

**ROMUALD CZERPAK**

Instytut Biologii  
Filia Uniwersytetu Warszawskiego  
w Białymstoku

## FOTOKONTROLA WZROSTU, ROZWOJU I METABOLIZMU U GLONÓW

### WSTĘP

Światło pochodzące głównie ze Słońca jest potężnym źródłem energii elektromagnetycznej, która jest spożytkowana zaledwie w kilku procentach przez rośliny lądowe i przeważnie w kilkunastu procentach przez glony dominujące w ekosystemach wodnych i wytwarzające około 2/3 materii organicznej i tlenu na globie ziemskim. Energia świetlna jest wykorzystywana także przez człowieka w wielu procesach biotechnologicznych i technicznych różnych gałęzi przemysłu i gospodarki. Światło reguluje bądź oddziałuje na wzrost, rozwój, reprodukcję, procesy fizjologiczno-metaboliczne i behavior przede wszystkim organizmów roślinnych auto- i heterotroficznych, a także zwierzęcych.

W przypadku roślin aktywnie działa światło na procesy morfogenetyczne i metaboliczne w zakresie długości fal od 320 do 800 nm. W tym zakresie energia świetlna potrafi zmieniać energię elektronów wokół atomów i cząsteczek, które są zdolne ją absorbować. Okazało się, że tylko nieliczne substancje organiczne bogate w wiązania  $\pi$  (pi) elektronowe, na przykład chlorofile, fikobiliny, karotenoidy, witaminy A są zdolne do pochłaniania energii świetlnej począwszy od ultrafioletu aż po daleką czerwień. Wpływ światła na rośliny jest bardzo zróżnicowany i zależy głównie od ich taksonomii i warunków środowiska. U większości roślin światło poza podstawową funkcją w procesie fotosyntezy odgrywa także decydującą rolę w kontroli i regulacji wzrostu, rozwoju, reprodukcji i metabolizmu (Dring 1988, Hart 1988, Senger 1984, 1987).

### ROLA SYSTEMÓW FOTORECEPTOROWYCH U ROŚLIN

U roślin zdolnych do fotosyntezy oraz nefotosyntezujących, poza fotoreceptorami pochłaniającymi energię świetlną niezbędną do przebiegu tego procesu w obrębie komórek, istnieje mnóstwo różnorodnych systemów receptorowych, odbierających bodźce fizykochemiczne ze środowiska zewnętrznego i wewnętrznego organizmu. Dzięki receptorom jest ciągła adaptacja fizjologiczno-metaboliczna roślin do wahań czynników fizykochemicznych środowiska w celu utrzymania pewnej równowagi

dynamicznej w przemianie materii na każdym etapie rozwoju ontogenetycznego organizmu (Kopcewicz i współaut. 1992, Nowak 1988).

Powszechnie występuje u roślin naczyniowych i ramienic, a także u niektórych glonów z grupy sinic, zielenic, brunatnic i krasnorostów układ fotoreceptorowy fitochromowy o uniwersalnych właściwościach kontrolujących ich morfogenezę, reprodukcję i metabolizm za pomocą światła czerwonego i dalekiej czerwieni. Fitochrom, którego strukturę chemiczną i funkcję biologiczną u roślin fotosyntezujących dotychczas najlepiej poznano, występuje w dwóch podstawowych odmianach konformacyjnych  $P_r$  i  $P_{fr}$ , które posiadają właściwości odwracalnej fotokonwersji. Forma  $P_r$  fitochromu selektywnie pochłania światło czerwone o długościach fal 650–660 nm i przekształca się w postać aktywną biologicznie  $P_{fr}$ . Ta z kolei forma pod działaniem dalekiej czerwieni przeważnie 725–730 nm u roślin dwuliściennych i niektórych glonów lub przy braku światła (w ciemności) staje się z powrotem odmianą  $P_r$  — przeważnie pasywną biologicznie. Wyjątek stanowią tutaj ramienice, u których odwrotnie niż u pozostałych roślin, daleka czerwień aktywuje fotokontrolę poprzez system fitochromowy, zaś światło czerwone działa hamująco (Dring 1988, Kopcewicz i współaut. 1992).

Fitochrom jest chromoproteiną zbudowaną z części białkowej i chromoforowej będącej dimerycznym łańcuchem tetrapirolowym. Jego ciężar molowy przeważnie waha się od 118 do 127 kDa. Ewolucyjnie prawdopodobnie fitochrom powstał z fikobilin, które u licznych gatunków sinic i krasnorostów pełnią rolę barwników fotosyntezujących. Dzięki właściwościom fitochromu rośliny mogą się adaptować do ciągłych zmian natężenia i jakości światła w otaczającym je środowisku. Poprzez system receptorów fitochromowych najczęściej za pomocą światła czerwonego następuje uruchomienie i aktywacja określonych odcinków genomu rośliny, odpowiedzialnych za jej wzrost i rozwój, kształtowanie morfogenezy i przebieg procesów fizjologiczno-metabolicznych. Prawdopodobnie podczas fotokonwersji formy nieaktywnej  $P_r$  w postać czynną biologicznie  $P_{fr}$  następuje uwalnianie pierwszo- i drugorzędowych przekaźników chemicznych, jak to ma miejsce w przypadku mechanizmu działania zwierzęcych hormonów i fitohormonów. Coraz więcej danych eksperymentalnych przemawia za istnieniem wtórnych przekaźników w mechanizmach kontrolowanych przez fitochrom i pokrewne fotoreceptory procesów biologicznych. Do bardziej znanych tego rodzaju pośredników, występujących pospolicie także u roślin, należą przede wszystkim: cykliczny AMP, kompleks kalmodulino-wapniowy, diacyloglicerol, trifosfoinozytol, di- i poliaminy oraz prawdopodobnie acetylocholina u niektórych roślin. Również czerwień za pośrednictwem systemu fitochromowego wzmaga biosyntezę fitohormonów głównie cytokinin i giberelin, a w niewielkim stopniu auksyn, które współdziałając ze sobą aktywują procesy morfogenezy i fizjologiczno-metaboliczne u roślin (Kopcewicz 1979, 1980, Nowak 1988).

