

ADAPTACYJNA ROLA FOTOMORFOGENEZY W ŁANACH ROŚLIN

T. Górski, A. Doroszewski

Zakład Agrometeorologii, Instytut Uprawy Nawożenia i Gleboznawstwa
ul. Czartoryskich 8, 24-100 Puławy, E-mail: tgorski@iung.pulawy.pl

S t r e s z c z e n i e. Praca przedstawia aktualny stan badań w zakresie informacyjnej roli światła w łanach roślin. Omówiono w niej pokrótce fotoreceptory, które odbierają bodźce zawarte w strumieniu energii promienistej przekształconym przez zielone rośliny i otwierają odpowiednie drogi metaboliczne. Szczególną uwagę zwrócono na znaczenie ekologiczne reakcji fotomorfo-genetycznych, jako mechanizmów przystosowawczych do istniejącej lub spodziewanej konkurencji, zwłaszcza na fitochromową regulację kiełkowania nasion i kształtowanie pokroju roślin.

S ł o w a k l u c z o w e: fitochrom, fotomorfo-geniza, kiełkowanie nasion, konkurencja, łan, pokrój roślin

WPROWADZENIE

Dawno już zauważono, że rośliny wewnątrz gęstych łanów różnią się pokrojem od identycznych genetycznie roślin rosnących na ich skraju, a zwłaszcza od rosnących oddzielnie. Rośliny w łanach są zwykle wyższe, mają dłuższe międzywęzła, lecz są mniej rozgałęzione i rozkrzewione, a ich liście są często wyciągnięte i cieńsze. Niekiedy można też stwierdzić, że rośliny w łanach szybciej kwitną i tworzą nasiona.

Efekty te przypisywano ograniczeniom w dostępie do światła, substancji pokarmowych i wody, powodowanym przez konkurencję roślin sąsiadujących. Niewiele jednak można było powiedzieć o fizjologicznych mechanizmach różnicowania roślin. Przełomowe znaczenie dla interpretacji obserwowanych prawidłowości miało odkrycie mechanizmu fitochromowego, dokonane przez tzw. Grupę Beltsville w latach pięćdziesiątych [4-6,9,22].

DZIAŁANIE FITOCHROMÓW I INNYCH FOTORECEPTORÓW

W toku doświadczeń z kiełkowaniem nasion w świetle rozszczepionym stwierdzono [5], że szczególne znaczenie mają dwa pasma spektralne: w czerwieni

(ok. 660 nm) i w dalekiej czerwieni (ok. 730 nm). Daleka czerwień (FR - far red) hamowała kiełkowanie nasion sałaty, zaś czerwień (R - red) sprzyjała kiełkowaniu, przy czym reakcje te były odwracalne, tzn. że niezależnie od liczby następujących po sobie impulsów świetlnych (zwykle kilkuminutowych), nasiona zachowywały się stosownie do ostatniego sygnału otrzymanego przed okresem ciemnym. Ponieważ podobną odwracalność reakcji na R i FR znaleziono w przypadku indukcji zakwitania rzepienia [6], a także w regulacji wzrostu elongacyjnego fasoli i innych roślin [22], można było założyć istnienie uniwersalnego fotoreceptora występującego w dwóch formach: pochłaniającej czerwień (i oznaczanej jako P_r) i pochłaniającej daleką czerwień (P_{fr}). Po absorpcji określonej dawki promieniowania następuje konwersja jednej formy w drugą. Wyniki licznych doświadczeń przemawiały za tym, że aktywną formą jest P_{fr} , ponieważ otwierała ona drogę procesom morfogenetycznym (kiełkowanie nasion, dectiolacja).

Wkrótce hipotetyczny fotoreceptor rzeczywiście odkryto, wyizolowano [9] i nazwano fitochromem; składa się on z części białkowej oraz chromoforowej. W ciągu następnych kilkunastu lat stwierdzono, że fitochrom występuje powszechnie w świecie roślin (poza grzybami), choć u roślin niższych obserwuje się często przesunięcie położenia maksimów w widmach absorpcyjnych [57]. Kształtuje on rozliczne procesy rozwojowe w całym cyklu życiowym rośliny [12].

