

ЗОРА ДАЈИЋ СТЕВАНОВИЋ*, МАРИНА МАЧУКАНОВИЋ-ЈОЦИЋ*, ДРАГАНА
РАНЧИЋ*, СВЕТЛАНА АЋИЋ*, И. ШОШТАРИЋ*, ИЛИНКА ПЕЋИНАР*

БИЉКЕ И СВЕТЛОСТ: РАСВЕТЉАВАЊЕ

Апстракт. – Сунчево зрачење и периодичност његовог деловања су од пресудног значаја за биљке. Поред свог основног и најважнијег значаја као извора енергије у процесу фотосинтезе, светлост утиче на растење, развиће и структурну организацију биљног тела, односно на испољавање морфолошких и анатомских особина биљних вегетативних и генеративних органа. Биљке поседују фоторецепторне пигменте (хлорофил, каротеноиди, фитохроми, криптохроми и други), захваљујући којима могу да осете сезонске промене у дужини трајања дана, као и да реагују на различите светлосне надражаје и различите светлосне спектре. Адаптације биљака на светлост су веома комплексне и регулисане су на генском и фитохормонском нивоу, као и преко сложеног система хелијске и међухелијске сигнализације. У случају вишка апсорбоване светлости у односу на потребе фотосинтезе, јавља се фототоксични стрес, чији су ефекти ублажавају синтезом антиоксидативних једињења, ензима и секундарних метаболита. Биљне врсте које изазивају различите промене на кожи и друге негативне ефекте код људи и животиња изложених светлости, означавају се као фототоксичне биљке. У савременим системима пољопривреде, користе се додатни извори светлости у облику асимилационих лампи или специјалне покривке ради постизања већих приноса и бољег квалитета гајених биљака.

УВОД

Светлост има пресудан утицај на биљке. Односи биљака према светлости су изузетно сложени и комплексни. У „omics“ ери (геномика, протеомика и метаболомика) савременог доба, откривају се механизми деловања светлости (различитих спектра, односно таласних дужина, интензитета и дужине трајања) на молекуларном, субцелуларном, целуларном и вишим нивоима ор-

* Пољопривредни факултет, Земун

ганизације, укључујући врсте, популације, па и читаве екосистеме.

Интензитет и квалитет Сунчевог зрачења и периодичност његовог деловања су од изузетног значаја за биљке, од стварања локалних светлосних услова станишта до глобалног утицаја на општи распоред вегетације на Земљи. Светлост има пресудан утицај на раст и развиће, стицање одговарајућих морфо-физиолошких адаптивних карактеристика и друге особине биљака.

С обзиром на значај светлости за све физиолошке процесе у биљци, а пре свега фотосинтезу, јасно је да органска продукција ових фотоаутотрофних организама зависи умногоме од светлосних услова. Светлост је, осим као извор енергије за фотосинтезу, важна у стимулсању раста и развића. Осим физиолошких адаптивних одговора, биљка се на интензитет и квалитет светлости и структурно прилагођава, што је познато као фотоморфогенетски ефекат. Уз то, светлост утиче на понашање биљака у смислу финих реверзибилних покрета (фототропизам, фотонастије), као и прилагођеност биљака на дужину трајања дана и ноћи, као и смене годишњих доба. Овако сложени феномени регулисани су мрежом унутрашње сигнализације биљке, у којој велику улогу имају одговарајући протеин-пигментни комплекси, тзв. фоторецептори, као и биљни хормони.

Без обзира што уопште узевши, биљке веома добро користе енергију апсорбоване светлости за фотосинтезу, у случајевима вишка апсорбоване светлости оне се излажу стресу. Ово је познато као фотооксидативни стрес, приликом кога се стварају високо реактивна кисеонична једињења, чији се негативан утицај ублажава било повећаном синтезом антиоксидативних ензима, било синтезом секундарних метаболита. Неки од њих, већином присутни код биљака из породице штитоноша могу да изазову код људи озбиљне иритације коже, еритеме и одложену хиперпигментацију када је кожа експонирана у односу на светлост. Такође, једна група биљака, међу којима је и кантарион, може да оралним уношењем изазове оштећења код животиња изложених светлости. Ова појава означава се као фитофототоксичност.