Poza fitochromem stwierdzono u niektórych gatunków roślin naczyniowych, głównie traw, zaś najliczniej u glonów należących do zielenic, chryzofitów, bru-

natnic i krasnorostów oraz u wielu rodzajów grzybów, zwłaszcza *Phycomyces* i *Trichoderma*, obecność fotoreceptorów absorbujących światło niebieskie w zakresie fal 370–480 nm i bliski ultrafiolet (UV-A) o długościach fal od 320 do 370 nm. U glonów i roślin naczyniowych głównym fotoreceptorem pochłaniającym światło niebieskie i przypuszczalnie UV-A jest kryptochrom, który jest flawoproteina zbudowaną z białka i barwników flawinowych — witaminy B<sub>2</sub> i jej pochodnych (Björn i współaut. 1976, Dring 1988, Kopcewicz i współaut. 1992).

U grzybów powszechnie występuje o podobnej budowie fotoreceptor zwany mikochromem, także z grupy flawoprotein, który pochłaniając światło fioletowe UV-A aktywuje i kontroluje ich wzrost, rozwój, reprodukcję i metabolizm. Natomiast światło niebieskie, szczególnie o długości fal 450 nm wchłaniane prawdopodobnie przez ten sam fotoreceptor, niweluje stymulujące działanie UV-A. Przypuszcza się, że istnieje co najmniej kilka rodzajów kryptochromów absorbujących światło niebieskie o długościach fal 370, 420, 450 i 480 nm, których struktury chemicznej dotychczas nie udało się ustalić dokładnie. Tak samo niektóre rośliny naczyniowe i glony absorbujące ultrafiolet UV-A posiadają swoje specyficzne fotoreceptory, prawdopodobnie o strukturze chemicznej analogicznej do mikochromu grzybów (Dring 1988, Kopcewicz i współaut. 1992).

Światło niebieskie działa generalnie u roślin poprzez fotosystem kryptochromowy stymulując na procesy biologiczne i metaboliczne, zaś światło żółte bądź czerwone wchłaniane prawdopodobnie przez tenże sam kryptochrom u niektórych roślin wywołuje efekty odwrotne. Kryptochromy są zlokalizowane przeważnie w warstwie wewnętrznej plazmolemy w szczytowych częściach plechy i wierzchołkach pędów nadziemnych roślin naczyniowych. Ponadto światło niebieskie stymuluje bądź hamuje kiełkowanie nasion fotoblastycznych wielu roślin, a w niektórych przypadkach działa podobnie do czerwieni albo dalekiej czerwieni (Dring 1988, Kopcewicz i współaut. 1992).

Natomiast fotoreceptory pochłaniające światło zielone, a sporadycznie zielono-niebieskie lub zielono-żółte, nazwano fikochromami i znajdują się one głównie w glonach z grupy: sinic, kryptofitów i tobołków, zaś nielicznie występują u zielenic, na przykład, *Volvox* sp., krasnorostów, na przykład *Bangia* sp., i roślin naczyniowych. Fikochromy wyodrębnione z glonów pochłaniają przeważnie światło o długościach fal w zakresie 500–600 nm. Pod względem budowy chemicznej są również chromoproteinami, w których część białkowa jest związana z barwnikami fikobilinowymi, przeważnie fikocyjanem lub biliwolioliną tworząc allofikocyjaninę. Przypuszcza się, że w receptorach fikochromowych w niewielkich ilościach może znajdować się fikoerytryna bądź bilirodyna, chociaż większym prawdopodobieństwem jest to, że stanowią one odrębne fotoreceptory o właściwościach i działaniu antagonistycznym w stosunku do fikochromu (Björn 1979, Dring 1988, Senger 1987).

Światło zielone u tych roślin poprzez system fotoreceptorowy fikochromowy działa również stymulując na ich wzrost, rozwój i metabolizm. Dotychczas

wyizolowano fikochrom a, który pochłania światło zielono-żółte, o długościach fal 575–580 i 630 nm, fikochrom b absorbujący światło niebiesko-zielone o długościach fal 510 i 570 nm i fikochrom c pochłaniający światło tylko zielone w zakresie fal 545–560 nm, a najczęściej 550 nm. Natomiast czerwone światło, zwłaszcza u sinic działa odwrotnie, to jest hamująco na aktywność biologiczną fikochromu, szczególnie na jego odmiany b i c (Björn 1979, Dring 1988, Senger 1987).

Z dotychczasowych badań wynika, że rośliny, a zwłaszcza glony, mogą absorbować kilka różnych pasm (długości fal) światła słonecznego przez jeden lub kilka rodzajów fotoreceptorów, które funkcjonalnie mogą ze sobą współdziałać synergistycznie lub antagonistycznie, albo nie wywierają na siebie żadnego wpływu. Przykładem współdziałania synergistycznego jest wzmocnienie przez światło niebieskie reakcji biosyntezy antocyjanin w siewkach sorga (*Sorghum vulgare*) stymulowanego przez promieniowanie ultrafioletowe o zakresie UV-A. Innym przykładem jest korzystne współdziałanie fitochromu z kryptochromem, zwłaszcza u niektórych roślin naczyniowych i glonów z grupy brunatnic, krasnorostów i zielenic w stymulacji biosyntezy antocyjanin i flawonoidów. Na glony z rodzaju *Mougeotia* i *Spirogyra* (zielenice) oraz *Dictyota* (brunatnice) jednocześnie działa stymulująco światło niebieskie i czerwone, zaś na *Rhodochorton* (krasnorosty) i *Volvox* (zielenice) światło niebieskie i zielone, co wskazywałoby na ewentualne istnienie w nich kilku rodzajów fotoreceptorów prawdopodobnie w formie kompleksu. Również stymulacja w niektórych sinicach i krasnorostach wytwarzania fikoerytryny pod wpływem światła zielonego oraz fikocyjaniny pod działaniem czerwonego jest jednocześnie przykładem ich synergizmu i adaptacji chromatycznej (Dring 1988, Hart 1988, Kopcewicz i współaut. 1992, Senger 1987).

W związku z dotychczasowym słabym poznaniem szczegółowej struktury chemicznej fiko- i kryptochromów są przypuszczenia, że analogicznie do fitochromu występują one w dwóch formach molekularnych, na przykład A i B, różniących się strukturą wewnętrzną i być może konformacją, gdzie odmiana A działa aktywnie bądź stymulująco na procesy biologiczne, zaś forma B wywołuje efekty odwrotne. Konwersja formy A do B zachodzi pod wpływem światła niebieskiego bądź zielonego, zaś proces odwrotny, to jest B do A, może odbywać się w ciemności lub pod wpływem światła o działaniu antagonistycznym, albo za pomocą czynnika termicznego, na przykład niskich bądź podwyższonych temperatur (Hart 1988, Kopcewicz i współaut. 1992, Senger 1984, 1987).

