

Tartu Ülikool  
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond  
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut  
Botaanika õppetool

Erik Loide

## **Valgussignaalide olulisus taime fenotüübi kujunemisel**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: prof. Kristjan Zobel

Tartu 2014

## Sisukord

1. Sissejuhatus .....	3
2. Taimede fotoretseptorid.....	4
UV-Kiirgus.....	5
Sinine valgus.....	6
Punane ja kaugpunane valgus.....	7
3. Valgus ja taim.....	9
Valgussignaali olemustest.....	9
Fenotüübiline plastilisus .....	10
Fototropism, varjuvältimine ning selle talumine.....	13
Ühtse kasvuteooria loomisel.....	15
Kokkuvõte .....	18
Summary.....	19
Tänuõnad .....	20
Kasutatud kirjandus.....	21

# 1. Sissejuhatus

Päikeseenergia on miski, milleta me ei kujutaks ette tavapärast elu Maal. Valguse abiga suudame inimestena näha, kuid fotosünteesivatele taimedele on valgus, täpsemini fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus, hädavajalik ressurss. Kõik ressursid, sealhulgas ka päikesevalgus, on oma olemuselt piiratud: taimkatte võras kõrgemal paiknevate taimedele paistab päike peale, ent allolevad taimed jäävad varju. Mõned taimed on kohastunud kasvamaks vähese valguse käes, ent valgusnõudlikele taimedele on küllaldane valgus elutähtis, mille tõttu on taimedel tekkinud spetsiaalsed fotoretseptorid, mis tajuvad muutusi valguse lainepikkuste koostises, mis võivad viidata konkureeriva taime kasvu või valgusolude muutustele mingitel muudel põhjustel. Seejärel võib taim muuta oma talitusi vastavalt valgussignaale, et kohaneda muutuvale keskkonnale. Samuti on tehistingimustes valgusega manipuleerides võimalik teatud taimedel kontrollida taimekasvu, morfoloogiat ning teisigi omadusi, nagu näiteks viljade maitset. Seetõttu on taime interaktsioon valgusega veel teema, mida tasub põhjalikumalt uurida, et avastada uusi teadmisi taimekasvust ning võimalusel leida nendele rakendusi.

Käesolev töö tutvustab taimede fotomorfogeenesisle olulisi fotoretseptoreid vastavalt nende neelatavate lainepikkusele ning valguskatsetes leitud morfoloogilisi muutusi, mida taimed võivad viia läbi valgusolude muutuste tõttu.

## 2. Taimede fotoretseptorid

Kõigile fotosünteesivatele taimedele on olulisemaks resursiks fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (ingl. k. *photosynthetically active radiation* – PAR, edasipidi lihtsuse mõttes lihtsalt „valgus“), mille lainepikkus jääb ca 400-700 nm vahele. Sellest lühema lainepikkusega footonid on niivõrd energiseerunud, et on taimeraku siseste struktuuridele kahjulikud, ent sellest pikemad lainepikkused on nii madala energiaga, et sellest ei piisa fotosünteesi läbi viimiseks. Fotosünteesis osalevate pigmentidel (klorofüll a ning b) on kaks neeldumismaksimumi 465 nm ning 665 nm juures, mistõttu neelatakse eelkõige ära sinise ning punase spektriosa valgust (Gommers jt. 2013).

Fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse (ning muu valguse) kvantiteeti mõõdetakse kas valguse võimsusena  $W\ m^{-2}$  (vatti ruutmeetri kohta) või valguskvantite huljana ehk kiirgustihedusena  $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$  (mikromooli ruutmeetri kohta sekundis). Selgel päikesepaistelisel päeval võib kiirgustihedus olla 2000  $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$  juures (Taiz & Zeiger 2006), ent pilvistel päevadel võib valgus pilvedes neelduda ja hajuda ning kiirgustihedus oluliselt langeda (Johnson & Smith 2006). Samuti on tähtis ka see, et fotosünteesil on teatav maksimaalne kiirus, mida taim ei suuda ületada, mistõttu reaalne tootlikus fotosünteesis on heades valgusoludes madal võrreldes energiahulgaga, mida taim päeva jooksul kätte saab. Bouterfas jt. (2006) katses leiti, et vetikate kasvukiirus oli kõige suurem kui terve päeva kiirgustihedus oli hajutatud ära 24 tunnise perioodi peale.

Taimed ei kasuta valgust ainult fotosünteesi jaoks, vaid ka infoallikana, mille järgi nad on võimelised eristama valgusolusid. Selles peatükis käsitlem fotoretseptoreid ning erineva kvaliteediga kiirgusi, mida taim võib oma elueal kogeda. Inimese silm tajub umbes 400 nm – 700 nm lainepikkusega kiirgust nähtava valgusena, ent taimedel on erinevad fotoretseptorid, mis võimaldavad tajuda kiirgust ultraviolettkiirgusest (edasipidi UV-kiirgus) kaugpunase kiirguseni välja ning vastavalt valguse spektraalsele koostisele ka reageerima signaali transduktsiooniahela läbi. Selles peatükis tutvustan lühidalt fotoretseptorite molekulaarset struktuuri.

## UV-Kiirgus

UV-kiirguse all mõistame 10 nm – 400 nm jääva lainepikkusega elektromagneetilist kiirgust. Ainukene UV-kiirguse allikas meie looduses on Päike. Maad ümbritsev osoonikiht neelab endasse kogu kiirguse, mille lainepikkus on lühem kui 295 nanomeetrit. Seetõttu jõuab taimkatteni vaid nn UV-A kiirgus (400-315 nm) ning osa UV-B (315-280 nm) kiirgusest.

Looduses on UV-B kiirgus tavaliselt kõige kõrgema energiasaldusega kiirgus. Elusorganismide rakkudes võib UV-B kiirgus tekitada kahju, kuna kõrge energiavoog võib lõhkuda elutähtsaid makromolekule, nagu näiteks DNAd. See tõrgestab normaalset elutalitlust ning mis võib põhjustada organismi surma. Seetõttu on organismidel evolutsioneerunud strateegiad vältimaks ning minimaliseeriks UV-B tekitatud kahjusid. Oluliseks lüliks selles strateegias on valk, mida nimetatakse UVR8-ks. UVR8 aminohappe järjestus on väga tugevasti konserveerunud erinevatel taimedel ning seda on leitud nii sammaldes, vetikates kui ka soontaimedes (Jenkins 2014). Selle põhjuseks võib olla tõik, et enne UV-kiirguse neelava osoonikihi kujunemist oli vaja luua UV-B kiirguse kaitset, et kaitsta fotosüsteem II-te (Jenkins 2014). Seetõttu võis UVR8 tekkida UV-kiirguse kaitsemehhanismide stimuleerimiseks.