Све фазе у животном циклусу биљака (вегетативна и репродуктивна) зависе, у већој или мањој мери, од светлости. Она је значајна за клијање семена, временско појављивање и трајање листања, цветања, плодоношења, као и различита покретања биљака. То је нарочито важно за продукцију гајених биљака, било на отвореном пољу или у заштићеном простору.

ТАЛАСНЕ ДУЖИНЕ СУНЧЕВЕ СВЕТЛОСТИ

За енергетски баланс Земље највећи значај има зрачење таласних дужина између 290–3000 нм, а тај део спектра чини 98% емитованог Сунчевог зрачења. Део електромагнетског спектра који је значајан за биолошке процесе на Земљи се према таласним дужинама и видљивости, може поделити на:

1. краткоталасно невидљиво зрачење (100–390 нм), у оквиру ког разликујемо X и UV зрачење са изразитим мутагеним и фотодеструктивним дејствима на разне биохемијске реакције живих бића;
2. зрачење видљивог дела спектра или бела светлост или само светлост.

(390–760 нм) које има фотоенергетско дејство у процесу фотосинтезе и опште фотобиолошко дејство у различитим физиолошким реакцијама. Боја светлости зависи од таласне дужине: љубичаста је на 400–435 нм, плава на 435–490 нм, зелена на 490–574 нм, жута на 574–595 нм, наранџаста на 595–626 нм и црвена светлост на 626–750 нм; и

3. инфрацрвено зрачење (750–3000 нм) је невидљиво, има топлотно дејство и само делимично утиче на неке физиолошке процесе код биљака.

СВЕТЛОСНИ РЕЖИМ БИЉАКА И ПРОМЕНЕ СПЕКТРАЛНОГ САСТАВА СВЕТЛОСТИ

Када се биљка изложи светлости, један део светлости се одбија од површине биљног тела (рефлектује се), други се апсорбује (физиолошки активна радијација – коришћење за потребе фотосинтезе) и трећи се пропушта.

Величина рефлексије зависи од облика, дебљине и положаја биљних органа, а посебно микроморфолошких структура, присуства нежлезданих и жлезданих трихома, присуства воскова, кутикуле и других површинских карактеристика биљних органа. Пропуштање светлости прилично зависи од структуре и дебљине листа, при чему тањи листови пропуштају и до 40%, умерено дебели, сочни и мекани листови само 10–20%, а дебели, очврсли листови чак мање од 3% (највећи део апсорбују) светлости.

За биљке је најзначајнија апсорпција видљивог дела спектра таласне дужине 380–740 нм. Апсорпција зрачења је, дакле, слаба у краткоталасном, невидљивом делу спектра, а велика у видљивом, као и дуготаласном делу спектра. Краткоталасно, ултраљубичасто зрачење упијају кутикула и спољашњи суберином прожети епидермални слојеви, као и саме ћелије епидермиса. На тај начин, површинске структуре и ткива представљају ефикасан UV филтер, те свега 2–5% (најчешће мање од 1%) овог штетног зрачења стиже до дубљих слојева листа, тј. фотосинтетског ткива [1]. Листови апсорбују највећи део (60–80%) беле светлости таласне дужине 380–740 нм, која представља физиолошки активну радијацију. Светлост пролази кроз ткива листа, при чему се њена количина експоненцијално смањује (успоставља се градијент светлости) од површинских ка сваком наредном (унутрашњем) слоју ћелија мезофила. Апсорпција светлости зависи, пре свега од пигмената биљке или фоторецептора ћелија листа или других надземних органа биљке. Основни фоторецептори су хлорофили (пре свега *a* и *b*), каротеноиди, фитохроми и криптохроми.