Wewnątrzkomórkowa rola fitochromu była i jest nadal przedmiotem badań i kontrowersji. W pierwszym okresie szczególną uwagę zwracano na rolę fitochromu jako „strażnika membran”, w formie P_{fr} umożliwiającego przepływ substancji, a w formie P_r blokującego, która to hipoteza znajdowała łatwe potwierdzenie operacyjne. Poza tym nie brakowało także dowodów bezpośrednich, zwłaszcza z obserwacji roślin niższych [39]. Obecnie szczególną rolę przypisuje się fitochromowi jako modulatorowi ekspresji genów, co po raz pierwszy postulował Mohr [47].

Pierwotnie prosta koncepcja budowy i działania fitochromu musiała być modyfikowana i komplikowana, w miarę jak coraz więcej faktów empirycznych nie mogło być wyjaśnianych w ramach istniejącego schematu. Okazało się m.in. że fitochrom reaguje także na długość dnia i na natężenie napromienienia. Wyodrębniono tzw. reakcję wysokoenergetyczną (HER - high energy response, później HIR - high irradiance response), zachodzącą w warunkach pełnego światła naturalnego. Hartmann [37] wykazał, że receptorem takich reakcji jest również fitochrom, choć na ogół nie były one odwracalne. W pewnym okresie dużą rolę w warunkach naturalnych przypisywano formom pośrednim fitochromu [44]. Poza klasyczną, odwracalną reakcją nisko-energetyczną (LER - low energy response, później LFR - low fluence response), wyróżniono również reakcję skrajnie niskoenergetyczną (VLFR - very low fluence response).

Budowę i działanie fitochromu badano spektrofotometrycznie, a także przy użyciu metod immunochemicznych. Stwierdzono, że istnieją różne formy fitochromu [25,53], kodowane przez odrębne geny; obecnie mówi się zwykle o „fitochromach” w liczbie mnogiej.

Osobne miejsce zajmuje sprawa receptorów światła niebieskiego i ultrafioletu. Ponieważ widma absorpcyjne i czynnościowe fitochromów sięgają również tych zakresów promieniowania, przez dłuższy czas nie wykluczano, że wszystkie reakcje na światło niebieskie są regulowane przez fitochrom. Obecnie dość powszechnie przyjęto, że działa tu odrębny fotoreceptor; próby jego wyizolowania długo nie miały powodzenia, nazwano go więc „krytochromem”. Sprawą ostatnich lat jest odkrycie przez Briggsa [8] fototropiny, receptora reagującego na światło niebieskie i regulującego ruchy fototropiczne roślin; mimo, że reakcje te zauważono już bardzo dawno, nie było do tej pory jasności co do natury fotoreceptora.

Specjalistyczne badania nad budową molekularną fotoreceptorów rozwijane są intensywnie w wielu laboratoriach na świecie. Nie miejsce tu na ich pełniejsze omówienie; istnieją liczne prace przeglądowe [10,55,61], również w języku polskim [58,59].

Przy całym skomplikowaniu struktur molekularnych i typów reakcji, z pozycji ekologa trzeba zauważyć, że wszystkie rodzaje reakcji świetlnych roślin mogą w naturze występować jednocześnie, ponieważ roślina podlega zmienności warunków oświetlenia: długości dnia, natężenia i składu spektralnego. Przejścia między różnymi typami reakcji, regulowanymi przez różne molekuly muszą zachodzić stopniowo, w miarę zmiany warunków oświetlenia. Tak np. receptory światła niebieskiego działają równocześnie z fitochromami, a w czasie zachodu słońca reakcje wysokoenergetyczne przechodzą w niskoenergetyczne. Szczególnie skomplikowany splot działań ma miejsce w łanach roślin, wobec dużych gradientów natężenia i składu spektralnego światła.

Można postawić tezę, że wszystkie reakcje świetlne, zwłaszcza zaś fotomorfogenetyczne, ukształtowały się ewolucyjnie w ten sposób, aby umożliwić adaptację roślin do zmieniających się warunków środowiskowych. Teza taka powinna spełniać ważną rolę także jako wskazówka heurystyczna w poznawaniu procesów wzrostowych i rozwojowych oraz w zrozumieniu znaczenia ekologicznego poszczególnych reakcji i mechanizmów.