UVR8 fotoretseptor on ~47 kD molekulaarmassiga 440-aminohappe pikkune seitsme-tiivikuline beeta-propeller kujuline proteiin, mis meenutab oma kujult inimese RCC1 (*regulator of chromatin condensation 1*) valku, kuid mille sarnasus on juhuslik (Li 2013). UVR8 esineb nii tsütosoolis kui ka tuumas, ent UV-B kiirguse toimel liigub UVR8 kiiresti raku tuuma, kuhu see jääb ~24 tunniks pärast kiirguse neelamist. Tsütosoolisese UVR8 funktsiooni praeguseks veel täpselt ei teata, kuid arvatakse, et valgufunktsioon esineb vaid tuumas, sest kõrge tuumavälise UVR8 sisaldusega taimi esinevad eelkõige laboratoorsetes tingimustes, kus ei valgustata taimi UV-B kiirgusega (Jenkins 2014).

UVR8 moodustab laengute vastasmõju abil homodimeere, mille keskel on trüptofaani aminohappejäägid, mis on ühtlasi ka UV-B kiirguse fotoretseptiivne komponent (Jiang 2012). UV-B neeldumisel homodimeer laguneb monomeerideks, mis

alustab signaali transduktsiooni COP1 (*constitutively photomorphogenic 1*) valgule, kuid mille täpsed toimemehhanismid on veel tundmatud (Rizzini jt. 2011). UVR8 taastab oma fotoretseptiivse homodimeerse oleku RUP (*repressor of uv-b morphogenesis*) valkude koostööl (Heidje & Ulm 2013).

## Sinine valgus

Taimedel tajuvad spektri sinise laineala kiirgust (~380-450 nm) eelkõige krüptokroomid ning fototropiinid, samuti on hiljuti on avastatud heterokontidel (vetikatel) aureokroomid. Sinine valgus on üpriski kõrge energiasisaldusega, mistõttu on sinises kiirguses võimalik taimi üpriski edukalt tehistingimustes kasvatada (Abidi jt. 2012).

Krüptokroomid on sinist ning UV-A kiirgust neelavad fotoretseptorid. Neid on leitud nii taimedel kui ka loomadel ning nad on seotud ööpäevase rütmiliste füsioloogiliste ning käitumuslike muutustega, samuti taimedel ka kasvu ja õitsemise reguleerimisega (Goyal jt. 2013). Krüptokroomid on flavoproteiinid ning nende struktuur on enamjaolt sarnane DNA fotolüaasidega, kuid krüptokroomidel puudub fotolüaasne aktiivsus (Lin & Todo 2005). Krüptokroomid koosnevad varieeruva suurusega karboksüülotsast ning aminootsas olevast fotolüaasiga-sarnasest regioonist (PHR), kus asuvad kaks 5,10-metenüül-tetrahydrofolaat (pteriin või MTHF) kromatofoori (Chaves jt. 2011). Harilikul müürloogal (*Arabidopsis thaliana*), on tuvastatud kahte sorti krüptokroomi cry1 ja cry2, mis on teineteise suhtes kimeersed, kuid cry2 on cry1-ga võrreldes ebastabiilsem suurema valgushulga puhul (Ahmad jt. 1998). Mõlemad krüptokroomid vahendavad fotomorfogeenseid muutusi vastuseks valguskiirgusele, nagu näiteks takistavad juurekaela pikenemist, aitavad kaasa antotsüaniini akumulereumisele ning lehtede ja idulehe laienemisele (Chaves jt. 2011).

Fototropiinid on flavoproteiinsed fotoretseptorid, mis on seotud taimede paljude fototropismi nähtuse algatamisega. Taimedel on leitud kahte sorti fototropiine, phot1 ja phot2, mis on teineteise homologid ning osaliselt dubleerivad teineteise toimeid – mõlemad aitavad kaasa fotosünteesi efektiivsuse tõstmisele pannes kloroplaste liikuma raku pinnale, avades õhulõhesid, lastes lehtedel jälgida päikese liikumist ning abistades

lehtede laienemisel (Kimura & Kagawa 2006; Tseng & Briggs 2010). Kõrges sinise valguse voos eemaldab phot2 aktiveerumine kloroplastid valgustatud raku pinnalt, et vältida fotosüsteemide kahjustumist (Liscum jt. 2014). Fototropiinide struktuur koosneb N-terminaalses osas olevast kahest LOV-domeenist (LOV ehk Light, Oxygen, Voltage-sensing), LOV2-domeeni ja C-terminaali vahelisest J-alfaheeliksist ning C-terminaalse Ser/Thr kinaasi domeenist (Demarsy & Fankhauser 2009). Valgusergastamise korral J-alfaheeliks keerdub välja ning kinaasi aktiivsus vabastatakse LOV2 domeeni inhibeerimivast mõjust, mistõttu algab fototropiini autofosforüliseerimine ning sellega ka valgussignaali transduktsioon (Briggs 2014).

Aureokroom on 2007. aastal heterokontidel avastatud fotoretseptor, mis vastutavad vetikate fotomorfogeneesi eest ehk nende hargnemist ning seksuaalorganite arengut sinise valguse toimel (Takahashi jt. 2007). Aureokroomide struktuur koosneb aluselise leutsiinargi-domeenist ning ühest LOV domeenist (Deng jt. 2014).

### **Punane ja kaugpunane valgus**

Taimedel on punase (660-670 nm) ning kaugpunase (725-735 nm) valguse tajumiseks olemas fütokroomid, mille analooge on leitud bakteritel ja seentel. Punase laineala kiirgust neelab klorofüll kõige intensiivsemalt (Gommers jt. 2013). Kaugpunane valgus on fotosünteesiliselt mitteaktiivne kiirgus, kuid on oluline ümbritseva keskkonna tajumisel, et sellega kohaneda. Erinevate fütokroomide valgulise fotoretseptiivse tuuma struktuur on enam-vähem sarnane: PAS domeen, GAF domeen, ning PHY domeeniga on kovalentselt ühendunud lineaarse asetusega tetrapürroolne kromatofoor (Rockwell 2010).