ФОТОЕНЕРГЕТСКО ДЕЛОВАЊЕ СВЕТЛОСТИ – ФОТОСИНТЕЗА

Највећи део апсорбоване светлости биљка користи за процес фотосинтезе – стварања органских материја из неорганских. Фотосинтеза је процес којим се врши конверзија светлосне енергије у хемијску енергију. То је квалитативно најважнији биохемијски процес на Земљи јер се њиме апсорбована Сунчева светлост помоћу воде и угљен-диоксида уграђује у енергијом богате

хемијске везе унутар органских једињења. Захваљујући овом процесу биљке су значајна карика у ланцу исхране на Земљи. Процењује се да се на овај начин сваке године више од 200 милијарди тона угљеника претвори у 500 милијарди тона органских једињења. За живи свет на Земљи веома важан је споредни производ овог процеса, а то је кисеоник. Захваљујући фотосинтези за последње 2 милијарде година 5 пута се повећала количина кисеоника у ваздуху. Значај кисеоника није само у томе што омогућава дисање, већ представља и најзначајнији филтер у облику озонског слоја који спречава штетно дејство UV светлости, па до Земље доспевају само они UV зраци са већом таласном дужином од око 300 нм, тј. они који имају најслабије фотодеструктивно дејство.

За фотосинтезу су одговорне ћелијске органеле које садрже пигмент хлорофил и означавају се као хлоропласти. Просечна биљна ћелија садржи између 10 и 100 хлоропласта, а у листу може бити од 450 до 800 хиљада хлоропласта по квадратном милиметру. Унутар хлоропласта се налази сложен систем мембранских мешкова или тилакоида у којима се налази зелени пигмент хлорофил који има способност да апсорбује фотоне одређених таласних дужина видљиве светлости (у плавом и црвеном делу спектра).

Фотосинтеза може да се подели на два процеса: на процес за који је неопходна светлост – светлу фазу фотосинтезе која се одвија у тилакоидним мембранама хлоропласта, и на тамну фазу, познату као Калвинов циклус за који светлост није неопходна, а који се одвија у унутрашњости хлоропласта.

СВЕТЛА ФАЗА ФОТОСИНТЕЗЕ

Пигменти и ензими на тилакоидима заједно граде два фотосистема тзв. фотосистем I (P700) и фотосистем II (P680) [2, 3]. Сваки фотосистем има свој специфичан хлорофил с одређеном таласном дужином апсорпције. Светла фаза обухвата две узастопне, усклађене, серијски повезане фотохемијске реакције, од којих је свака везана за свој фотосистем. Фотохемијска реакција почиње апсорпцијом фотона светлости фотосистемом I. Кад молекул хлорофила апсорбује фотон светлости, његов електрон на спољној орбитали постаје побуђен и напушта молекул хлорофила. Овај електрон се затим преноси кроз низ ензимски контролисаних реакција односно на тзв. транспортни ланац електрона, који су поређани тако да електрон увек са вишег прелази на нижи енергетски ниво. Преласком са вишег на нижи енергетски ниво ослобађа се енергија која се користи за везивање фосфатне групе за молекул ADP-а чиме настаје молекул ATP-а. ATP се сматра основним једињењем које служи за складиштење енергије у целом живом свету. Синтеза ATP-а у светлој фази фотосинтезе I назива се фотофосфорилација. У току фосфорилације електрон избачен из фотосистема може да се преко низа преносилаца (транспортни ланац електрона) поново врати у фотосистем I (у процесу цикличне фосфорилације) или крајњи прималац електрона може да буде коензим NADP (оксидовани никотинамид аденин динуклеотид фосфат) који примањем електрона постаје NADPH (редуковани никотинамид аденин динуклеотид фосфат) (у процесу нецикличне фосфорилације). У овом другом случају фотосистем I надокнађује свој изгубљени елек-