#### WPLYW CZERWIENI I DALEKIEJ CZERWIENI NA GLONY

U glonów po raz pierwszy stwierdzono obecność fotoreceptora fitochromowego w komórkach zielenicy z rodzaju *Mougeotia*, u której w połowie lat osiemdziesiątych wykazano także występowanie fotoreceptora kryptochromowego (Gabryś 1985, Hart 1988, Haupt 1982). Aktywność biologiczna systemu fitochromowego u glonów i roślin naczyniowych jest w zasadzie prawie taka sama z tą

różnicą, że na glony przeważnie światło czerwone a na ramienice odwrotnie — daleka czerwień działają bardziej intensywnie stymulująco na ich reprodukcję płciową, biosyntezę kwasów nukleinowych i białek oraz proces fotosyntezy (Björn 1979, Dring 1988, Senger 1987). Bardzo szczegółowe informacje naukowe odnośnie aktywności morfogenetycznej i metabolicznej fitochromu u roślin naczyniowych zawierają publikacje Kopcewicza (1979, 1980) i wspólna z innymi autorami jego monografia (Kopcewicz i współaut. 1992). Natomiast skrótkowe informacje na temat glonów należących do różnych grup taksonomicznych są zawarte w tabeli 1.

Światło czerwone poprzez system fitochromowy działa stymulująco na przepuszczalność cytomembran plazmatycznych, zwłaszcza na transport aktywny przez nie metabolitów oraz na wartość ich biopotencjału i plastyczność. W zależności od gatunku rośliny czerwień może działać na błony depolaryzująco lub hiperpolaryzująco, a także na zmiany struktury i biochemizmu kanałów jonowych i aktywność białek nośnikowych oraz enzymów uczestniczących w transporcie aktywnym. Stwierdzono istotny wpływ aktywujący światła między innymi na transport jonów:  $H^+$ ,  $K^+$ ,  $Cu^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  i  $PO_4^{3-}$ , zwłaszcza przez plazmolemmę i tonoplazmę. Działanie to polega głównie na aktywacji pomp jonowych działających przy udziale enzymów ATP-az. Dotychczas u wielu gatunków roślin naczyniowych, a także glonów, na przykład z rodzaju *Chlorella*, *Nitella*, *Mesotaenium*, *Mougeotia*, wykazano stymulujący wpływ światła czerwonego na pobieranie i kumulację jonów wapniowych, potasowych, fosforanowych. Pod wpływem światła czerwonego następuje aktywacja kanałów jonowych w plazmolemmie poprzez stymulację tworzenia się, podobnie jak w komórkach zwierzęcych, diacyloglicerolu i trifosfoinozytolu spełniających funkcję przekaźników chemicznych drugiego rzędu. Najbardziej stymulująco działa światło czerwone na ATP-azę wapniową, która odgrywa podstawową rolę w transporcie i akumulacji jonów wapniowych w plazmolemmie, retikulum endoplazmatycznym, mitochondriach i wrzecionie kariokinetycznym komórki (Hart 1988, Kopcewicz i współaut. 1992, Nowak 1988, Senger 1987).

U roślin światło czerwone poprzez system fitochromowy za pośrednictwem cyklicznego AMP, kalmodulinianu wapnia przy aktywnym współdziałaniu fitohormonów, zwłaszcza cytokinin i giberelin oraz di- i poliamin, a także innych przekaźników, prawdopodobnie acetylocholino, spełnia podstawową rolę przy aktywacji metabolicznej zewnętrznych cytomembran. Przede wszystkim działa ono stymulująco na cały szereg procesów metabolicznych, szczególnie związanych z anabolizmem, jak: fotosynteza, biosynteza kwasów nukleinowych, białek, barwników fotosyntezujących głównie chlorofili, antocyjanin, fikocyjaniny i wielu innych substancji organicznych, a także na rozwój chloroplastów. Co najmniej aktywność kilkunastu enzymów jest regulowana przez światło czerwone za pośrednictwem cAMP poprzez kompleks kalmodulinowapniowy. Przykładem takich enzymów są: fosfokinazy NADu, dolicholu, kwasu asparaginowego, fruktozy,

glukozy, glicerolu, inozytolu, cyklazy i fosfodiesterazy adenylowej, reduktazy azotanowej, fosfolipaz A, ATPaz, metylaz i wielu kinaz białkowych uczestniczących w metabolizmie protein (Hart 1988, Senger 1984, 1987).

Z doświadczeń przeprowadzonych na izolowanych jądrach komórek roślinnych wiadomo, że światło czerwone aktywując formę Pr fitochromu reguluje ekspresję niektórych genów poprzez fosforylację i acetylację białek histonowych jądra i zasadowych białek chloroplastów blokujących DNA. Fitochrom za pomocą czerwieni aktywuje niektóre enzymy z klasy oksydoreduktaz, na przykład katalazę, peroksydazę, oksydazę askorbinianową, część enzymów w cyklu Calvina, oksydazę cytochromową oraz zwiększa szybkość przepływu elektronów przez półogniwa łańcucha oddechowego, co w efekcie podnosi wydajność biosyntezy ATP w procesie fosforylacji oksydacyjnej. Również proces fotooddychania jest aktywowany przez światło czerwone, które powoduje dominację cyklu glikolanowego nad glioksalowym (Hart 1988, Haupt 1982, Kopcewicz i współaut. 1992).