Krüptokroomi sünteesitakse taimerakus pimedas bioloogiliselt inaktiivse punast valgust neelava  $P_r$  vormina, kuid punase kvandi neeldumisel muutub  $P_r$  vorm kaugpunast neelavaks  $P_{fr}$  vormiks, mis omakorda muutub kaugpunase kvandi neelamisel tagasi esialgseks  $P_r$  vormiks (Chen 2004). Kuna päikeselt saabuvas kiirguses on punase ja kaugpunase kiirguse hulga suhe ligikaudselt võrdne, saavutatakse taimerakus lausvalguse käes tasakaal mõlema vormi vahel, ent varjutamise korral nihkub see

tasakaal paigast ära. See omadus on tähtis näiteks metsakooslustes, kus rohurindesse jõuab proportsionaalselt rohkem kaugpunast valgust ülaloleva puuvõra tõttu, mis muudab valguse koostist kuna osa punasest valgusest neelatakse kõrgemal võras asuvate taimede fotosünteesiapparaadis ning osa peegeldatakse edasi. Kaugpunast neelav vorm translokeerub rakutuuma, kuskohas antud fütokroom seovad PIF-idega (*phytochrome interacting factors*), mis reguleerivad erinevaid fotomorfogeneetilisi muutusi taimearhitektuuris (Franklin 2010). Selline lihtne süsteem annab taimele üpriski kindla viisi tajuda valguskoostist ning kontrollida omaenda kasvu.

Tavaliselt on katteseemetaimedel leitud kolme tüüpi fütokroomi phyA-phyC, ent harilikul müürloogal on leitud viis fütokroomi: phyA-phyE. Mõned fütokroomid dubleerivad teineteist, näiteks kõik viis müürlooga fütokroomi reguleerivad lehe arhitektuuri, ent näiteks õhulõhede avatust või juurekarvade kasvu inhibitsiooni reguleerivad phyB (Franklin 2010). Fütokroomi jaotatakse kaheks grupiks – tüüp I (phyA) ja tüüp II (phyB-E), mille erinevused on nii fotokeemias, stabiilsuses kui ka kiiruses, millega nad jõuavad tuuma. Näiteks phyB on fotostabiilne valk ning on tähtis täiskasvanud taimedele, samal ajal kui phyA on fotolabiilne valk, mida on suuremas hulgas noortes idandites (Chen & Chory 2011; Possart jt. 2014).



### 3. Valgus ja taim

#### Valgussignaali olemusest

Nii fotosüntees, fotomorfogenees kui ka erinevad füsioloogilised reaktsioonid on sõltuvad nii valguse kvaliteedist, valguse intensiivsusest kui ka fotoperiodismist. Näiteks juba taime idanemise hetkest on valguse kvaliteet väga oluline: kui seeme idaneb, siis kuni valgusesse jõudmiseni toitub taim vaid seemnes sisalduvatest toitainetest ning on etioleerunud olekus, mis tähendab, et idand toitub heterotroofselt, selle idulehed on avamata ning hüpokotüül ehk juurekael on pikenenud. Kui idand saab valgustatud küllaldase valgusega, siis see de-etioleerub: heterotroofne toitumine muutub autotroofseks, juurekaela kasv aeglustub, idulehed avanevad ning raku sees arenevad kloroplastid (Fankhauser & Chory 1997).

Paljude taimede õitsemisperiood on reguleeritud valgusperioodi järgi. See tähendab, et valgussignaalid on tihedasti integreerunud fotoretseptorite ning ostsilleeruvate geenide ekspressiooniga kui geeni, nagu *constans*, ekspressioon ületab teatud taseme, siis transkribeeritakse mobiilne õitsemiseintegraator *flowering locus T* (Thomas 2006). Kuid on leitud ka fütokroom B signaalirajas valg PFT1 (*phytocrome and flowering time 1*), mis on reguleerib geeni FT ekspressiooni, aidates sellega kaasa õitsemisele ebaoptimaalsetes valgusoludes (Cerdà & Chory 2003). Õitsemine ei sõltu taimedel alati valgussignaalidest, sest esinevad ka õitsemisrajad, mis on reguleeritud kas keskkonna temperatuuriga või on täiesti autonoomsed ning ei sõltu üldsegi keskkonnasignaalidest (Amasino 2010).

Taimed suudavad kasvada erinevalt vastavalt nende võimetele ning võimalustele. Selleks, et maksimaliseerida oma võimalusi valguses, võivad taimed kasutada ära saadavat valgusinformatsiooni, et nende ellujäävus ja/või edukus oleks optimaalne, millest kirjutan järgnevatel peatükkides lähemalt

## Fenotüübiline plastilisus

Fenotüübilist plastilisust defineeritakse kui genotüübi võimet avaldada erinevaid fenotüüpe erinevates keskkondades (Sultan 2000). Plastilisust võib jagada kaheks: aktiivseks ning passiivseks. Aktiivne plastilisus on muutus fenotüübis, mis leevendab ressursside vähenemisest tulenevat stressi; passiivne plastilisus on lihtsalt vastus vähenenud ressussidele, nagu näiteks lühem kasv (Bell & Galloway 2007). Ressursside allomeetrilise määramise korral on mõne taimeorgani suurus võrdeline temasse paigutatud ressursi hulgaga, mille tõttu on mõni teine taimeorgan saanud selle võrra vähem ning seetõttu ka väiksemaks jäänud (Weiner 2004). Kuid passiivse plastilisuse puhul ei ole tegu ressursside jaotumisega, sest mõjutatud on vaid mõne organi suurus ning prioriteetide sätestamist pole toimunud. Seetõttu ei saa iga kasvumuutust võtta aktiivse plastilisuse ilminguna.

Schlichting ja Smith (2002) käsitlevad fenotüübilist plastilisust kui organismi tunnuste igasugust muutust vastuseks keskkonna signaalile. Seda nad teevad mitmetel põhjustel: nõnda välditakse piiride tõmbamist füsioloogiliste, morfoloogiliste või käitumuslike tunnuste vahele ning jäädakse neutraalseks selles osas, kas vaadeldav muutus on adaptiivne või mitte. Samuti nende käsitluses on oluline, et kasvumuutus oleks stimuleeritud välise märguande tõttu ning iga signaal oleks vastu võetud ning töödeldud individuaalraku tasemel.

Kuigi plastilisusest on kirjutatud palju töid, on siiski vähe artikleid, kus näidatakse ära, et fenotüübiline plastilisus oleks olnud keskses rollis populatsioonisisese adaptiivses eristumises (de Jong 2005). Seda raskendab ka asjaolu, et plastiliste reaktsioonidena võib käsitleda nii paljusid erinevaid vastuseid keskkonna muutustele, et ühtset konseptuaalset teooriat plastilisuse rollist liikide ning ökotüüpide eristumisele pole veel loodud (Ghalambor jt. 2007).