Spośród wielu możliwych aspektów fotomorfogenezy omówimy bliżej dwa, najlepiej do tej pory rozpoznane. Dotyczą one kiełkowania nasion i kształtowania pokroju roślin.

FITOCHROMOWA REGULACJA KIELKOWANIA I SPOCZYNKU NASION

Już dawno zauważono, że do kiełkowania nasion niektórych gatunków potrzebne jest światło, a przed 100 mniej więcej laty opisano po raz pierwszy hamowanie kiełkowania przez światło u pewnych innych gatunków. Nasiona pierwszego typu określano jako fotoblastycznie dodatnie, zaś reakcje typu drugiego nazwano fotoblastyzmem ujemnym. Klasyfikację tę wprowadzono na podstawie doświadczeń laboratoryjnych, przy użyciu stosunkowo słabego światła. Dopiero niedawno stwierdzono, że w warunkach naturalnego pełnego oświetlenia kiełkowanie wszystkich (lub prawie wszystkich) nasion jest hamowane [14,15,24,26,31], co jest przypisywane fitochromowej reakcji wysokoenergetycznej. Z drugiej strony, w pewnych warunkach nasiona uważane za fotoblastycznie ujemne, mogą wymagać światła do kiełkowania [15]. Wydaje się więc, że fotoblastyzm ma naturę ilościową, a wyróżniane jakości nie stanowią wyraźnie odrębnych kategorii, choć oczywiście w przeciętnych warunkach reakcje na światło mogą być różne u różnych gatunków. Spośród przebadanych 487 gatunków nasion [34], w świetle rozproszonym fotoblastyzm dodatni wykazało 196 gatunków, fotoblastyzm ujemny 41 gatunków, zaś 250 gatunków kiełkowało równie dobrze w ciemności, jak i w białym świetle rozproszonym.

Reakcje fotoblastyczne są wynikiem działania mechanizmu fitochromowego, co stało się jasne po doświadczeniach Borthwicka i in. [5] ze zróżnicowanym składem spektralnym światła. Niezależnie od typu fotoblastycznego nasion, światło czerwone (ok. 660 nm) promuje kiełkowanie, zaś światło dalekiej czerwieni (ok. 730 nm) hamuje. Również światło niebieskie wywiera często wpływ hamujący [15,21,24]. Rola ekologiczna takich zachowań pozostawała długi czas niejasna, choć już w 1936 r. Meischke [46] zauważył, że nasiona niektórych gatunków nie kiełkują pod listowiem. Praca ta pozostawała niezauważona aż do wczesnych lat siedemdziesiątych, kiedy odkrycie powtórzył Van der Veen [60]. Listowie transmituje światło selektywnie, przepuszczając głównie daleką czerwień [13,16], ponieważ bliższa czerwień absorbowana jest przez chlorofil. Stało się więc jasne, dlaczego mechanizm fitochromowy blokuje kiełkowanie w dalekiej czerwieni, oznaczającej obecność zwartego okapu roślinności ponad leżącym na gruncie nasieniem; siewka nie miałaby szans przeżycia.

Hamowanie kiełkowania w naturalnej dalekiej czerwieni (tzn. pod listowiem) występuje dość powszechnie [23,28,32,33,45,54]. Stwierdzono [34], że spośród 487 gatunków tylko 19% nie wykazywało w kiełkowaniu żadnych reakcji fitochromowych. Stopień inhibicji w dalekiej czerwieni jest jednak różny. Na ogół związki między typem reakcji a przynależnością systematyczną gatunków są mało wyraźne;

tylko w rodzinie *Rosaceae* wszystkie zbadane gatunki wykazały silną reakcję. Ważną prawidłowość stwierdzono w przypadku nasion wymagających przechłodzenia (stratyfikacji zimowej): wszystkie zbadane gatunki wykazały reakcje fitochromowe [27]. Nasuwa to myśl o strukturalnych związkach efektów stratyfikacji z fitochromem.

