]. Dostupné z www: <http://kfr.prf.jcu.cz/?act=2>
60. Photographersdirect [online]. [cit. 18. 4. 2010]. Dostupné z www: <http://img1.photographersdirect.com/img/17231/wm/pd1198796.jpg>
61. Účinnost světelných zdrojů [online]. [cit. 26. 4. 2010]. Dostupné z www: http://www.microdesignum.cz/_d/ucinnost-svetelnych-zdroju.png

Seznam analyzovaných učebnic:

62. Jarklová a kol. 1993. Biologie rostlin. Fortuna. Praha. 110.
63. Jelínek a kol. 1999. Biologie pro gymnázia. Nakladatelství Olomouc. 551.
64. Kincl a kol. 2000. Biologie rostlin. Fortuna. Praha. 253.
65. Bumerl a kol. 1997. Biologie 2 pro střední odborné školy. SPN. Praha. 143.
66. Hančová a kol. 1997. Biologie I v kostce pro střední školy. Fragment. Praha. 112.
67. Maleninský a kol. 2006. Přírodopis pro 7. ročník, zoologie – botanika. Natura. Praha. 128.
68. Čabradová a kol. 2005. Přírodopis pro základní školy a víceletá gymnázia. Fraus. Plzeň. 128.
69. Bičík a kol. 1999. Přírodopis 2 pro 7. ročník základní školy a nižší ročníky víceletých gymnázií. Zoologie, biologie. SPN. 130.
70. Černík a kol. 1997. Přírodopis II, pro 7. ročník základní školy. Botanika. SPN. Praha. 80.