

Tartu Ülikool

Loodus- ja tehnoloogiateaduskond

Ökoloogia ja Maateaduste Instituut

Ökofüsioloogia õppetool

Kaisa Papp

**VALGUSE SPEKTRAALSED MUUTUSED TAIMKATTES JA NENDE
MÕJU TAIMEDE TALITLUSELE**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: dots. Arne Sellin

Tartu 2014

Sisukord

Sissejuhatus.....	3
Valguse spektraalsed muutused taimkattes.....	4
Õhulõhede juhtivus.....	9
Punane valgus.....	10
Sinine valgus.....	11
Sinine + punane valgus.....	13
Sinine + roheline valgus.....	15
Roheline valgus.....	15
UV-kiirgus.....	16
Fotosüntees.....	17
Hüdrauliline juhtivus.....	21
Kokkuvõte.....	23
Summary.....	25
Tänuavaldused.....	27
Kasutatud kirjandus.....	28

Sissejuhatus

Taimed vajavad elutegevuseks valgust, eelkõige selleks, et saaks toimuda fotosüntees – protsess, mille käigus toimub esmase orgaanilise aine tootmine planeedil Maa. Maani jõudev valgus on elektromagnetiline kiirgus, millest meie näeme vaid teatavat osa (lainepikkuste diapsoon 400-700 nm). Taimede talitlust ja kasvu mõjutab valgus väga mitmeti – nii kestuse, intensiivsuse, spektraalse koostise kui ka langevate kiirte suuna kaudu. Valgus mõjutab lisaks fotosünteesile ka muid taimede eluavaldisi – hüdraulilist juhtivust, õhulõhede juhtivust ja morfogeneesi. Nendest püütaksegi käesolevas referatiivses uurimistöös lühike ülevaade anda. Valguse spektri muutused avaldavad väga olulist mõju taimede morfoloogiale (Folta, 2004; Vandenbussche et al., 2005; Samuolienė et al., 2010; Chen & Chory, 2011), kuid seda temaatikat käesolevas töös ei kajastata, see on terve ulatuslik taimefüsioloogia valdkond.

Käesoleva bakalaureusetöö üheks eesmärgiks on teaduskirjanduse põhjal anda ülevaade valguse spektraalsetest muutustest taimkatte sees, arvestades eelkõige spektri vertikaalset varieeruvust. Teiseks eesmärgiks on uurida varasemate tööde baasil, kuidas valguse spektraalsed omadused mõjutavad taimede talitlust.

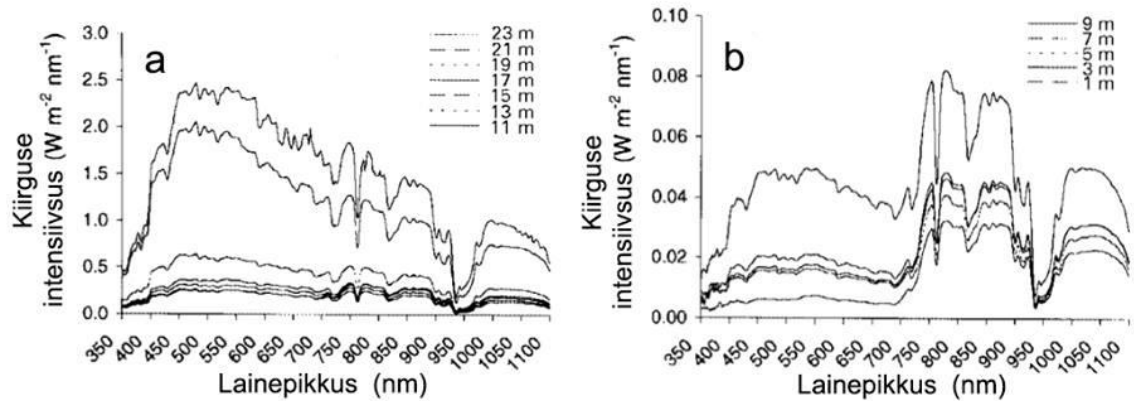
Valguse spektraalsed muutused taimkattes

Päikeselt lähtuv elektromagnetiline kiirgus jaotatakse erinevateks spektriosadeks sõltuvalt lainepikkusest (Grant, 1997): UV-B (280-320 nm), UV-A (320-400 nm), fotosünteetiliselt aktiivne kiirgus (PAR, 400-700 nm), kaugpunane kiirgus (FR, 700-800 nm; koos kõige olulisema osaga vahemikus 725-735 nm) ja lähi-infrapunane kiirgus (NIR, 800-1100 nm). Inimsilm tajub vaid väikest osa sellest, mida nimetatakse nähtavaks valguseks (400-700 nm). See jaguneb eri värvi spektriribadeks (Taiz & Zeiger, 2002): sinine (400-500 nm), roheline (500-600 nm), punane (600-700 nm).

Taimkatte sees muutub nii valguse intensiivsus kui ka spekter võrreldes sellega, mis jõuab taimkatte ülemise piirini. Igal kõrgusel taimkatte sees sisaldab valgus kiirgust, mis lähtub otse Päikeselt kui valgusallikalt (otsene kiirgus) ja atmosfääris hajunud päikesekiirgust (hajus kiirgus), need omakorda kas jõuavad otse (ei põrku vastu taime organeid) või hajutatult (peegeldudes lehtedelt või tungides läbi lehestiku) taimkatte sisse (Federer & Tanner, 1966; de Castro, 2000). Läbi lehestiku tunginud kiirguse hulk sõltub taimekoosluse lehepinnaaindeksist (LAI; Ovhed & Holmgren, 1995), mis defineeritakse kui lehestiku pindala suurus maapinna ühiku kohta (Ollinger, 2011). Valguse spektraalne koostis taimkattes sõltub päikese tõusunurgast, pilvisusest, taimkatte tüübist ja struktuurist – olulised on lehtede asetus, pindala, optilised näitajad (valguse neelduvus, peegeldus ja läbilaskvus [Ovhed & Holmgren, 1995]) ja vertikaalne jaotus (Navratil et al., 2007). Kõige enam mõjutab valguse spektraalset koostist taimkattes fotosünteetiliselt aktiivse kiirguse (PAR) selektiivne neeldumine lehtedes (Lambers et al., 2006).

Sõltuvalt puistu tihedusest, ilmast ja päikese nurgast tekivad taimkatte sees erinevate omadustega valguskeskkonnad, mida iseloomustavad kindlad nähtava valguse spektrialad. Endler (1993) on need jaganud neljaks. Esiteks „metsa vari“, mis on rikas rohekatest ja rohekas-kollakatest toonidest, kuna enamuse ümbritsevast valgusest on kas peegeldunud lehtedelt või tunginud läbi nende ja on rikas 520-620 nm (rohelistest) lainepikkustest. „Metsamaastiku vari“ erineb „metsa varjust“ sellepolest, et seal on taimkate katkendlikum ja rohkem selget taevast paistab maapinnale ning valgus sellises keskkonnas on rikkam sinakatest ja sinakas-hallidest toonidest. Väikesed päikeselaigud on rikkad punakatest toonidest ja suurtes päikeselaikudes domineerib valge. Kõik need neli valguskeskkonda saadi olukorras, kus päike ei olnud pilvede poolt varjatud. Lisaks kirjeldati ka koidu- ja videvikuaegset valguskeskkonda, kui päike on horisondist vähem kui 10° kõrgusel ja valguskeskkond on rikastunud lillade toonidega, sest puuduvad keskmised PARi

lainepikkused (570-630 nm), mis on neelatud atmosfääris leiduva osooni poolt. Erinevate valguskeskkondade ja nende ajaliste muutuste tõttu on väga keeruline üht kindlat vertikaalset valguse spektri muutuste mustrit taimkattes välja tuua.



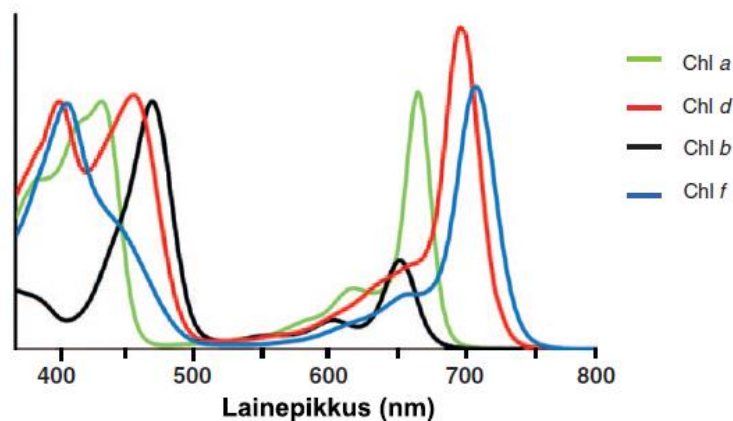
Joonis 1. Valguse spektraalne jaotus Põhja-Ameerika vihmametsa erinevatel kõrgustel: **a** – 23-11 m; **b** – 9-1 m maapinnast (de Castro, 2000 järgi).

Kasperbauer (1971) uuris oma töös väärstübaka (*Nicotiana tabacum* L.) taimiku sees toimuvaid spektraalseid muutusi. Selleks kasutati spektrofotomeetrit ja mõõdeti kiirgusvälja kolmest kohast vertikaalsel tasapinnal: taimkatte keskelt, alt ja üksikute lehelabade alt. Tulemused näitasid, et kiirguse intensiivsus ei vähene üksikute lehtede all ja taimkatte sees ühtlaselt kõigil lainepikkustel. Mõõtmisandmeid võrreldi taimiku kohal oleva valgusega ja tulemuseks saadi, et rohelist ja kaugpunast valgust neeldub koosluse sees kõige vähem, mistõttu nende osatähtsus taimiku sees oli kõige suurem. Põhja-Ameerika tihedas vihmametsas, kus domineerisid *Dactyodes excelsa* Vahl., *Prestoea montana* Graham, *Manilkara bidentata* A. DC., *Sloanea berteriana* Choisy ex DC. liigid, nähtava valguse intensiivsus vähenes koos kõrgusega ja leiti, et taimed neelavad oluliselt vähem rohelist ja kõige vähem kaugpunast kiirgust, mille osakaal maapinnalähedases kihis oli kõige suurem (de Castro, 2000). Joonis 1 illustreerib, kuidas kiirguse intensiivsus taimkattes kõrguse vähenedes langeb ja kuidas erinevad spektriosad jaotuvad. Sarnaseid tulemusi on saadud ka katsetes kreeka pähklipuuga (*Juglans regia* L.; Combes et al., 2000), maisi (*Zea mays* L.), suhkruvahtra (*Acer saccharum* Marsh.), tammede (*Quercus* sp.), mändide (*Pinus* sp.) ja kuuskedega (*Picea* sp.; Federer & Tanner, 1966). Rohelise valguse osatähtsus sõltub suuresti ka taimkatte tüübist: okaspuumetsades on see väiksem kui laialehistes metsades, kuna okaspuupuistu laseb valgust rohkem läbi ja ei mõjuta spektrit nii palju kui heitlehine mets (Coombe, 1957).