Światło czerwone oddziałuje także na układ przestrzenny mikrofilamentów i mikrotubul tworzących cytoszkielet komórkowy, który wywiera istotny wpływ na cały szereg procesów fizjologiczno-metabolicznych i morfogenetycznych komórki i jej organelli. Na przykład w glonie *Mougeotia* czerwień stymuluje aktywność fotosyntetyczną chloroplastu między innymi poprzez jego ruch i odpowiednie przestrzenne ustawienie się w zależności od natężenia działającego światła, jego zakresu długości fal i kąta padania. Pod wpływem światła czerwonego zwiększa się głównie biosynteza cytokinin i giberelin, zaś w niewielkim stopniu auksyn oraz ich uwalnianie z form związanych i większa jest podatność komórek na ich działanie biologiczne w procesach morfogenetycznych glonów. Czerwień stymuluje wzrost pojedynczych komórek i wielokomórkowych plech, ich podziały, tworzenie się w nich ryzoidów, różnego rodzaju wyrostków, na przykład włosków, wici oraz wytwarzanie gamet i zarodników, a także ich uwalnianie do wodnego środowiska. Natomiast daleka czerwień z wyjątkiem ramienic generalnie działa antagonistycznie, to znaczy wywołuje efekty biologiczne odwrotne w stosunku do czerwieni za pośrednictwem tego samego fitochromu (Gabryś 1985, Hart 1988, Senger 1987).

#### AKTYWNOŚĆ BIOLOGICZNA ŚWIATŁA NIEBIESKIEGO I ULTRAFIOLETOWEGO U GLONÓW

Światło niebieskie i ultrafioletowe (UV-A) przede wszystkim oddziałuje na wzrost, rozwój, reprodukcję i metabolizm glonów i grzybów, czyli roślin ewolucyjnie najstarszych, zaś w mniejszym stopniu na rośliny naczyniowe, u których procesy te są pod fotokontrolą przeważnie czerwieni i dalekiej czerwieni za pośrednictwem systemu fitochromowego (Hart 1988, Senger 1987).

Ultrafiolet o długościach fal poniżej 300 nm działa destrukcyjnie na struktury komórkowe i molekularne powodując inhibicję wzrostu, rozwoju i metabolizmu, zwłaszcza kwasów nukleinowych, białek i porfiryn oraz fotosyntezy u wszystkich

roślin, zaś w przypadku wielu roślin lądowych nawet śmierć. Natomiast bliski ultrafiolet (UV-A) o długościach fal od 300 do 370 nm na niektóre grzyby i glony, zwłaszcza żyjące w głębszych warstwach wody, działa stymulująco na ich wzrost, rozwój i metabolizm poprzez system fotoreceptorowy, prawdopodobnie analogiczny do kryptochromów światła niebieskiego. U tych roślin pod wpływem UV-A stwierdzono także intensywną stymulację zawartości barwników flawonoidowych, antocyjaninowych, niektórych karotenoidowych oraz melaninopodobnych. Promieniowanie UV jest silnie pochłaniane przez kwasy nukleinowe, białka i związki aromatyczne, zwłaszcza fenolowe (Hart 1988, Kopcewicz i współaut. 1992, Senger 1987).

Światło niebieskie poprzez system receptorowy kryptochromowy, analogicznie jak światło czerwone, generalnie stymuluje procesy metaboliczne głównie o charakterze anabolicznym, a najbardziej efektywnie i najczęściej jednokierunkowo działa na glony i grzyby (Dring 1988, Senger 1987). Konkretnie przykłady takiego działania na glony zawiera tabela 1.

Pod wpływem światła niebieskiego zachodzi stymulacja biosyntezy kwasów nukleinowych, białek, chlorofili, karotenoidów, flawonoidów i fikoerytryny. Światło niebieskie aktywuje procesy fotosyntezy i oddychania komórkowego. Najbardziej wrażliwe na działanie światła niebieskiego są karotenoidy, które przeważnie posiadają aż trzy maksima absorpcji w zakresie fal 400–500 nm. Pod wpływem światła niebieskiego w błonach cytoplazmatycznych, zwłaszcza plazmolemme i błonach okalających chloroplasty i mitochondria, dochodzi do aktywacji ich biopotencjałów, struktury chemicznej kanałów jonowych i transportu aktywnego przez nie metabolitów. Na przykładzie zielenic z rodzaju *Chlorella* i *Acetabularia* oraz krasnorostów z rodzaju *Acrochaetium* i *Cyanidium* stwierdzono, że światło niebieskie stymuluje syntezę bądź aktywność wielu enzymów, jak reduktazy azotanowej, dehydrogenaz: glukozo-6-fosforanowej, glukozo-6-fosfoglukonowej, jabłczanowej i fosfoglicerynoaldehydowej, karboksylazy fosfoenolpirogrotonianowej, karboksylazy/oksygenazy difosforanorybulozowej (Brachet i współaut. 1970, Clauss 1968, Dring 1988, Hart 1988, Haupt 1982, Lobban i współaut. 1981, Ruythers 1988, Schmid i współaut. 1987, Senger 1980, 1984, 1987, Steinmüller i Zetsche 1984, van der Velde i współaut. 1975, 1978).

U licznych gatunków glonów należących do zielenic, brunatnic, krasnorostów i chryzofitów światło niebieskie stymuluje podziały komórek, ich dyferencjacje, rozwój chloroplastów i całej plechy, a także procesy reprodukcji, zwłaszcza tworzenie się gamet i spor oraz kiełkowanie zarodników. W przypadku niektórych roślin, zwłaszcza glonów rosnących na różnych głębokościach ekosystemów wodnych i w różnych strefach klimatyczno-geograficznych, procesy morfogenetyczne i metaboliczne są kontrolowane równolegle przez fotoreceptory fitochromowe za pomocą światła czerwonego i kryptochromowe przez światło niebieskie o znacznie większym natężeniu w stosunku do czerwonego. Ponadto przez część glonów jest pochłaniane światło niebieskie o właściwościach aktywujących poprzez flawoproteinę, zaś żółte o działaniu hamującym absorbuje plastocyjanina

Tabela 1 (część pierwsza)

