

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra lesnické genetiky a fyziologie



**Fakulta lesnická
a dřevařská**

Světlo jako faktor prostředí a reakce lesních dřevin

Bakalářská práce

Autor: Jaroslav Volek

Vedoucí práce: doc. Ing. Ivana Tomášková, Ph.D.

2024

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Jaroslav Volek

Lesnictví

Ochrana a pěstování lesních ekosystémů

Název práce

Světlo jako faktor prostředí a reakce lesních dřevin

Název anglicky

Light as an environmental factor and forest tree species response

Cíle práce

Cílem práce je podrobně popsat reakce významných dřevin temperátních lesů na měnící se světelné podmínky v kontextu globální změny klimatu.

Metodika

Bakalářská práce bude založena na rešerši dostupných informací týkajících se receptorů světla u dřevin, fotomorfogenezi a vlivu jednotlivých spekter světla na růst dřevin. Pozornost se bude věnovat obecným aspektům časového a prostorového vnímání dřevin prostřednictvím světla, včetně klíčivosti semen našich dřevin s ohledem na světelné podmínky. Časová a prostorová percepce prostřednictvím světla bude zařazena do širších souvislostí probíhající globální změny klimatu a jejich možných dopadů na růst, vývoj a reprodukci dřevin.

Časový harmonogram:

Březen-červen 2023: rešerše literatury na téma světlo jako faktor prostředí měnící se v souvislosti s globální změnou (délka vegetačního období, dřívější nástup jara, změna spektrálních vlastností světla), růstové strategie stromů mírného pásma s ohledem na gradient světla, tvorba základního konceptu závěrečné práce

Červenec-srpen 2023: přehled fotoreceptorů popsanych u dřevin a jejich působení na fyziologické procesy

Září-říjen 2023: rešerše literatury vztahující se k nepřímým důsledkům změny světelných podmínek na fyziologii dřevin (změna druhové skladby vlivem měnících se vlhkostních podmínek, časová a prostorová změna biodiverzity)

Listopad-prosinec 2023: rešerše literatury na téma "global dimming", celosvětové redukce globálního záření a odhad jejího vlivu na lesy mírného pásma

Leden 2024: tvorba diskuzní části a grafické části práce

Únor-březen 2024: finalizace práce v kooperaci s vedoucím práce

Doporučený rozsah práce

40-50 stran

Klíčová slova

cirkadiální rytmus, fotoperioda, fotoreceptory, fenologické fáze, fototropismus

Doporučené zdroje informací

- Annighöfer, P., Petritan, A. M., Petritan, I. C., & Ammer, C. (2017). Disentangling juvenile growth strategies of three shade-tolerant temperate forest tree species responding to a light gradient. *Forest Ecology and Management*, 391. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.010>
- Basler, D., & Körner, C. (2014). Photoperiod and temperature responses of bud swelling and bud burst in four temperate forest tree species. *Tree Physiology*, 34(4). <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu021>
- Gauzere, J., Lucas, C., Ronce, O., Davi, H., & Chuine, I. (2019). Sensitivity analysis of tree phenology models reveals increasing sensitivity of their predictions to winter chilling temperature and photoperiod with warming climate. *Ecological Modelling*, 411. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108805>
- Chen, L., Huang, J. G., Ma, Q., Hänninen, H., Rossi, S., Piao, S., & Bergeron, Y. (2018). Spring phenology at different altitudes is becoming more uniform under global warming in Europe. *Global Change Biology*, 24(9). <https://doi.org/10.1111/gcb.14288>
- Körner, C., & Basler, D. (2010). Phenology under global warming. In *Science* (Vol. 327, Issue 5972). <https://doi.org/10.1126/science.1186473>
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2015). Plant physiology and development. *Plant Physiology and Development*, Ed. 6.

Předběžný termín obhajoby

2023/24 LS – FLD

Vedoucí práce

doc. Ing. Ivana Tomášková, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra lesnické genetiky a fyziologie

Elektronicky schváleno dne 1. 2. 2024

doc. Ing. Ivana Tomášková, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 27. 2. 2024

prof. Ing. Róbert Marušák, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 04. 04. 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: Světlo jako faktor prostředí a reakce lesních dřevin vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil, a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědom, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědom, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

Poděkování

Chtěl bych poděkovat své vedoucí bakalářské práce doc. Ing. Ivaně Tomáškové, Ph.D. za odborné vedení, pomoc a rady při zpracování této práce.

Světlo jako faktor prostředí a reakce lesních dřevin

Abstrakt

Světlo je jedním z nejdůležitějších ekologických faktorů, které ovlivňují růst a vývoj rostlin. Tato rešeršní práce shrnuje současné poznatky o jednotlivých specifických faktorech reakce dřevin na světlo zahrnující jak faktory přírodního prostředí, tak faktory související se dřevinami samotnými. V rámci této práce jsou popsána témata týkající se fotoreceptorů dřevin, cirkadiálních hodin, fotoperiodismu, fototropismu, klíčení semen, světelných podmínek přírodního prostředí a změn ve světelném spektru. Všechna zmíněná témata jsou následně zhodnocena v širší perspektivě klimatické změny.

Klíčová slova: cirkadiální rytmus, fotoperioda, fotoreceptory, fenologické fáze, fototropismus

Light as an environmental factor and forest tree species response

Abstract

Light is one of the most important ecological factors that affect plant growth and development. This review explores the current stage of knowledge on the specific factors of tree responses to light. These factors include both the natural environment factors and factors related to trees themselves. The review will cover topics such as tree photoreceptors, circadian clock, photoperiodism, phototropism, seed germination, light conditions in the natural environment and changes in the light spectrum. All topics mentioned are consequently brought together to discuss their relevance in the perspective of climate change.

Keywords: circadian rhythms, photoperiod, photoreceptors, phenology, phototropism

Obsah

1 Úvod.....	11
2 Sluneční záření.....	12
2.1 Světlo jako signál odezvy rostlin.....	12
3 Fotoreceptory dřevin jako jednotky vnímání světla	14
3.1 Fytochromy – receptory červeného světla	15
3.1.1 Kódující geny fytochromu	15
3.1.2 Fotoreverzibilní povaha fytochromu a její objevení.....	16
3.1.3 Fytochromy a jejich vliv na sezónní růst dřevin.....	17
3.2 Receptory modrého světla	19
3.2.1 Kryptochromy	20
3.2.2 Fototropiny.....	21
3.2.3 ZEITLUPE receptory.....	21
3.2.4 Receptory modrého světla u dřevin	21
3.3 Receptory UV záření.....	22
3.3.1 UV RESISTANCE LOCUS 8 (UVR8) receptor.....	22
3.3.2 Receptory UV záření u dřevin	23
4 Biologické cirkadiánní hodiny rostlin (měření času v průběhu dne).....	24
4.1 Fotoperiodismus (měření času v průběhu roku)	24
4.1.1 Mechanismus měření fotoperiody	25
4.1.2 Fotoperiodismus u dřevin	26
5 Fototropismus	29
5.1 Mechanismy fototropismu	29
5.2 Fototropismus u dřevin	30
6 Světelné podmínky ovlivňující klíčení semen	33
7 Světelné podmínky přírodního prostředí	35
8 Globální změna – změny ve světelném spektru.....	37

9 Zhodnocení reakce dřevin na světlo	39
9.1 Fotoreceptory dřevin.....	39
9.2 Cirkadiánní hodiny a fotoperiodismus u dřevin	39
9.3 Fototropismus dřevin	40
9.4 Vliv světla na klíčení semen	40
9.5 Světelné podmínky přírodního prostředí	40
9.6 Změny spektrálních podmínek.....	40
10 Diskuse vlivu světla na dřeviny v perspektivě klimatické změny	42
11 Doporučení pro praxi	45
12 Závěr	46
13 Přehled literatury a použitých zdrojů.....	47

1 Úvod

Světlo jako ekologický faktor patří mezi ty nejvýznamnější. Život na Zemi je zcela závislý na energii záření. Světelné záření jako takové ovlivňuje celou řadu jak abiotických, tak biotických procesů. Jedná se o faktor umožňující vnímání světa pro většinu organismů, udržuje teplotu povrchu Země na příznivých hodnotách pro podporu života, ovlivňuje klimatické podmínky včetně počasí a podnebí a poskytuje energii k nezbytným procesům jako je fotosyntéza. Právě proces fotosyntézy je jako jediný schopen využívat zářivou energii a měnit ji v energii chemických vazeb. Díky tomu je velká část energetických zdrojů na Zemi právě výsledkem fotosyntetických procesů. Ve světě rostlin však vliv slunečního záření sahá mnohem dále za schopnosti fotosyntézy. Světelné signály mají nenahraditelnou roli v řízení vývoje, růstu a adaptací rostlin, a to ať už se jedná o vyvolávání signálních kaskád na základě vlastností dopadajícího záření, synchronizaci růstových procesů v závislosti na fotoperiodě nebo orientované pohyby za světlem ve snaze získat konkurenční výhodu. V posledních letech nastal obrovský pokrok v genetice a nových biotechnologiích, umožňující výzkum reakcí na světlo na molekulární úrovni. Tyto nové objevy přispívají velkým dílem k pochopení mnohých procesů dokonce i u složitějších organismů jako jsou dřeviny. Porozumění světlem řízených procesů u dřevin, jako dominantních organismů mnohých ekosystémů, nabývá ještě větší důležitosti s nastávající klimatickou změnou, a to hlavně při tvorbě predikcí vývoje nebo při zajišťování mitigačních opatření.

Hlavním cílem této práce je popsat co nejvíce možných faktorů vlivu světla na reakce lesních dřevin temperátního pásu, shrnout nejdůležitější poznatky a následně diskutovat jejich přínos a relevantnost při predikci vývoje lesních ekosystémů s nastávající klimatickou změnou.

2 Sluneční záření

Z fyzikálního hlediska lze sluneční záření popsat buď jako částici nebo jako elektromagnetické vlnění. Sdílí totiž vlastnosti obou. V některých situacích se chová jako vlnění o určitých vlnových délkách, v jiných zas spíše jako částice známá pod názvem foton. Elektromagnetické vlnění se rozlišuje určitou amplitudou a frekvencí. Fotony se naopak vyznačují jejich schopností přenášet energii. Tato energie není vyzařována spojitě, ale spíše v určitých balíčcích energie, které se nazývají kvanta. Sluneční záření obsahuje široké spektrum vlnových délek od radiových vln o velmi nízké frekvenci až po vysokofrekvenční gama záření. Pro vyšší rostliny je sluneční záření využitelné pro potřeby fotosyntézy v přibližných vlnových délkách od 400 do 700 nm. Tento rozsah záření se označuje jako fotosynteticky aktivní radiace (FAR). Některé fotosyntetizující mikroorganismy dokážou využívat pro fotosyntézu i světlo o vlnových délkách až do 1000 nm; jedná se ale spíše o výjimky. Zároveň rozpětí vlnových délek FAR se velmi podobají rozsahu vlnových délek viditelného světla, které se pohybují od 380 do 750 nm. Právě toto spektrum viditelného světla ovlivňuje vývoj a růst rostlin a jiných fotosyntetizujících organismů nejvýznamněji. To však ale neznamená, že by je další složky o jiných frekvencích neovlivňovaly. U mnohých procesů nerozhoduje samotná kvalita světla, ale spíše kvantita (tedy celková energie dopadajícího záření). Oproti tomu jiné procesy jsou závislé především na kvalitě světla, kde hrají roli především faktory jako hustota toku fotonů, spektrální složení, fotoperioda nebo směr přicházejícího záření. Reakce rostlin tedy závisí na všech těchto faktorech a případně i na jejich vzájemných kombinacích (Dou a Niu 2020; Procházka et al. 1998).

2.1 Světlo jako signál odezvy rostlin

Všeobecně je známo, že téměř všechny rostliny jsou autotrofní organismy, které ke svému přežití využívají fotosyntézu. Ta jim za využití sluneční energie slouží k poutání CO₂ do složitějších uhlikatých sloučenin (především glukózy), které využívají k získávání energie nebo ke tvorbě stavebních jednotek. Rostliny však reagují na světlo i jinými způsoby, které sahají mnohem dále za schopnosti fotosyntézy. Odezvy na světlo nesouvisející s fotosyntézou napomáhají rostlinám v procesech růstu, vývoje a adaptace na podmínky okolního prostředí. Tyto procesy jsou často souhrnně označovány jako fotomorfogeneze, která zahrnuje všechny vývojové a růstové procesy závislé na faktorech světla. Fototropismus, fotoperiodismus nebo klíčení semen patří mezi nejvýznamnější procesy pod fotomorfogenezi spadající. Tyto procesy řízené slunečním zářením často

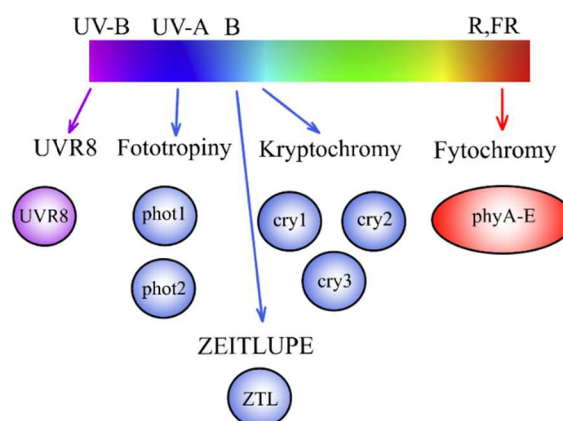
dokáží překonávat schopnosti samotné fotosyntézy, a to především na počátku vývoje rostlin. Například u semen a klíčnicích rostlinek se zpočátku nemusí vyskytovat chlorofyl, který by jim umožnil fotosyntetizovat. Jsou tedy odkázány pouze na energii uloženou v zásobních pletivech, a právě na světelné signály, na jejichž základě mohou iniciovat svůj růst a vývoj (Dou a Niu 2020; Taiz et al. 2015). Všechny tyto odezvy jsou závislé na schopnosti světlo rozpoznat. K tomu slouží specifické jednotky vnímání světla – fotoreceptory.