Olulisel määral suureneb taimkatte sees kaugpunase valguse osatähtsus. Seda näitasid ka Combes jt. (2000) katsed kreeka pähklipuuga, kus mõõdeti spektrit neljal eri kõrgusel (3.8, 4.7, 5.7 ja 6.5 m) maapinnast ja kõigil kõrgustel oli kaugpunase intensiivsus kõrgem kui teistel spektriribadel. Sama tulemus saadi ka katses sookasega (*Betula pubescens* Ehrh.), millel toimus järsk neeldumise langus 680 ja 750 nm vahel ehk kaugpunast valgust praktiliselt ei neeldunud (Ovhed & Holmgren, 1995). Lehelabade all võib kaugpunase kiirgusenergia suhteline tase ulatuda kuni 49.5% pealelangevast valgusest, s.t. taimelehed on kaugpunase valguse jaoks peaaegu läbipaistvad (Kasperbauer, 1971), samuti on lehestikult peegelduvas valguses vastava spektririba osatähtsus suur (Navratil et al., 2007).

Kuna punast valgust neeldub rohelistes lehtedes palju ja kaugpunast mitte, siis punase/kaugpunase (R/FR) valguse suhe väheneb taimkatte sees maapinna suunas (Solangaarachchi & Harper, 1987; Skálová et al., 1999). Nisuga (*Triticum aestivum* L.) tehtud katses oli R/FR suhe taimiku kohal 1.23-1.7 ja lehestiku all, mulla kohal 0.1-0.4. Samuti leiti, et tihedama taimkatte all oli alati madalam R/FR suhe, mis on seotud suurema LAIga (Chelle et al., 2007). Erinevad R/FR suhte vähenemise mustrid kooslustes tulenevad nende erinevast liigilisest koosseisust, peamiselt tänu erinevale ühe- ja kaheiduleheliste osakaalule, nende tihedusele ja kõrgusele (Skálová et al., 1999). Lisaks võivad R/FR suhet mööda vertikaalset profiili mõjutada ka horisontaalsed erinevused, mille all mõeldakse taimkattes olevaid aukehäile, mille kaudu saab valgus puistu sügavusse tungida ja kujundada erinevaid kiirgusrežiime. Kuna päikeselaikudes on rohkem punast valgust, siis R/FR sellistes kohtades on kõrgem, kui varjus, kus domineerib hajus kiirgus (Al-Hamdani et al., 2002). Taimede üks eeldatavaid kohastumusi varjule on langetada klorofüllide *a* ja *b* suhet, kuna klorofüll *b* kõrgem tase on seotud punase valguse kättesaadavuse vähenemisega (Poorter et al., 1995; Al-Hamdani et al., 2002). R/FR muutused registreeritakse taimedes fütokroomse fotoretseptori poolt (Reinhardt et al., 2010). Taimed suudavad vastata pikaajalisele madalale R/FR tasemele biomassi allokatsiooni muutusega, varre ja leherootsu pikenemisega ning varre harunemise vähendamisega. Seega R/FR on vastutav taime võsude arhitektuuri eest (Skálová et al., 1999).

Taimedes toimub fotosüntees kloroplastides, milles olevad pigmendid neelavad kõige rohkem sinist ja punast valgust (joon. 2; Taiz & Zeiger, 2002). See on põhjuseks, miks lehti läbib vähem vastava lainepikkusega valgust ja nende osatähtsus taimkattes on väike (Kasperbauer, 1971; de Castro, 2000). Sinise ja punase valguse vähenemine on seega põhjustatud kiirguse efektiivsest neeldumisest ja suhtelisest madalast peegeldumisest fotosünteesivalt pinnalt vastavas spektri piirkonnas (Navratil et al., 2007). Lisaks klorofüllile neeldub sinist valgust ka karotenoidides (Ollinger, 2011).



Joonis 2. Erinevate klorofüllide neeldumisspekter (Chen & Blankenship, 2011 järgi).

Sinise ja punase kiirguse tungimine taimkattesse sõltub oluliselt nii pilvisusest, taimeliikidest kui ka päikesekiirte langemisnurgast, viimane on oluline selge taeva korral. Suurte nurkade korral (keskpäeval) on punast pisut rohkem ja sinist vähem, kui väikeste langemisnurkade puhul (õhtul ja hommikul). Õhtustel aegadel võib sinise valguse osatähtsus kuusepuistu sees olla kaks korda nii suur kui see on metsa kohal. See on huvitav asjaolu, kuna taimkatte otsese kiirguse läbilaskvus on sarnane päeval (0.44%) ja õhtul (0.42%; Navratil et al., 2007). Knutchel (1914) näitas, et okaspuupuistu, millele langeb peale hajus kiirgus taevafäärilt (mitte otsene päikesekiirgus), on peaaegu neutraalne filter üle lainepikkuste, mida ta vaatles (440-652 nm), kuid samades tingimustes heitlehiste puistude läbilaskvuse protsent on tunduvalt kõrgem kollastes-rohelistes kui punastes ja sinistes spektri piirkondades (Coombe, 1957). Ka katses kastani (*Castanea* sp.) ja kuusega leiti, et kastanimetsas on sinise ja rohelse spektririba intensiivsused väiksemad kui kuusikus (Coombe, 1957). Kuid erinevate spektriribade läbilaskvus võib oluliselt liigiti varieeruda ja vähem sõltuda puuliigi tüübist (okaspuu või lehtpuu). Federer ja Tanner (1966) leidsid, et mändidel on peaaegu ühtlane võraaluse valguse intensiivsuste langus 400 nm kuni 670 nm-ni, kuid suhkruvahtral, tammel ja kuusel on selge tõus 550 nm juures.

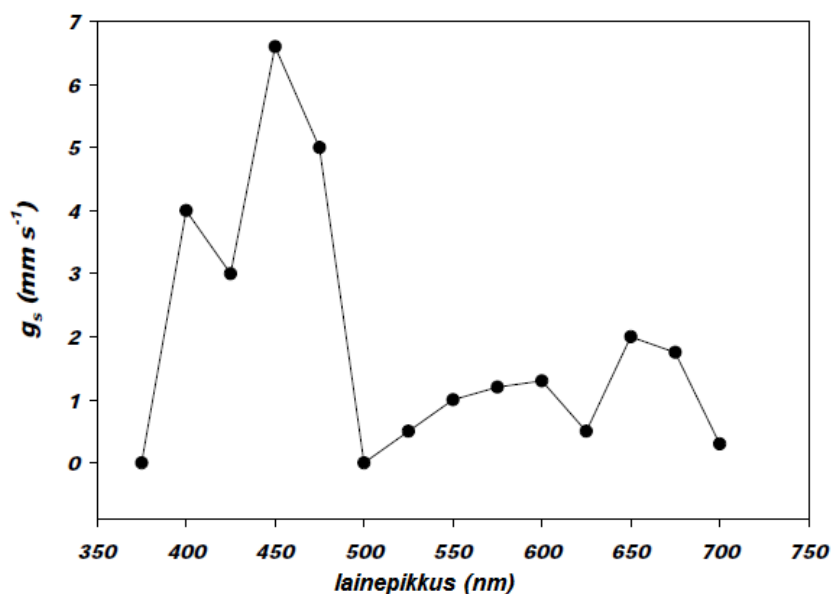
Pilvisus tekitab samuti olulisi muutusi spektris, mis on seotud valguse difusiooniga taimkattes. Pilviste ilmade korral spektri energeetiline profiil lamestub, kuna päikesekiirgus on hajutatud (Grubb & Whitmore, 1967) ja see muudab valguse puistus ühtlasemaks (Federer & Tanner, 1966). Seega on pilvedel tugev mõju fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse kvaliteedile, mis taimeleheni jõuab. Punase/kaugpunase valguse suhe on samuti suurem pilves päevadel kui päikesepaistelisel, s.t. maapinnani jõuab oluliselt vähem kaugpunast kiirgust, mis võib olla tingitud selle neeldumisest pilvedes (Reinhardt et al., 2010). Kui pilvede hulk

suureneb, siis sinise valguse osakaal väheneb ja punase valguse osakaal tõuseb (Grubb & Whitmore, 1967). Pilviste ilmade korral võib rohkem UV kiirgust alustaimestikuni tungida (Théry, 2001). Pilvisus mõjutab UV-B vähem kui PAR-i, mille tõttu pilviste ilmade korral on UV-B/PAR suhe kõrgem (Deckmyn & Impens, 1998).

Erinevate taimeliikide lehed on erinevate optiliste omadustega ja et saada terviklikumat pilti probleemistikust, tuleb uurimusi läbi viia rohkemate liikidega ja erinevates kooslustes. Hõredamates kooslustes ei pruugi saada samu tulemusi kui tihedates suure lehepinnaindeksiga kooslustes (de Castro, 2000).

Õhulõhede juhtivus

Õhulõhed on mikroskoopilised avased lehes, mis kontrollivad taime gaasivahetust: CO₂ sisenemist lehe intertsellulaaridesse ja vee auramist transpiratsiooni käigus. Need asuvad epidermis, õhulõhe ava – õhupilu – on ümbritsetud kahe sulgrakuga, mis reguleerivadki nende avanemist ja sulgumist (Mao et al., 2005). Õhupilu avanemine ja sulgumine mängivad peamist rolli õhulõhede juhtivuse (g_s) regulatsioonis, sest kui õhulõhed on kinni, siis gaaside difusioon läbi nende ei saa toimuda. Õhulõhede juhtivuse erinevused on põhjustatud nii erinevustest nende avatuses kui ka õhulõhede mõõtmetes ja tiheduses (Savvides et al., 2012).



Joonis 3. Õhulõhede avanemise toimespekter pugu-väärtakja (*Xanthium strumarium* L.) lehtede alumises epidermis (Sharkey & Raschke, 1981 järgi).