Võime oma keskkonda ja võimalusi tajuda ning seejärgi ka oma eluviisi muuta on tähtis taime ellujäämisel, sest erinevalt enamikest loomadest on taimed sessiilsed (Bradshaw 2006). Taime plastilised muutused võivad hõlmata kõiki organeid ning muutuda võivad taime morfoloogia, füsioloogia ja anatoomia, nii somaatiline areng kui

ka õitsemise ajastamine (Sultan 2000). Kuid selleks, et fenotüübilise plastilisuse reaktsioonid oleksid sobivad keskkonnale, peavad selle esilekutsuvad signaalid olema usaldusväärsed, küllaldase tiheduse ja pikkusega ning taimes peavad olema struktuurid, et tajuda antud signaale (Callaway jt. 2003). Samuti on fenotüübiline plastilisus taimele kahjulik kui keskkond on stabiilne, usaldusväärseid keskkonnasignaale on vähe, keskkonna muutused toimuvad kiiremini kui kulub aega sellele reageerimiseks või kui keskkonnas on küllaldaselt kohti, kuhu taim saaks levida ning järeltulijad elada (Schlichting & Smith 2002).

Siiski võib juhtuda, et taim võib olla fenotüübiliselt plastiline, kuid tema vastused keskkonnaoludele ei ole tegelikult adaptiivsed (van Kleuen & Fischer 2004). Samuti kaasnevad plastilisusega erinevad kulud: taim peab plastilisuse säilitamiseks pidama ülal signaale vastuvõtvaid ning organismi reguleerivaid struktuure ning kulutama energiat, et kasvada keskkonnale sobivamaks (Givnish 2002). Lisaks nendele kulutustele on taim kahjuseisus kuni taim kasvab keskkonnasignaali järgi sobivaks või taim kasvab nende järgi tegelikule keskkonnale ebasobivaks.

Nende piirangute tõttu on veel teisigi põhjuseid, miks kõik taimed ei ole plastilised generalistid ning on olemas spetsialiseerunud taimeliigid. Kuid on pakutud ka välja, et spetsialiseerunud taimed tekivad mutatsioonide akumulatsioonide tagajärjel, mistõttu on nad kohased vaid vähestes oludes (Griffith & Sultan 2012). Selline olukord tekib kui erinevate asulate populatsioonide isendid ei paljune sama kiiresti asula produktiivsuse või populatsiooni suuruse tõttu, mille tõttu kohasust pärssivad mutatsioonid kaovad aeglasemalt paljunevas populatsioonis aeglasemini kui viljakas populatsioonis. Kuna ebasoodsad mutatsioonid akumuluvad, siis isendite keskmine kohasus langeb ning seetõttu toimub spetsialiseerumine nendes oludes, kus on liigile soodsad tingimused (Griffith & Sultan 2012).

Kuid kuidas on saanud tekkida fenotüübiline plastilisus? Reaktsioonid keskkonna muutustele peaksid toimuma olemasoleva plastilisuse arvelt, ning mudelid Baldwini efektiga eeldavad, et plastilisus iseenesest ei teki (Lande 2009). Taimeliigid pidid üle elama miljonite aastate jooksul siiski mitmeid ekstreemseid muutusi keskkonnas,

mistõttu plastilisus võis kiirendada fenotüübilist evolutsiooni ning adaptatsiooni, ja võib seda ka teha tulevikus globaalse soojenemise jätkumisel (Nicotra jt. 2010).

Pigliucci (2005) võttis kokku Scheineri (1993) töö ning nimetas kolme tüüpi mudelit: üledominantsus, pleiotroopia ning epistaas. Üledominantse mudeli korral käsitletakse plastilisust kui heterosügootsuse vastandfunktsiooni: mida heterosügootsem genotüüp, seda vähem plastiline see on, sest heterosügootsus filtreerib välja keskkonnamõjud. Pleiotroopia mudelis mõjutab üks geen teiste geenide ekspresseerumist erinevates keskkondades. Lõpuks, epistaatilises mudelis on taimes kaks erinevat geenikomplekti, millest üks määrab ära geenide keskmise ekspresseerumise ning teine komplekt, mis määrab ära selle hälbe. Pigliucci (2005) pakkus välja, et tegelikult plastilisus kui geneetiline omadus ei ole üheselt defineeritav ning seda tuleb vaadelda kui geeni ekspresseerumise toimimise molekulaarset protsessi, mitte mehhanismi, mida liigil kas on või pole.

Samal aastal pakkusid de Kroon jt. (2005), et fenotüübiline plastilisus ei ole taime singulaarne omadus, vaid on modulaarne kontseptsioon: plastilisus pole taime kui terviku reaktsioon muutuvatele oludele, vaid plastilised on taime organid. Kui igas elusas taimerakus on olemas struktuurid, mille ülesanne on tunda ära keskkonnas olevaid muutusi, siis kõik rakkudest koosnevad organid on oma olemuselt plastilised. Ning kuna taimekasv on praktiliselt modulaarne, siis valgussignaal võib mõjutada organi kui ühiku kasvu „sünnist“ ehk kasvamise algusest peale. Klonaalsed organismid on adapteerunud erinevate moodulite spetsialiseerumiseks eri keskkondades, mõned organid jätavad alles algse funktsiooni, kuid mõned saavutavad uusi või muutunud funktsionaalseid võimeid (Givnish 2002).

Seetõttu on taim ristteel: kas keskkonnast saadavad signaalid on küllalt usaldusväärsed, et nende järgi juhinduda, või tasub panustada ühele kindlale morfoloogiale ning spetsialiseeruda teatud oludele.

## Fototropism, varjuvältimine ning selle talumine

Kuna Päike on fotosünteesivatele taimedele kõige olulisem ning tavaliselt ainukene valgusallikas, siis taimedele on tähtis, et valgus paistaks nende peale, sest varjutamise korral langeb taimede kättesaadav valguse hulk suuresti. Üksainukene müürlooga leht võib varjutada määral, mis viib spektroradiomeetri sensori mõõte  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  juurest  $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ning punase:kaugpunase suhte 1.2 juurest 0.2-ni ning teine leht lisaks selle vastavalt  $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ja 0.1-ni (Franklin 2008). Varjutamise puhul on taimel kaks valikut: kas leppida sellega või üritada kasvavada paremate valgusolude suunas.