3 Fotoreceptory dřevin jako jednotky vnímání světla

Fotoreceptory rostlin patří mezi nejdůležitější senzorycké jednotky. Umožňují rostlinám vnímat téměř všechny aspekty slunečního záření. Ty zahrnují například vnímání směru, doby trvání, vlnové délky nebo kvantity či kvality vnímaného záření. Tyto receptory jsou následně schopny zaznamenat světelné vjemy, zpracovávat je a následně je měnit ve specifické odpovědi, a to ať už fyziologické, vývojové nebo biochemické (Li et al. 2011).

Rostlinné fotoreceptory se dělí do základních čtyř tříd: Fytochromy – receptory červeného světla (R) a blízkého infračerveného záření (FR) (600–750 nm); Kryptochromy a Fototropiny – vnímající především oblast modrého světla (B) až blízkého ultrafialového záření (UV-A) (320 – 500 nm) (Li et al. 2011); ZEITLUPE receptory – objevené (Kim et al. 2007) vnímající oblast modrého světla a UV RESISTANCE LOCUS 8 (UVR8) receptor, který se nedávno ukázal jako receptor UV-B záření (viz obr. 1) (Rizzini et al. 2011).

Je však nutno dodat, že velká většina zmíněných fotoreceptorů byla zjištěna pouze na rostlině huseníčku rolním (*Arabidopsis thaliana*). Jedná se pravděpodobně o jednu z nejvíce zkoumaných rostlin. Často se také označuje za modelový organismus, na kterém bylo zjištěno mnoho průlomů v oblasti rostlinné fyziologie a genetiky. Huseníček je pro výzkum vhodný zejména pro svůj rychlý růst, malou velikost semen i dospělé rostliny a velkou odolnost. Dalším atributem, který ho činí vědecky významným je jednoduchost a relativně malá délka jeho genomu, která ulehčuje genetický výzkum (Woodward a Bartel 2018).



Obrázek 1 Zařazení jednotlivých fotoreceptorů zjištěných na huseníčku rolním (*Arabidopsis thaliana*) do světelného spektra. (Upraveno z Lin 2002)

Problematika fotoreceptorů je obecně poměrně málo prozkoumaná. Jedním z důvodů je i fakt, že první fotoreceptor byl objeven teprve až roku 1959 (Butler et al. 1959). Většina fotoreceptorů, jak již bylo zmíněno, byla zjištěna právě jen na modelovém huseníčku. Jen velmi málo studií se zabývalo složitějšími rostlinami nebo dřevinami. Některé z poznatků v oblasti fotoreceptorů dřevin, na které se tato práce primárně zaměřuje, budou popsány u jednotlivých typů fotoreceptorů.

3.1 Fytochromy – receptory červeného světla

Jak bylo zmíněno, fytochrom patří mezi nejdéle zkoumané fotoreceptory. Za jeho objevení se zasloužili Hendricks a Borthwick (1959), na které v druhé polovině dvacátého století navázalo ještě mnoho dalších studií prováděných na zmiňované modelové rostlině huseníčku (Briggs 2009). Fytochromy jako takové jsou bílkovinné pigmenty vnímající spektrální oblast převážně červeného světla (570–680 nm). Fytochrom nejvíce absorbuje spektrum červeného (R) až dlouhovlnného červeného (FR) světla. Zároveň také dokáže, i když jen v menší míře, absorbovat i modré světlo. Z chemického hlediska je fytochrom dimer skládající se ze dvou stejných podjednotek. Každá z těchto jednotek obsahuje další dvě části: část bílkovinnou tvořenou polypeptidovým řetězcem – apoprotein a část pigmentovou absorbující světlo – chromofor. Společně apoprotein a chromofor tvoří holoprotein, který je vlastně jednou z podjednotek samotného dimeru. Dimer fytochromu se může vyskytovat ve dvou rozdílných konformacích, které jsou iniciovány změnami světelných podmínek. Obě tyto konformace představují určitou formu fytochromu, kde každá má jiné vlastnosti (viz kapitola 3.1.2) (Taiz et al. 2015).

3.1.1 Kódující geny fytochromu

U huseníčku se vyskytuje rodina 5 kódujících genů fytochromu. Jedná se o geny s označením PHYA až E. PHY geny kódují jednotlivé apoproteiny, které jsou následně přeměněny v holoproteiny tím, že se spojí s pigmentovou složkou – chromoforem. Vzniklý holoprotein pak tvoří základní podjednotku dimeru fytochromu, který se stává právě z těchto dvou holoproteinů. Každý z genů kóduje jeden z fytochromů objevených na huseníčku s označenými phyA až phyE. Těchto 5 fytochromů se následně dělí na další dvě skupiny: skupinu fotolabilních fytochromů, kam patří phyA a skupinu fotostabilních fytochromů, kam spadá phyB až E. PhyA je v hojném množství přítomný semenáčcích rostoucích ve tmě, nicméně při vystavení slunečnímu záření se začne odbourávat a jeho koncentrace rychle klesá. Naopak v zelených rostlinách se nejhojněji vyskytuje phyB, a pak také phyC až phyE. Ty jsou obsaženy už jen v menších koncentracích. Nejvíce

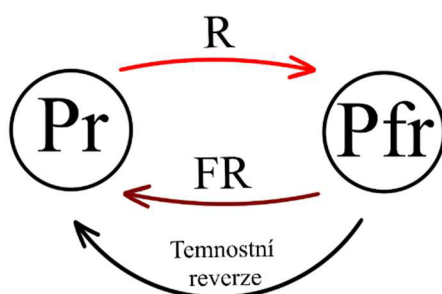
z těchto fytochromů je prozkoumán phyA, a to právě díky tomu, že ve tmě rostoucích etiolizovaných rostlinách dosahuje mnohem vyšších koncentrací než například phyB v rostlinách zelených (Li et al. 2011; Singh et al. 2021).

3.1.2 Fotoreverzibilní povaha fytochromu a její objevení

Jak již bylo zmíněno, fytochromy se mohou vyskytovat ve dvou formách na základě jejich konformace. Tyto formy se nazývají Pr forma absorbující převážně R světlo o vlnové délce okolo 660 nm a Pfr forma, která absorbuje FR světlo o vlnové délce okolo 730 nm. Fytochromy se syntetizují v biologicky neaktivní formě Pr. Ta se mění na biologicky aktivní konformaci Pfr po absorbování R světla. Pfr forma se naopak může měnit zpět na Pr formu samovolně za pomoci tzv. temnostní reverze, nebo absorbováním FR světla. Tento proces se nazývá fotoreverzibilita. Při plné saturaci jak už R, nebo FR světlem není přeměna z Pr na Pfr a naopak vždy 100%. Když je Pr forma plně saturována R světlem, tak se mění do Pfr formy. R světlo zároveň dokáže v určité míře absorbovat i Pfr forma a měnit se tak zpět na Pr formu fytochromu. Z toho vyplývá, že podíl fytochromu v Pfr formě při plné saturaci R světlem může dosáhnout okolo 85 %. Pokud jsou fytochromy naopak vystaveny FR světlu tak se na Pr formu přemění okolo 98 % fytochromů. Tento fenomén se nazývá fotostacionární stav. Je nutné však dodat, že těchto stavů bylo dosaženo v laboratorním prostředí, a to po vystavení modelového huseníčku konkrétním vlnovým délkám. V přirozeném prostředí je rostlina vystavena slunečnímu záření, které obsahuje celé spektrum vlnových délek. Proto je možné předpokládat, že fytochrom přechází nepřetržitě mezi jeho formami, pravděpodobně zcela jinak než v kontrolovaném prostředí (Taiz et al. 2015).

Fotoreverzibilní povaha fytochromu (viz obr. 2) byla poprvé demonstrována na experimentu klíčivosti semen salátu (*Lactuca sativa*). Semena byla vystavena ozáření R a FR světlem a následně byla posuzována jejich klíčivost. Bylo zjištěno, že klíčení semen je stimulováno R světlem, a naopak inhibováno FR světlem. Pokud semena byla vystavena střídajícímu se ozáření R a FR světlem, jejich reakce (v tomto případě klíčivost) závisela na tom, jakou vlnovou délkou byla ozářena naposledy, nezávisle na počtu alternací mezi FR a R ozářením. Tedy pokud jsou semena naposledy ozářena R světlem, klíčivost je značně vysoká (téměř 100%), pokud jsou naposledy ozářena FR světlem, jsou jejich klíčící schopnosti značně omezeny. Na základě tohoto výzkumu byla také navržena myšlenka, že právě Pfr forma fytochromu je biologicky aktivní formou,

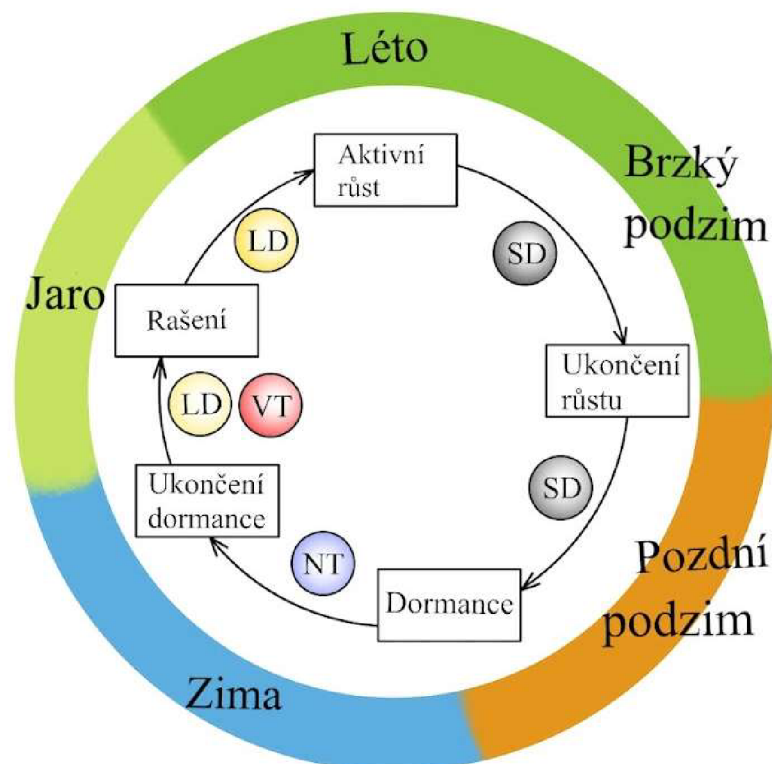
jelikož při ozáření R světlem se právě fytochrom do Pfr formy přeměňuje a je tak i velká pravděpodobnost že právě Pfr forma zároveň stimuluje klíčení (Borthwick et al. 1952).



Obrázek 2 Grafické znázornění fotoreverzibilní povahy fytochromu. Pr forma se po ozáření R světlem mění na Pfr aktivní konformaci. Pfr se naopak mění na Pr konformaci při ozáření FR světlem. Pfr se může měnit na Pr formu pomocí tzv. temnostní reverze, která nastává v důsledku nedostatku dopadajícího záření. (Upraveno z Taiz et al. 2015)

3.1.3 Fytochromy a jejich vliv na sezónní růst dřevin

Stromy teperátních (a boreálních) lesů mění svůj růst na základě sezónních změn v průběhu roku (tyto změny růstu dřevin jsou součástí vědní disciplíny fenologie, která se zabývá načasováním sezónních životních procesů organismu). Jedná se o adaptivní mechanismus, který jim umožňuje překonávat obtížné podmínky v zimě, a to hlavně díky střídání jednotlivých fenologických fází (hlavně mezi fází růstovou a fází dormance), které korespondují s konkrétním ročním obdobím. Hlavními faktory, které tyto změny růstu ovlivňují je teplota a fotoperioda. Přičemž fotoperioda je faktorem robustnějším než teplota, jelikož nepodléhá tak velkým fluktuacím (Singh et al. 2017). V souvislosti s délkou fotoperiody platí obecné pravidlo, že při dlouhých dnech (LD – ang. „long days“ – období typicky na začátku jara) je zajištěn dlouhivý růst, a naopak při krátkých dnech (SD – ang. „short days“ – období nastávající s nástupem zimy) dochází k ukončení růstu a tvorbě terminálních pupenů, což je vlastně základním principem ochrany před nepříznivými podmínkami v zimě (viz obr. 3) (Weiser 1970). Fotoreceptory (převážně fytochromy společně s kryptochromy) hrají velmi významnou roli při zapracování těchto fotoperiodických signálů a iniciaci adekvátních odpovědí (Singh et al. 2017).