Õhulõhede avanemisreaktsioonil on kaks peamist aktiivsuse maksimumi nähtava valguse diapsoonis (joon. 3). Valguse spektraalseid omadusi registreeritakse fotoretseptorsüsteemide poolt, mis juhivad kahte erinevat signaalirada. Üks on PAR-i poolt tekitatud fotosüntees sulgrakkude kloroplastides, mida nimetatakse ka „vastuseks punasele valgusele“ (Talbott et al., 2002a) ja teine rada on indutseeritud mitme sinise valguse retseptori poolt (Kim et al., 2004a). Sinine valgus (430-460 nm) mõjutab õhulõhede juhtivust peaaegu 10 korda efektiivsemalt kui punane valgus (630-680 nm; Sharkey & Raschke, 1981). Varasemates töodes oldi arvamisel, et kloroplasti karotenoid zeaksantiin, üks ksantofüllitsükli komponentidest, võib osaleda sulgrakkudes sinise valguse fotoretseptorina (Quinones et al., 1998; Zeiger & Zhu, 1998; Frechilla et al., 1999; Frechilla et al., 2000; Kim et al., 2004a). Quinones jt. (1998) näitasid aga, et klorofüllide ja ksantofüllide sisaldus ei

olnud seotud õhulõhede juhtivusega või sinise valguse tundlikkusega. Hilisemates töödes on näidatud, et vastus sinisele valgusele on vahendatud sinist/UV-A valgust neelavate fototropiinide (PHOT1 ja PHOT2) ja krüptokroomide (CRY1 ja CRY2) poolt (Mao et al., 2005; Folta & Maruhnich, 2007; Barillot et al., 2010). Lisaks sinisele ja punasele valgusele leiab õhulõhede juhtivuse toimespektrist maksimumid ka UV-B ja UV-A kiirguse piirkonnast (Eisinger et al., 2003).

Punane valgus

Punane valgus käivitab fotosünteesi mesofüllis ja sulgrakkude kloroplastides ning selletõttu väheneb rakusisene CO₂ kontsentratsioon ning õhulõhed avanevad, et CO₂ atmosfäärist juurde saada (Shimazaki et al., 2007). Seejuures avanemine ainult punases valguses nõuab kõrget valguse intensiivsust (Kinoshita et al., 2001) ja pidevat valgustamist (Shimazaki et al., 2007). Katses, kus punase valguse kiirt rakendati ühele õhulõhele, ei toimunud avanemist – see andis aluse hüpoteesile, et reaktsioon punasele valgusele on hoopis vastus CO₂ taseme langusele ja see johtub mesofüllis toimuvast fotosünteesist. Seda tulemust toetab ka tähelepanek, et albiino lehtede õhulõhed ei avane punases valguses (Roelfsema et al., 2006; Shimazaki et al., 2007). Lehtedes, mida eksponeeriti punasele valgusele, sulgusid õhulõhed, kui fotosünteesi elektronide transpordiahela inhibiitoreid nagu tsüanasiini või diuroniiiti (3-[3,4-diklorofenüül]-1,1-dimetüüluurea) rakendati, kuid sinise valguse käes jäi õhulõhede juhtivus siiski kõrgeks (Sharkey & Raschke, 1981). See näitab, et punase valguse poolt indutseeritud õhulõhede avanemine on seotud fotosünteesiga.

Kõik uurimused ei kinnita ainult punase valguse vahendatud kaudset mõju õhulõhede avanemisele (läbi fotosünteesi), vaid on ka töid, kus viidatakse otsesele reaktsioonile. Näiteks Messinger jt. (2006) näitasid, et punane valgus indutseerib õhulõhede avanemist ka siis, kui rakusisest CO₂ kontsentratsiooni hoitakse stabiilsena. Ka Wang jt. (2010) demonstreerisid, et õhulõhede juhtivuse vastus punasele valgusele on sõltumatu sulgrakkude ja epidermi all asuva mesofüllis fotosünteesist. Näidati, et fütokroom B (PHYB) mängib olulist ja otsest rolli õhulõhede avanemises ning ka PHYA võib selles osaleda. Fütokroome on peamiselt peetud punase/kaugpunase valguse vahekorra suhtes tundlikeks pigmentideks (Folta & Maruhnich, 2007; Chen et al., 2012). Õhulõhed avanevad kiiremini punases kui kaugpunases valguses. Orhideel *Paphiopedilum* avanesid õhulõhed madalal punase valguse intensiivsusel ja see reaktsioon muudeti vastupidiseks kaugpunase valgusega, mis viitab selgelt fütokroomi osalusele (Talbot et al., 2002b; Shimazaki et al., 2007). Samuti on leitud *cry1cry2*

topeltmutantidel õhulõhede juhtivuse vähenemist vastusena punasele valgusele (Boccalandro et al., 2012), mis viitab ka krüptokroomide osalusele selles protsessis.

Punase valguse poolt esile kutsutud õhulõhede avanemine on väiksem kui samadel intensiivsustel valge valguse käes, mis näitab, et sinise valguse olemasolu on oluline sulgrakkude reaktsioonides (Zeiger & Zhu, 1998).

Sinine valgus

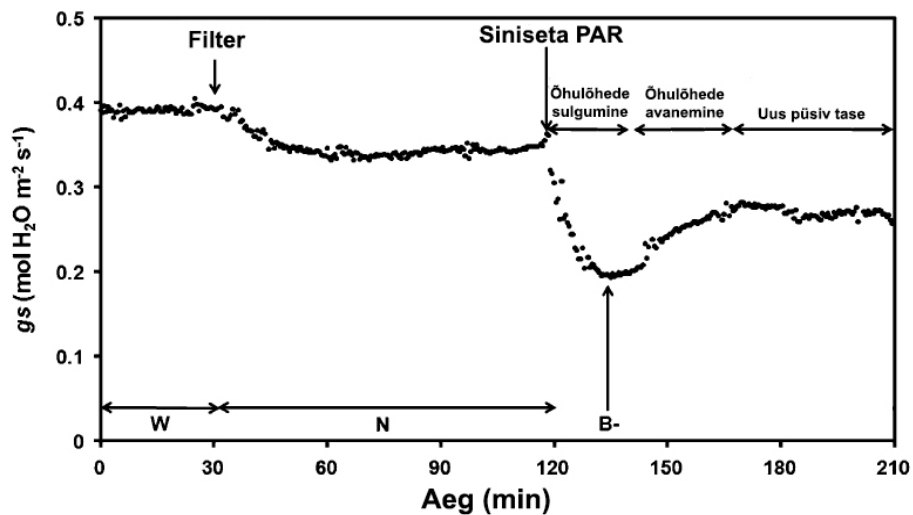
Kuna sinist valgust absorbeeritakse ka sulgrakkude klorofüllide poolt, siis õhulõhede reaktsiooni sinisele valgusele uuritakse tavaliselt kahel viisil: madala intensiivsusega sinise valgusega ja tugeva intensiivsusega punase taustvalguse korral, viimane küllastab fotosünteesi ja saame välistada fotosünteesist sõltuva õhulõhede avanemise (Iino et al., 1985; Zeiger & Zhu, 1998). Madala intensiivsusega ($10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) sinisest valgusest piisab, et avada õhulõhed ja õhulõhede avanemine tänu sinisele valgusele on tavaliselt suurem kui punases valguses samadel intensiivsustel (Zeiger & Zhu, 1998).

Õhulõhe sulgrakkude reaktsioon sinisele valgusele põhineb rakusisestel mehhanismidel. Küllastunud punase valguse taustal on sinise valguse poolt tekitatud õhulõhede avanemise toimespektri maksimum 450 nm juures ning väiksemad tõusud 420 ja 470 nm juures (Zeiger & Zhu, 1998; Frechilla et al., 2000). See langeb kokku zeaksantiini toimespektriga ja zeaksantiini sisaldus sulgrakkudes on lineaarselt seotud sinise valguse tundlikkusega ning seetõttu arvatakse, et zeaksantiin võib olla sinise valguse fotoretseptor (Quinones et al., 1998; Zeiger et al., 2002). Ka zeaksantiini sünteesi inhibeerimine surus alla sinise valguse poolt stimuleeritud õhulõhede avanemise. Hariliku müürlooga (*Arabidopsis thaliana* [L.] Heynh.) *npq1* mutant ei reageeri sinisele valgusele, kuid taimel esineb tavaline punase valguse indutseeritud õhulõhede avanemine (Frechilla et al., 1999), mis näitab, et zeaksantiin on seotud sinise valguse reaktsiooniga. Samas on leitud, et fototropiin (PHOT) 1 ja 2 võivad olla seotud sinise valguse tundlikkusega, sest nisu õhulõhede avanemise toimespekter sobib kokku PHOT domeenide neeldumisspektriga (Shimazaki et al., 2007). Müürlooga õhulõhed ei reageerinud sinisele valgusele ka *phot1phot2* topeltmutandil, samas kui õhulõhed avanesid *phot1*, *phot2* ja *npq1* üksikmutantidel (Kinoshita et al., 2001). See läheb vastuollu Frechilla jt. (1999) tööga, kus näidati, et *npq1* mutandil ei esinenud reaktsiooni sinisele valgusele. On näidatud ka krüptokroomide osalust õhulõhede vastuses sinisele valgusele. *Cry1cry2* mutandi õhulõhed näitasid vähenenud tundlikkust sinisele

valgusele ja vastupidi – taimed, milles oli CRY1 üleekspresseeritud, esines ülitundlik reaktsioon, mis vihjab krüptokroomide osalusele (Mao et al., 2005).

Barillot jt. (2010) viisid läbi katse pika aruheinaga (*Festuca arundinacea* Schreb.): kõigepealt hoiti taimi valges valguses (PAR 486 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, millest sinine 101 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), siis rakendati neutraalset valgusfiltrit (PAR 322 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sinine 61 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Järgnevalt vähendati sinise valgus kuni 1.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PAR 277 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), see tekitas järsu ja suure õhulõhede juhtivuse (g_s) languse 43.2% võrreldes neutraalse valgusega. Väikseim g_s (0.24 mol $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) saavutati 19±2 minutit pärast sinise valguse vähendamist. Peale seda hakkas juhtivus taas tasapisi tõusma ja stabiliseerus 45 minuti pärast 0.31 mol $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ juures, mis moodustas 74.5% algsest neutraalse valguse käes mõõdetud tasemest (joon. 4). Samasugune katse tehti ka vanemate taimedega, millel g_s langus peale sinise valguse vähendamist oli väiksem (30.7%) ja juhtivuse taastumine samuti. Katse näitab kui oluline on sinine valgus õhulõhede avatuse reguleerimises.

Õhulõhede reageeringu suurus sinisele valgusele võib erineda nii liigiti kui ka taimeliikide sees (Barillot et al., 2010).