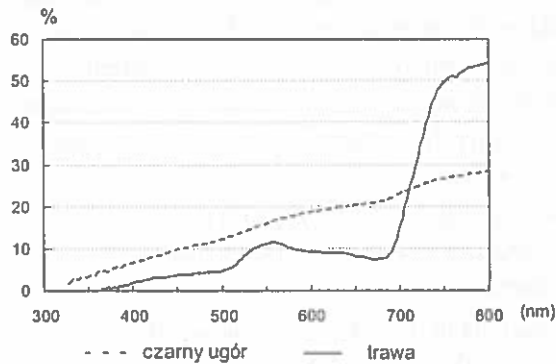
Wyraźne różnice występują między gatunkami uprawnymi a dziko rosnącymi. Wśród roślin uprawnych aż 38% gatunków nie wykazuje żadnych reakcji fitochromowych (w tym wszystkie zboża), podczas gdy u roślin dzikich tylko 10%. Jak się wydaje, przyczyną tych różnic jest selekcja do uprawy form kielkujących szybko i równomiernie. W naturze zaś, równomierność kielkowania jest skorelowana ujemnie ze stopniem inhibicji w dalekiej czerwieni [33].

Jeśli nasiona zahamowane w dalekiej czerwieni zostaną przeniesione do ciemności (w przyrodzie: zagrzebane) nie skielkują dopóki nie będą odkryte w świetle białym. Nasiona takie zachowują żywotność znacznie dłużej niż nie hamowane daleką czerwienią [19,36,41,50], które mogą skielkować zbyt głęboko w glebie i nie wydać siewek. Co więcej, są one często bardziej długowieczne niż nasiona składowane sucho w laboratoriach. Tłumaczy się to aktywacją mechanizmów naprawczych w częściowo uwodnionym nasieniu w stanie względnego spoczynku [62]. Stąd też liczne nieporozumienia co do pojawów po wielu latach chwastów w polu, o których wiadomo (jak np. w przypadku miotły zbożowej) z testów laboratoryjnych, że ich nasiona tracą żywotność po 2-3 latach. Ważnym warunkiem przetrwania nasienia w glebie jest właśnie wejście w stan spoczynku. Jak się wydaje prawie wszystkie nasiona tworzące trwałe glebowy „bank nasion” [41,50] są fotoblastycznie dodatnimi od chwili uwolnienia z rośliny macierzystej, albo stają się nimi później; skielkują dopiero po otrzymaniu impulsu światła białego, co może mieć miejsce w czasie orki [7]. Stąd też propozycje uprawy nocnej [17,38], jako sposobu walki z chwastami w „rolnictwie ekologicznym”.

FOTOMORFOGENETYCZNA REGULACJA POKROJU ROŚLIN

W stanowiskach odkrytych stosunek dalekiej czerwieni do czerwieni (FR/R) w napromienieniu słonecznym zwykle zbliża się do 1 [30,40]. W świetle transmitowanym przez liście, wykorzystywanym w doświadczeniach z kielkowaniem nasion, jest on bardzo wysoki, przekraczający nawet 10 [15,16]. Wpływ tych znacznych zmian składu spektralnego światła w łanach na morfologię roślin był opisany stosunkowo wcześniej [11,43]. Pewnym zaskoczeniem był jednak wynik doświadczenia, że również światło odbite od powierzchni roślinnych, które stanowi tylko małą część całkowitego napromienienia, wywiera wyraźny wpływ fotomorfofenetyczny na siewki roślin [35].