Obrázek 3 Schematické znázornění vlivu krátkých (SD) a dlouhých dnů (LD) společně s nízkou teplotou (NT) a vyšší teplotou (VT) na fenologii dřevin. Prodlužování fotoperiody na jaře (LD) iniciuje společně s nárůstem teploty (VT) rašení pupenů. LD dále zajišťuje aktivní růst během vegetační sezóny. Aktivní růst se postupně zpomaluje zkracováním fotoperiody (SD) až dochází k úplnému ukončení růstu a započetí dormance pupenů. Nízké teploty (NT) následně vedou k postupné uvolnění dormance. Poté opět nárůst teploty a prodloužení fotoperiody vede k rašení pupenů a celý cyklus se opakuje. (Upraveno z Singh et al. 2017)

Fotoreceptory jsou ve dřevinách velmi málo prozkoumány, existují však studie, které se jimi zabývají. Výzkum je především prováděn na hybridech topolu (*Populus tremula* × *tremuloides*), který je (jako již zmiňovaný huseníček) modelovou rostlinou vhodnou pro výzkum (Ding et al. 2021). Podobně jako u huseníčku bylo zjištěno, že fytochrom rodu *Populus* je kódován specifickými geny. V tomto případě je kódován pouze 3 geny a to: PHYA, PHYB1 a PHYB2; díky tomuto zjištění bylo možné učinit mnoho dalších objevů v oblasti fotorecepce dřevin (Singh et al. 2021).

Nicméně existují i studie, které zdaleka časově předcházejí zjištění genetické podstaty fytochromu u rodu *Populus*, bez kterých by toto zjištění nebylo možné učinit. Mezi ty

nejvýznamnější patří samotné potvrzení vlivu fytochromu A (phyA) na růst dřevin v závislosti na fotoperiodě. Principem experimentu bylo vytvoření transgenní linie hybridu topolu, která se vyznačovala nadměrnou expresí genu fytochromu A (PHYA) díky zakomponování tohoto genu získaného z ovsa. Po porovnání růstu této transgenní linie s normálním jedincem bylo zjištěno, že jedinci s nadměrnou expresí PHYA ukázali značné snížení délky dne, při které mohou stále růst. Zatímco normální jedinci měli průměrnou hraniční délku dne okolo 15 h, jedinci transgenní linie byli schopni zachovat svůj délkový přírůst i pod hraniční hodnotu 6 h. To, že jejich hraniční hodnota délky dne takto radikálně klesla, zároveň znemožnilo jejich aklimatizaci na zimní podmínky, což značně inhibuje schopnost těchto jedinců se adaptovat na nepříznivé zimní období (Olsen et al. 1997).

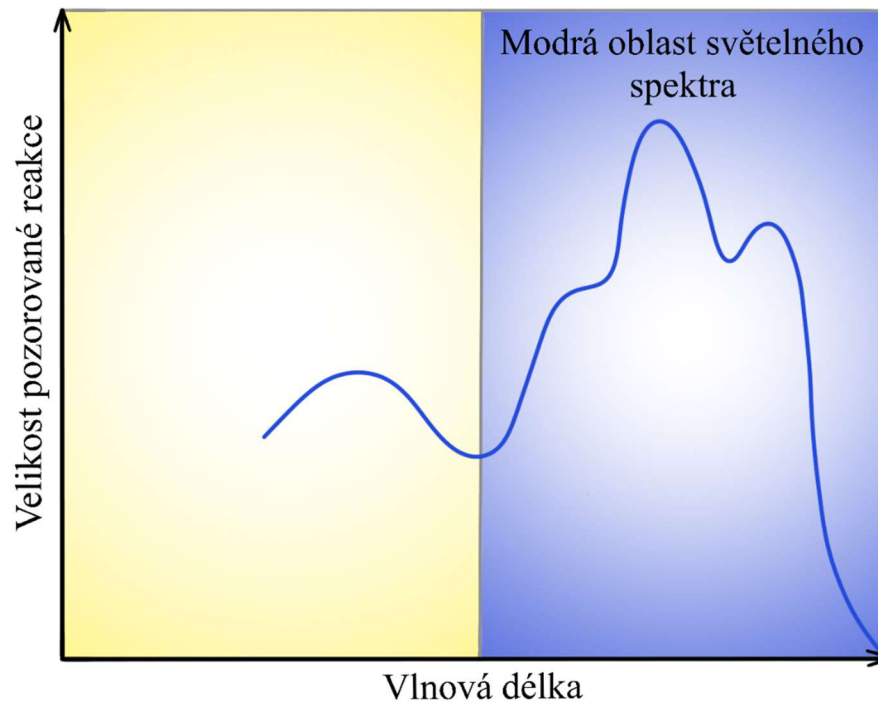
3.2 Receptory modrého světla

Prvotní známky o reakci rostlin na modré světlo, byly prokázány již v druhé polovině 19. století Charlesem Darwinem, který objevil fototropismus rostlin neboli orientovaný pohyb rostlin za světlem indukovaný právě modrým světlem (Darwin 1881). Nicméně receptory modrého světla byly prakticky neprozkoumány až doposud. Stejně jako fytochromy, tak receptory modrého světla byly zjištěny hlavně na huseníčku. Díky tomuto výzkumu byly zjištěny 2 základní typy receptorů modrého světla: kryptochromy a fototropiny (viz kap 3.2.1 a 3.2.2) (Lin 2002) a dále také nově objevené ZEITLUPE receptory (viz kapitola 3.2.3) (Kim et al. 2007).

Signály modrého světla jsou rostlinami využívány hlavně při vnímání přítomnosti světla a směru, ze kterého modré světlo přichází. Rostliny vnímají modré světlo ve spektrální oblasti (380–450 nm). Mezi základní reakce rostlin, které modré světlo ovlivňuje je především fototropismus, dlouhivý růst stonku a otevírání průduchů listů (Procházka et al. 1998).

V předchozí kapitole bylo uvedeno, že například i fytochromy reagují z části na oblast vlnové délky modrého světla. Pro výzkum fotoreceptorů rostlin je tedy velmi důležité rozlišení, zda se jedná o vnímání receptory modrého světla nebo právě již zmíněnými fytochromy. K tomuto rozlišení existuje několik přístupů. První možností identifikace specifické odezvy jednotlivých fotoreceptorů je, že pokud se jedná o odezvu receptorů modrého světla, tak nelze nahradit ozáření modrým světlem jiným zářením o jiné vlnové délce. Další možností je sledování průběhu akčního spektra (graf vztahu vlnové délky

velikosti reakce rostliny). Většina vyšších rostlin totiž sdílí velmi podobný průběh této křivky, a to hlavně v oblasti vlnové délky světla 400 až 500 nm. Průběh v oblasti těchto vlnových délek následuje charakteristickou „tříprstou strukturu“ (ang. „three finger structure“) (viz obr. 4). Tento průběh je charakteristický pouze pro receptory modrého světla (Cosgrove 1994).



Obrázek 4 Ilustrační zobrazení akčního spektra pro reakci na modré světlo. V oblasti modrého světla je možné pozorovat průběh („three finger structure“), který je typický pro reakce na modré světlo. (Upraveno z Taiz et al. 2015)

3.2.1 Kryptochromy

Kryptochromy jsou fotosenzorické receptory, které reagují na růst a vývoj rostlin. Izolované mají žlutou barvu. Patří mezi první z prokázaných receptorů modrého světla a blízkého ultrafialového (UV-A) světla. Jedná se o (podobně jako u fytochromu) o chromoproteiny neboli bílkoviny, které obsahují na světlo reagující pigmentovou složku chromofor. Kryptochromy jsou na rozdíl od fytochromů monomery a obsahují dva chromofory, a to konkrétně flavinadenin dinukleotid (FAD) a pterin. Na základě výzkumu huseníčku bylo zjištěno, že ovlivňují genovou expresi převážně v jádře buňky, ale zároveň mohou vyvolávat signální kaskádu i v cytoplazmě. U huseníčku byly objeveny 3

kódující geny pro kryptochrom s označením CRY1, CRY2 a CRY3, které kódují jednotlivé kryptochromy cry1, cry2 a cry3 (Liu et al. 2011). Geny kryptochromu mají velmi důležitou roli u mnoha z fyziologických procesů jako je například inhibice prodlužování stonku, řízení kvetení, prvotní rozvinutí děložních lístků nebo také řízení biologických hodin (Taiz et al. 2015).

3.2.2 Fototropiny

Fototropiny patří taktéž mezi receptory modrého světla. Jedná se o flavoproteiny, což jsou bílkoviny obsahující na světlo reagující skupinu. V tomto konkrétním případě se jedná o prostetickou skupinu Flavinmononukleotid (FMN), která je pro flavoproteiny typická. V huseníčku byly objeveny dva fototropiny s označením phot1 a phot2. Fototropiny řídí mnoho reakcí rostlin, které mají za úkol zefektivňovat účinnost fotosyntézy. Tyto reakce zahrnují především fotoropismus, světlem řízené otevírání průduchů a pohyb chloroplastů v závislosti na intenzitě ozáření. (Taiz et al. 2015; Takemiya et al. 2005)

3.2.3 ZEITLUPE receptory

Za zmínku stojí i relativně nově zjištěné ZEITLUPE (ZLT) receptory, vnímající oblast modrého světla, objevené Kim et al. (2007) na huseníčku. Hlavní funkcí ZLT receptorů je řízení degradace TOC1 proteinu (TIMING OF CAB EXPRESSION 1). Tento protein hraje klíčovou roli v biologických hodinách rostlin. Díky tomu mají ZLT receptory schopnost ovlivňovat fotoperiodismus a udržovat normální fotoperiody.

3.2.4 Receptory modrého světla u dřevin

Stejně jako u fytochromů jsou receptory modrého světla u dřevin velmi málo prozkoumány. Většina dostupných studií na dřevinách se věnuje zkoumáním jen konkrétních reakcí dřevin na modré světlo, namísto potvrzení konkrétních receptorů modrého světla ve dřevinách. Například Brelsford a Robson (2018) popisují vliv modrého světla na rašení pupenů na začátku vegetační sezóny u vybraných listnatých dřevin temperátního pásu. Vybrané dřeviny zahrnovaly břizu bělokorou (*Betula pendula*), olši lepkavou (*Alnus glutinosa*) a dub letní (*Quercus robur*). Záměrně byly vybrány druhy, které patří do rozdílných sukcesních stádií. Mezi raně sukcesní druhy patří břiza. Dub a olše patří mezi pozdně sukcesní druhy. Pro raně sukcesní druhy typicky platí, že rašení pupenů těchto dřevin je primárně iniciováno teplotou. U druhů pozdně sukcesních stádií je naopak řízen fotoperiodou. Raně sukcesní oportunistické druhy si nejspíše strategii iniciace rašení pupenů na základě teploty vytvořily nejspíše proto, že jim umožňuje získat

konkurenční náskok před více konkurenčně schopnými druhy pozdně sukcesních stádií (Körner a Basler 2010). Toto zjištění je podpořeno i dalšími studiemi, kde se ukazuje, že raně sukcesní druhy dosahují rašení pupenů dříve než druhy pozdně sukcesních stádií (Wesołowski a Rowiński 2006). Získání konkurenční výhody nad konkurenceschopnějšími druhy však zahrnuje určité riziko, a to hlavně při brzkých jarních mrazících, kdy předčasné otevření pupenů může vést k rozsáhlému poškození (Körner a Basler 2010). Experiment byl proveden na vzorcích větví u vybraných dřevin. Vzorky byly vždy vystaveny záření v kontrolovaném prostředí o stejné teplotě a intenzitě FAR záření, a to buďto s nebo bez ozáření modrým světlem. Následně byla změřena doba potřebná k vyrašení 50 % pupenů a porovnána mezi jednotlivými vzorky. U vzorků ozářených modrým světlem bylo prokázáno, že byla průměrná doba otevření 50 % pupenů snížena o 3,3 dny u *Betula pendula*, o 6 dní u *Alnus glutinosa* a o 6,3 dní u *Quercus robur*. Tyto výsledky potvrzují původní hypotézu, že pozdně sukcesní druhy reagují na ozáření více než raně sukcesní druhy a že druhy pozdně sukcesních stádií využívají spíše fotoperiodu než teplotu pro rašení pupenů (Brelford a Robson 2018).

3.3 Receptory UV záření

Ultrafialové záření je rozděleno do tří základních skupin a to: UV-A (320 – 380nm), UV-B (280 – 320nm) a UV-C (200 – 280nm). Platí obecné pravidlo, že čím má UV záření nižší vlnovou délku (neboli vyšší kmitočet), tím je škodlivější. Jeho škodlivost spočívá především v jeho schopnosti měnit strukturu DNA za vzniku mutací. Nejškodlivější UV-C záření se rozptyluje v atmosféře, a to převážně v ozonové vrstvě Země (Procházka et al. 1998). UV-B a UV-A záření pak proniká na povrch Země v mnohem větší míře. Jak již bylo nastíněno, tak na UV-A záření dokáží reagovat Kryptochromy a Fototropiny. To, jaký fotoreceptor dokáže vnímat UV-B záření zůstávalo dlouho záhadou, dokud nebyl teprve nedávno objeven specifický UVR8 receptor (opět na huseníčku) (Rizzini et al. 2011).