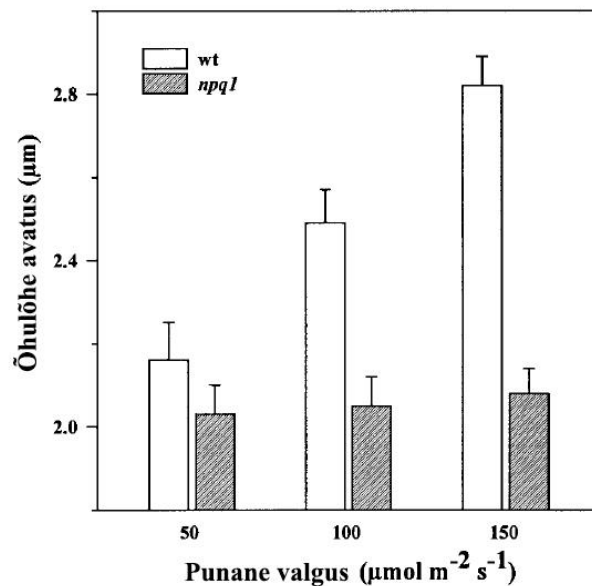


Joonis 4. Õhulõhede juhtivuse muutus ajas. Esmalt valgustati valge valgusega (W), järgnes neutraalse filtri rakendamine (Filter) ja seejärel eemaldati sinine spektririba (B-) (Barillot et al., 2010 järgi).

Sinine + punane valgus

Kui lehti valgustada samaaegselt sinise ja punase valgusega, siis õhulõhede juhtivus on suurem, kui nende summa üksikute eri värvi valguste korral, mis viitab punase ja sinise valguse sünergeetilisele koostoimele. On tõenäoline, et nii fotosüntees kui ka sulgrakkude kloroplastid mängivad rolli sinise ja punase valguse sünergeetilises koostoimes (Ino et al., 1985, Shimazaki et al., 2007). Punane valgus stimuleerib sinise valguse poolt vahendatud õhulõhede avanemist (Kinoshita et al., 2001; Mao et al., 2005).

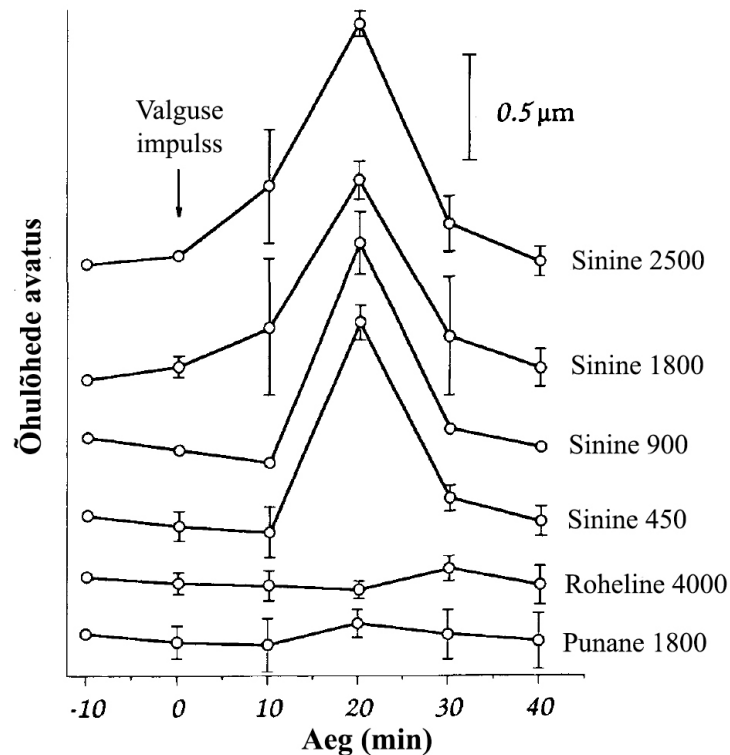
Õhulõhede sinise + punase valguse sünergeetilist reaktsiooni on uuritud müürlooga eraldatud epidermil nii metsiktüüpi (*wild-type*) kui ka *npq1* mutandil (Zeiger & Zhu, 1998). Kõigepealt valgustati õhulõhesid 2 tundi erinevate punase valguse intensiivsustega (50, 100 ja 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ja seejärel tund aega 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sinise valgusega. *Npq1* mutandil, millel sinise valguse retseptor on vigane, jäi õhulõhede avatus madalaks punase valguse intensiivsusest sõltumata, aga metsiktüübi õhulõhede avatus sõltus punase valguse intensiivsusest (joon. 5).



Joonis 5. Õhulõhede avatus hariliku müürlooga metsiktüübil (wt) ja *npq1* mutandil sõltuvalt punase valguse intensiivsusest (Zeiger & Zhu, 1998 järgi).

Ka teine katse müürloogaga (Shimazaki et al., 2007), kus kõigepealt lehte hoiti tund aega pimedas, siis eksponeeriti tugevas 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ punases valguses, mille tulemusena toimus järkjärguline g_s tõus. Kui punasele valgusele lisati 10 minutiks nõrk 5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sinine valgus, toimus järsk õhulõhede avanemine (3× kiiremini kui punases valguses) ja kui sinine valgus lõpetati, toimus kiire g_s langus. Ka kurgi (*Cucumis sativus* L.) lehtedes saadi

punase + sinise (70:30 suhe, $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) valguse käes $3\times$ suurem g_S kui punase valguse käes (Savvides et al., 2012). Eelnevad katsed viitavad sinise ja punase valguse sünergeetilisele efektile õhulõhede avanemisel ning näitavad, et õhulõhede sinise valguse tundlikkus tuleb esile punase valguse taustal. Kui korraldati katse ilma punase valguseta, siis sinise valguse eksponeerimine pimedas ei toonud kaasa õhulõhede avanemist (Shimazaki et al., 2007).



Joonis 6. Õhulõhede avanemine põldoal peale 30 s pikkust valguse impulssi. Enne impulssi valgustati lehte 60 minutit püsiva punase valgusega ($120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ja siis rakendati kindla lainepikkuse ja tugevusega ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) impulsse (Frechilla et al., 2000 järgi).

Katse, milles testiti sinise valguse impulsside ($450, 900, 1800$ ja $2500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mõju õhulõhedele punase valguse taustal (Frechilla et al., 2000), näitas, et impulsid indutseerivad õhulõhede avatuse tõusu, mille maksimum saabub 20 minutit peale impulsi rakendamist ja 40 minutit hiljem on avatus tagasi esialgsel tasemel. Tehti ka kontrollkatsed punase ($1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ja roheline ($4000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) valguse impulssidega, kuid neil juhtudel märkimisväärset õhulõhede avatuse muutust ei täheldatud. Iino jt. (1985) katsetest hariliku kummeliiniga (*Commelina communis* L.) selgus, et sinise valguse impulss kuni 30 sekundit suurendab õhulõhede avatust, kuid alates 30 sekundist sellist tulemust ei täheldatud. Seega õhulõhede juhtivus sinise valguse impulsi tagajärjel kasvab, reaktsiooni illustreerib joonis 6.

Sinine + roheline valgus

Sinise valguse poolt stimuleeritud õhulõhede avanemist on võimalik vähendada rohelise valgusega. Rohelise valguse toimespektri maksimum on 540 nm juures ning väiksemad tõusud 490 ja 580 nm juures. Frechilla jt. (2000) viisid läbi katse põldoa (*Vicia faba* L.) õhulõhedega, millele kõigepealt anti sinise valguse impulss ja seejärel 30 sekundi pikkune rohelise valguse impulss, mis tühistas sinise valguse esilekutsutud õhulõhede avanemise. Teine katse põldoaga korraldati pideva valgustuse all koos punase valguse taustaga ja ilma selleta ning ka sel juhul põhjustas roheline valgus õhulõhede sulgumise. Rohelise valguse indutseeritud sulgumine sõltub valguse intensiivsust: õhulõhede reaktsiooni täielik pöördumine saavutati, kui rohelise valguse intensiivsus oli kaks korda suurem kui sinisel valgusel. Kui aga anda samaaegselt $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ rohelist ja sinist valgust, siis õhulõhede avatus vähenes keskmiselt 47%. Sarnaseid tulemusi on saanud ka Talbott jt. (2002a), kusjuures sellised pöördreaktsioonid esinevad vaid väga madalatel intensiivsustel. $30\text{-}40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sinise valguse vallandatud reaktsiooni tühistas kahekordse intensiivsusega roheline valgus ainult osaliselt. See võib tuleneda sinise valguse neeldumisest klorofüllides, mis käivitavad fotosünteesist sõltuva õhulõhede avanemise. Rohelise valguse õhulõhede sulgemise efekt väljendub vaid sinise valguse olemasolul (Frechilla et al., 2000). Rohelise valguse pöörddefekt sinisele valgusele esineb väga erinevatel liikidel – harilik kommelliin, harilik hernes (*Pisum sativum* L.), *Nicotiana glauca* Graham, harilik müürlook, väärüstubakas (*Nicotiana tabacum* L.), harilik sibul (*Allium cepa* L.), harilik oder (*Hordeum vulgare* L.), aedsalat (*Lactuca sativa* L.) (Frechilla et al., 2000; Talbott et al., 2002a; Kim et al., 2004a).

Kuna zeaksantiini mutandil *npq1* ei esine õhulõhede sulgumist rohelise valguse toimel (Talbott et al., 2002a), kinnitab see leid zeaksantiini osalemist sinise ja rohelise valguse tüüritud protsessides. Õhulõhede avanemise-sulgumise pööratavust sinise-rohelise valguse toimel saab seletada teineteiseks üleminevate zeaksantiini isomeeride paariga, millest üks neelab elektromagnetlaineid sinises ja teine rohelises spektriribas; rohelist valgust neelavat isomeeri peetakse füsioloogiliselt aktiivseks vormiks (Frechilla et al., 2000).

Roheline valgus

Tuntakse kahte rohelise valguse fotoretseptorit sulgrakkudes – klorofüll ja fütokroom. Kui põldoa lehti eksponeerida ainult rohelisele valgusele ($120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), järgneb väga väike avanemine (Sharkey & Raschke, 1981; Frechilla et al., 2000). See avanemine on kooskõlas rohelise valguse vähese neeldumisega lehtede klorofüllides. Fütokroom neelab rohelist valgust nii oma punases kui ka kaugpunases vormis (Frechilla et al. 2000). Roheline

valgus indutseerib õhulõhede avanemist orhideel *Paphiopedilum*, millel sulgrakkudes kloroplastid puuduvad, ja seda avanemisreaktsiooni saab pärssida kaugpunase valgusega. Seega, kui fütokroomne rada on aktiveeritud (ehk kui zeaksantiini rada on inaktiivne), siis reaktsioon rohelinele valgusele on vahendatud fütokroomide poolt ja see on pööratav kaugpunasega (Talbot et al., 2002b).