Wpływ długości fal świetlnych na wzrost, rozwój, reprodukcję i metabolizm glonów

Typy i rodzaje glonów	Efektowne kolory światła	Procesy biochemiczno-fizjologiczne, morfogenetyczne i reprodukcyjne kontrolowane przez światło	Według pozycji literatury
<i>Chlorophyta</i> — zielonice			
<i>Chlorella</i>	niebieski	Stymulacja wzrostu, podziałów i dyferencjacji komórek, ich osmo-regulacji i tworzenia się w plechach ryzoidów. Aktywacja biosyn-tezy chlorofili i karotenoidów, formowania się chloroplastów oraz stymulacja licznych enzymów katalizujących procesy fotosyntezy i oddychania komórkowego. Stymulacja wzrostu wielokomórko-wej plechy, indukcja tworzenia się gamet i spor oraz uwalniania ich do środowiska. Aktywacja biosyntezy kwasów nukleinowych i białek, fitohormonów wzmagających metabolizm oraz transportu aktywnego przez plazmatyczne cytomembrany.	Brachet i współaut. 1970, Carroll i współaut. 1970, Dring 1988, Du-rant i współaut. 1968, Epel i współaut. 1966, Forster i współ-au-t. 1984, Gabrys 1985, Giles 1970, Humbeck i współaut. 1988, Kirk i współaut. 1985, Lipps 1973, Lopez i współaut. 1988, 1989, Nagata 1973, Roscher i współaut. 1986, Ruythers 1988, Schmid i współaut. 1987, Senger 1984, 1987, Senger i współaut. 1981, 1986, Shevlin i współaut. 1977, Shihara 1958, Taylor i współaut. 1967, Terborgh 1965, Thomas i współaut. 1975, Thom-son i współaut. 1985, Veski i współaut. 1977, Virgin 1978, Wal-len i współaut. 1971.
<i>Scenedesmus</i>	niebieski		
<i>Chlorogonium</i>	niebieski		
<i>Chlamydomonas</i>	niebieski		
<i>Acetabularia</i>	niebieski		
<i>Spirogyra</i>	niebieski		
<i>Prototheca</i>	niebieski		
<i>Volvox</i>	niebieski		
<i>Mougeotia</i>	niebieski	W przypadku wielu gatunków zielenic światło żółte bądź czerwone na wyższej wymienione procesy w stosunku do niebieskiego działają hamująco.	
<i>Bryopsis</i>	niebieski		
<i>Monostroma</i>	niebieski		
<i>Chlamydomonas</i>	niebieski/żółty	Na te gatunki zielenic światło zielone bądź czerwone działają stymu-lująco na wzrost, rozwój, reprodukcję i metabolizm, zaś daleka czerwien wywołuje efekty odwrotne.	
<i>Chlorella</i>	niebieski/żółty		
<i>Protosiphon</i>	niebieski/żółty		
<i>Volvox</i>	zielony		
<i>Spirogyra</i>	czerwony/daleka czerwien		
<i>Mougeotia</i>	czerwony/daleka czerwien		
<i>Ulva</i>	czerwony/daleka czerwien		
<i>Trebouxia</i>	czerwony/daleka czerwien		
<i>Mesotaenium</i>	czerwony/daleka czerwien		
<i>Dunaliella</i>	czerwony/daleka czerwien		



Tabela 1 (część druga)

Typy i rodzaje glonów	Efektywne kolory światła	Procesy biochemiczno-fizjologiczne, morfogenetyczne i reprodukcyjne kontrolowane przez światło	Według pozycji literatury
<p><i>Cyanophyta</i> — sinice  <i>Fremyella</i>  <i>Tolythrix</i>  <i>Phormidium</i>  <i>Nostoc</i>  <i>Anacystis</i>  <i>Anabaena</i></p>	<p>zielony/czerwony  zielony/czerwony  zielony/czerwony  zielony/czerwony  zielony/czerwony  czerwony/daleka czerwien</p>	<p>Generalnie u sinic światło zielone działa stymulująco na procesy biochemiczno-fizjologiczne, morfogenetyczne i reprodukcyjne, zaś czerwone bądź daleka czerwien powodują efekty odwrotne. U nielicznych gatunków, na przykład z rodzaju <i>Anabaena</i>, czerwien stymuluje, a daleka czerwien hamuje wyżej wymienione procesy.</p>	<p>Björn 1979, Braune 1979, Dring 1988, Fujita i współaut. 1960, Haury i współaut. 1977, Lazaroff i współaut. 1961, Ohki i współaut. 1979, 1980, Reddy i współaut. 1981, Robinson i współaut. 1970, Vogelmann i współaut. 1978.</p>
<p><i>Chrysophyta</i> — chryzofity  <i>Ochromonas</i>  <i>Vaucheria</i>  <i>Chaetoceros</i></p>	<p>niebieski/zielony  niebieski  niebieski (?)</p>	<p>U chryzofitów głównie światło niebieskie stymuluje, a zielone w nielicznych przypadkach osłabia ich procesy wzrostu, rozwoju i metabolizmu.</p>	<p>Dring 1988, Gostan i współaut. 1986, Humphrey 1983, Kataoka 1987, Senger 1984, Veski i współaut. 1977.</p>
<p><i>Cryptophyta</i> — kryptofity  <i>Cryptomonas</i></p>	<p>zielony</p>	<p>Kryptofity stanowią grupę systematyczną glonów, u których światło zielone jest siłą pobudzającą procesy biochemiczno-fizjologiczne, morfogenetyczne i reprodukcyjne.</p>	<p>Dring 1988, Senger 1984, 1987, Veski i współaut. 1977.</p>
<p><i>Pyrrophyta</i> — tobołki  <i>Prorocentrum</i>  <i>Scyrrypsiella</i></p>	<p>zielony  zielony</p>	<p>Podobne jak u kryptofitów światło zielone jest główną siłą aktywującą procesy życiowe i morfogenetyczne tobołków, na przykład, wzrostu i podziału komórek, kielkowania spor, biosyntezy chlorofili, barwnika perydyniny.</p>	<p>Binder i współaut. 1986, Dring 1988, Fausti i współaut. 1982, Senger 1980, 1984, 1987.</p>
<p><i>Euglenophyta</i> — eugleniny  <i>Euglena</i></p>	<p>biały (różne kolory)</p>	<p>Eugleniny charakteryzują się tym, że do stymulacji ich wzrostu, rozwoju i metabolizmu jest potrzebne światło białe, czyli cały zakres długości jego fal, a głównie niebieskie i czerwone, zaś w mniejszym stopniu zielone.</p>	<p>Dring 1988, Eberly i współaut. 1986, Forward i współaut. 1968, Kaufman i współaut. 1982, Senger 1980.</p>

Tabela 1 (część trzecia)