3.3.1 UV RESISTANCE LOCUS 8 (UVR8) receptor

UVR8 neboli UV RESISTANCE LOCUS 8 receptor je specifický receptor UV-B záření nalezený u huseníčku. Jedná se o dimerní protein, který při absorpci UV-B záření okamžitě monomerizuje. Jednotlivé monomery následně reagují s ligázou COP1, čímž započínají signální kaskádu, která vede ke změnám genové exprese. Výsledky této signální kaskády jsou především změny ve fotomorfogenezi rostliny a iniciace syntézy

flavonolů (podtřída flavonoidů), což jsou pigmenty, které slouží k ochraně proti škodlivému množství UV záření (Tilbrook et al. 2013).

3.3.2 Receptory UV záření u dřevin

Jelikož UV receptory byly objeveny teprve nedávno (Tilbrook et al. 2013) a pouze u huseníčku, nejsou zatím žádné důkazy jejich přítomnosti ve dřevinách.

4 Biologické cirkadiánní hodiny rostlin (měření času v průběhu dne)

Planeta Země se otočí kolem své osy každých 24 hodin. Výsledkem tohoto procesu je, že jakýkoli bod na povrchu Země je střídavě vystaven určitému časovému úseku, kdy je, nebo není vystaven slunečnímu záření. Většina organismů má schopnost tyto změny vnímat a adekvátně na ně s určitou pravidelností reagovat. Střídání dne a noci však není jediný způsob, jak dokáží rostliny měřit čas. Dalším, již méně patrným faktem je, že většina organismů má vrozený mechanismus, který jim umožňuje měření času nezávisle na vnějších vjemech. To jim umožňuje tyto vnější vjemy určitým způsobem dopředu předpovídat spíše než na ně se zpožděním reagovat. Tento mechanismus bývá označován jako endogenní cirkadiánní hodiny. Jedním z důkazů tohoto mechanismu je skutečnost, že řada rostlin zachovává své cirkadiánní rytmy (určité vzory v genové expresi anebo ve fyziologii, které se rytmicky opakují podle 24hodinového cyklu), i když jsou tyto jedinci zbaveni vjemů okolního prostředí (McClung 2006). Systém cirkadiánních hodin je složen ze tří základních komponentů: centrální oscilátor (biologické hodiny), vstupní cesty (zajišťují zakomponování vnějších environmentálních faktorů a pomáhají se „seřizením“ samotného oscilátoru) a výstupní cesty (na základě informací získaných z oscilátoru dokáží řídit biologické procesy nezbytné pro život rostliny) (Hsu a Harmer 2014).

4.1 Fotoperiodismus (měření času v průběhu roku)

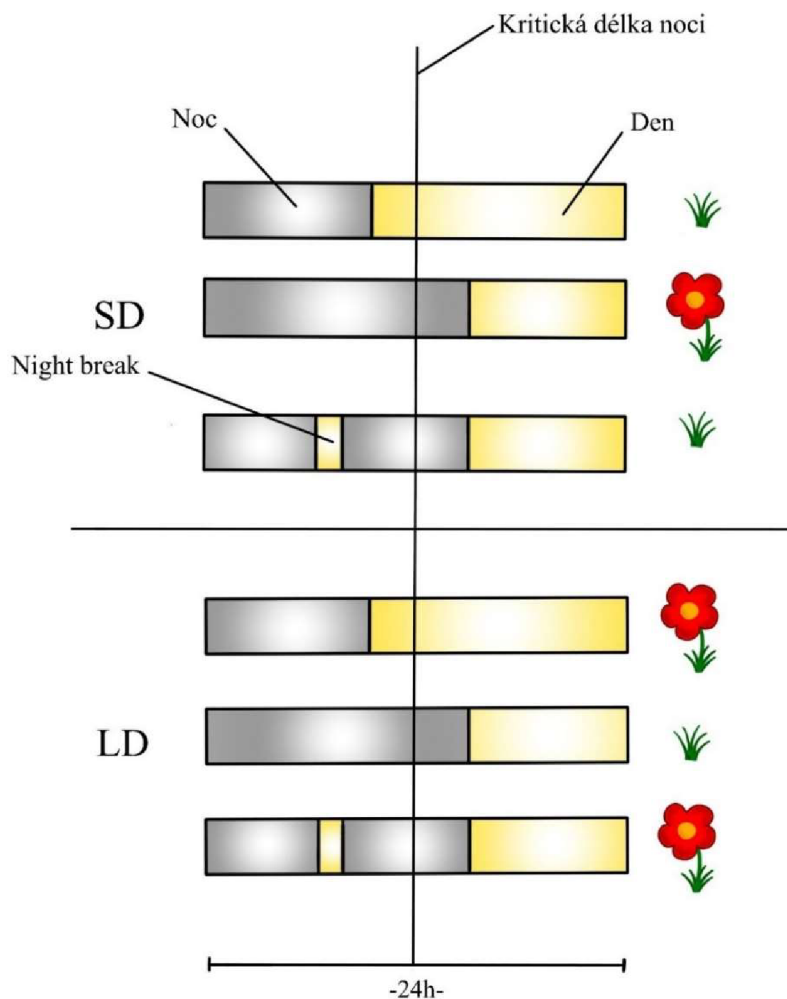
V předchozí kapitole bylo nastíněno, že rostliny využívají cirkadiánní hodiny k měření času a k řízení jejich biologických procesů v průběhu dne. Fotoperiodismus je proces, který taktéž měří čas. V případě fotoperiodismu se nejedná o čas konkrétního dne, ale o informaci, v jakém časovém období se organismus nachází v rámci celého roku. Pro určení tohoto konkrétního časového období spoléhají rostliny na svoji schopnost měřit délku dne nebo spíše v mnoha případech délku noci (viz kapitola 4.1.1). Délka dne a noci se (kromě rovníku, kde délka dne odpovídá délce noci po celý rok) mění díky rotačnímu pohybu Země kolem Slunce. Platí zde pravidlo, že od rovníku k pólům se délka dne v létě prodlužuje, a naopak v zimě se zkracuje. Rostliny se na základě jejich místa výskytu vyvinuly tak, aby dokázaly tyto změny zaznamenat a společně s informací získanou z cirkadiánních hodin synchronizovat svoje fotoperiodické odpovědi. Tyto odezvy mohou být růstové, vývojové nebo metabolické (Taiz et al. 2015).

V kapitole 4.1.2 byla zmíněna reakce temperátních dřevin na změnu fotoperiody. Jako adaptaci střídajících se ročních období začínají svůj růst při nástupu tzv. dlouhých dnů (ang. long day – LD), a naopak svůj růst ukončují při krátkých dnech (ang. short day –

SD). Tyto poznatky jsou částečně i založeny na experimentech na kvetoucích rostlinách. Jedná se o typický experiment indukce kvetení na základě délky fotoperiody. Rostliny se obecně dělí na krátkodenní (SD) rostliny a dlouhodenní (LD) rostliny. SD rostliny jsou ty, které kvetou pouze pokud délka dne klesne pod určitou kritickou hranici. LD rostliny naopak kvetou pouze, když délka dne nad určitou hranici stoupne. Ne všechny rostliny jsou však krátko nebo dlouhodenní. Jsou zaznamenány i případy rostlin neutrálních (ang. day-neutral plants DNP), u kterých kvetení na délce dne nezávisí. Nicméně délka fotoperiody nemůže být jediným vstupním signálem pro iniciaci procesu kvetení, a to hlavně díky jeho dvojznačné povaze. Kdyby se rostliny spoléhaly pouze na zaznamenání dosažení určité kritické hranice délky fotoperiody, nedokázaly by rozeznat rozdíl mezi jarem a podzimem, jelikož délka fotoperiody v těchto obdobích může být shodná. Rostliny si proto vyvinuly některé z adaptací, aby čelily tomuto problému. Jedním ze způsobů je vnímání (společně s fotoperiodou) některého z environmentálních faktorů jako je například teplota, díky které mohou úspěšně zpřesnit svou časovou orientaci. Další možností je schopnost některých rostlin rozlišovat prodlužování nebo naopak zkracování dne v určitých časových úsecích; ty se označují jako tzv. „rostliny dvojí délky dne“ (ang. dual-day length plants). Kvetení samotné mimoto není jediný fyziologický proces, který je regulován fotoperiodou (i když je nejspíše jeden z nejvíce studovaných, a to hlavně díky snadné pozorovatelnosti a měřitelnosti). Existuje celá řada dalších procesů, které stejně tak jako kvetení spoléhají na jejich regulaci fotoperiodou (Taiz et al. 2015; Weiser 1970).

4.1.1 Mechanismus měření fotoperiody

Už samotný název fotoperioda (z lat. „délka dne“) implikuje, že délka dne hraje ve fotoperiodických procesech hlavní roli. Je tedy až zarážející, že většina rostlin se často spoléhá spíše na délku noci než samotného dne. Na základě početných studií bylo zjištěno, že SD rostliny reagují právě na délku noci. Každá z těchto rostlin měří svou kritickou délku noci, při které může ještě kvést. Tento poznatek je zřejmý z pokusů, ve kterých byla noc přerušena krátkým intervalem záření (ang. night break). Bylo zjištěno, že u některých druhů rostlin stačí přerušit temnou periodu krátkým ozářením světlem, a to v řádech jen pouhých několika minut, aby došlo k inhibici kvetení. U LD rostlin může naopak zmiňovaný „night break“ způsobit navození kvetení tím, že zkracuje temnou periodu a tím vlastně dosáhne prodloužení dne nad kritickou hranici, při které mohou růst. (Procházka et al. 1998; Taiz et al. 2015)

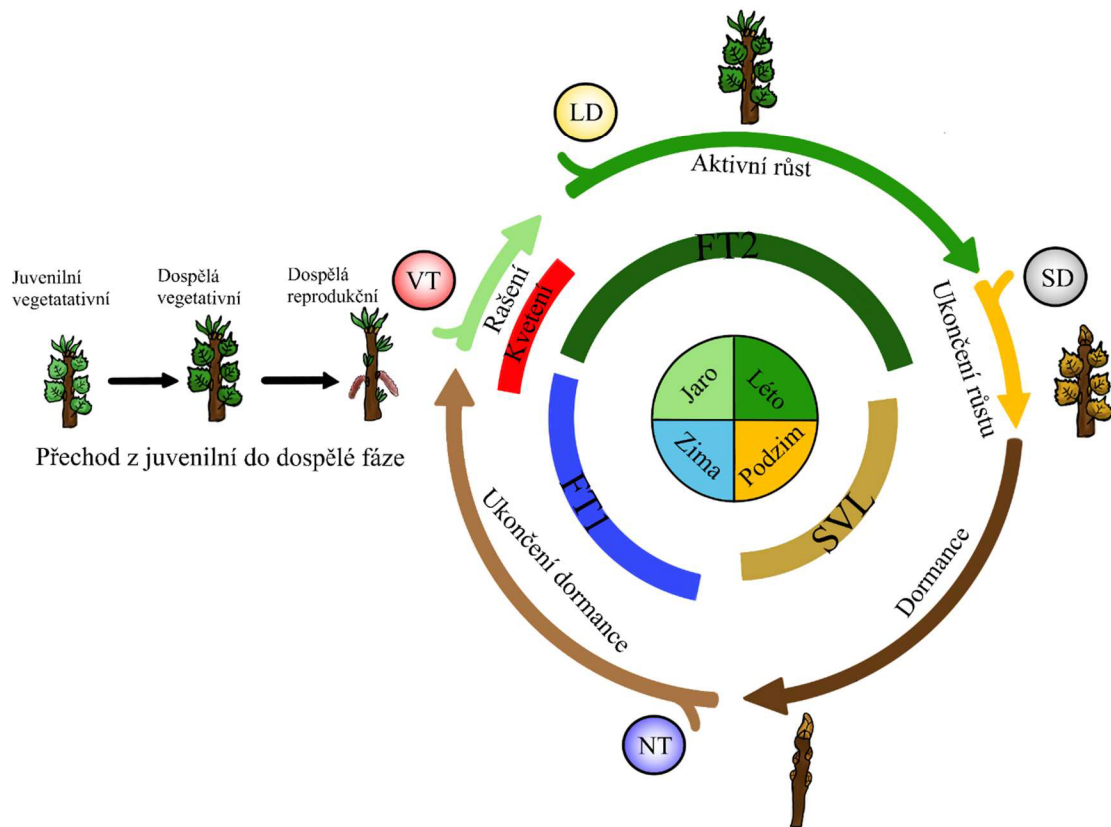


Obrázek 5 Grafické znázornění rozdílu v kvetení u krátkodenních (SD) a dlouhodenních (LD) rostlin. SD rostliny kvetou pouze pokud je kritická hodnota noci překročena. Při přerušení temné periody ozářením („night break“) jim kvetení znemožňuje. LD rostliny naopak kvetou pouze když temná perioda klesá pod kritickou hranici. Přerušení a tím pádem i zkrácení noci může vést u některých LD rostlin také k iniciaci kvetení. (Upravno z Taiz et al. 2015)

4.1.2 Fotoperiodismus u dřevin

I když experiment indukce kvetení rostlin patří mezi ty nejzákladnější ukazatele odpovědi rostlin na změnu fotoperiody, je nutno dodat, že tento jev byl studován především na jednoletých rostlinách. O tom, jak reaguje skupina rostlin vytrvalých (kam dřeviny systematicky patří), je známo jen velmi málo. Důvodů, proč je reakce dřevin na fotoperiodu takto málo prozkoumána, je několik. Hlavním důvodem je komplexita daného procesu. Například v případě kvetení není fotoperioda samotným rozhodujícím faktorem. Do procesu také vstupuje celá řada endogenních genetických faktorů společně

s vnějšími faktory, které zahrnují (mimo zmiňovanou periodu) další signály jako je teplota nebo stres jak biotického, tak abiotického původu. Na rozdíl od jednoletých rostlin patří dřeviny typicky mezi rostliny polykarpické, což znamená, že dřeviny prochází během svého života opakovaně střídajícími se fázemi vegetativního růstu a reprodukční (květové) fáze. Kvetení se u nich tedy opakuje mnohokrát za život. Další komplikací pro výzkum je, že kvetení u dřevin není po celou dobu jejich života stejnorodé. Dřeviny v juvenilním stadiu prochází obdobím dospívání, kdy začínají poprvé kvést typicky až po mnoha letech vývoje. Až teprve po dosažení reprodukční zralosti začínají se sezónním kvetením (viz obr. 6) (Wang a Ding 2023).