UV-kiirgus

Katsetega on uuritud õhulõhede avanemist ka ultravioletses (UV) spektriosas. Shimazaki jt. (2007) uurisid põldoa õhulõhede reaktsiooni UV-kiirgusele ning leiti, et toimespektris on suurem maksimum 280 nm juures ja väiksem tõus 360 nm juures. Samuti selgus, et õhulõhede reaktsioon 280 nm juures oli 3× suurem kui sinises valguses.

UV-B poolt indutseeritud õhulõhede avanemisreaktsiooni saab samuti ümber pöörata roheline valgusega (Eisinger et al., 2003). Seetõttu arvatakse, et reaktsioon UV-kiirgusele on vahendatud sinise valguse fotoretseptorite poolt. Kuid müürlooga mutandid *npq1* ja *phot1phot2* mõlemad reageerivad UV-B-le (287 nm), mis viitab sellele, et on olemas ka täiendav, senini veel tundmatu UV-B retseptor. Samuti ei suutnud roheline valgus ümber pöörata UV-B poolt esile kutsutud õhulõhede avanemist *phot1phot2* topeltmutandil ja ainult osaline pöördreaktsioon ilmnes *npq1* mutandil. Seega PHOT1, PHOT2 ja zeaksantiin on vajalikud normaalseks UV-B poolt tekitatud reaktsiooni inhibeerimiseks roheline valguse poolt (Eisinger et al., 2003).

Kui taimi eksponeerida UV-A kiirgusele (360 nm), on see võimeline esile kutsuma keskmise suurusega õhulõhede avanemisreaktsiooni (60% sellest, mis sinises valguses). Kui aga valgustada sinise valguse ja UV-A-ga koos, siis blokeerib UV-A sinise valguse poolt indutseeritud avanemise pimeduse tasemele. Seega on UV-A kiirgus õhulõhede sulgemises sama efektiivne kui roheline valgus (Eisinger et al., 2003). Ka blokeerib UV-A UV-B poolt indutseeritud avanemise, kuid seda vähemal määral. CRY ja PHOT geenid kodeerivad flavoproteiine, mis sobituvad UV-A toimespektri maksimumiga. Trans-karotenoidid, milleks on enamuse kloroplasti katotenoididest, aga ei neela elektromagnetlaineid UV-A piirkonnas ja selletõttu eeldatakse, et flavoproteiinid neelavad kiirgust selles piirkonnas (Eisinger et al., 2003).

Seega erinevad valguse spektriribad mõjutavad taimede õhulõhede juhtivust erinevalt: seda kas suurendades või langetades. Eriti tähtis on seda arvestada kunstlikes valgustingimustes, kus püütakse saavutada maksimaalset taimede kasvu.

Fotosüntees

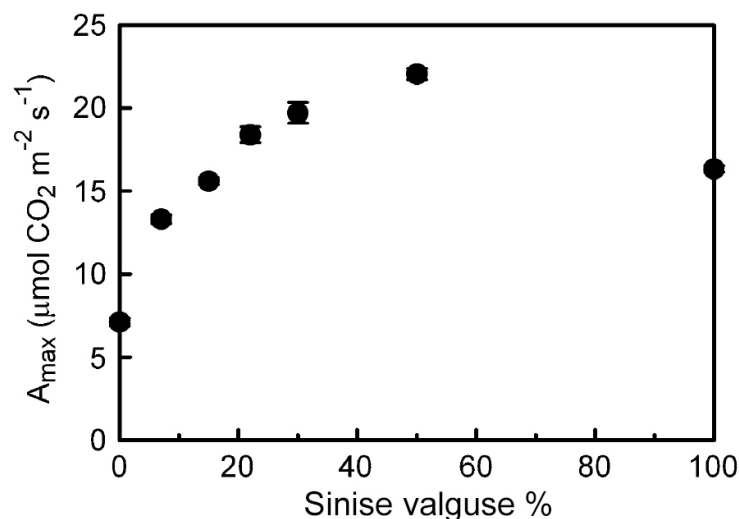
Fotosüntees on keeruline ja mitmeetapiline füsioloogiline protsess, mille käigus sünteesitakse taimedes CO₂-st ja veest Päikseselt saabuva valgusenergia varal sahhariide ning atmosfääri vabaneb O₂. Fotosünteesi intensiivsust on võimalik mõõta erinevate meetoditega. Käesolevas töös kasutatakse materjale, kus fotosünteesi on mõõdetud gasomeetriliselt eelkõige läbi CO₂ omastamise, aga on võimalik mõõta ka läbi O₂ vabanemise, suhkrute tootmise või lehtede kuivaine juurdekasvu.

Kõrgemad rohelised taimed kasutavad klorofülle *a* ja *b* ning karotenoide, et püüda fotosünteesiks vajalikke valguskvante (Nishio, 2000). Muud fotosünteesivõimelised organismid kasutavad ka teisi pigmente (klorofüll *c*, fukoksantiin, fükobiliin), mis neelavad valgust nähtava spektri kõigis osades, kuid neid ei esine kõrgemates taimedes. Kõrgemate taimede klorofüllid ja karotenoidid neelavad kõige rohkem valgust punases ja sinises spektriosas, roheline valgus on kõige vähem neelduv ja kõige rohkem peegelduv, mistõttu näeme lehti ka rohelisena. Klorofüll *a* ja *b* neelavad valgust tingimustes, kus fotosünteesiapparaat ei ole valguskvantide poolt küllastunud. Teiseks võivad nad käituda kui kaitsepigmentid tugevate valgusintensiivsuste korral ja neeldunud valguse muuta soojuseks (Nishio, 2000). Selletõttu võib fotosünteesi tase suurema intensiivsusega valguses olla väiksem kui mõõdukas valguses (Ilieva et al., 2010). Punase ja sinise valguse neeldumine taimelehtedes on umbes 90% ja rohelisel valgusel 70-80% (Terashima et al., 2009). Monokromaatiline valgus võib piirata fotosünteesi, kuna footonite jaotus fotosüsteem I (PSI) ja fotosüsteem II (PSII) vahel on tasakaalust väljas ning võib seega mõjutada elektronide transporti ja rikkuda tasakaalu NADPH ja ATP vahel (Tennissen et al., 1994).

Sinise ja punase valguse koostoimet on uuritud mitmetes järgnevatel töödes. Lehtedes, mis arenevad ainult punase valguse käes üksi (0% sinist), ei toimu fotosüntees korralikult (Hogewoning et al., 2010). Madalamat fotosünteesi taset taimedes, mis kasvasid ainult punases valguses, on näidatud erinevatel kultuurtaimedel: harilikul pipral (*Capsicum annuum* L.; Brown et al., 1995), nisul (Goins et al., 1997), redisel (*Raphanus sativus* L.; Yorio et al., 2001), riisil (*Oryza sativa* L.; Matsuda et al., 2004) ja kurgil (Savvides et al., 2012). Ainult 7% sinist valgust kasvuvalguses on juba piisav, et saada üle fotosünteesiapparaadi probleemidest. Hariliku kurgi fotosünteesivõime (A_{\max}) oli kaks korda suurem 7% sinise valgusega kui ilma selleta ja A_{\max} kasvas kuni sinise valguse osakaaluni 50%. Ka katsed nisu (Goins et al., 1997) ja spinatiga (Matsuda et al., 2007) näitasid, et punase (90%) + sinise (10%) valguse käes kasvanud lehtedel on fotosünteesi intensiivsus suurem. 100% sinises valguses on fotosünteesivõime madalam kui 50% sinise valgusega (joon. 7; Hogewoning et

al., 2010). Seega on sinise spektri olemasolu lisaks punasele valgusele vajalik normaalseks fotosünteesi toimumiseks taimedes.

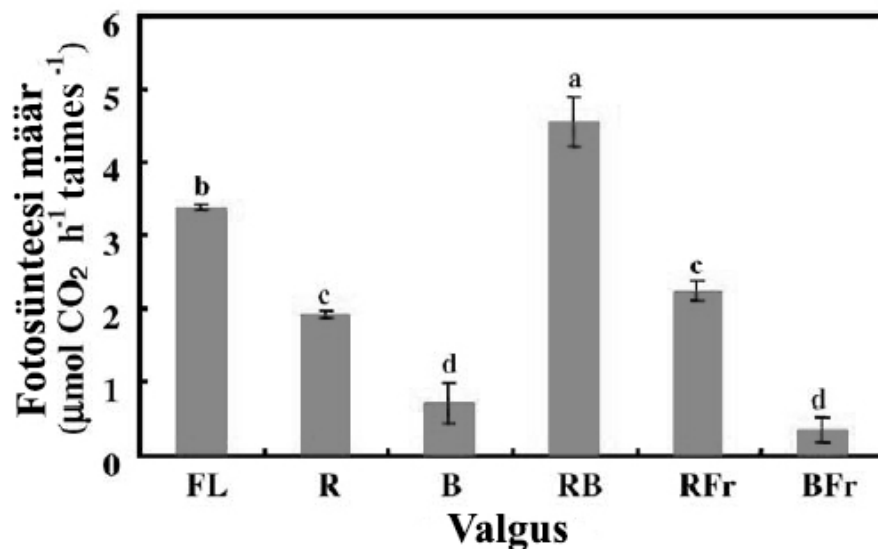
Punane ja sinine valgus neelduvad eelkõige mesofüllilise ülemiste rakukihtide kloroplastides. Kui valgustada lehti tugeva valge valgusega on fotosünteesi kvantsaagis lehe ülemistes kloroplastides väiksem kui alumistes, sest osa valgusenergiast, mis ülemiste kloroplastide poolt neelatakse, muudetakse kõrgel kiirguskoormusel soojuseks. Kuna roheline valgus suudab tungida sügavamale lehe sisemusse kui sinine ja punane valgus, siis seda neelatakse eelkõige mesofüllilise alumiste kihtide kloroplastidega, suurendades seeläbi fotosünteesi. Katses päevalillega selgus, et mõõdukas ja tugevas valges valguses, kuhu on lisatud monokromaatiline roheline valgus, on fotosüntees efektiivsem kui koos lisatud punase valgusega. Madalamatel intensiivsustel oli aga punane valgus efektiivsem (Terashima et al., 2009).



Joonis 7. Sinise valguse osatähtsuse (% PAR-is) mõju kurgi lehtede fotosünteesivõimele (A_{\max} ; Hogewoning et al., 2010 järgi).