Tropismiks nimetatakse kasvamist mõne keskkonna stiimuli mõjul kas selle poole või sellest eemale, ning fototropism on kasvamise suuna muutus valguse suhtes. Fototropismi eest vastutavad fototropiinid. Taime fototropiin võtab vastu sinise valguse, mis alustab signaali transduktsiooniahela, mille tõttu moodustub lateraalne auksiinigradient ning sellega ka asümmeetriline rakkude pikenemine ning kasvamine valgusallika poole (Hohm jt. 2013). Samuti on täheldatud ka seda, et kui juurekael ja/või võrse tipp on veninud valguse poole, siis taime juured eemalduvad valgusest (Kutschera & Briggs 2011).

Fototropismi nähtus ei ole määratud vaid fototropiinide, vaid on veidi seotud ka fütokroomide tööga. Punase valgusega valgustatud idanditel esineb fototropism kiiremini ning suurema ulatusega (Goyal 2013). On avastatud, et phyA, cry1 ja cry2 kolmikmutandid ning phyA, phyB, cry1 ja cry2 nelikmutandid on fototroopiliselt defektsed, mistõttu võib arvata, et fototropismi toimimiseks on tähtis mitmete fotoretseptorite koostöö (Tsuchida-Mayama jt. 2010; Liscum jt. 2014).

Varju vältimise sündroom on fütokroomisüsteemi poolt vahendatud morfoloogiliste ja füsioloogiliste muutuste kogum, mis võimaldab taimel kasvada pikemaks kui kõrvalolevad konkureerivad taimed (Ruberti jt. 2012). Varju vältimine võib aset leida konkreetselt varjutamise korral, kuid võib toimida ka tulevase konkurentsi ennetamisel, nagu näiteks umbrohu ning saagitaime vahelistel interaktsioonidel, kus valguse neelamine ja peegeldamine annab taimede aimu tulevases muutuvast

valgusolust. (Ballaré & Casal 2000). Fütokroomide süsteem toimib punase ja kaugpunase valguse suhte ja/või madala sinise valguse hulga tajumisel, mis on taimedele usaldusväärsed signaalid, sest valguse spektraalne koostis on püsiv kõikides ilmaoludes ning aastaaegadel, ent on ümbritseva taimestiku ning varjutava võra tõttu muutuv (Franklin 2008).

Punase ja kaugpunase valguse suhe on usaldusväärsem keskkonnasignaal kui üldine valguse intensiivsus, sest taime konkurendid neelatavad fotosünteetiliselt aktiivse kiirguse sinise ning punase valguskomponendi suuremas osas ära ning kaugpunane valgus läbib konkurentide lehti või peegeldatakse nende pealt edasi, mille tõttu langeb punase ja kaugpunase valguse suhe (Possart jt. 2014). Selle tõttu on võimalik leida korrelatsioone punase ja kaugpunase valguse suhte ning kaugpunase ja koguvalguse suhete vahel.

Varju vältimise sündroomi sümptomitesse kuuluvad varre ning lehtede pikenemine, kõrgenenud apikaalne dominantsus, lehtede kasvatamine tippu, juurte alaarenevus ning lehtede madalam klorofüllisisaldus (Ballaré & Casal 2000; Schmitt jt. 2003). Kui punase:kaugpunase suhe ei parane, siis taim võib panustada kiirenenud õitsemisse, mille tõttu on märgata ka võrse biomassi ning lehtede pindala vähenemist (Franklin 2008). Kuid varjuvältimise sündroom ei hõlma vaid kasvu vertikaalteljel, vaid võib ilmuda taime kasvus horisontaaltasapinnal oma konkurentidest eemale või ka ajalisel teljel, mil varjutatud seemned ei idane enne kui seemnete peale paistab küllaldaselt valgust (Casal 2013).

Molekulaarselt toimub varju vältimise sündroom PIF-ide abiga, kuid sündroomi inhibeerib HFR1/SICS1 (*long hypocotyl in far-red/slender in canopy shade*) valk, mis töötab praktiliselt iga varju poolt stimuleeritud reaktsiooni vähendamisel ning peatamisel, mis tuleb kasuks kui pikenemine ei too kaasa taimele valgusolude paranemist (Ruberti jt. 2012). *hfr1/sics1* mutantides on märgatud, et heades valgusoludes kasvasid nad nagu tavalised taimed, ent madala punase:kaugpunase suhte puhul olid varju vältimise reaktsioonid võimendatud: leherootsud olid ekstreemselt pikenenud, lehtede pindalad olid väga väikesed ning varjutamise jätkumisel algas ka

varajane õitsemine (Sessa jt. 2005).

Kuigi varjuvältimise sündroom võib aidata taimel kasvada pikemaks või õitseda varem ning seetõttu saada kiiremini järglasi, siis sündroomis kasvavad taimed on pikemate, peenemate varte ning väiksema juurestikuga ja seetõttu vastuvõtlikud nii põua kui ka mehhaanilise stressi kahjulike mõjudele (Anten jt. 2009; Huber jt. 2004). Selline olukord tekib lihtsal põhjusel, et samaaegselt ei saa allokeerida piiratud ressursse nii konkurentsivõitlusse kui ka taime struktuursesse kasvu (Ballaré 1999).

Varju vältimise sündroomi ei esine metsakoosluste rohurinde taimedes, sest rohurindel pole mõtet konkureerida puudega. Selliste varjutaluvate taimede kasv on võrreldes valguslembeliste taimedega aeglasem nii intensiivse kui puuduliku valguse korral, varjutaimede lehepinnaindeks on suurenenud ning fotosüsteem II ja I suhe on vähenenud (Gommers jt. 2013). Suurenenud lehepinnaindeks on suureks abiks nii fotosünteesi aktiivsuse kui ka kasvukiiruse tõstmisel, ent suuremad lehed on palju rohkem vastuvõtlikumad mehhaanilise stressile ning neil on suurem oht sattuda herbivooride söögiks.

## Ühtse kasvuteooria loomisel

Varjutamine ehk valguse hulga, nii selle intensiivsuse kui ka teatud spektrikoostisosa, vähendamine võib põhjustada taimes kasvureaktsiooni muutuse. Kuid kas on võimalik mõjutada taimekasvu ka mõne spektriosa lisamisel ning kuidas see teadmine sobituks ühtesse teoreetilisse kasvumudelisse?