Obrázek 6 Schematické znázornění genetické podstaty fenologie společně s mechanismy růstu a vývoje u modelové rostliny rodu *Populus*. Život stromů jako polykarpických rostlin je rozdělen do dvou základních období. Období dospívání je zobrazeno přechodem fází juvenilní vegetační – dospělá vegetační – dospělá reprodukční, kdy dřevina poprvé kvete. Toto období typicky trvá mnoho let. Druhé období pak následně zahrnuje opakované sezónní kvetení po dosažení reprodukční dospělosti. Sezónní kvetení je řízeno geny skupiny FT (*FLOWERING LOCUS T*), mezi které se řadí geny FT1 a FT2. Geny skupiny FT řídí i další fenologické projevy: FT1 reguluje rašení pupenů, zatímco FT2 reguluje ukončení růstu. Na FT2 navazuje SVL (*SHORT VEGETATIVE PHASE*) gen, který také řídí ukončení růstu společně s dormancí. Expresce těchto genů je řízena vnějšími signály, aby bylo zajištěno správné načasování v průběhu roku. Mezi tyto signály patří hlavně délka fotoperiody (znázorněná krátkými SD a dlouhými dny LD) společně s teplotou (nízká teplota NT a vyšší teplota VT). (Upraveno z Wang a Ding 2023)

5 Fototropismus

Orientovaný pohyb ve směru nebo proti směru přicházejícího záření se nazývá fototropismus. Patří mezi jednu z nejdůležitějších fotomorfogenických odpovědí, kterou je možné pozorovat u hub, kaprad'orostů a vyšších rostlin. Zřetelně patrná je například u temnostního růstu neboli tzv. růstu etiolovaného. Ten může být pozorován například na klíčících semenech v půdě, která se vyznačují typicky vytaženou lodyhou někdy až do extrémních vzdáleností ve snaze dosáhnout slunečního záření. Světlo bývá v přírodních podmínkách jen málokdy distribuováno rovnoměrně. To je způsobeno především konkurenčním tlakem jedinců vyššího vzrůstu, kteří zastíní ostatní jedince. V průběhu času díky této konkurenci vznikly ekosystémy se specifickou patrovitostí, kde si rostliny vytvořily nespočet adaptací pro dosažení světla a získání konkurenční výhody. Právě fototropismus je hnací silou pro mnohé z těchto adaptací. Umožňuje totiž rostlinám efektivně vystavovat své asimilační orgány slunečnímu záření a tím maximalizovat využití světla (především v procesu fotosyntézy) (Taiz et al. 2015; Procházka et al. 1998).

5.1 Mechanismy fototropismu

U fototropických reakcí záleží převážně na dvou parametrech záření: na jeho intenzitě a vlnové délce. Při vnímání přicházejícího záření rostliny nespolehají jen pouze na směr přicházejícího světla, ale spíše na rozdíl v intenzitě mezi ozářenou a zastíněnou stranou orgánu. Tento jev je typicky popisován na experimentu ozáření koleoptylu (obal zárodku listového původu u jednoděložných rostlin, typicky u trav) nebo hypokotylu u rostlin dvouděložných. Při osvětlení těchto orgánů dochází k růstu nebo ohýbání ve směru nejvyšší intenzity světla (tzv. pozitivní fototropická reakce). Čím více intenzita záření stoupá, tím ostřejší je úhel ohybu. Když však intenzita záření dosáhne určité kritické hodnoty, může se rostlina přestat za světlem obracet, nebo se dokonce začít od zdroje záření odvracet (tzv. negativní fototropická reakce) (Procházka et al. 1998). V případě vlnové délky se ukazuje, že nejvýznamnější vliv na fototropismus má sluneční záření v modrých vlnových délkách. Fototropin se ukázal jako fotoreceptor, který zpracovává tyto světelné signály a tím řídí fototropismus (viz kapitola 3.2.2) (Takemiya et al. 2005). Ten prostřednictvím signální kaskády zvyšuje koncentraci růstového fytohormonu auxinu na zastíněné straně koleoptylu (stonku). Auxin zde zajišťuje prodlužování buněk a díky tomuto prodlužování na zastíněné straně má rostlina schopnost ohýbat se ve směru záření. Další důležitou skutečností je, že fototropická reakce se objevuje pouze u rostoucích

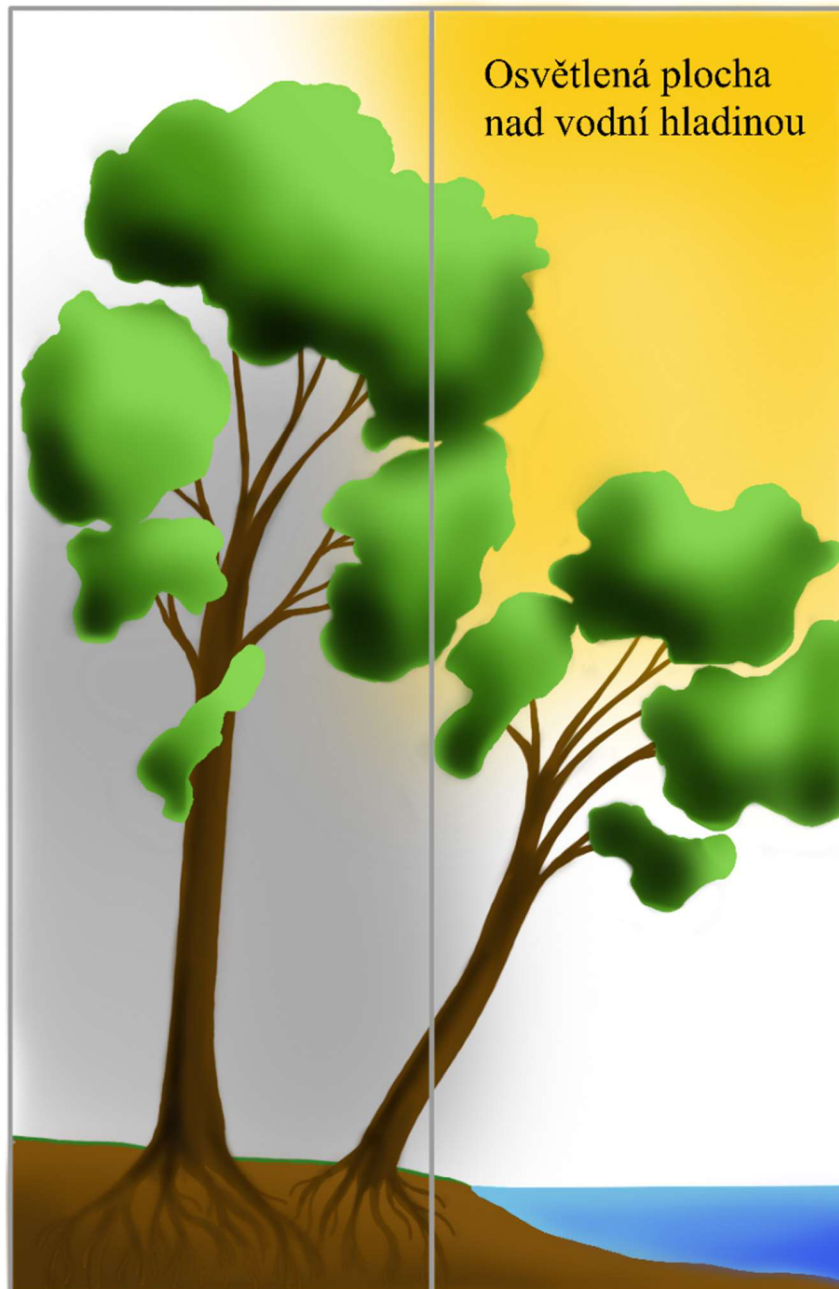
živých orgánů rostlin. Orgány (především stonky rostlin), které dokončily svůj růst, při vystavení slunečnímu záření nebudou fototropismus již vykazovat (Taiz et al. 2015).

5.2 Fototropismus u dřevin

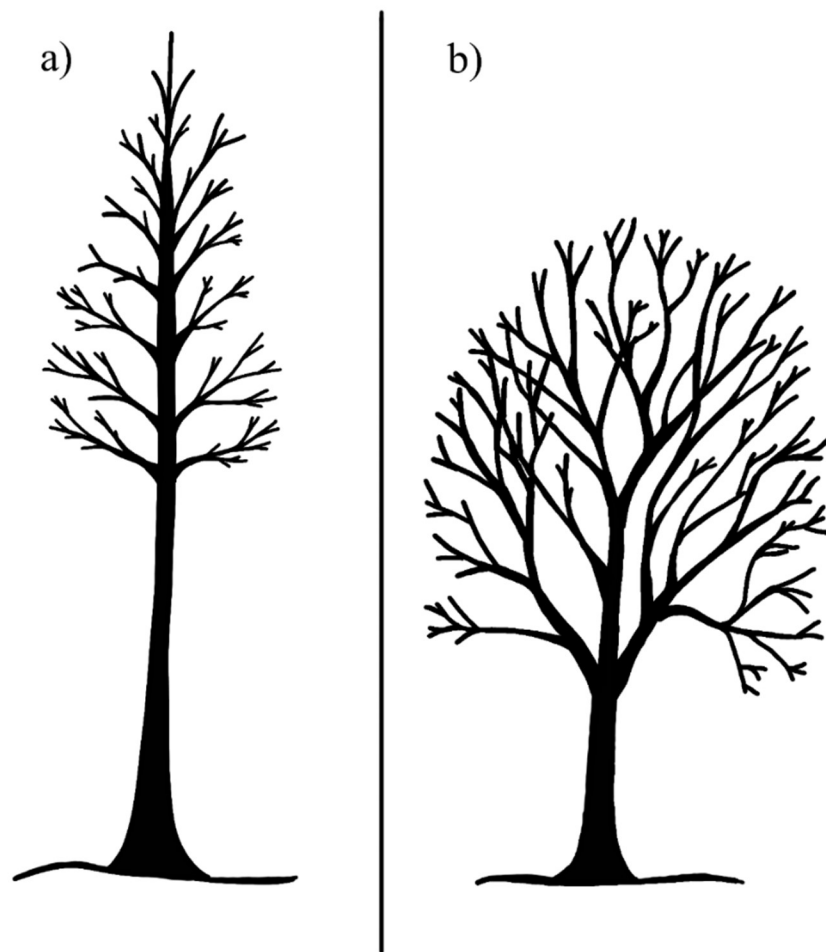
Vliv fototropismu u dřevin byl především zkoumán jen na hypokotylech semenáčků. Důvodem je s největší pravděpodobností jednoduchost experimentu, jelikož ho lze provádět v kontrolovaných laboratorních podmínkách a dosáhnout rychlých výsledků. I přesto je možné narazit na studie, které se věnují výzkumu na dospělých jedincích dřevin. Jednu z těchto studií provedl Loehle (1986). Jeho záměrem bylo zjistit, jak fototropismus působí na stromy jako celky. Pokus byl založen na jevu, který se často označuje jako „riverside behavior“ (z ang. volně přeloženo jako chování dřevin na březích řeky) (viz obr. 7). Tento jev popisuje chování některých dřevin na hranici lesa, která navazuje na nezastíněný prostor bezlesí. Jak již název napovídá, tak tyto podmínky může typicky způsobovat přerušení korunového zápoje vodními toky nebo jinými vodními plochami. Stejně tak tohoto efektu může dosáhnout přerušení korunového zápoje cestou nebo okrajem lesa, který je udržován člověkem. Na těchto hranicích může být často pozorována tendence hraničních stromů se nahýbat a vytvářet asymetrické koruny směrem k osvětlené ploše ve snaze dosáhnout většího ozáření.