Johkan jt. (2012) uurisid aedsalati lehtede fotosünteesi reaktsioone rohelises kasvuvalguses: kõige kõrgem fotosünteesi tase ($13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) oli lehtedes, mida valgustati $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ tugevuse 510 nm valgusega. Väga suured erinevused johtusid valguse intensiivsusest – $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ juures oli A_{\max} kordades väiksem, kui 200 ja $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ juures. Nendest tulemustest järeldub, et kõrgema intensiivsusega roheline valgus soodustab taime kasvu ja eriti just lühema lainepikkusega roheline valgus, kuid see võib tuleneda sellest, et valgus sisaldab lühikesi sinisele lähedasi lainepikkuseid.

Fotosünteesi tase on kõrgeim punase + sinise (650 ja 440 nm) ja valge valguse käes (Kim et al., 2004c). Selles võrdluses saadavad erinevused võivad tuleneda nii taimeliikidest kui ka katsetingimustest. Samuti on leitud, et punase + sinise + roheline LED-lampide all on fotosüntees kõrgem kui valgete fluoretsentslampide all, millel on lai spekter (Kim et al., 2004b). Samuti on fotosünteesi intensiivsus madalam sinise, sinise + kaugpunase (440 ja 720 nm) ja roheline valguse all (joon. 8; Kim et al., 2004c). Ka teiste monokromaatiliste valguste all on fotosüntees väiksem (Yu & Ong, 2003; Wang et al., 2009; Wu et al., 2014).



Joonis 8. Valguse kvaliteedi mõju krüsanteemi fotosünteesile. FL – valge (fluoretsents); R – punane; B – sinine; RB – punane+sinine; RFr – punane+kaugpunane; BFr – sinine+kaugpunane. Vertikaalsed jooned näitavad standardvigu (Kim et al., 2004c järgi).

Rohelise valguse kvantsaagis lehtedes, mis kasvavad looduslikes tingimustes, eriti puudel, on märgatavalt suurem kui sinisel valgusel, kuna osa sinisest valgusest neelatakse flavonoidide ja karotenoidide poolt (Sun et al., 1998). Rohelise ja punase valguse kvantsaagised on enamvähem võrdsed (Terashima et al., 2009). Fotosünteesi kvantsaagis langeb punase valguse neeldumisspektri lõpus. See on põhjustatud sellest, et PSI ja PSII ergastatakse erinevalt, kuid nad peaksid töötama koordineeritult kui tandem (Pettai et al., 2005). PSI antennikompleks sisaldab nn. kaugpunaseid klorofülle, mis neelavad valgust üle 700 nm lainepikkustel. Seetõttu kaugpunane valgus neeldub peamiselt PSI kaudu ja kuna elektronid tulevad PSII-st, mis antud juhul on ebapiisavalt ergastatud ja fotosüntees sellises valguses nõrgem. Seda langust saab kompenseerida kui samaaegselt eksponeerida lühemate lainepikkustega (Pettai et al., 2005) – seda nähtust nimetatakse Emersoni efektiks (Emerson et al., 1957).

Tugev UV-B kiirgus võib põhjustada kahjustusi taime fotosünteesiapparaadis, näiteks inaktiveerida fotosünteesilise elektronide transpordiahela. PSII reaktsioonitsentrite fotoinhibitsioon esineb violetses valguses, põhjuseks võib olla UV-A, mida lilla valgus sisaldab (Wang et al., 2009).

Valguse kvaliteedi mõju taimede fotosünteesile erineb liigiti (Clark & Lister, 1975), samuti sõltuvalt taimede kasvufaasist ja keskkonnatingimustest, eriti valguse intensiivsusest, toitainete kättesaadavusest ja toitekeskkonna aeratsioonist (Kim et al., 2004c).

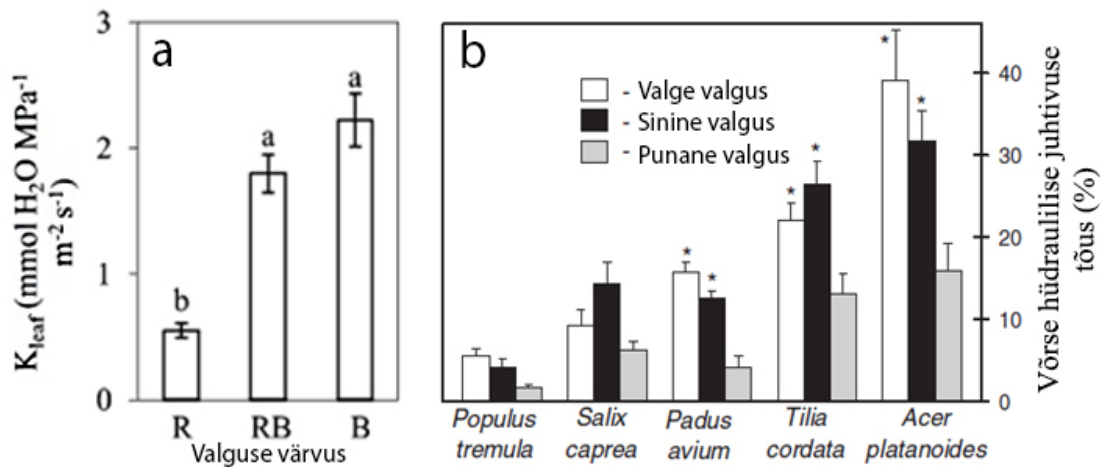
Hüdrauliline juhtivus

Hüdrauliline juhtivus on ökofüsioloogiline parameeter, mis näitab kui kergesti vesi suudab liikuda läbi taime või tema erinevate organite. Mõõtühikuna kasutatakse sagedamini $\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$, mis näitab mitu mahuühikut vett läbib taime lehe või ksüleemi pindalaühiku kohta ajaühikus kindla rõhugradiendi juures. Kuid kasutusel on ka teisi ühikuid (nt. $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$). Mida suurem on hüdrauliline juhtivus, seda rohkem vett läbib ajaühikus taime või mõnd tema organit ja seda paremini suudetakse korvata veekadusid transpiratsioonil (Taiz & Zeiger, 2002). Lehtede hüdraulilised omadused on seotud nii taimede produktiivsuse, kasvukiiruse, konkurentsivõime ja ka ellujäämisega muutuvates keskkonnatingimustes (Sellin et al., 2011).

Eksperimente, milles uuritakse valguse kvaliteedi mõju taimede hüdraulikale, on seni tehtud väga vähe (Voicu et al., 2008; Sellin et al., 2011; Aasamaa & Sõber, 2012). Senini ei ole täpselt teada, millised fotoretseptorid mõjutavad lehe hüdraulilise juhtivuse valgustundlikkust. Lehe hüdraulilise juhtivuse regulatsiooni juures on oluline ka õhulõhede juhtivus (s.o. gaasilise ja vedela faasi juhtivuste tasakaal), mis mõjutab võrsete veepotentsiaali. Kuna on teada, et õhulõhede juhtivus sõltub paljudest erinevatest fotoretseptoritest, võib eeldada, et ka hüdrauliline juhtivus sõltub keerulistest fotoretseptorite süsteemidest. Tavaliselt muutuvad hüdrauliline juhtivus ja õhulõhede juhtivus koordineeritult (Aasamaa & Sõber, 2012).

Sellin jt. (2011) leidsid, et lühiajalisel ekspositsioonil ei mõjuta valguse värvus oksa hüdraulilisi omadusi, küll aga mõjutab lehe hüdraulilist juhtivust. Arukase (*Betula pendula* Roth.) lehelaba hüdrauliline juhtivus oli sinises valguses 1.2 korda kõrgem kui valges valguses ja 1.4 korda kõrgem kui punase valguse all olevatel lehtedel (kõigil juhtudel oli kiirguse intensiivsus $200\text{--}250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Voicu jt. (2008) katsetest aga leiti, et suure kiirguse intensiivsuse ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) tingimustes suureviljalise tamme (*Quercus macrocarpa* Michx.) lehelaba hüdrauliline juhtivus suurenes 163% valges valguses, 100% sinises ja rohelistes valguses ja vähem kui 30% punases valguses võrreldes tavalise labori valgustingimustega ($< 15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Seega reaktsioon valgele valgusele oli suurem kui ükskõik missugusele monokromaatilistele valgusele. Ka kurgiga tehtud katsetest ilmnas, et lehe hüdrauliline juhtivus on suurem valguse käes, mis sisaldab sinist valgust, natuke väiksem oli sinise ja punase (30:70) valguse segus ja ligi 3× väiksem ainult punases valguses (joon. 9a; Savvides et al., 2012). Varju- ja valguslehtede võrdlus näitab, et sinine valgus mõjub tugevamini varjulehtedele ja et spektraalsete muutuste suhtes reageerivad varjulehed alati

tundlikumalt (Sellin et al., 2011). Leherootsu hüdraulilist juhtivust valguse spekter ei mõjuta (Voicu et al., 2008; Sellin et al., 2011).



Joonis 9. a) Kurgi lehe hüdrauliline juhtivus sõltuvalt valguse kvaliteedist: R – punane; RB – punane + sinine (70:30 suhtes); B – sinine (Savvides et al., 2012 järgi). **b)** Võrse hüdraulilise juhtivuse tõus viiel erineval puuliigil kolme erineva valguse käes (valge $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sinine $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ja punane $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) võrreldes juhtivusega pimedas (Aasamaa & Sõber, 2012 järgi).

Aasamaa ja Sõber (2012) uurisid võrse hüdraulilist juhtivust viiel parasvõõtme heitlehisel puuliigil: raagremmelgas (*Salix caprea* L.), harilik haab (*Populus tremula* L.), harilik pärn (*Tilia cordata* Mill.), harilik vaher (*Acer platanoides* L.) ja harilik toomingas (*Padus avium* Mill.). Katse tulemused näitasid, et $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sinise valgusega eksponeerimisel tõusis võrse hüdrauliline juhtivus sama palju, kui $500\text{-}2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ valge valguse käes. Punase valgusega ($500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) tehtud katse näitas samuti võrse hüdraulilise juhtivuse tõusu võrreldes pimedusega, kuid see oli poole väiksem võrreldes teiste katsevariantidega (joon. 9b).

Erinevates töedes ilmnenuid spektraalse tundlikkuse lahknevused võivad tuleneda erinevatest rakendatud kiirguse intensiivsustest, hüdraulilise juhtivuse mõõtmise meetodikast kui ka liigispetsiifikast.