трон из фотосистема II, а фотосистем II из воде. Вода се том приликом разлаже на два атома водоника и један атом кисеоника. Комбиновањем ослобођених атома кисеоника настају молекули кисеоника који се испуштају у атмосферу. Део кисеоника који се ослобађа у фотосинтези може учествовати у синтези једињења која могу бити штетна за ћелију (као што су нпр. супероксиди, водоник-пероксид,...), па се ова једињења у хлоропластима помоћу ензима супероксид дизмутазе и пероксидазе аскорбинске киселине претварају у воду и кисеоник. Водоникове јоне настале фотолизом воде прихвата NADP који постаје NADPH. У сумарној реакцији светле фазе фотосинтезе вода је заправо примарни давалац електрона, а NADP крајњи прималац електрона. Крајњи производи светле фазе су кисеоник, АТР и NADPH₂, а АТР и NADPH₂ се користе у току тамне фазе фотосинтезе. Суштина светле фазе фотосинтезе је побуђивање фоторецептора (хлорофила) фотонима светлости, чиме се добија енергија неопходна за разграђивање воде – фотолиза воде, при чему се ослобађају јони водоника, који активирају ензим за синтезу енергијом богатог једињења АТР (АТР синтетаза), док кисеоник одлази у атмосферу.

ТАМНА ФАЗА ФОТОСИНТЕЗЕ

У процес фотосинтезе се убрајају и хемијске реакције које нису директно зависне од светлости и које се могу одвијати и у мраку, а то је тзв. тамна фаза фотосинтезе у току које уз помоћ енергије ускладиштене у молекулима АТР-а и NADPH+ долази до уграђивања угљен-диоксида у молекуле шећера [2, 3]. Овај скуп реакција се назива Калвинов циклус и одиграва се у делу хлоропласта који се назива строма. Почетно једињење овог циклуса је истовремено и завршно и то је пентоза која се назива рибулозодифосфат (RuDP). Угљен-диоксид из атмосфере улази у ћелију (хлоропласте) и везује се за RuDP при чему настаје једно нестабилно једињење са 6 C атома које се разлаже на два молекула фосфоглицеринске киселине (са по три C атома) при чему настају два молекула триозе глицерат 3-фосфата (GP). GP се у присуству АТР-а и NADPH редукује до глицералдехид 3-фосфата (G3P). Овај производ се назива и 3-фосфоглицералдехид (PGAL), а негде и триоза-фосфат. Настали триоза-фосфат може у Калвиновом циклусу да ствара шећере са 4 и више угљеникових атома. Већина овако насталих молекула се користи за регенерацију RuBP тако да процес може да се настави. Само један од 6 молекула триоза-фосфата се не рециклира и кондезује се у облику хексоза фосфата, што на крају даје глукозу. У току једног циклуса у органска једињења се угради један угљеников атом из молекула угљен-диоксида. Да би настао један молекул шећера, циклус мора да се понови 6 пута.

ЗНАЧАЈ ТАЛАСНЕ ДУЖИНЕ СВЕТЛОСТИ ЗА ФОТОСИНТЕЗУ

Код биљака ефикасност фотосинтезе варира у зависности од интензитета и таласне дужине светлости, температуре и концентрације угљен-диоксида у атмосфери, а може бити у распону од 0,1% до 8% [4, 5]. Биљке обично претварају светлосну енергију у хемијску енергију са просечном ефикасношћу од 3–6%.

Није свака таласна дужина светлости подједнако добра за процес фотосинтезе. Спектар светлости при којој је могућа фотосинтеза зависи од типа и врсте пигмента који се налази у биљци. На пример, код зелених биљака, најинтензивнија фотосинтеза се одвија у подручјима љубичасто-плаве и црвене светлости. Неапсорбовани део светлосног спектра је тај који даје боју организмима, што значи да светлост зелене боје не игра велику улогу у фотосинтези биљака.