Samotný experiment spočíval ve vyhrazení dvou výzkumných ploch. První byla založena v nížinných lesích, které v tenkých pruzích kopírují okraje řek. Druhá plocha byla zvolena v polohách vyšších. Měření bylo prováděno na hranicích lesa, a to pouze pro stromy, které přesahovaly 15 cm DBH a jejich výška nepřesahovala 80 % výšky hlavního porostu. Výšková hranice byla stanovena z důvodu, aby stromy nebyly ozářeny ze všech stran stejnoměrně a mohly tak projevit fototropickou reakci. Po zvolení vhodných jedinců byl změřen úhel jejich náklonu upraveným sklonoměrem. Na základě měření bylo vyvozeno, že fototropismus má vliv na celé stromy, ale pouze za určitých podmínek. Nadúrovňové stromy neukazují téměř žádné fototypické tendence. Důvodem je nejspíše skutečnost, že se jim dostává rovnoměrného konstantního ozáření. Podobně reagovaly dřeviny se silnou apikální dominancí (ang. excurrent trees). Ty uzpůsobují svůj růst pro rychlé dosažení co nejvyšších možných výšek. Jedná se převážně o stromy světlomilné, které soustředí všechnu svou energii do růstu centrálního stonku (kmene) aby zaujaly dominantní místo nad úrovní lesa. Opačná reakce byla zaznamenána u druhů, vyskytujících se především na ploše umístěné v nížinách podél břehů řek, které soustředí svou energii do větvení, a jejich centrální stonek se často velmi rychle ztrácí (ang.

decurrent trees) (viz obr. 8). Tyto stromy ukazovaly výrazně větší fototropickou odezvu než stromy ze zkusné plochy ve vyšší poloze. Fototropická odezva byla zaznamenána především u stromů naklánějících se nad vodní tok. Důvodem je pravděpodobně jejich strategie růstu, kdy namísto snahy „přerůst“ konkurenční dřeviny, investují svou energii do členitého větvení se snahou dosáhnout co největšího ozáření tímto způsobem.



***Obrázek 7** Riverside behavior. Jev, který popisuje tendence některých dřevin se naklánět a vytvářet asymetrické koruny ve směru mezery v korunovém zápoji. Tyto fototropické reakce jsou typické pro dřeviny soustředící svou energii do větvení (decurrent trees).*



Obrázek 8 Rozdíl mezi: **a)** Druhy se silnou apikální dominancí, které soustředí velkou část své energie do výškového přírůstu ve snaze zajistit si dominantní nadúrovňovou pozici; často nevykazují žádné fototropické tendence – (excurrent trees) **b)** Druhy investující svou energii do členitého větvení; často vykazují silnější fototropické odezvy – (decurrent trees) (Upraveno z Loreti a Pisani 1990)

6 Světelné podmínky ovlivňující klíčení semen

Pro většinu rostlinných druhů je dostupnost světla jednou z klíčových podmínek pro načasování klíčení jejich semen. Záření o červených vlnových délkách (primárně R a FR světlo) je často při klíčení nejvýznamnější. V kapitole 4.1 Fytochromy byla zmínka o zjištění fotoreverzibility fytochromu na experimentu klíčení salátu (*Lactuca sativa*). Na tomto laboratorním pokusu bylo zjištěno, že fytochrom hraje velkou roli jak při iniciaci, tak inhibici klíčení semen. Při ozáření R světlem byla aktivována aktivní pr forma fytochromu, která klíčení stimulovala. Naopak při ozáření FR se konformace fytochromu mění zpět na pr formu, která klíčení inhibuje (Borthwick et al. 1952). Tento proces principiálně funguje u většiny semen. Nicméně v přirozených přírodních podmínkách je situace o něco složitější. K ozáření R a FR světlem zde totiž dochází současně. Pro kvantifikaci kvality ozáření R a FR světlem se proto často používá R:FR poměr (ang. R:FR ratio). Na denním světle je podíl R a FR přibližně stejný; R:FR poměr zde odpovídá přibližně hodnotě 1,2. Situace se ale zásadně mění, pokud světlo v lesích proniká skrze koruny stromů. Listoví stromů totiž přednostně absorbuje R oproti FR světlu. To má za následek možné snížení R:FR poměru naměřeného pod korunovým zápojem na hodnoty 0,2 – 0,3 (Lee 1987; Smith 1982). Hodnota R:FR poměru může navíc klesnout ještě na nižší hodnoty pod spadem listů (Vazquez-Yanes et al. 1990). R:FR poměr tudíž dosahuje vyšších hodnot především ve světlinách, kde vzniká mezera v korunovém zápoji porostu. Naopak nejnižších hodnot dosahuje v plně zapojených porostech s velkou hustotou listoví. Velmi podobné okolnosti nastávají i pod povrchem půdy. R světlo proniká do hloubky jen několika milimetrů, zatímco záření o delších vlnových délkách proniká o něco hlouběji (Woolley a Stoller 1978). Semena mohou využívat těchto signálů pro zhodnocení ideálních podmínek pro klíčení. Poměr R:FR jim poskytuje informace o kvalitě dopadajícího světla, o hloubce v půdě, kde se nacházejí, nebo dokonce také o konkurenční vegetaci, která je obklopuje.

Světlo však není jediným faktorem, který klíčení ovlivňuje. Tiansawat a Dalling (2013) se ve své studii zabývali vlivem F:FR poměru na klíčivost semen různých životních strategií. Pro studii bylo vybráno 72 druhů rostlin, které zahrnovaly druhy temperátních a tropických oblastí. Patřily mezi ně i některé z typických temperátních dřevin jako je *Pinus sylvestris*, *Betula pendula* nebo *Picea abies*. U všech druhů byla zjištěna hodnota R:FR₅₀ (hodnota R:FR poměru, při které vyklíčí 50 % ze zkoumaného vzorku semen). Ta byla následně porovnávána mezi jednotlivými druhy v souvislosti s ostatními faktory

jako například velikost semen, citlivost na světlo aj. Jeden z nejzajímavějších poznatků u temperátních druhů byla závislost velikosti semen na jejich klíčivosti. Bylo zjištěno, že druhy s menší velikostí semen pro své klíčení vyžadují vyšší hodnoty R:FR než druhy se semeny větší velikosti. Tyto výsledky korespondují s teorií, že rostlinné druhy se semeny menších velikostí si evolučně vyvinuly strategii, kdy jejich semena klíčí, jen když se nachází v těsné blízkosti povrchu půdy. Jejich velikost jim neumožňuje mít dostatek zásobních látek, které jsou nutné pro dosažení povrchu při klíčení ve větších hloubkách půdy. Naopak semena větších velikostí mají větší množství zásobních látek a mohou tak klíčit hlouběji pod povrchem. Klíčení velkých semen není proto často závislé na světle ale spíše například na teplotě (Pearson et al. 2002).

Mezi další důležité faktory, které přímo souvisí s vlivem světla na klíčení (mimo již zmiňovanou kvalitu světla, velikost semen a teplotu) patří také obsah vody v semenech. Ukázalo se, že u dřevin, u kterých je klíčivost řízena fytochromem, nedochází ke klíčení po ozáření R světlem, pokud jejich obsah vody klesá pod určitou hranici. V konkrétním experimentu na *Picea abies* byla semena progresivně čím dál více stimulována ozářením R světlem na základě rostoucího procentuálního obsahu vody ve škále od 8 až do 17 %, kdy dosáhla stimulace R světlem svého maxima (Leinonen a Chantal 1998).

7 Světelné podmínky přírodního prostředí

Mnoho experimentů zkoumajících reakce rostlin na světlo je prováděno v kontrolovaných laboratorních podmínkách často s použitím umělého světla se specifickými vlastnostmi. V podmínkách přírodního prostředí se vlastnosti dopadajícího záření mohou významně lišit od podmínek v prostředí kontrolovaném. Na tuto problematiku částečně naráží i kapitola 6, která se mimo jiné věnuje i vlivu R a FR světla na klíčení semen. U experimentálních pokusů se často semena vystavují buď R, anebo FR světlu a na základě jednoho z těchto specifických ozáření se následně posuzuje jejich klíčivost. V přírodních podmínkách však dochází k ozáření R a FR světlem současně (Tiansawat a Dalling 2013), což může vést ke značným nesrovnalostem mezi reakcemi rostlin pozorovanými v experimentálních podmínkách ve srovnání s reakcemi pozorovanými v přírodě. V přírodním prostředí lesních ekosystémů, pro které je typická vegetační patrovitost, se spektrální složení mění v závislosti, do jaké hloubky porostu záření proniká. Listovní totiž přednostně absorbuje R světlo oproti FR světlu. Na dominantní stromy vrchní etáže proto dopadá proporcionálně více R světla, než na podrost nacházející se pod korunovým zápojem (Lee 1987).

Vlastnosti dopadajícího záření mohou být také ovlivněny atmosférickými podmínkami. Jedním z nejvýznamnějších poznatků je skutečnost, že světlo nedopadá na vegetaci přímo, ale spíše roztroušeně. Záření tohoto charakteru se označuje jako záření difuzní a je především způsobeno oblačností, aerosoly a prachovými částicemi nacházejícími se v atmosféře (Mercado et al. 2009). Difuzní záření má mnoho unikátních vlastností, které značně ovlivňují mnohé fyziologické procesy (především proces fotosyntézy). Jednou z těchto vlastností je schopnost difuzního záření pronikat mnohem hlouběji do porostu oproti záření, které dopadá přímo. Tato vlastnost umožňuje ozáření mnoha listů i v podúrovni lesa a díky tomu zvyšovat primární produktivitu (Roderick et al. 2001). Na druhou stranu difuzní světlo, které takto proniká skrze oblačnost, ztrácí na své intenzitě. Bylo prokázáno, že při průchodu oblačností a mlhou může intenzita sluneční radiace klesat na 30–40 % z maximálních hodnot. Tento jev nabývá větší důležitosti s globální klimatickou změnou, kdy se výrazně zvyšuje znečištění atmosféry, což způsobuje snižování množství dopadajícího světla na povrch země. Tento fenomén se nazývá jako globální stmívání (ang. global dimming) (Tudoroiu et al. 2018). Snižování intenzity sluneční radiace dopadající na asimilační orgány však nutně nemusí znamenat snižování fotosyntézy. Berry a Goldsmith (2020) ve svém výzkumu testovali vliv difuzního světla

na fotosyntézu dřevin. Hlavním zjištěním studie bylo, že reakce je druhově závislá. Reakce jednotlivých druhů dřevin se pohybovala od 100% nárůstu rychlosti fotosyntézy při ozáření difuzním světlem až po 15% nárůst při ozáření světlem přímým. Dále se také ukázalo, že i v prostředí, kde je intenzita difuzního světla snížena, se rychlost fotosyntézy vyrovnává fotosyntéze při ozáření přímým světlem o vysokých intenzitách. Toto zjištění vedlo k potvrzení hypotézy, že fotosyntéza pod difuzním světlem může být mnohem efektivnější a dokáže tím tak kompenzovat nízkou intenzitu difuzního světla.

8 Globální změna – změny ve světelném spektru

Co se týče změn ve světelném spektru slunečního záření v souvislosti s klimatickou změnou, patří změny v UV ozáření mezi ty nejvýznamnější. Díky implementaci Montreálského protokolu o látkách porušujících ozonovou vrstvu (v platnosti od roku 1987) bylo úspěšně zamezeno úbytku stratosférického ozonu. I když se zamezilo úbytku ozonu, podle stávajících předpovědí bude nejspíše trvat ještě několik desetiletí, než se ozon vrátí na svou původní úroveň naměřenou v 80. letech minulého století. Předpokládá se, že ve středních zeměpisných šířkách by k tomu mělo dojít v polovině století, zatímco ve vyšších zeměpisných šířkách potrvá obnova ozonové vrstvy o něco déle (McKenzie et al. 2011). Změny v UV ozáření souvisí také s vlivy klimatické změny, což může značně ovlivňovat předpověď jeho koncentrace. Mezi ně patří vlivy antropogenní i enviromentální, které zahrnují změny v oblačnosti a koncentraci aerosolů v atmosféře. Nejvíce ohroženy jsou oblasti se sníženou oblačností a zvyšující se ariditou. Deforestace by dále mohla mít vliv na zvyšování dopadu UV záření na koruny stromů a vegetaci v podrostu. Tyto budoucí změny v UV záření způsobené změnou klimatu a využíváním půdy mohou mít mnohem hlubší důsledky na suchozemské ekosystémy, než změny způsobené poškozováním ozonové vrstvy a ovlivňovat širší škálu ekosystémů (Ballaré et al. 2011).

V kapitole 3.3 je popsáno UV záření a jeho fotoreceptory. Škodlivost UV záření spočívá v jeho schopnosti měnit genetickou informaci a způsobovat mutace. Z tohoto důvodu si rostliny vyvinuly mnoho adaptačních mechanismů (Procházka et al. 1998). Ty zahrnují syntézu ochranných pigmentů, morfologické adaptace, zvýšenou produkci antioxidantů nebo opravy DNA. Tyto adaptace společně s úspěšným zamezením úbytku ozonu zajišťují, že v současnosti má efekt UV (konkrétně UV-B) záření relativně jen mírný dopad na fotosyntézu a růst rostlin. Přičemž by snížení růstu rostlin i v nejvíce zasažených oblastech, kde ztráta ozonové vrstvy přispěla až k 20% zvýšení ozáření UV-B v letním období, neměla přesáhnout 6 % od roku 1980 (Ballaré et al. 2011).