Kokkuvõte

Valguse spekter ja intensiivsus mängivad olulist rolli taimede talitluse regulatsioonis. Spektraalsest aspektist mõjutab taimi peamiselt fotosünteetiliselt aktiivne kiirgus (400-700 nm), kuid ka kaugpunane valgus (700-800 nm) ja UV-kiirgus (280-400 nm) etendavad olulist rolli. Käesoleva bakalaureusetöö eesmärkideks oli anda ülevaade valguse spektraalsest jaotusest taimkattes ja sellest, kuidas erinevad spektriribad mõjutavad taimede talitlust – õhulõhede juhtivust, fotosünteesi ja hüdraulilist juhtivust.

Valguse spekter, mis on taimkatte kohal, erineb olulisel määral sellest, mis jõuab maapinnani. Lehed neelavad tänu kloroplastides olevatele fotosünteetilistele pigmentidele peamiselt sinises ja punases spektriosas, seega on maapinnani jõudev valgus suhteliselt rikas rohelistest ja kaugpunastest toonidest. Valguse iseloom taimkatte sees sõltub ka pilvisusest, päikesenurgast ning puistu liigilisest koosseisust ja struktuurist.

Õhulõhede juhtivus, fotosüntees ja hüdrauliline juhtivus on omavahel seotud nähtused ja võivad seetõttu üksteist mõjutada. Kõige olulisemad taimede normaalse talitluse tagamiseks on sinine ja punane valgus, tihti esineb neil sünergeetiline koostoime. Õhulõhede juhtivuse regulatsioonis on kaks peamist valguse signalisatsiooni rada: üks neist sõltub sulgrakkudes toimuvast fotosünteesist ja mida nimetatakse ka punase valguse reaktsiooniks ning teine, mis on vahendatud erinevate sinise valguse retseptorite (fototropiinid, krüptokroomid) poolt. Rohelisel valgusel on vastupidine efekt sinise valguse indutseeritud õhulõhede avanemisele. Õhulõhede juhtivus on tugevasti seotud hüdrauliline juhtivusega, selletõttu arvatakse, et ka hüdrauliline juhtivus võib sõltuda keerulistest fotoretseptorite süsteemidest nagu õhulõhede juhtivuski. Sinine valgus stimuleerib lehe hüdraulilist juhtivust, punasel valgusel on aga kõige nõrgem mõju hüdraulisele juhtivusele.

Fotosüntees on kõrgeim sinise+punase valguse käes, mis on ka arusaadav, kuna kloroplastides leiduvad klorofüllid neelavad elektromagnetlaineid kõige rohkem just neis spektri osades. Rohelist valgust neeldub pigmentides vähem, mistõttu saab see sügavamale lehe sisemusse tungida ja kõrgetel kiirguskoormustel mõjutab fotosünteesi lehe mesofüllis rohkem kui spektri teised osad. Monokromaatiliste valgus võib olla fotosünteesi piiravaks faktoriks, kuna footonite jaotus fotosüsteem I ja II vahel on tasakaalust väljas.

Üksikute spektriribade toime taimede talitlusele on üldjuhul väiksem kui valgel valgusel, mis sisaldab üldjuhul kõiki PAR-i spektriribasid. Seega, et taimedel oleks parimad kasvutingimused, tuleks neid kasvatada tingimustes, kus oleks erinevad valguse värvused

esindatud ehk siis looduslikule valgusele kõige lähedasemas valguses. Tulevikus tuleks läbi viia täiendavaid uurimusi valguse kvaliteedi mõju kohta taimede erinevatele funktsioonidele, eriti hüdraulilisele juhtivusele, sest praeguseks on ilmunud vaid mõned üksikud selleteemalised tööd. Kindlasti tuleb arvestada, et tänu erinevatele mõõtmistehnikatele, liigiomadustele, kasvukohatingimustele ja asukohale taimkattes võivad tulemused suuresti varieeruda.

Summary

Changes in light spectrum within vegetation and their impact on plant functioning

Light quality and intensity play an important role in regulation of plant functioning. As regards spectral properties, photosynthetically active radiation (PAR, 400-700 nm), UV-radiation (280-400 nm) and far-red light (700-800 nm) have major impact on plants.

One aim of this bachelor's thesis was to give an overview of light spectral changes within vegetation. Light spectral composition above the canopy differs significantly from that under the canopy. Plant leaves absorb primarily red and blue light, therefore the absorptance is high and reflectance relatively low in these bands of the spectrum. It is opposite with green and far-red light – so under the canopy the light is rich in green and far-red wavelengths. The light spectral composition in the canopy also depends on solar elevation angle, type and structure of the plant canopy and sky conditions.

The second aim of the thesis was to describe how light quality influences plant functioning. Stomatal conductance, hydraulic conductance and photosynthesis are phenomena associated with each other and, thus, their spectral responses may be interdependent. The most relevant wavelengths for normal plant functioning are blue and red. Also a synergistic effect of blue and red light has been proved, especially on stomatal opening. Guard cells possess two well-characterized light signalling pathways: one mediated by photosynthesis, often called as a „red light response”, and a second one, which is based on blue light photoreceptors – phototropins (PHOT) and cryptochromes (CRY). Green light has reversal effect on blue-light-stimulated stomatal opening, while being dose dependent. As stomatal conductance is well co-ordinated with hydraulic conductance, that is why it is believed that hydraulic conductance may also depend on a complex system of photoreceptors. Blue light stimulates hydraulic conductance, while red light has smallest effect on leaf hydraulic efficiency.

Photosynthetic rate is higher in red + blue mixed light, because chloroplasts mainly absorb light of these bands of the spectrum. In case of high irradiance, green light drives photosynthesis deep inside the leaf more effectively than red or blue light. Monochromatic light may limit photosynthesis because an imbalance of photons for photosystems I and II may occur. In perfect light environment – like in natural white light, which has a broad spectrum – plants perform better than in monochromatic light.

In future additional research is needed on impact of light quality on plants' functioning, especially on hydraulic conductance, because our knowledge is still very scanty in this field. However, one must take into account that different measurement techniques, species specificity, habitat conditions and location in the canopy may largely affect the results.

Tänuavaldused

Täna oma juhendajat Arne Sellinit mõistva suhtumise, igakülgse toetuse ja abi eest bakalaureusetöö koostamisel. Samuti täna ka kõiki teisi, kes aitasid kaasa töö valmimisele.

Kasutatud kirjandus

- Aasamaa, K. and Söber, A. 2012. Light sensitivity of shoot hydraulic conductance in five temperate deciduous tree species. – *Functional Plant Biology* 39: 661-669.
- Al-Hamdani, S.A., Nichols, P.B. and Cline, G.R. 2002. Seasonal changes in the spectral properties of mountain laurel (*Kalmia latifolia* L., *Ericaceae*) in north east Alabama. – *Castanea* 67: 25-32.
- Barillot, R., Frak, E., Combes, D., Durand, J.-L. and Escobar-Gutiérrez, A.J. 2010. What determines the complex kinetics of stomatal conductance under blueless PAR in *Festuca arundinacea*? Subsequent effects on leaf transpiration. – *Journal of Experimental Botany* 61: 2795-2806.
- Boccalandro, H.E., Giordano, C.V., Ploschuk, E.L., Piccoli, P.N., Bottini, R. and Casal, J.J. 2012. Phototropins but not cryptochromes mediate the blue light-specific promotion of stomatal conductance, while both enhance photosynthesis and transpiration under full sunlight. – *Plant Physiology* 158: 1475-1484.
- Brown, C.S., Schuerger, A.C. and Sager, J.C. 1995. Growth and Photomorphogenesis of pepper plants under red light-emitting diodes with supplemental blue or far-red lighting. – *Journal of the American Society for Horticultural Science* 120: 808-813.
- Chelle, M., Evers, J.B., Combes, D., Varlet-Grancher, C., Vos, J. and Andrieu, B. 2007. Simulation of the three-dimensional distribution of the red:far-red ratio within crop canopies. – *New Phytologist* 176: 223-234.
- Chen, M. and Blankenship, R.E. 2011. Expanding the solar spectrum used by photosynthesis. – *Trends in Plant Science* 16: 427-431.
- Chen, M. and Chory, J. 2011. Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development. – *Trends in biology* 21: 664-671.
- Chen, C., Xiao, Y.-G., Li, X. and Ni, M. 2012. Light-regulated stomatal aperture in *Arabidopsis*. – *Molecular Plant* 5: 566-572.
- Clark, J.B. and Lister, G.R. 1975. Photosynthetic action spectra of Trees: I. Comparative photosynthetic action spectra of one deciduous and four coniferous tree species as related to photorespiration and pigment complements. – *Plant Physiology* 55: 401-406.

- Combes, D., Sinoquet, H. and Varlet-Grancher, C. 2000. Preliminary measurement and simulation of the spatial distribution of the morphogenetically active radiation (MAR) within an isolated tree canopy. – *Annals of Forest Science* 57: 497-511.
- Coombe, D.E. 1957. The spectral composition of shade light in woodlands. – *Journal of Ecology* 45: 823-830.
- de Castro, F. 2000. Light spectral composition in a tropical forest: measurements and model. – *Tree Physiology* 20: 49-56.
- Deckmyn, G. and Impens, I. 1998. UV-B and PAR in a grass (*Lolium perenne* L.) canopy. – *Plant Ecology* 137: 13-19.
- Eisinger, W.R., Bogomolni, R.A. and Taiz, L. 2003. Interactions between a blue-green reversible photoreceptor and a separate UV-B receptor in stomatal guard cells. – *American Journal of Botany* 90: 1560-1566.
- Emerson, R., Chalmers, R. and Cederstrand, C. 1957. Some factors influencing the long-wave limit of photosynthesis. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 43: 133-143.
- Endler, J.A. 1993. The color of light in forests and its implications. – *Ecological Monographs* 63: 1-27.
- Federer, C.A. and Tanner, C.B. 1966. Spectral distribution of light in the forest. – *Ecology* 47: 555-560.
- Frechilla, S., Zhu, J., Talbott, L.D. and Zeiger, E. 1999. Stomata from *npq1*, a zeaxanthin-less *Arabidopsis* mutant, lack a specific response to blue light. – *Plant and Cell Physiology* 40: 949-954.
- Frechilla, S., Talbott, L.D., Bogomolni, R.A. and Zeiger, E. 2000. Reversal of blue light-stimulated stomatal opening by green light. – *Plant and Cell Physiology* 41: 171-176.
- Folta, K.M. 2004. Green light stimulates early stem elongation, antagonizing light-mediated growth inhibition. – *Plant Physiology* 135: 1407-1416.
- Folta, K.M. and Maruhnich, S.A. 2007. Green light: a signal to slow down or stop. – *Journal of Experimental Botany* 58: 3099-3111.
- Grant, R.G. 1997. Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. – *International Journal of Biometeorology* 40: 26-40.