Steufer ning Huberi (1998) katsetes leiti hanijala (*Potentilla anserina*) ning roomava marana (*Potentilla reptans*) varjutamisel niineutraalvarjuga kui ka roheline varjuga (vähenenud punase:kaugpunase suhe), et valguse kvantitatiivne manipuleerimine mõjutas modulaarsete struktuuride (lehtede, rameetide) arvukust, samal ajal kui valgushulka ja -kvaliteeti üheaegselt manipuleerides muutus nende suurus. Rohelises varjus kasvanud taimed olid suurema biomassiga ning nende lehed olid palju suuremad kui neutraalvarjus kasvanud taimedel, kuigi mõlemas katses oli valguskvantiteet footonites ligikaudu sama. Nad pakkusid välja, et rohelises varjus viib

ressursside panustamine assimileerivatesse organitesse lõpuks kõrgema produktiivsuse fotosünteesis. Samas, Griffith ning Sultan (2005), katsetes hariliku kirburohu (*Polygonum persicaria*) ning mõru kirburohuga (*Polygonum hydropiper*), leidsid, et lehtede suurenemisel oli määravam hoopiski fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse madal tase.

Li jt. (2001) katses söödava lõikheinaga (*Cyperus esculentus*) leiti umbes sarnaseid tulemusi -- rametite ja mugulate arv, lehtede kogupindala ning risoomide harunemisindeks olid mõjutatud ainult valguse hulga muutustest, samal ajal kui valguskoostist ja -hulka reguleerides muutusid lehtede pikkused, risoomide arv, taime kuivmass ning õitsevate rametite arv.

Zhang jt. (2011) katsetes leiti, et roheline valguse lisamisel müürlooga kasvatamisel sinises ja punases valguses ilmnes varjuvältimise sündroom leherootsu pikenemise näol lehepikkuse vähenemise arvelt, ning see efekt võimendus koos roheline valguse koguse tõstmisega. Efekt püsis nii fütokroomideta kui ka krüptokroomideta mutantidega, kuid *hat4* ja *pil1* valgussignaali transduktsiooniahela lõpus olevad valkude muteerumisel efekti ei esinenud, mistõttu vihjas antud teadustöö tõigale, et rohelist valgust tajub seniavastamata fotoretseptor (Goggin & Steadman 2012).

Ülaltoodud uurimused tekitavad küsimuse, et kui nii valguse lisamine kui ka selle ära võtmine võib tekitada varjuvältimise sündroomi, siis mis neil vahet on? Kuid nende nelja töö põhjal võib spekuloida, et nii neutraalvarjutamine, spektraalvarjutamine kui ka roheline valguse lisamine on kõik erinevad signaalid, mida võtavad vastu erinevad fotoretseptorid, ning nende ülekandeahelad ja avalduva fenotüübi ulatused on erinevad.

Teiseks võib mõelda ka seda, et igal liigil ning ökotüübil on tekkinud erinevad kasvustrateegiad erinevatele valgussignaale, mistõttu ei saa eeldada alati samu tulemusi kui võrrelda katseid, mis on tehtud eri liiki taimedega. Antud nähtust uuris Botto ja Smithi (2002) töö, kus võrreldi hariliku müürlooga 105 ökotüüpi ning leiti, et spektraalvarjutamise korral ei pruukinud tugeva pikenemisreaktsiooniga ökotüübid alati hakata varem õitsema. See võis tekkida asjaolust, et erinevates populatsioonides olid tekkinud erinevad mutatsioonid, mille tõttu ökotüüpidel kujunesid välja erinevad



reaktsioonid valgusoludele. Seetõttu tuleb vaadelda taime alati koos selle populatsiooni ning isendi genotüübi iseärasustega, sest valgusolud võivad tekitada teatud hulga reaktsioone, ent kõik reaktsioonid ei pruugi taimel esineda.

Kolmandaks peab ära märkima ka seda, et taimedele kättesaadav valgus jõuab harva päikeselt otse taimele, sest looduslikes oludes on taim nii ilmaolude, herbivooride kui ka ümbritsevate taimede ja keskkonna varjude mõjude all ning need mõjutused on ajaliselt muutuvad. Näiteks puistute rohurinde taimede vaheliseskonkurentsisis on oluline vertikaalse valgusgradiendi tekkimine, sest puistus muutuvad nii keskkonna valguskvantiteet ja -kvaliteet, ent puuvarju puhul ei teki vertikaalset valgusgradienti (Bell & Galloway 2007). Vertikaalgradiendi olemasolul oleks nii varre kui ka leherootsude pikenemiskasv sobiv, strateegia sest see tooks kaasa taimede valgusolude paranemise. Erinevalt rohustuvarjust ei alusta rohttaim konkureerimist puuga ning puuvarjus ei avaldu ka varjuvältimise sündroomi sümptomid (Semchenko & Zobel 2007; Mägi jt. 2011). Ka seda peab katse koostamisel jälgima.

Metsaökosüsteemides on puistute rohurinde taimedele oluline puuokste ning -lehtede vahelt läbipääseva otsese päikesekiirguse olemasolu, mis võib olla olemas olla ca 10% päevasest ajast, ent võib anda 10-80% koguvalgusest fotosünteesi jaoks (Way & Pearcy 2012). Samuti looduslikes oludes on UV-kiirgusel samuti oma osa fotomorfoloogilistes muutuste toimumisel, mistõttu tekib selle kõige valguses küsimus: kas on võimalik luua eksperimenti, mis oleks ühteaegu replitseeriks looduslikke olusid ning võimaldaks teha täpseid mõõtmisi? Ning sellele lisaks: kas on võimalik teha mudelit, mis annaks eeldusi kõikide taimede valgusreaktsioonide kohta? Praeguste teadmiste korral võib öelda, et praegu veel ei ole võimalik luua ühtset mudelit.

## Kokkuvõte

Fotosünteesivatele taimedele on valgus äärmiselt tähtis, sest sellest sõltub nende eluolu. Valgus on ressurss, mille kasutamisel muutub selle hulk ja spektraalkoostis, mida taimed suudavad ära tajuda erinevate fotoretseptoritega ning retseptorid omakorda saavad töödelda saadud informatsiooni. Valgusinformatsioon annab teada taimele, et kas taime ümbritsevad teised taimed või mitte, kas varjutaja on kõrge puu või konkurent, keda on võimalik võita või tasub hoopiski panustada kiiresti õitsemisse, et võib-olla järeltulijatel oleks võimalus kergemini elada. Tänu sellele saavutab taim parema koha päikese all.