Skład spektralny napromienienia odbitego od trawnika w porównaniu z odbitym od ugoru przedstawia Rys. 1. Albedo czarnego ugoru wzrasta stopniowo wraz z długością fali. Może ono różnić się nieco w zależności od barwy gleby, a także jej wilgotności [30], ale stosunki wzajemne poszczególnych zakresów pozostają zawsze podobne; stosunek FR/R niewiele przekracza wartość 1. Natomiast widmo napromienienia odbitego od trawnika wykazuje wyraźne osobliwości. Najmniejsze albedo występuje w zakresie niebieskim i czerwonym (gdzie znajdują się maksima absorpcji fotosyntetycznej) i nieco większe w zielono-żółtym; powyżej 690 nm wzrasta skokowo. Stosunek FR/R wynosi tu ok. 6. Zmierzenie, a nawet obliczenie stosunku FR/R w całkowitym napromienieniu docierającym do rośliny nie jest rzeczą prostą, ponieważ trudno zdefiniować powierzchnię recepcyjną, zwłaszcza jej ekspozycję. Z prostego dodania strumieni napromienienia (całkowitego z góry i odbitego) wynika, że stosunek ten dochodzi (w sytuacji przedstawionej na rysunku) do 1,4. Ta niewielka zmiana proporcji może już powodować głębokie zmiany w rozwoju roślin.



Rys. 1. Skład spektralny promieniowania odbitego od ugoru i trawnika.

Fig. 1. Spectral composition of irradiation reflected from bare soil (dots) and lawn.

Doświadczenia z wazonami wkopanymi w grunt na ugorze lub na trawniku [18,20,29,30] wykazały, że siewki zbóż w sąsiedztwie trawnika wyciągały się, miały dłuższe międzywęzła, krzewiły się (u gryki rozgałęziały) znacznie słabiej. Wcześniej wchodziły w fazę kłoszenia i kwitnienia, lecz wydawały mniej kłosów (kwiatostanów). W przypadku gryki, rośliny o zasadniczo niezdeterminowanym typie wzrostu, kwitnienie kończyło się o kilkanaście dni wcześniej niż w otoczeniu ugoru. Wiele podobnych efektów można zauważyć interpretując wyniki doświadczeń z różnymi gęstościami siewu. Tak np. Ruszkowski [51] stwierdzał u

gryki, że w miarę zagęszczenia ładu skraca się okres kwitnienia i maleje liczba rozgałęzień i kwiatostanów. Porównując te zbieżne wyniki, uzyskane w odrębny sposób, trzeba stwierdzić, że opisywane zmiany rozwojowe są w większym stopniu efektem wyprzedzającego przystosowania do konkurencji, niż bezpośrednim jej wpływem.

Sygnal FR/R, pochodzący z odbicia od zielonych tkanek, odbierany jest już na bardzo wczesnym etapie rozwoju, kiedy siewki sąsiadujące nie stanowią jeszcze żadnej konkurencji o światło, wodę czy substancje pokarmowe [2]. Można powiedzieć, że fitochrom „prognozuje” przyszłą konkurencję i tak ustawia drogi metaboliczne, aby sprostać jej w przyszłości. Najbardziej spektakularnym efektem jest zwykle wydłużanie hipokotyli i pierwszych międzywęzli, ale również liczne inne cechy są modyfikowane [56]. Także system korzeniowy [49] i podziemne organy gromadzące substancje zapasowe [48] ulegają zmianom pod wpływem zwiększonego stosunku FR/R.

Oczywiście efekty morfologiczne mogą być różne u różnych gatunków i ekotypów. Tak np. strategia polegająca na dążeniu do przerośnięcia roślin konkurujących byłaby szkodliwa w przypadku roślin runa leśnego i rzeczywiście reagują one na FR/R inaczej [56].

Trzeba tu dodać, że fitochrom monitoruje także długość dnia i otwiera efekty fotoperiodyczne, których zadaniem jest m.in. dostosowanie rozwoju do cyklu rocznego opadów [42]. Fitochromy są prawdopodobnie najważniejszymi, choć nie jedynymi fotoreceptorami kształtującymi morfologię roślin. Fototropina umożliwia wielu roślinom skręt osi wzrostu ku światłu, zaś rola kryptochromu polega - jak się wydaje - na zapobieganiu szkodliwym efektom silnego promieniowania bezpośredniego słońca; poza tym wpływa on na indukcję kwitnienia i endogenne rytmy biologiczne [59]. W środowisku naturalnym wszystkie fotoreceptory działają jednocześnie i te łączne synergistyczne mechanizmy stanowią bardzo skomplikowany spłot, trudny do pełnego opisanie. Nie ulega jednak wątpliwości, że ich ekologiczna rola polega na zwiększaniu szans reprodukcji.