Поред хлорофила, биљке користе и друге пигменте као што су на пример каротеноиди (каротени и ксантофили). Они апсорбују плаво-зелену светлост и то су помоћни пигменти јер енергију коју апсорбују могу да предају хлорофилу а и тако повећају опсег и количину светлости коју биљка користи у фотосинтези. Имају и заштитну функцију јер преузимају вишак апсорбоване светлости краћих таласних дужина која не може бити искоришћена у фотосинтези [6].

ФОТОБИОЛОШКИ ЕФЕКАТ СВЕТЛОСТИ – ФОТОМОРФОГЕНЕЗА И ПОКРЕТИ БИЉАКА

Поред свог основног и најважнијег значаја као извора енергије у процесу фотосинтезе, светлост различитог квалитета и интензитета је стимулус за раст, развиће и структурно прилагођавање биљке и има одлучујућу улогу за реализацију морфологије и адекватну анатомску диференцијацију биљних органа у чему се огледа њено формативно деловање [7]. Многе фотоморфогенетске реакције у току развића биљака које могу бити индуковане трајањем дневне светлости представљају фотопериодизам [8]. Фотопериодизам је физиолошка реакција биљака на релативну дужину дана током 24-часовног циклуса а утиче на развојне процесе и промене морфолошких особина биљака. Процеси раста и развоја биљака су под утицајем фотопериода, кроз утицај првенствено на цветање и формирање плодова, а затим на вегетативни раст, диференцијацију и раст подземних изданака (кртола, ризома и луковица), на број и величину коренова, старење и опадање листова.

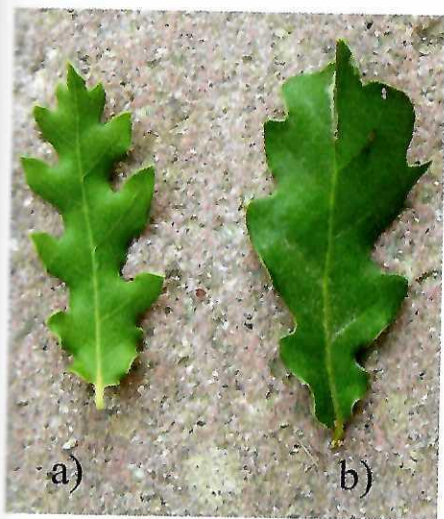
Цветнице поседују фоторецепторне пигменте, фитохроме (апсорбује црвени, тамноцрвени и плави део спектра) и криптохроме (са апсорпцијом у плавом и блиском ултраљубичастом (UV-A) [7], захваљујући којима могу да осете сезонске промене у дужини трајања дана, што повећава ефикасност физиолошких, фотопериодских реакција [8, 9, 10]. Фитохроми се налазе у свим органима биљке укључујући и корен. Светлост преко фитохрома регулише растење и развиће биљака, што је фотопериодски индуковано. Дакле фотопериодизам је реакција биљке на дужину осветљавања, тј. на трајање светла и таме. Најзад, светлост преко пигмената из групе флавоноида индукује покрете биљака што је означено као фототропизам. Фототропизам (хелиотропизам) представља раст биљака према извору светлости (позитиван фототропизам) или од извора светлости (негативан фототропизам). Постоје и покрети биљака који су осетљиви не на правац, него на интензитет светлости и означени су као фотонастије.

ФОРМАТИВНО ДЕЛОВАЊЕ СВЕТЛОСТИ (ИНДУКЦИЈА ФОТОМОРФОГЕНЕТСКИХ ПРОЦЕСА)