- Grubb, P.J. and Whitmore, T.C. 1967. A comparison of montane and lowland forest in Ecuador: III. The light reaching the ground vegetation. – *Journal of Ecology* 55: 33-57.
- Goins, G.D., Yorio, N.C., Sanwo, M.M. and Brown, C.S. 1997. Photomorphogenesis, photosynthesis, and seed yield of wheat plants grown under red light-emitting diodes (LEDs) with and without supplemental blue lighting. – *Journal of Experimental Botany* 48: 1407-1413.
- Hogewoning, S.W., Trouwborst, G., Maljaars, H., Poorter, H., van Ieperen, W. and Harbinson, J. 2010. Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. – *Journal of Experimental Botany* 61: 3107-3117.
- Iino, M., Ogawa, T. and Zeiger, E. 1985. Kinetic properties of the blue-light response of stomata. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 82: 8019-8023.
- Ilieva, I., Ivanova, T., Naydenov, Y., Dandolov, I. and Stefanov, D. 2010. Plant experiments with light-emitting diode module in Svet space greenhouse. – *Advances in Space Research* 46: 840-845.
- Johkan, M., Shoji, K., Goto, F., Hahida, S. and Yoshihara, T. 2012. Effect of green light wavelength and intensity on photomorphogenesis and photosynthesis in *Lactuca sativa*. – *Environmental and Experimental Botany* 75: 128-133.
- Kasperbauer, M.J. 1971. Spectral Distribution of Light in a Tobacco Canopy and Effects of End-of-Day Light Quality on Growth and Development. – *Plant Physiology* 47: 775-778.
- Kim, H., Goins, G.D., Wheeler, R.M. and Sager, J.C. 2004a. Stomatal conductance of lettuce grown under or exposed to different light qualities. – *Annals of Botany* 94: 691-697.
- Kim, H., Goins, G.D., Wheeler, R.M. and Sager, J.C. 2004b. Green-light supplementation for enhanced Lettuce growth under red- and blue-light-emitting diodes. – *HortScience* 39: 1617-1622.
- Kim, S.-J., Hahn, E.-J., Heo, J.-W. and Paek, K.-Y. 2004c. Effects of LEDs on net photosynthetic rate, growth and leaf stomata of chrysanthemum plantlets in vitro. – *Scientia Horticulturae* 101: 143-151.

- Kinoshita, T., Toi, M., Suetsugu, N., Kagawa, T., Wada, M. and Shimazaki, K.-I. 2001. Phot1 and phot2 mediate blue light regulation of stomatal opening. – *Nature* 414: 656-660.
- Lambers, H., Chapin, F.S. III. and Pons, T.L. 2006. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York, p. 26.
- Mao, J., Zhang, Y.-C., Sang, Y., Li, Q.-H. and Yang, H.-Q. 2005. A role for *Arabidopsis* cryptochromes and COP1 in the regulation of stomatal opening. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 12270-12275.
- Matsuda, R., Ohashi-Kaneko, K., Fujiwara, K., Goto, E. and Kurata, K. 2004. Photosynthetic characteristics of rice leaves grown under red light with or without supplemental blue light. – *Plant and Cell Physiology* 45: 1870-1874.
- Matsuda, R., Ohashi-Kaneko, K., Fujiwara, K. and Kurata, K. 2007. Analysis of the relationship between blue-light photon flux density and the photosynthetic properties of spinach (*Spinacia oleracea* L.) leaves with regard to the acclimation of photosynthesis to growth irradiance. – *Soil Science and Plant Nutrition* 53: 459-465.
- Messinger, S.M., Buckley, T.N. and Mott, K.A. 2006. Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO₂. – *Plant Physiology* 140: 771-778.
- Navratil, M., Špunda, V. and Markova, I. 2007. Spectral composition of photosynthetically active radiation penetrating into a Norway spruce canopy: the opposite dynamics of the blue/red spectral ratio during clear and overcast days. – *Trees* 21: 311-320.
- Nishio, J.N. 2000. Why are higher plants green? Evolution of the higher plant photosynthetic pigment complement. – *Plant, Cell and Environment* 23: 539-548.
- Ollinger, S.V. 2011. Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. – *New Phytologist* 189: 375-394.
- Ovhed, M. and Holmgren, B. 1995. Spectral quality and absorption of solar radiation in a mountain birch forest, Abisko, Sweden. – *Arctic and Alpine Research* 27: 380-388.
- Pettai, H., Oja, V., Freiberg, A. and Laisk, A. 2005. The long-wavelength limit of plant photosynthesis. – *FEBS Letters* 579: 4017-4019.
- Poorter, L., Oberbauer, S.F. and Clark, D.B. 1995. Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical rain forest canopy in Costa Rica. – *American Journal of Botany* 82: 1257-1263.

- Quiñones, M.A., Lu, Z. and Zeiger, E., 1998. Genetic variation of stomatal conductance, blue light sensitivity and zeaxanthin content in guard cell of Pima cotton (*Gossypium barbadense*). – *Physiologia Plantarum* 103: 560-566.
- Reinhardt, K., Smith, W.K. and Carter, G.A. 2010. Clouds and cloud immersion alter photosynthetic light quality in a temperate mountain cloud forest. – *Botany* 88: 462-470.
- Roelfsema, M.R.G., Konrad, K.R., Marten, H., Psaras, G.K., Hartung, W. and Hedrich, R. 2006. Guard cells in albino leaf patches do not respond to photosynthetically active radiation, but are sensitive to blue light, CO₂ and abscisic acid. – *Plant, Cell and Environment* 29: 1595-1605.
- Samuolienė, G., Brazaitytė, A., Urbonavičiūtė, A., Šabajevienė, G. and Duchovskis, P. 2010. The effect of red and blue light component on the growth and development of frigo strawberries. – *Zemdirbyste-Agriculture* 97: 99-104.
- Savvides, A., Fanourakis, D. and van Leperen, W. 2012. Co-ordination of hydraulic and stomatal conductances across light qualities in cucumber leaves. – *Journal of Experimental Botany* 63: 1135-1143.
- Sharkey, T.D. and Raschke, K., 1981. Effect of light Quality on stomatal opening in leaves of *Xanthium strumarium* L. – *Plant Physiology* 68: 1170-1174.
- Shimazaki, K-I., Doi, M., Assmann, S.M. and Kinoshita, T. 2007. Light Regulation of Stomatal Movement. – *Annual Review of Plant Biology* 58: 219-247.
- Sellin, A., Sack, L., Öunapuu, E. and Karusion, A. 2011. Impact of light quality on leaf and shoot hydraulic properties: a case study in silver birch (*Betula pendula*). – *Plant, Cell and Environment* 34: 1079-1087.
- Skálová, H., Krahulec, F., Doring, H.J., Hadincová, V., Pecháčková, S. and Herben, T. 1999. Grassland canopy composition and spatial heterogeneity in the light quality. – *Plant Ecology* 143: 129-139.
- Solangaarachchi, S.M. and Harper, J.L. 1987. The effect of canopy filtered light on the growth of white clover *Trifolium repens*. – *Oecologia* 72: 372-376.
- Sun, J., Nishio, J.N. and Vogelmann, T.C. 1998. Green light drives CO₂ fixation deep within leaves. – *Plant and Cell Physiology* 39: 1020-1026.

- Zeiger, E. and Zhu, J. 1998. Role of zeaxanthin in blue light photoreception and the modulation of light-CO₂ interactions in guard cells. – *Journal of Experimental Botany* 49: 433-442.
- Zeiger, E., Talbott, L.D., Frechilla, S., Srivastava, A. and Zhu, J. 2002. The guard cell chloroplast: a perspective for the twenty-first century. – *New Phytologist* 153: 415-424.
- Taiz, L. and Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*. Third Edition. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, p. 44, 113.
- Talbott, L.D., Nikolova, G., Ortiz, A., Shmayevich, I. and Zeiger, E. 2002a. Green light reversal of blue-light-stimulated stomatal opening is found in a diversity of plant species. – *American Journal of Botany* 89: 366-368.
- Talbott, L.D., Zhu, J., Han, S.W. and Zeiger, E. 2002b. Phytochrome and blue light-mediated stomatal opening in the orchid, *Paphiopedilum*. – *Plant Cell Physiology* 43: 639-646.
- Tennessen, D.J., Singaas, E.L. and Sharkey, T.D. 1994. Light-emitting diodes as a light source for photosynthesis research. – *Photosynthesis Research* 39: 85-92.
- Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W.S. and Oguchi, R. 2009. Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: revisiting the enigmatic question of why leaves are green. – *Plant and Cell Physiology* 50: 684-697.
- Théry, M. 2001. Forest light and its influence on habitat selection. – *Plant Ecology* 153: 251-261.
- Vandenbussche, F., Pierik, R., Millenaar, F.F., Voeselek, L.A.C.J. and Straeten, D.V.D. 2005. Reaching out of the shade. – *Current Opinion in Plant Biology* 8: 1-7.
- Voicu, M.C., Zwiazek, J.J. and Tyree, M.T. 2008. Light response of hydraulic conductance in bur oak (*Quercus macrocarpa*) leaves. – *Tree Physiology* 28: 1007-1015.
- Wang, H., Gu, M., Cui, J., Shi, K., Zhou, Y. and Yu, J. 2009. Effects of light quality on CO₂ assimilation, chlorophyll-fluorescence quenching, expression of Calvin cycle genes and carbohydrate accumulation in *Cucumis sativus*. – *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 96: 30-37.
- Wang, F.-F., Lian, H.-L., Kang, C.-Y. and Yang, H.-Q. 2010. Phytochrome B is involved in mediating red light-induced stomatal opening in *Arabidopsis thaliana*. – *Molecular Plant* 3: 246-259.

Wu, Q., Su, N., Shen, W. and Cui, J. 2014. Analyzing photosynthetic activity and growth of *Solanum lycopersicum* seedlings exposed to different light qualities. – *Acta Physiologiae Plantarum* 36: 1411-1420.

Yorio, N.C., Goins, G.D. and Kagie, H.R. 2001. Improving spinach, radish, and lettuce growth under red light-emitting diodes (LEDs) with blue light supplementation. – *HortScience* 36: 380-383.

Yu, H. and Ong, B.-L. 2003. Effect of radiation quality on growth and photosynthesis of *Acacia mangium* seedlings. – *Photosynthetica* 41: 349-355.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina *Kaisa Papp* (sünnikuupäev: 22.10.1991)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Valguse spektraalsed muutused taimkattes ja nende mõju taimede talitlusele,

mille juhendaja on *Arne Sellin*,

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 26.05.2014