PODSUMOWANIE

Promieniowanie słoneczne niesie roślinom nie tylko energię wykorzystywaną w procesie fotosyntezy, ale także informację o zmieniającym się środowisku. Fotoreceptory stanowią prawdopodobnie najważniejsze wejście informacyjne u roślin [12], ukształtowane w toku filogenezy stosownie do zajmowanych nisz ekologicznych. Otrzymywana informacja powoduje ukierunkowanie dróg metabolicznych w taki

sposób, aby sprostać aktualnym i spodziewanym warunkom, zwłaszcza konkurencji [1,52]. Pełniejsze poznanie mechanizmów fotomorfofenetycznych może mieć duże znaczenie w uprawie szklarniowej. Rysują się również pewne nowe możliwości w hodowli roślin uprawy polowej [3], a także w walce z chwastami [38].

PIŚMIENNICTWO

1. **Aphalo P.J., Ballare C.L.:** On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interaction. *Functional Ecology*, 9, 5-14, 1995.
2. **Ballare C.L., Sanchez R.A., Scopel A.L., Casal J.J., Ghera C.M.:** Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant Cell Environ.*, 10, 551-557, 1987.
3. **Ballare., C.L., Scopel A.L., Sanchez R.A.:** Foraging for light: photosensory ecology and agricultural implications. *Plant Cell Environ.*, 20, 820-825, 1997.
4. **Borthwick H.A.:** History of Phytochrome. In: *Phytochrome*. (Eds Mitrakos K., Shropshire W.Jr.). Academic Press, London and New York, 1-23, 1972.
5. **Borthwick H.A., Hendricks S.B., Parker M.W., Toole E.H., Toole V.K.:** A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 38, 662-666, 1952.
6. **Borthwick H.A., Hendricks S.B., Parker M.W.:** The reaction controlling floral initiation. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 38, 929-934, 1952
7. **Botto J.F., Scopel A.L., Ballare C.L., Sanchez R.A.:** The effect of light during and after soil cultivation with different tillage implements on weed seedling emergence. *Weed Sci.*, 46, 351-357, 1998.
8. **Briggs W. R., Christie J.M., Salomon M., Olney M.A.:** Phototropin (nph1) is a new and different kind of plant photoreceptor. *Abstr. Eur. Symp. Photomorphogenesis*, Freie Univ. Berlin, 1.1., 1999.
9. **Butler W.L., Norris K.H., Siegelman H.W., Hendricks S.B.:** Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 45, 1703-1708, 1959.
10. **Casal J.J., Sanchez R.A., Botto J.F.:** Modes of action of phytochromes. *J. Exp. Botany*, 49, 127-138, 1998.
11. **Casal J.J., Sanchez R.A., Deregibus V.A.:** The effect of plant density on tillering: The involvement of R/FR ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. *Environ. Exp. Bot.*, 4, 365-371, 1986.
12. **Chory J., Chatterjee M., Cook R.K., Ellich T., Fankhauser C., Li J., Nagpal P., Neff M., Pepper A., Poole D., Reed J., Vitart V.:** From seed germination to flowering, light controls plant development via the pigment phytochrome. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 93, 12066-12071, 1996.
13. **Czarnowski M.:** Spectral transmission of tree leaves. *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.*, 405, 43-54, 1994.
14. **Doroszewski A.:** The effect of solar radiation fluence rate on seed germination. *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.*, 369, 213-221, 1989.
15. **Doroszewski A.:** Napromienienie słoneczne jako czynnik regulujący kiełkowanie nasion. Praca doktorska, IUNG, Puławy, 1993.
16. **Doroszewski A.:** Spectral transmission of radiation through the leaves of selected plant species. *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.*, 405, 63-69, 1994.
17. **Doroszewski A.:** Reakcja nasion chwastów spoczywających w glebie na krótkie naświetlanie. *Mat. XXV Zjazdu Agrometeorologów*, ART Olsztyn, 32-34, 1994.