UV-B záření má také významné přímé i nepřímé účinky na členovce a mikroorganismy a tím ovlivňuje trofické interakce v suchozemských ekosystémech. Změny v trofických interakcích lze demonstrovat na příkladu herbivorního hmyzu. Při nižším UV ozáření se ukazuje, že intenzita žíru herbivorního hmyzu se zvyšuje a naopak. Tento vztah může mít významný vliv na ztráty v primární produkci a je proto důležitým determinantem pro variace nastávajících změn v UV ozáření. UV záření může mít dále zásadní vliv na

mikroorganismy, které hrají klíčovou roli při dekompozici. Platí zde obdobný trend, že při snížení intenzity dopadajícího UV záření dochází ke zvýšené mikrobiální aktivitě. UV záření tak vlastně nepřímo ovlivňuje dekompozici organické hmoty, která hraje klíčovou roli v uhlíkovém cyklu. V souvislosti s dekompozicí opadu dřevin hraje značnou roli mimo již zmiňované mikroorganismy i proces zvaný fotodegradace. Jedná se o proces čistě fyzikální degradace opadu, která je z velké míry zajištěna UV-A zářením. V souvislosti s klimatickou změnou lze předpokládat zvýšení fotodegradace (způsobené především změnami v oblačnosti a snižováním korunového zápoje), což by mohlo mít za následek nadměrné uvolňování uhlíku do atmosféry (Ballaré et al. 2011).

9 Zhodnocení reakce dřevin na světlo

Pro komplexní zachycení problematiky reakce dřevin na světlo bude následující výsledné zhodnocení rozděleno na 6 podkapitol shrnujících nejdůležitější poznatky z jednotlivých témat, kterými se tato práce zabývá. Každé z těchto témat zároveň hraje velmi důležitou roli při zhodnocení vlivu měnících se světelných podmínek v souvislosti s klimatickou změnou na reakce dřevin temporálního pásu. Toto téma je následně diskutováno v diskusní části práce.

9.1 Fotoreceptory dřevin

Fotoreceptory dřevin jsou velmi málo prozkoumány. Co se dřevin týče, byly fotoreceptory zjištěny především jen na modelovém hybridním topolu (*Populus tremula x tremuloides*). Například fytochrom obecně patří mezi nejvíce studované fotoreceptory a jeho přítomnost byla zjištěna i na hybridním topolu (Olsen et al. 1997). Nalezení jiných fotoreceptorů na dřevinách zabraňuje celá řada faktorů, a to především jejich genetická komplexita. I když samotné prokázání fotoreceptorů na dřevinách je obtížné, mnohé z jejich reakcí na světlo potvrzuje jejich hypotetický výskyt. To platí například u receptorů modrého světla, kdy se u některých druhů (*Betula pendula*, *Quercus robur* a *Alnus glutinosa*) prokázalo, že jejich schopnost měření fotoperiody úzce souvisí se schopností vnímat modré světlo (Brelford a Robson 2018) (viz kapitola 3).

9.2 Cirkadiánní hodiny a fotoperiodismus u dřevin

Cirkadiánní hodiny jsou vrozeným mechanismem rostlin, který jim umožňuje měřit čas v průběhu dne nezávisle na vnějších faktorech prostředí. Podstata a funkce cirkadiánních hodin byla prozatím nejvíce studována na huseníčku rolním. Bylo však zjištěno, že mnohé z genů spojované s funkcí cirkadiánních hodin huseníčku mohou mít své ortology například i u některých zkoumaných dřevin rodu *Populus*. U nich bylo zjištěno, že cirkadiánní hodiny mohou mít mnoho funkcí zahrnujících řízení pohybů listů, reakce na nízké teploty, toleranci na sucho, řízení buněčného cyklu a mnoho dalších (Singh et al. 2021).

Fotoperiodismus je proces, který taktéž měří čas. V případě fotoperiodismu se nejedná o čas konkrétního dne, ale o informaci, v jakém časovém období se organismus nachází v rámci celého roku. Pro určení tohoto konkrétního časového období spoléhají rostliny na svoji schopnost měřit délku dne nebo spíše v mnoha případech délku noci (Taiz et al 2015). Pro dřeviny temperálního pásu je fotoperiodismus kritický pro synchronizaci

jednotlivých fenologických fází v průběhu roku. Mezi ty nejdůležitější patří započetí a ukončení růstu v závislosti na LD a SD podmínkách. Jedná se totiž o hlavní mechanismus aklimatizace dřevin na nepříznivé zimní období v podmínkách temperátních lesů (Weiser 1970) (viz kapitola 4).

9.3 Fototropismus dřevin

Co se fotoperiodismu u dospělých jedinců dřevin týče, závisí velikost jejich fototropické reakce na několika faktorech. Především se jedná o růstové strategie, kdy druhy, které investují svou energii do členitého větvení (decurent trees), ukazují větší míru fototropické reakce oproti druhům se silnou apikální dominancí (excurrent trees). Dalším faktorem je také ozáření koruny, kde se ukazuje, že při stejnoměrném ozáření koruny ze všech stran nedochází k prakticky žádné reakci (Loehle 1986) (viz kapitola 5).

9.4 Vliv světla na klíčení semen

U semen dřevin hrají světelné podmínky klíčovou roli, ať už při iniciaci nebo inhibici jejich klíčení. Velkou roli hraje světlo červených vlnových délek (přijímáno fytochromy) a jeho R:FR poměr. Ten je pak dále ovlivňován patrovitostí porostu a to tak, že s rostoucí hloubkou proniká do porostu čím dál méně R světla. Semena využívají těchto podmínek společně s faktory jako je teplota, vlhkost nebo velikost semene pro rozpoznání příznivých podmínek pro iniciaci jejich klíčení (Tiansawat a Dalling 2013) (viz kapitola 6).

9.5 Světelné podmínky přírodního prostředí

Vlastnosti světla mohou být také ovlivněny atmosférickými podmínkami. Jedním z nejvýznamnějších poznatků je, že sluneční záření dopadá na vegetaci roztroušeně. Záření tohoto charakteru se označuje jako záření difuzní a je především způsobeno oblačností, nebo jinými aerosoly nacházejícími se v atmosféře (Mercado et al. 2009). Ukazuje se, že difuzní záření je u mnoha druhů dřevin mnohem efektivnější než záření přímo dopadající. Díky tomu tak může difuzní záření kompenzovat svou sníženou intenzitu způsobenou průnikem záření aerosoly (Berry a Goldsmith 2020) (viz kapitola 7).

9.6 Změny spektrálních podmínek

Změny v UV ozáření patří mezi nejvýznamnější změny ve spektrálních podmínkách světla. Díky úspěšným opatřením zabraňujícím úbytku stratosférického ozonu společně s adaptivními mechanismy rostlin, má UV záření jen mírný vliv na fotosyntézu a růst

rostlin. UV záření by však mohlo významně nepřímo ovlivňovat primární produkci interakcí s herbivorním hmyzem. Dalším zásadním vlivem by také mohl být jeho dopad na dekompozici organické hmoty fotodegradací nebo vlivem na dekompozitory (Ballaré et al. 2011).

10 Diskuse vlivu světla na dřeviny v perspektivě klimatické změny

Jedním z nejlepších a nejvíce studovaných ukazatelů, na kterém jsou možné sledovat dopady klimatické změny je fenologie rostlin. V rámci klimatické změny má zvyšování teploty nejspíše největší vliv na terestrické ekosystémy. Fenologickým fázím jako rašení pupenů, kvetení, olistění nebo opadu listů se v poslední době dostalo značné pozornosti. Globální klimatické oteplování má v mnoha částech světa za důsledek urychlování příchodu biologického jara, a naopak zpoždování příchodu biologické zimy, což má za následek prodlužování vegetační sezóny (Menzel et al. 2006).

Prodlužování vegetační sezóny je možné pozorovat a měřit pomocí technologií dálkového průzkumu Země. Kong et al. (2017) se věnovali vlivu klimatické změny na prodlužování vegetační doby severní polokoule. Výstupem jejich práce je časová řada zahrnující období mezi roky 1982–2013. Na základě satelitních dat posuzovali změnu v NDVI (The Normalised Difference Vegetation Index) během tohoto časového období. NDVI je index používaný pro odlišení zelené vegetace od holé půdy, vodních nebo jiných nezelených ploch za využití hyperpektrálních dat. Obecně byl zjištěn trend, kdy na 75,8 % severní polokoule převládal nárůst NDVI, a to především díky nárůstu podzimního NDVI. S ohledem na tuto studii bylo možné potvrdit prodlužování vegetační sezóny společně s nárůstem vegetačního krytu na severní polokouli.

I když se na základě dálkových průzkumů Země ukazuje, že se vegetační sezóna prodlužuje v korelaci s globálním oteplováním, nemusí být prodlužování vegetační sezóny aplikovatelné na všechny druhy rostlin. Existují totiž i jisté výjimky spojené s vnímáním světla rostlinami, které je důležité vzít na vědomí.

Kapitola 3.1.3 se zmiňuje o hlavních dvou faktorech, které ovlivňují fenologii u dřevin temperátních lesů. Jedná se mimo již zmiňovanou teplotu také o fotoperiodu. Teplota se rok od roku často mění a můžou u ní nastávat nepředvídatelné výkyvy, zatímco fotoperioda je mnohem robustnější faktor, který umožňuje rostlinám mnohem přesněji určit v jakém období v průběhu roku se nachází (Singh et al. 2017).

Je tedy zřejmé, že některé druhy spoléhají spíše na fotoperiodu (často v kombinaci s dalšími signály) pro synchronizaci svého fotoperiodismu (viz kapitola 4.1). Mezi na fotoperiodu citlivé druhy typicky patří dlouhověké druhy pozdně sukcesních stadií. V temperátních lesích je to typicky rod *Fagus*, který se vyznačuje značnou citlivostí na fotoperiodu. Naopak druhy raně sukcesní (typicky rody *Betula* nebo *Populus*) spoléhají

spíše na teplotu. Tento fenomén je detailněji rozveden v kapitole 3.2.4, která popisuje studii vlivu modrého světla na rašení pupenů u několika dřevin spadajících pod raně i pozdně sukcesní druhy. Studie potvrzuje hypotézu, že pozdně sukcesní druhy jsou citlivější na fotoperiodu více než druhy raně sukcesní. Strategie synchronizace rašení pupenů na základě teplotních signálů umožňuje raně sukcesním dřevinám začínat svou vegetační sezónu dříve než dřeviny pozdně sukcesní a tím získat kompetiční výhodu. Jedná se však o strategii poměrně riskantní, a to zvláště při brzkých jarních mrazících, kdy předčasné otevření pupenů může mít až fatální následky (Körner a Basler 2010).

Na základě těchto poznatků lze uskutečnit určitou predikci vývoje ekosystémů temperátních lesů v závislosti na klimatické změně. U pozdně sukcesních druhů je možné předpokládat, že jejich vegetační sezóna by se neměla dále prodlužovat. Zato bude spíše omezována vnitřními kontrolními systémy, které geneticky určují hraniční hodnoty fotoperiody pro uskutečnění jednotlivých fenologických procesů. K prodloužení vegetační sezóny u těchto druhů nejspíše dojde až po několika generacích stromů, než nastane změna genotypu a přenastavení limitních hodnot fotoperiody. Naopak raně sukcesní oportunistické druhy, které řídí svou fenologii spíše na základě teploty, by mohly teoreticky prospívat z prodloužené vegetační sezóny a případně získat určitou konkurenční výhodu (Körner a Basler 2010). Tento předpoklad je založen na teoretické myšlence prodloužování vegetační sezóny s oteplováním se klimatem. Tato myšlenka však určitým způsobem opomíjí také negativní vlivy, které klimatické oteplování v přírodních podmínkách způsobuje (především sucho a změna půdních podmínek). Ty by teoreticky mohly jistým způsobem negativně ovlivňovat například zmiňované raně sukcesní druhy a zabránit tak jejich konkurenční výhodě, kterou by jinak s prodloužením vegetační doby získaly. Tato myšlenka je potvrzena Dyderski et al. (2018), kteří se věnovali změnám v distribuci dřevin evropských lesů způsobené klimatickou změnou. Za účelem stanovení změn v distribuci dřevin vyvinuli nový distribuční model, který zahrnuje řadu bioklimatických proměnných, popisujících mnohé z faktorů prostředí jako jsou teplota a srážky. Na základě tohoto modelu byly následně stanoveny dvě skupiny dřevin. První skupina byla označena jako skupina „vítězů“, která převážně zahrnovala pozdně sukcesní druhy jako je *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* a *Quercus petraea*. U dřevin příslušejících k této skupině se ukazuje, že by neměly příliš ztrácet na svém aktuálním rozšíření. Oproti tomu se u skupiny „poražených“, zahrnujících raně sukcesní pionýrské druhy (*Betula pendula*) společně s některými jehličnany (*Larix*

decidua, *Picea abies* nebo *Pinus sylvestris*), ukazuje značné zmenšení na oblasti jejich původního výskytu.

Doposud všechny popisované jevy v této kapitole jsou spojeny především se světelnými podmínkami přírodního prostředí společně s fotoperiodismem, cirkadiánními hodinami a fotoreceptory dřevin. Neméně důležitá je také problematika fototropismu a klíčení semen, které se týkají především lesního podrostu. Pro podrost je velmi důležitá dostupnost světla, která je zajištěna mezerami v korunovém zápoji (ang. sunflecks). Tyto mezery umožňují prostup světla o vyšší intenzitě (neboli o vyšší hustotě toku fotonů) hlouběji do porostu, což je nezbytné pro klíčení semen, přežití semenáčků a dalších jedinců nacházející se v podrostu. Na základě mnohých studií se ukázalo, že sunflecks přispívají do celkové hustoty toku fotonů dostupné pro podrostní rostliny 10–80 %, což potvrzuje jejich významnost (Chazdon 1998). Klimatická změna však může tuto významnou funkci sunflecks značně narušovat. S nárůstem teplot v rámci globálního oteplování vznikají větší rizika spojená se suchem. Vysoké teploty společně s nedostatkem vody limitují možnosti fotosyntézy. Tato skutečnost je především důležitá pro podrost, kde může být asimilace značně omezována nedostatkem dopadajícího slunečního záření a její další snížení způsobené vysokými teplotami a suchem může vést k nerovnováze mezi příjmem a výdejem uhlíku u rostlin. Tato nerovnováha může být příčinou omezení růstu či ohrožení samotného přežití a tím negativně celkově ovlivnit sukcesí lesa (Way a Pearcy 2012).