Kuid ükskõik missuguse valgusreaktsiooniga on tegemist, peaks meeles pidama, et erinevate taimeliikide ning isegi sama liikide erinevates populatsioonides võivad reaktsioonid samadele valgusoludele olla erinevad, mistõttu ei ole võimalik veel kirjutada ühtset fotomorfogeneetilist teooriat kõikide taimede kohta. Uurimisi võib raskendada asjaolu, et looduslikud olud võivad erineda mõnest aspektist laboratoorsetest tingimustest, mis võivad anda teadmisi ühtedes tingimustes, ent teistes võivad olla ekslikud. Kuid mida enam uuritakse, seda enam leitakse uusi tahke valguse ja taimekasvu vahelises suhetes.

Tehnoloogia areng on olnud hüppeline, mistõttu on valguskatseid võimalik manipuleerida ning tulemusi aina täpsemini mõõta. Tulevikus peab ära kasutama uusi tehnikaid geenitehnoloogias ning efektiivsemaid valgusallikaid ning optilisi mõõteriiste, et mõista paremini valguse vahendatud füsioloogilisi ning morfoloogilisi muutusi taimedes.

## Summary

Title in English: „The importance of light signals on the development of the plant phenotype.“

Light is of paramount importance to the photosynthesizing plants, because their livelihood depends on it. Light is a resource and when it's used, its quantity and spectral quality changes, which plants can pick up with different photoreceptors and those in turn can process the gained information. Light information can tell the plant if it's surrounded by other plants or not, if the shadowing object is a tall tree or a competitor, which can be beaten or if the plant should gamble on accelerated flowering so that the offspring could perhaps live a better life. Thanks to this plants can gain a better place under the sun.

Whichever the light response might be, it should be kept in mind that different plant species and even different populations of the same species may have different reactions to the same light conditions, due to which an unifying photomorphogenetical theory can't be written yet. Research may be hampered by the fact that natural conditions might differ from the laboratory condition in some aspect, which might shed light in some conditions, yet be misleading in others. But as more research is done, more light is shed on the interactions between light and plant growth.

The development of technology has been very rapid and light experiments can be made and measured in such precision never seen before. For future research, it is imperative that new techniques in gene technology and more effective light sources and optical measuring devices would be used in order to gain better understanding on light mediated physiological and morphological changes in plants.

## Tänuõnad

Täna oma juhendajat Kristjan Zobelit ning kõiki sõpru ja kallimaid, kes mind on abistanud ja toetanud selle lõputöö kirjutamisel.

## Kasutatud kirjandus

- Abidi, F., Girault, T., Douillet, O., Guillemain, G., Sintes, G., Laffaire, M., Ben Ahmed, H., Smiti, S., Huch  th  lier, L., Leduc, N. (2012) Blue light effects on rose photosynthesis and photomorphogenesis. *Plant Biology* 15:67-74;
- Ahmad, M., Jarillo, J.A., Cashmore, A.R. (1998) Chimeric Proteins between cry1 and cry2 Arabidopsis Blue Light Photoreceptors Indicate Overlapping Functions and Varying Protein Stability. *Plant Cell* 10:197-207;
- Amasino, R. (2010) Seasonal and developmental timing of flowering. *The Plant Journal* 61:1001-1013;
- Anten, N.P.R., von Wettberg, E.J., Pawlowski, M., Huber, H. (2009) Interactive Effects of Spectral Shading and Mechanical Stress on the Expression and Costs of Shade Avoidance. *The American Naturalist* 173:241-255;
- Ballar  , C.L. (1999) Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science* 4:97-103;
- Ballar  , C.L., Casal, J.J. (2000) Light signals perceived by crop and weed plants. *Field Crops Research* 67:149-160;
- Bell, D.L., Galloway, L.F. (2007) Plasticity to neighbour shade: fitness consequences and allometry. *Functional Ecology* 21:1146-1153;
- Botto, J.F., Smith, H. (2002) Differential genetic variation in adaptive strategies to a common environmental signal in Arabidopsis accessions: phytochrome-mediated shade avoidance. *Plant, Cell and Environment* 25:53-63;
- Bouterfas, R., Belkoura, M., Dauta, A. (2006) The effects of irradiance and photoperiod on the growth rate of three freshwater green algae isolated from a eutrophic lake. *Limnetica* 25:647-656;
- Bradshaw, A.D. (2006) Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? *New Phytologist* 170:644-648;
- Briggs, W.R. (2014) Phototropism: Some History, Some Puzzles, and a Look Ahead. *Plant Physiology* 164:13-23;

- Callaway, R.M., Pennings, S.C., Richards, C.L. (2003) Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84:1115–1128;
- Casal, J.J. (2013) Photoreceptor Signaling Networks in Plant Responses to Shade. *Annual Review of Plant Biology* 64:403–427;
- Cerdà, P.D., Chory, J. (2003) Regulation of flowering time by light quality. *Nature* 423:881–885;
- Chaves, I., Pokorny, R., Byrdin, M., Hoang, N., Ritz, T., Brettel, K., Essen, L.-O. van der Horst, G.T.J., Batschauer, A., Ahmad, M. (2011) The Cryptochromes: Blue Light Photoreceptors in Plants and Animals. *Annual Review of Plant Biology* 62:335–364;
- Chen, M., Chory, J. (2011) Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development. *Trends in Cell Biology* 21:664–671;
- Chen, M., Chory, J., Fankhauser, C. (2004) Light signal transduction in higher plants. *Annual Review of Genetics* 38:87–117;
- de Jong, G. (2005) Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes *New Phytologist* 166:101–118;
- de Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J.S., van Groenendael, J.M. (2005) A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166:73–82;
- Demarsy, E., Fankhauser, C. (2009) Higher plants use LOV to perceive blue light. *Current Opinion in Plant Biology* 12:69–74;
- Deng, Y., Yao J., Fu, G., Guo, H., Duan, D. (2014) Isolation, Expression, and Characterization of Blue Light Receptor AUREOCHROME Gene From *Saccharina japonica* (Laminariales, Phaeophyceae). *Marine Biotechnology* 16:135–143;
- Fankhauser, C., Chory, J. (1997) Light control of plant development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* 13:203–229;
- Franklin, K.A., Quail, P.H. (2010) Phytochrome functions in Arabidopsis development. *Journal of Experimental Botany* 61:11–24;
- Franklin, K.A. (2008) Shade avoidance. *New Phytologist* 179:930–944;

Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P., Reznick, D.N. (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21:394-407;

Givnish, T.J. (2002) Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary Ecology* 16:213-242;

Goggin, D.E., Steadman, K.J. (2012) Blue and green are frequently seen: responses of seeds to short- and mid-wavelength light. *Seed Science Research* 22:27-35;