Typy i rodzaje glonów	Efektywne kolory światła	Procesy biochemiczno-fizjologiczne, morfogenetyczne i reprodukcyjne kontrolowane przez światło	Według pozycji literatury
<p><i>Rhodophyta</i> — krasnorosty  <i>Acrochaetium</i>  <i>Cyanidium</i>  <i>Delesseria</i>  <i>Rhodochorton</i>  <i>Bangia</i>  <i>Porphyra</i>  <i>Corallina</i></p>	<p>niebieski  niebieski  niebieski ?  niebieski  zielony  czerwony/daleka czerwien  czerwony/daleka czerwien</p>	<p>Prawdopodobnie w większości gatunków krasnorostów światło niebieskie i bliski ultrafiolet (UV-A) działają stymulująco na ich wzrost, rozwój, reprodukcję i metabolizm. U niektórych gatunków zamiast światła niebieskiego kolory zielony bądź czerwony aktywują wyżej wymienione procesy. Przeważnie u tych gatunków krasnorostów daleka czerwien działa hamująco na ich morfogenezę i procesy życiowe.</p>	<p>Charnofsky i współaut. 1982, Dring 1967, 1988, Dring i współaut. 1975, 1983, Lopez i współaut. 1989, Lüning 1980, 1981, Rentschler 1967, Richardson 1970, Stabenau 1972, Velde i współaut. 1975, 1978, Vesik i współaut. 1977.</p>
<p><i>Charophyta</i> — ramienice  <i>Chara</i>  <i>Nitella</i></p>	<p>czerwony/daleka czerwien  czerwony/daleka czerwien</p>	<p>W przypadku ramienic daleka czerwien działa stymulująco na procesy fizjologiczno-metaboliczne i morfogenetyczne, zaś czerwone światło powoduje efekty odwrotne.</p>	<p>Dring 1988, Rethy 1968, Sokol i współaut. 1986, Takatori i współaut. 1971.</p>
<p><i>Phaeophyta</i> — brunatnice  <i>Desmorrhizum</i>  <i>Dicryota</i>  <i>Ascophyllum</i>  <i>Laminaria</i>  <i>Macrocystis</i>  <i>Pelvetia</i>  <i>Petalonia</i>  <i>Scytosiphon</i>  <i>Dicryota</i>  <i>Nereocystis</i></p>	<p>niebieski  niebieski i czerwony  niebieski  niebieski  niebieski  niebieski ?  niebieski  niebieski  czerwony  czerwony/daleka czerwien</p>	<p>U brunatnic, podobnie jak u zielenic, generalnie z nielicznymi wyjątkami światło niebieskie aktywuje procesy fizjologiczno-metaboliczne, morfogenetyczne i reprodukcyjne, zaś daleka czerwien w wielu przypadkach działa hamująco. Znane są gatunki brunatnic, na przykład z rodzaju <i>Dicryota</i>, u których stymulująco na ich procesy życiowe działa jednocześnie światło niebieskie i czerwone, zaś hamująco daleka czerwien.</p>	<p>Dring 1988, Duncan i współaut. 1980, Kumke 1973, Lobban i współaut. 1981, Lockhart 1982, Lüning 1980, 1981, 1986, Lüning i współaut. 1973, 1975, 1978, Müller i współaut. 1976, Terry i współaut. 1980.</p>

utleniona za pośrednictwem flawiny. Obie te chromoproteiny szczególnie u glonów najprawdopodobniej są elementami budującymi niektóre kryptochromy (Dring 1988, Hart 1988, Senger 1980, 1984, 1987).

#### DZIAŁANIE AKTYWUJĄCE ŚWIATŁA ZIELONEGO NA NIEKTÓRE GLONY

Światło zielone działa aktywująco na procesy morfogenezy i metabolizmu u licznych gatunków sinic, kryptofitów i tobołków, a sporadycznie u krasnorostów i zielenic poprzez system receptorowy fikochromowy. U tych glonów zieleni, podobnie jak światło czerwone bądź niebieskie, działa stymulująco na wzrost, podziały i różnicowanie się komórek oraz metabolizm kwasów nukleinowych, białek, węglowodanów i lipidów. Pod działaniem zieleni następuje aktywacja błon cytoplazmatycznych u wymienionych glonów, zwłaszcza ich aktywnego transportu, biosyntezy barwników fotosyntezujących (chlorofili i karotenoidów) i fikobilin, a najbardziej fikocytryny u sinic, kryptofitów i krasnorostów oraz fotosyntezy i oddychania, a także stymulacja tworzenia się gamet i ich zapłodnienia oraz kiełkowania spor (Binder i Anderson 1986, Björn 1979, Braune 1979, Diakoff i Scheibe 1975, Faust i Talpasy 1982, Haupt 1982, Reddy i Talpasy 1981, Scheibe 1972, Veski i Jeffrey 1977). W przypadku sinic odwrotnie niż światło zielone działa czerwień, która hamuje wyżej wymienione procesy, podobnie jak ciemność (Björn i Björn G. S. 1980, Dring 1988, Ohad i współaut. 1980, Senger 1987). Mechanizm aktywującego działania światła zielonego na niektóre gatunki glonów jest prawdopodobnie taki sam, jak światła czerwonego bądź niebieskiego, a konkretne przykłady zawiera tabela 1.

Spośród glonów oryginalną grupę taksonomiczną stanowią eugleniny, zwłaszcza z rodzaju *Euglena*, u których aktywująco na morfogenezę, reprodukcję i metabolizm działa cały zakres długości fal światła białego. Okazało się jednak, że poszczególne procesy są stymulowane przez odpowiednie czasami skrajnie różniące się długości fal (kolory) światła. Na przykład biosynteza chlorofilu oraz intensywność procesów redoksowych, zwłaszcza łańcucha oddechowego, jest najsilniej stymulowana przez światło niebieskie i czerwone. Świadczy to o uniwersalnych możliwościach euglenin, z których ewolucyjnie wywodzą się wszystkie pozostałe grupy taksonomiczne glonów, do wykorzystywania całości światła białego w procesach wzrostu, rozwoju, rozmnażania i metabolizmu (Dring 1988, Eberly i współaut. 1986, Hart 1988, Kaufman i Lyman 1982, Senger 1987).

Natomiast wszystkie pozostałe grupy systematyczne glonów oraz rośliny naczyniowe w trakcie rozwoju ewolucyjnego oraz odmiennych warunków środowiska ich życia wyspecjalizowały się do pochłaniania przeważnie tylko ściśle określonych długości fal światła spośród całej gamy kolorów, które działają stymulująco bądź hamująco na ich morfogenezę, reprodukcję i procesy fizjologiczno-metaboliczne (Dring 1988, Hart 1988, Hoopen i współaut. 1983, Kopewicz i współaut. 1992, Ohad i współaut. 1980, Senger 1987).