18. Doroszewski A.: Effects of different ground surface on rye habit and yield. Zesz. Probl. Post. Nauk Roln., 419, 15-22, 1995.
19. Doroszewski A.: Natural far red irradiation and weed persistence in the soil. In: Basic and Applied Aspects of Seed Biology. (Eds R.H. Ellis, M. Black, A.J. Murdoch, T.D. Hong). Kluwer, Dordrecht, 297-302, 1997.
20. Doroszewski A.: Kształtowanie pokroju i plonu gryki przez promieniowanie odbite odroślin sąsiadujących. Zesz. Nauk. AR Wrocław, XV, 313, 59-68, 1997.
21. Doroszewski A.: Kielkowanie nasion w świetle o regulowanym spektrum. Pam. puł., 110, 231-239, 1997.
22. Downs R.J., Hendricks S.B., Borthwick H.A.: Photoreversible control of elongation of Pinto beans and other plants under normal conditions of growth. Botan. Gaz., 118, 199-208, 1957.
23. Fenner M.: Germination tests on thirty-two East African weed species. Weed Res., 20, 135-138, 1980.
24. Frankland B., Taylorson R.: Light control of seed germination. In: Encyclopedia of Plant Physiology. (Eds W. Shropshire, Jr., H. Mohr). New Series, 16, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York-Tokio, 428-456, 1983.
25. Furuya M.: Molecular properties and biogenesis of phytochrome I and II. Adv. Biophys., 25, 133-167, 1989.
26. Górska K.: Inhibicyjne działanie bezpośredniego promieniowania słonecznego na kielkowanie nasion. Mat. IV Seminarium Fitoaktywności, IUNG, Puławy, 81-87, 1977.
27. Górska K.: Far red inhibition of germination in cold-requiring seeds. Zesz. Probl. Post. Nauk Roln., 369, 231-237, 1989.
28. Górski T.: Germination of seeds in the shadow of plants. Physiol. Plant., 34, 342-346, 1975.
29. Górski T., Doroszewski A., Górska K.: Fotomorfogenetyczny wpływ sąsiadujących roślin na pokrój gryki. Mat. V Kraj. Symp. Gryki, IUNG, Puławy, 66-77, 1988.
30. Górski T., Doroszewski A., Górska K.: Photomorphogenic impact of neighbouring plants on spring wheat tillering. Zesz. Probl. Post. Nauk Roln., 396, 43-46, 1991.
31. Górski T., Górska K.: Inhibitory effects of full daylight on the germination of *Lactuca sativa* L. Planta, 144, 121-124, 1979.
32. Górski T., Górska K., Nowicki J.: Germination of seeds of various herbaceous species under leaf canopy. Flora, 166, 249-259, 1977.
33. Górski T., Górska K., Rybicki J.: Studies on the germination of seeds under leaf canopy. Flora, 167, 289-299, 1978.
34. Górski T., Górska K., Stasiak H.: Inhibition of seed germination by far red irradiation transmitted through leaf canopies. IUNG, Puławy (w druku).
35. Górski T., Rybicki J.: Wstępne obserwacje nad wpływem dalekiej czerwieni na pokrój roślin. Mat. V Sem. Fitoaktywności, IUNG, Puławy, 85-90, 1982.
36. Górski T., Rybicki J.: Daleka czerwień jako czynnik zwiększający żywotność nasion w glebie. Pam. puł., 85, 35-40, 1985.
37. Hartmann K.M.: A general hypothesis to interpret "high energy" phenomena of photomorphogenesis on the basis of phytochrome. Photochem. Photobiol., 5, 349-366, 1966.
38. Hartmann K.M., Nezadal W.: Photocontrol of weeds without herbicides. Naturwiss., 77, 158-163, 1990.
39. Haupt W.: Localization of phytochrome in the cell. Physiol. Vög. 8, 551-563, 1970.
40. Holmes M.G., Smith H.: The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. Nature, 254, 512-514, 1975.
41. Jankowska-Błaszczuk M.: Stan spoczynkowy nasion. Ekologiczne znaczenie reakcji na światło. Wiad. Ekol., XLV, 323-333, 1999.