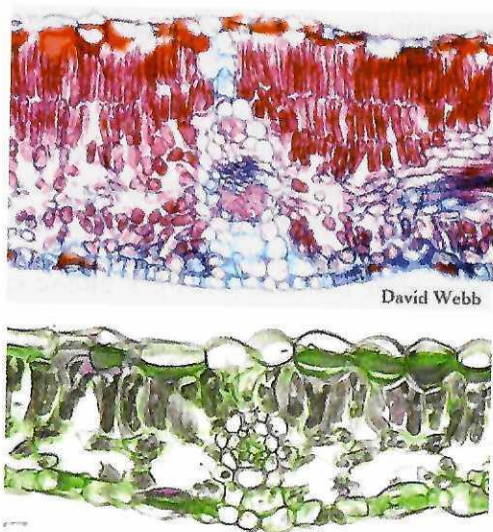
Формативно деловање светлости различитог интензитета доводи до настанка специфичних адаптивних карактеристика биљака које се огледају у морфо-анатомској диференцијацији биљних органа, тј. реализацији специфичног облика и унутрашње структуре биљке. Тако биљке, које расту у сенци (у условима недовољне количине светлости) најчешће имају издужено стабло и бледе листове. Биљке су током еволуције развиле адаптивне механизме и развиле грађу биљних органа, пре свега листова, у односу на интензитет светлости.

Биљке које расту на сунчаним и светлим стаништима јесу биљке светлости (сунца) – хелиофите, док су биљке које живе у условима мање или веће засенчености, обично из хладнијих предела и у доњим шумским спратовима биљке сенке или скиофите. До различитих делова или страна једне исте биљке, доспева светлост различитог интензитета и квалитета. Ово је нарочито изражено код дрвећа, јер горња и јужна страна круне примају много више зрачења од грана и лишћа на северној страни, у унутрашњости круне, као и на доњој ивици круне једног дрвета. Због тога постоји јасна морфо-анатомска и физиолошка разлика у адаптацијама листова светлости и листова сенке једног истог стабла, односно једне исте биљке (сл. 1).

На пример, с обзиром на морфолошку диференцијацију, код букве, јавора или храста могу јасно да се разликују листови са периферије крошње – листови светлости (хелиофитне грађе) и листови у унутрашњости крошње (скиофитне грађе) – листови сенке (сл. 2).



Слика 1. Диференцијација морфолошких карактеристика листова храста на спољашњој (а) и унутрашњој (б) позицији крошње истог стабла



Слика 2. Разлике у анатомској грађи листова: хелиофитни лист (лист светлости), горе и скиофитни (лист сенке), доле

СВЕТЛОСТ КАО РЕГУЛАТОР РАСТЕЊА И РАЗВИЋА (ФОТОПЕРИОДИЗАМ)

Многе реакције у току развића представљају фотопериодски одговор биљке на релативну дужину дана и ноћи, односно трајање годишњих доба. Светлост, дакле, регулише фотопериодске реакције код биљака као што су формирање цветова, плодоношење, опадање листова и друго.

Према прилагођености биљака на однос дужине дана и ноћи постоје биљке дугог дана и биљке кратког дана, али највећи број цветница цвета независно од дужине дана и чине групу неутралних биљака [8]. Граница између прве две групе биљака није стриктно одређена, а према неким истраживачима сматра се да биљке кратког дана захтевају осветљеност у току дана мању од 12–14 часова, док биљке дугог дана цветају само ако је дужина осветљености у току дана већа од 14 часова.

Биљке дугог дана воде порекло са северних географских ширина, где се кратак дан који спречава да дође до цветања поклапа са периодом ниских температура у току јесени и зиме па биљке цветају током касног пролећа или раног лета [8]. У категорију биљака дугог дана спадају: буника, пшеница, спанаћ, ротквица, зелена салата, овас, јечам, шећерна репа. Биљке кратког дана воде порекло из топлијих подручја, у којима се дужи дан који спречава цветање поклапа са периодом суша и периодом јаких киша. Тиме се спречава цветање у време када су еколошки услови неповољни.

Биљке кратког дана цветају када дужина ноћи превазиђе критичан период, не могу цветати током кратког трајања ноћи или услед краткотрајног излагања вештачком светлости или природној светлости месечине јер захтевају континуирани период мрака пре појаве цветања [9, 10]. У биљке кратког дана се убрајају многе биљке од пољопривредног значаја, као што су пиринач, шећерна трска, јагода, кромпир, дуван, соја, црни лук и друге.