11 Doporučení pro praxi

Z dostupné literatury je zřejmé, že globální změna ovlivňuje lesní porosty nejen zvyšujícími se evapotranspiračními nároky, ale dotýká se především změny délky vegetačního období a s tím spojeného dřívějšího nástupu jara, ale také spektrálních vlastností světla, které dřeviny využívají pro fotosyntézu i jako zdroj informací o vnějších podmínkách. Z rešerše vyplynula potřeba věnovat se především pozdně sukcesním druhům jako je jedle, buk nebo duby. Přestože raně sukcesní druhy mohou z prodloužené vegetační sezóny profitovat, sucho, které globální změny provází, je může výrazně limitovat v přežívání. Zvýšený podíl prachových částic v ovzduší nebo větší oblačnost má spíše pozitivní vliv na čistou ekosystémovou produkci. Důvodem jsou lepší mikroklimatické podmínky, změněný poměr červeného a modrého světla, a i lepší distribuce světla v rámci koruny. Změna spektrálních podmínek znamená i změnu v UV ozáření, které překvapivě nemá jednoznačně pozitivní ani negativní vliv, zvláště UV záření delších vlnových délek blíží se hodnotám FAR. Pro monitoring změn spojených s klimatickou změnou se osvědčují indexy z hyperspektrálních dat. Mezi tyto indexy patří zmiňovaný NDVI, díky kterému bylo možné potvrdit prodlužování vegetační sezóny. S dopady prodlužování vegetační sezóny je třeba počítat hlavně při zakládání nových porostů, kdy s časnějším příchodem jara přichází častější incidenty poškození květních pupenů mrazem.

12 Závěr

Reakce dřevin na světlo hrají klíčovou roli k porozumění odezvy dřevin na měnící se podmínky klimatu. Ačkoli dřeviny představují významné dominantní druhy mnohých ekosystémů temperátního pásu, mechanismy jejich odpovědi na měnící se světelné podmínky zůstávají prozatím velmi málo prozkoumány. Tato práce jako jedna z mála popisuje jednotlivé faktory reakcí dřevin na světlo a následně hodnotí jejich relevanci a roli v širší perspektivě klimatické změny. I když je značná snaha o zobecnění vlivu klimatické změny na lesní ekosystémy, je třeba vzít na vědomí, že mnoho reakcí dřevin je druhově specifických. Cílem dalších studií by proto měl být výzkum jednotlivých mechanismů a reakcí dřevin na světlo na druhové úrovni, aby bylo možné dosáhnout přesnějších předpovědí změn v lesních ekosystémech způsobených nastávající globální klimatickou změnou.

13 Přehled literatury a použitých zdrojů

Ballaré, C. L., Caldwell, M. M., Flint, S. D., Robinson, S. A., & Bornman, J. F. (2011). Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 10(2), 226–241. <https://doi.org/10.1039/c0pp90035d>

Berry, Z. C., & Goldsmith, G. R. (2020). Diffuse light and wetting differentially affect tropical tree leaf photosynthesis. *New Phytologist*, 225(1), 143–153. <https://doi.org/10.1111/nph.16121>

Borthwick, H. A., Hendricks, S. B., Parker, M. W., Toole, E. H., & Toole, V. K. (1952). A Reversible Photoreaction Controlling Seed Germination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 38(8), 662–666. <https://doi.org/10.1073/pnas.38.8.662>

Brelsford, C. C., & Robson, T. M. (2018). Blue light advances bud burst in branches of three deciduous tree species under short-day conditions. *Trees*, 32(4), 1157–1164. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1684-1>

Briggs, W. R. (2009). The Ever Widening World of Plant Photoreceptors: What They Are and What They Do. *Annual Review of Plant Biology*, 60(1). <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.092409.100001>

Butler, W. L., Norris, K. H., Siegelman, H. W., & Hendricks, S. B. (1959). Detection, Assay, and Preliminary Purification of the Pigment Controlling Photoreponsive Development of Plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 45(12), 1703–1708. <https://doi.org/10.1073/pnas.45.12.1703>

Chazdon, R. L. (1988). Sunflecks and Their Importance to Forest Understorey Plants (pp. 1–63). [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60179-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60179-8)

Cosgrove, D. J. (1994). Photomodulation of growth. In *Photomorphogenesis in Plants* (pp. 631–658). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1884-2_22

Darwin, C. (1881). *The Power of Movement in Plants*. Da Capo Press, New York (Reprint Edition, 1966).

Ding, J., Zhang, B., Li, Y., André, D., & Nilsson, O. (2021). Phytochrome B and PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR8 modulate seasonal growth in trees. *New Phytologist*, 232(6), 2339–2352. <https://doi.org/10.1111/nph.17350>

Dou, H., & Niu, G. (2020). Plant responses to light. In *Plant Factory*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816691-8.00009-1>

Dyderski, M. K., Paź, S., Frelich, L. E., & Jagodziński, A. M. (2018). How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology*, 24(3), 1150–1163. <https://doi.org/10.1111/gcb.13925>

Hsu, P. Y., & Harmer, S. L. (2014). Wheels within wheels: the plant circadian system. *Trends in Plant Science*, 19(4), 240–249. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.11.007>

Kim, W.-Y., Fujiwara, S., Suh, S.-S., Kim, J., Kim, Y., Han, L., David, K., Putterill, J., Nam, H. G., & Somers, D. E. (2007). ZEITLUPE is a circadian photoreceptor stabilized by GIGANTEA in blue light. *Nature*, 449(7160), 356–360. <https://doi.org/10.1038/nature06132>

Kong, D., Zhang, Q., Singh, V. P., & Shi, P. (2017). Seasonal vegetation response to climate change in the Northern Hemisphere (1982–2013). *Global and Planetary Change*, 148, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.10.020>

Körner, C., & Basler, D. (2010). Phenology Under Global Warming. *Science*, 327(5972), 1461–1462. <https://doi.org/10.1126/science.1186473>

Lee, D. W. (1987). The Spectral Distribution of Radiation in Two Neotropical Rainforests. *Biotropica*, 19(2), 161–166. <https://doi.org/10.2307/2388739>

Leinonen, K., & de Chantal, M. (1998). Regulation of *Picea abies* seed dormancy by red and far-red light at various moisture contents. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13(1–4), 43–49. <https://doi.org/10.1080/02827589809382960>

Li, J., Li, G., Wang, H., & Wang Deng, X. (2011). Phytochrome Signaling Mechanisms. *The Arabidopsis Book*, 9, e0148. <https://doi.org/10.1199/tab.0148>

Lin, C. (2002). Blue Light Receptors and Signal Transduction. *The Plant Cell*, 14(suppl 1), S207–S225. <https://doi.org/10.1105/tpc.000646>

Liu, H., Liu, B., Zhao, C., Pepper, M., & Lin, C. (2011). The action mechanisms of plant cryptochromes. *Trends in Plant Science*, 16(12), 684–691. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.09.002>

Loehle, C. (1986). Phototropism of Whole Trees: Effects of Habitat and Growth Form. *American Midland Naturalist*, 116(1). <https://doi.org/10.2307/2425951>

Loreti, F., & Pisani, P. L. (1990). Structural Manipulation for Improved Performance in Woody Plants. *HortScience*, 25(1), 64–70. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.25.1.64>

McClung, C. R. (2006). Plant Circadian Rhythms. *The Plant Cell*, 18(4), 792–803. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.040980>

McKenzie, R. L., Aucamp, P. J., Bais, A. F., Björn, L. O., Ilyas, M., & Madronich, S. (2011). Ozone depletion and climate change: impacts on UV radiation. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 10(2), 182–198. <https://doi.org/10.1039/c0pp90034f>

Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F. M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jactzak, K., Måge, F., ... Zust, A. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12(10), 1969–1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>

Mercado, L. M., Bellouin, N., Sitch, S., Boucher, O., Huntingford, C., Wild, M., & Cox, P. M. (2009). Impact of changes in diffuse radiation on the global land carbon sink. *Nature*, 458(7241), 1014–1017. <https://doi.org/10.1038/nature07949>

Olsen, J. E., Junttila, O., Nilsen, J., Eriksson, M. E., Martinussen, I., Olsson, O., Sandberg, G., & Moritz, T. (1997). Ectopic expression of oat phytochrome A in hybrid aspen changes critical daylength for growth and prevents cold acclimatization. *The Plant Journal*, 12(6), 1339–1350. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1997.12061339.x>

Pearson, T. R. H., Burslem, D. F. R. P., Mullins, C. E., & Dalling, J. W. (2002). Germination ecology of neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology*, 83(10), 2798–2807. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2798:GEONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2798:GEONPI]2.0.CO;2)

Procházka, S., Macháčková, I., Krekule, J., & Šebánek, J. (1998). *Fyziologie rostlin*. Academia Praha. ISBN 8020005862

Rizzini, L., Favory, J.-J., Cloix, C., Faggionato, D., O'Hara, A., Kaiserli, E., Baumeister, R., Schäfer, E., Nagy, F., Jenkins, G. I., & Ulm, R. (2011). Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 Protein. *Science*, 332(6025), 103–106. <https://doi.org/10.1126/science.1200660>

Rockwell, N. C., & Lagarias, J. C. (2010). A Brief History of Phytochromes. *ChemPhysChem*, 11(6), 1172–1180. <https://doi.org/10.1002/cphc.200900894>

Roderick, M. L., Farquhar, G. D., Berry, S. L., & Noble, I. R. (2001). On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia*, 129(1), 21–30. <https://doi.org/10.1007/s004420100760>

Singh, R. K., Bhalerao, R. P., & Eriksson, M. E. (2021). Growing in time: exploring the molecular mechanisms of tree growth. *Tree Physiology*, 41(4), 657–678. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa065>

Singh, R. K., Svystun, T., AlDahmash, B., Jönsson, A. M., & Bhalerao, R. P. (2017). Photoperiod- and temperature-mediated control of phenology in trees – a molecular perspective. *New Phytologist*, 213(2), 511–524. <https://doi.org/10.1111/nph.14346>

Smith, H. (1982). Light Quality, Photoperception, and Plant Strategy. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1), 481–518. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.002405>

Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I., & Murphy, A. (2015). *Plant Physiology and Development* (6th ed.). Sinauer Associates, Inc. ISBN 1605353531

Takemiya, A., Inoue, S., Doi, M., Kinoshita, T., & Shimazaki, K. (2005). Phototropins Promote Plant Growth in Response to Blue Light in Low Light Environments. *The Plant Cell*, 17(4), 1120–1127. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.030049>

Tiansawat, P., & Dalling, J. W. (2013). Differential seed germination responses to the ratio of red to far-red light in temperate and tropical species. *Plant Ecology*, 214(5), 751–764. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0205-y>

Tilbrook, K., Arongaus, A. B., Binkert, M., Heijde, M., Yin, R., & Ulm, R. (2013). The UVR8 UV-B Photoreceptor: Perception, Signaling and Response. *The Arabidopsis Book*, 11. <https://doi.org/10.1199/tab.0164>

Tudoroiu, M., Genesio, L., Gioli, B., Schume, H., Knohl, A., Brümmer, C., & Miglietta, F. (2018). Solar dimming above temperate forests and its impact on local climate. *Environmental Research Letters*, 13(6). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aac4e0>

Vazquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincon, E., Sanchez-Coronado, M. E., Huante, P., Toledo, J. R., & Barradas, V. L. (1990). Light Beneath the Litter in a Tropical Forest: Effect on Seed Germination. *Ecology*, 71(5), 1952–1958. <https://doi.org/10.2307/1937603>

Wang, J., & Ding, J. (2023). Molecular mechanisms of flowering phenology in trees. *Forestry Research*, 3(1). <https://doi.org/10.48130/FR-2023-0002>

Way, D. A., & Pearcy, R. W. (2012). Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology*, 32(9), 1066–1081. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps064>

Weiser, C. J. (1970). Cold Resistance and Injury in Woody Plants. *Science*, 169(3952).
<https://doi.org/10.1126/science.169.3952.1269>

Wesołowski, T., & Rowiński, P. (2006). Timing of bud burst and tree-leaf development in a multispecies temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 237(1–3), 387–393.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.061>

Woodward, A. W., & Bartel, B. (2018). Biology in Bloom: A Primer on the *Arabidopsis thaliana* Model System. *Genetics*, 208(4), 1337–1349.
<https://doi.org/10.1534/genetics.118.300755>

Woolley, J. T., & Stoller, E. W. (1978). Light Penetration and Light-induced Seed Germination in Soil. *Plant Physiology*, 61(4), 597–600.
<https://doi.org/10.1104/pp.61.4.597>