Gommers, C.M.M., Visser, E.J.W., St Onge, K.R., Voeselek, L.A.C.J., Pierik, R. (2013) Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends in Plant Science* 18:265-271;

Goyal, A., Szarzynska, B., and Fankhauser, C. (2013) Phototropism: at the crossroads of light-signaling pathways. *Trends in Plant Science* 18:393-401;

Griffith, T., Sultan, S.E. (2012) Field-based insights to the evolution of specialization: plasticity and fitness across habitats in a specialist/generalist species pair. *Ecological and Evolution* 2:778-791;

Griffith, T.M., Sultan, S.E. (2005) Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in Polygonum species of contrasting ecological breadth. *New Phytologist* 166:141-148;

Heijde, M., and Ulm, R. (2013). Reversion of the Arabidopsis UV-B photoreceptor UVR8 to the homodimeric ground state. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110:1113-1118;

Hohm, T., Preuten, T., Fankhauser, C. (2013) Phototropism: translating light into directional growth. *American Journal of Botany* 100:47-59;

Jenkins, G.I. (2014) The UV-B Photoreceptor UVR8: From Structure to Physiology. *Plant Cell* 26:21-37;

Jiang, L., Wang, Y., Björn, L.O, He, J-X, Li, S.S. (2013) Sensing of UV-B radiation by plants. *Plant Signaling & Behavior* 7:999-1003;

Johnson, D.M., Smith, W.K. (2006) Low clouds and cloud immersion enhance photosynthesis in understory species of a southern appalachian spruce-fir forest (USA). *American Journal of Botany* 93:1625-1632;

Kimura, M., Kagawa, T. (2006) Phototropin and light-signaling in phototropism. *Current Opinion in Plant Biology* 9:503–508;

Kutschera, U., Briggs, W.R. (2012) Root phototropism: from dogma to the mechanism of blue light perception. *Planta* 235:443–452;

Lande, R. (2009) Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology* 22:1435–1446;

Li, B., Shibuya, T., Yogo, Y., Hara, T., Matsuo, K. (2001) Effects of light quantity and quality on growth and reproduction of a clonal sedge, *Cyperus esculentus*. *Plant Species Biology* 16:69–81;

Li, J., Yang, L., Jin, D., Nezames, C.D., Terzaghi, W. Deng, X.D. (2012) UV-B-induced photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Protein & Cell* 4:485–492;

Lin, C., Todo, T. (2005) The cryptochromes. *Protein family review* 6:220:1-9;

Liscum, E., Askinosie, S.K., Leuchtman, D.L., Morrow, J. Willenburg, K.T., Coats, D.R. (2014) Phototropism: Growing towards an Understanding of Plant Movement. *The Plant Cell* 26:38–55;

Mägi, M., Semchenko, M., Kalamees, R., Zobel, K. (2011) Limited phenotypic plasticity in range-edge populations: a comparison of co-occurring populations of two *Agrimonia* species with different geographical distributions. *Plant Biology* 13:177–184;

Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., van Kleunen, M. (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15:684-692;

Pigliucci, M. (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* 20:481-486;

Possart, A., Fleck, C., Hiltbrunner, A. (2014) Shedding (far-red) light on phytochrome mechanisms and responses in land plants. *Plant Science 217–218* 36–46;

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* 332:103-105;



- Rockwell, N.C., Lagarias, J.C., (2010) A Brief History of Phytochromes. *ChemPhysChem* 11:1172–1180
- Ruberti, I., Sessa, G., Ciolfi, A., Possenti, M., Carabelli, M., Morelli, G. (2012) Plant adaptation to dynamically changing environment: The shade avoidance response. *Biotechnology Advances* 30:1047–1058;
- Scheiner, S.M. (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 24:35–68;
- Schlichting, C.D., Smith, H. (2002) Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evolutionary Ecology* 16:189–211;
- Schmitt, J., Stinchcombe, J.R., Heschel, M.S., Huber, H. (2003) The Adaptive Evolution of Plasticity: Phytochrome-Mediated Shade Avoidance Responses. *Integrative and Comparative Biology* 43:459–469;
- Semchenko, M., Lepik, M., Götzenberger, L., Zobel, K. (2012) Positive effect of shade on plant growth: amelioration of stress or active regulation of growth rate? *Journal of Ecology* 100:459–466;
- Sessa, G., Carabelli, M., Sassi, M., Ciolfi, A., Possenti, M., Mittempergher, F., Becker, J., Morelli, G., Ruberti, I. (2005) A dynamic balance between gene activation and repression regulates the shade avoidance response in Arabidopsis. *Genes & Development* 19:2811–2815;
- Steufer, J.F., Huber, H. (1998) Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia* 117:1–8;
- Sultan, S.E. (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5:537–542;
- Zhang, T., Maruhnich, S.A., Folta, K.M. (2011) Green Light Induces Shade Avoidance Symptoms. *Plant Physiology* 157:1528–1536;
- Taiz, L. & Zeiger, Z. (2006) *Plant Physiology* 4th ed. - *Sinauer Associates, Inc.*

Takahashi, F., Yamagata, D., Ishikawa, M., Fukamatsu, Y., Ogura, Y., Kasahara, M., Kiyosue, T., Kikuyama, M., Wada, M., Kataoka, H. (2007) AUREOCHROME, a photoreceptor required for photomorphogenesis in stramenopiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:19625–19630;

Thomas, B. (2006) Light signals and flowering. *Journal of Experimental Botany* 57:3387–3393;

Tseung, T.-S., Briggs, W.R. (2010) The Arabidopsis rcn1-1 Mutation Impairs Dephosphorylation of Phot2, Resulting in Enhanced Blue Light Responses. *The Plant Cell* 22:392–402;

Tsuchida-Mayama, T., Sakai, T., Hanada, A., Uehara, Y., Asami, T., Yamaguchi, S. (2010) Role of the phytochrome and cryptochrome signaling pathways in hypocotyl phototropism. *Plant Journal* 62:653–662;

van Kleunen, M., Fischer, M. (2005) Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166:49–60

Way, D.A., Pearcy, R.W., (2012) Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology* 32:1066–1081;

Weiner, J. (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:207–215;

Lihlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, **ERIK LOIDE**

(Autori nimi)

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

**Valgussignaali olulisus taime fenotüübi kujunemisel**

*(lõputöö pealkiri)*

mille juhendaja on prof. **Kristjan Zobel,**

*(juhendaja nimi)*

- 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 lihlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus 23.05.2014