## PODSUMOWANIE

Głony pro- i eukariotyczne w porównaniu do grzybów i roślin naczyniowych charakteryzują się znacznie większą różnorodnością fotoreceptorów, zarówno biorących czynny udział w pochłanianiu światła w procesie fotosyntezy, jak i pozostałych na przykład fitochrom, kryptochrom, fikochrom i innych bliżej nie poznanych, które odgrywają podstawową rolę w fotokontroli procesów wzrostu, rozwoju, reprodukcji i metabolizmu. Ta duża różnorodność form chemicznych fotoreceptorów u glonów żyjących w różnych typach ekosystemów wodnych, znajdujących się w bardzo odmiennych strefach geograficzno-klimatycznych Ziemi jest spowodowana głównie specyficznymi i nieraz bardzo krańcowymi i trudnymi warunkami fizykochemicznymi środowiska ich życia. Jednocześnie to zróżnicowanie form fotoreceptorów u glonów zdolnych do wybiórczego pochłaniania odpowiednich pasm światła świadczy o ogromnych możliwościach adaptacyjnych, modulacyjnych, regulacyjnych i kontrolujących za pomocą światła do różnego typu środowisk przyrodniczych (Dring 1988, Hart 1988, Lüning 1986, Senger 1984, 1987).

Światło w rozwoju ewolucyjnym roślin odegrało pierwszoplanową rolę, a aktywność biologiczna ich fotoreceptorów stanowi bardzo dobry przykład efektywnego działania czynników świetlnych na procesy ewolucji na poziomie molekularnym komórki. W rozwoju najbardziej pierwotnych form życia istotną rolę odegrało najpierw wysokoenergetyczne światło krótkofalowe (bliski ultrafiolet i niebieskie) przenikające najgłębiej do środowiska wodnego. Fotoreceptory pochłaniające tego rodzaju światło, jak: kryptochrom, mikochrom i inne przetrwały do dzisiaj i funkcjonują współcześnie, głównie u roślin wodnych, zwłaszcza glonów i wielu gatunków grzybów, które należą do najstarszych ewolucyjnie organizmów plechowych. Po utworzeniu się atmosfery ziemskiej część roślin przestawiła się na życie lądowe, gdzie główną siłą napędową w ich wzroście, rozwoju i metabolizmie jest przeważnie światło czerwone, zaś antagonistą tego działania — daleka czerwień, które działają poprzez fotosystem fitochromowy (Dring 1988, Haupt 1982, Lüning 1981, 1986, Senger 1980, 1984, 1987).

## PHOTOCNTROL OF GROWTH DEVELOPMENT AND METABOLISM IN ALGAE

## Summary

The pro- and eucaryotic algae are characterized by a considerable greater heterogeneity of their photoreceptors than fungi and higher plants. This concerns both the photoreceptors that are active in the primary steps of photosynthesis and those like phytochrome, cryptochrome, phycochrome etc. involved in photocontrol of growth, development, reproduction and metabolism of algae. This large variety of chemical forms of photoreceptors in the algae living in different types of aquatic ecosystems, and in various climatic and geographical zones, is caused mainly by specific, often very difficult,

physicochemical environment conditions. Simultaneously, the fact that these different forms of photoreceptors are able to absorb selectively the light of appropriate wavelength testifies to the enormous adaptability of algae to various types of natural environment, owing to their capacity to utilize the electromagnetic energy of light for modulation, regulation and control of their life processes.

## LITERATURA

- Binder B.J., Anderson D.M., 1986. *Nature* 322, 659–661.
- Björn L.O., 1979. *Rev. Biophys.* 12, 1–23.
- Björn G.S., Björn L.O., 1976. *Physiol. Plant.* 36, 297–304.
- Björn L.O., Björn G.S., 1980. *Photochem. Photobiol.* 32, 849–852.
- Brachet J., Bonotto S., 1970. *Biology of Acetabularia*. Acad. Press, London 171–199.
- Braune W., 1979. *Arch. Microbiol.* 122, 289–295.
- Carroll J.W., Thomas J., Dunaway C., Kelly J.C., 1970. *Photochem. Photobiol.* 12, 91–98.
- Charnofsky K., Towill L.R., Sommerfeld M.R., 1982. *J. Phycol.* 18, 417–422.
- Clauss H., 1968. *Protoplasma* 65, 49–80.
- Diakoff S., Scheibe J., 1975. *Physiol. Plant.* 34, 125–128.
- Dring M.J., 1967. *Nature* 215, 1411–1412.
- Dring M.J., 1988. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39, 157–174.
- Dring M.J., Luning K., 1975. *Zeitsch. Pflanzenphysiol.* 75, 107–117.
- Dring M.J., West J.A., 1983. *Planta* 159, 143–150.
- Duncan M.J., Foreman R.E., 1980. *J. Phycol.* 16, 138–142.
- Durant J.P., Spratling L., O'Kelley J.C., 1968. *J. Phycol.* 4, 356–362.
- Eberly S.L., Spemulli G.H., Spemulli L.L., 1986. *Arch. Biochem. Biophys.* 245, 338–347.
- Epel B., Krauss R.W., 1966. *Biochim. Biophys. Acta* 120, 73–83.
- Faust M.A., Sager J.C., Meeson B.W., 1982. *J. Phycol.* 18, 349–356.
- Forward R., Davenport D., 1968. *Science* 161, 1028–1029.
- Foster K.W., Saranak J., Patel N., Zarilla G., Okabe M., 1984. *Nature* 311, 756–759.
- Fujita Y., Hattori A., 1960. *Plant Cell Physiol.* 1, 293–303.
- Gabryś H., 1985. *Planta* 166, 134–140.
- Giles K.L., 1970. *Can. J. Bot.* 48, 1343–1346.
- Gostan J., Lechuga-Deveze C., 1986. *J. Phycol.* 22, 63–71.
- Gumiński S., 1989. *Wiad. Bot.* 33, 143–151.
- Hart W.W., 1988. *Light and Plant Growth*, s.248, Unwin Hyman, London .
- Haupt W., 1982. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 205–233.
- Haury J.F., Bogorad L., 1977. *Plant Physiol.* 60, 835–839.
- Hoopen A., Bos S., Breeman A.M., 1983. *Mar. Ecol. Progr.* 13, 285–294.
- Humbeck K., Hoffman B., Senger H., 1988. *Planta* 173, 205–212.
- Humphrey G.H., 1983. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Progr.* 66, 49–67.
- Kataoka H., 1987. *Plant Cell Physiol.* 28, 61–71.
- Kaufman L.S., Lyman H., 1982. *Plant Sci. Lett.* 26, 293–299.
- Kirk M.M., Kirk D.L., 1985. *Cell* 41, 419–428.
- Kopcewicz J., 1979. *Post. Biochem.* 25, 211–228.
- Kopcewicz J., 1980. *Wiad. Bot.* 24, 67–84.
- Kopcewicz J., Tretyn A., Cymerski M., 1992. *Fitochrom i morfogeneza roślin*. s.250, PWN, Warszawa.
- Kumke J., 1973. *Zeitsch. Pflanzenphysiol.* 70, 191–210.
- Lazaroff N., Vishniac W., 1961. *J. Gen. Microbiol.* 25, 365–374.
- Lipps M.J., 1973. *J. Phycol.* 9, 237–242.
- Lobban C.S., Weider M., Lüning K., 1981. *Zeitsch. Pflanzenphysiol.* 105, 81–85.