42. Junges W.: Die jährliche Niederschlagsverteilung als entscheidender Faktor bei der photo-periodischen Anpassung der Pflanzen. Gartenbauwissenschaft, 22, 527-540, 1957.
43. Kasperbauer M.J.: Spectral distribution of light in a tobacco canopy and effects of end-of-day light quality on growth and development. Plant Physiol., 47, 775-778, 1971.
44. Kendrick R.E., Spruit C.J.P.: Phototransformation of phytochrome. Photochem. Photobiol., 26, 201-214, 1977.
45. King T.J.: Inhibition of seed germination under leaf canopies of *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastium holosteoides*. New Phytol., 75, 87-90, 1975.
46. Meischke D.: Über den Einfluss der Strahlung auf Licht- und Dunkelkeimer. Jb. Wiss. Bot., 83, 359-405, 1936.
47. Mohr H.: Differential gene activation as a mode of action of phytochrome 730. Photochem. Photobiol., 5, 469-483, 1966.
48. Mondal M.F., Brewster J.L., Morris G.E.L., Butler H.A.: Bulb development in onion (*Allium cepa* L.). II. The influence of red: far-red spectral ratio and of photon flux density. Ann. Botany, 58, 197-206, 1986.
49. Pecháčková S.: Root response to above-ground light quality. Plant Ecol., 141, 67-77, 1999.
50. Pons T.L.: Induction of dark dormancy in seeds: its importance for the seed bank in the soil. Functional Ecol., 5, 669-675, 1991.
51. Ruszkowski M.: Productivity of buckwheat. In: Buckwheat research, IUNG, Puławy, 78-98, 1986.
52. Schmitt J., Dudley S.A., Pigliucci M.: Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants. American Naturalist, 154, 543-554, 1999.
53. Shimazaki Y., Pratt L.H.: Immunochemical detection with rabbit polyclonal and mouse monoclonal antibodies of different pools of phytochrome from etiolated and green *Avena* shoots. Planta, 164, 333-344, 1985.
54. Silvertown J.: Leaf-canopy-induced dormancy in a grassland flora. New Phytol., 85, 109-118, 1980.
55. Smith H.: Physiological and ecological function within the phytochrome family. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 46, 289-315, 1995.
56. Smith H., Whitelam G.C.: The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. Plant Cell Environ., 20, 840-844, 1997.
57. Taylor A.O., Bonner B.A.: Isolation of phytochrome from the alga *Mesotaenium* and liverwort *Sphaerocarpus*. Plant Physiol., 42, 762-766, 1967.
58. Tretyn A., Wiśniewska J.: Budowa, właściwości i mechanizm działania kryptochromów - eukariotycznych forereceptorów światła niebieskiego. Post. Biol. Kom., 26, 343-358, 1999.
59. Tretyn A., Wiśniewska J., Jaworski K.: Mechanizm działania fitochromu. Post. Biol. Kom., 25, 225-250, 1998.
60. Van der Veen.: The importance of the red-far-red antagonism in photoblastic seeds. Acta Bot. Neerl., 19, 809-812, 1970.
61. Vierstra R.D.: Illuminating phytochrome functions. Plant Physiol., 103, 679-687, 1993.
62. Villers T.A.: Genetic maintenance of seeds in imbibed storage. In: Crop Genetic Resources for Today and Tomorrow. (Eds O.H.Frankel, J.G.Hawkes). Cambridge Univ. Press, 297-316, 1975.

ADAPTIVE ROLE OF PHOTOMORPHOGENESIS IN PLANT CANOPIES

T. Górski, A. Doroszewski

Department of Agrometeorology, Institute of Soil Science and Plant Cultivation
Czartoryskich 8, 24-100 Puławy, Poland
E-mail: tgorski@iung.pulawy.pl

SUMMARY

The aim of the article is to outline the recent knowledge of the informative role of light in plant canopies. The photoreceptors of the environmental cues carried by the radiative energy fluxes are briefly described. The special attention is paid to the ecological role of the photomorphogenic responses as the mechanisms of adaptation to the actual and future conditions. The phytochrome-mediated controlling of seed germination and of plant habit are discussed as the examples of such adaptive mechanisms.

Key words: competition, leaf canopy, photomorphogenesis, phytochrome, plant habit, seed germination.