- Lockhart J.C., 1982. *Phycologia* 21, 264–272.
- López-Figueora F., Niell F.X., 1988. *Rev. Esp. Fisiol.* 44, 287–293.
- López-Figueora F., Niell F.X., 1989. *Photochem. Photobiol.* 50, 263–268.
- López-Figueora F., Niell F.X., 1989. *Physiol. Plant.* 76, 391–396.
- López-Figueora F., Perez R., Niell F.X., 1989. *J. Photochem. Photobiol.* 4, 185–191.
- Lüning K., 1980. *J. Phycol.* 16, 1–15.
- Lüning K., 1981. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 94, 401–417.
- Lüning K., 1981. *Brit. Phycol. J.* 16, 379–393.
- Lüning K., 1986. *Brit. Phycol. J.* 21, 269–273.
- Lüning K., Dring M.J., 1973. *Brit. Phycol. J.* 8, 333–338.
- Lüning K., Dring M.J., 1975. *Mar. Biol.* 29, 195–200.
- Lüning K., Neushul M., 1978. *Mar. Biol.* 35, 297–309.
- Müller S., Clauss H., 1976. *Zeitsch. Pflanzenphysiol.* 78, 461–465.
- Nagata Y., 1973. *Plant Cell Physiol.* 14, 543–554.
- Nowak J.Z., 1988. *Acta Physiol. Pol.* 39, 1–52.
- Ohad I., Schneider H.J., Gendel S., Bogorad L., 1980. *Plant Physiol.* 65, 6–12.
- Ohki K., Fujita Y., 1979. *Plant Cell Physiol.* 20, 1341–1347.
- Ohki K., Fujita Y., 1980. *Plant Cell Physiol.* 22, 347–353.
- Reddy P.M., Talpasyi E.R.S., 1981. *Biochem. Physiol. Pflanzen.* 176, 105–107.
- Rentschler H.G., 1967. *Planta* 76, 65–74.
- Rethy R., 1968. *Zeitsch. Pflanzenphysiol.* 59, 100–102.
- Richardson N., 1970. *J. Phycol.* 6, 215–219.
- Robinson B.L., Miller J.H., 1970. *Physiol. Plant.* 23, 461–472.
- Roscher E., Zetsche K., 1986. *Planta* 167, 582–586.
- Ruythers G., 1988. *Planta* 174, 422–425.
- Scheibe J., 1972. *Science* 176, 1037–1039.
- Schmid R., Idziak E.M., Tönnemann M., 1987. *Planta* 171, 96–103.
- Senger H. (red.), 1980. *The Blue Light Syndrome*. Springer-Verlag, Berlin, s.38–49, 495–511.
- Senger H. (red.), 1984. *The Blue Light Effects in Biological Systems*. s.588, Springer-Verlag, Berlin.
- Senger H. (red.), 1987. *Blue Light Responses: Phenomena and Occurrence in Plants and Microorganisms*, t. 1, s. 385, CRS Press, Boca Raton Florida.
- Senger H., Briggs W.R., 1981. *Photochem. Photobiol. Rev.* 6, 1–8.
- Senger H., Schoser G., 1966. *Zeitsch. Pflanzenphysiol.* 54, 308–320.
- Shevlin D.E., West J.A., 1977. *J. Phycol.* 13, 62–63.
- Shihara I. 1958. *Bot. Mag. (Tokyo)* 71, 378–385.
- Sokol R.C., Stross R.G., 1986. *J. Phycol.* 22, 403–406.
- Stabenau H., 1972. *Zeitsch. Pflanzenphysiol.* 67, 105–112.
- Steinmüller K., Zetsche K., 1984. *Plant Physiol.* 76, 935–939.
- Takatori S., Imahori K., 1971. *Phycologia* 10, 221–228.
- Taylor A.O., Bonner B.A., 1967. *Plant Physiol.* 42, 762–766.
- Terborgh J., 1965. *Nature* 207, 1360–1363.
- Terry L.A., Moss B.L., 1980. *Brit. Phycol. J.* 15, 291–301.
- Thomas J.P., O'Kelley J.C., Hardman J.K., Aldridge E.F., 1975. *Photochem. Photobiol.* 22, 135–138.
- Thompson R.J., Davies J.P., Mosig G., 1985. *Plant Physiol.* 79, 903–907.
- van der Velde H.H., Guiking P., van der Wulp D., 1975. *Zeitsch. Pflanzenphysiol.* 76, 95–112.
- van der Velde H.H., Hemrika-Wagner A.M., 1978. *Plant Sci. Lett.* 11, 145–149.
- Vesk M., Jeffrey S.W., 1977. *J. Phycol.* 13, 280–285.
- Virgin H.I., 1978. *Physiol. Plant.* 44, 241–245.
- Vogelmann T.C., Scheibe J., 1978. *Planta* 143, 233–239.
- Wallen D.G., Green H.G., 1971. *Mar. Biol.* 10, 34–43.