ОРИЕНТАЦИЈСКО ДЕЛОВАЊЕ СВЕТЛОСТИ (ФОТОТРОПИЗАМ)

Кретање биљака предмет је истраживања научника вековима, од Еразмуса Дарвина крајем 18. и почетком 19. века до данашњих истраживања покрета биљака у Међународној свемирској станици. Начин на који се биљке крећу људима је толико тајанствен да је доктор Еразмус Дарвин, прадеда Чарлса Дар-



Слика 3. Позитивни фототропски покрети биљака

вина, рекао да „билке имају неколико мозгова који комуницирају с њиховим мишићима и говоре им како да расту“.

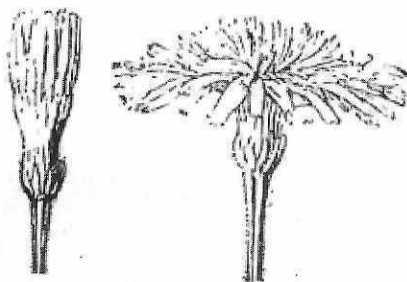
Под утицајем светлосних услова на станишту билке краткотрајно и реверзибилно мењају положај и покрећу поједине органе, пре свега листове (сл. 3). Ове промене усмереног растења или промене правца растења изданака и листова билке условљеног правцем и интензитетом светлости представљају фототропске или хелиотропске реакције на основу којих билка доводи своје органе, нарочито листове, у положај који им омогућава да оптимално искоришћавају светлост или да је избегавају. Оваквим екофизиолошким одговорима остварује се оријентацијско деловање светлости на билке [8, 11].

Билке одређених области имају способност да мењају положај листова за 90% у односу на почетну раван, и то у току дана или сезоне. Билке, код којих окретање листова (хелиотропизам) и постављање лиске у положај паралелан са зрацима има улогу заштите од штетног утицаја светлости јаког интензитета, као и рационалније коришћење светлости слабијег интензитета означене су као компасне билке, као што је сунцокрет.

До перцепције светлости долази услед разлика у апсорпцији и расипању светлости између осветљене и неосветљене стране билке. У апсорпцији учествују пигменти каротеноиди и рибофлавин [12]. До савијања и покретања биљних органа долази услед премештања хормона ауксина у подручје које је у сенци а повећана концентрација овог хормона изазива појачано издуживање засењених хелија. Највећу ефикасност у фототропском савијању показује плава светлост, при чему је највећи пик акционог спектра у плаво-љубичастом делу (400–500 нм). Зелена светлост и веће таласне дужине светлости не показују фототропски ефекат [13].

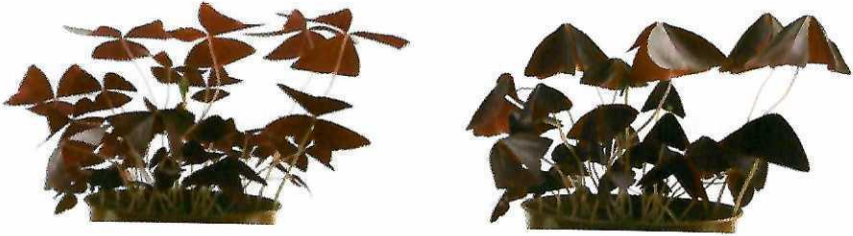
ФОТОНАСТИЈЕ

Покрети биљака до којих долази услед надражаја из животне средине називају се настије. Фотонастични покрети биљака настају услед варирања интензитета светлости и најчешће обухватају покрете листова и цветова [14]. Код маслачка и других главочика јача светлост изазива отварање, а слабија затварање цвасти. Када је тмуран и облачан дан, као и током ноћи, цвасти главице ових биљака биће затворене (сл. 4).



Слика 4. Фотонастије код маслачка
(преузето из [14])

Код киселица (*Oxalis* sp.), листови се ноћу склапају а дању отварају; то су тзв. покрети спавања (сл. 5). Фотонастије су под контролом фитохрома, мада се о самом механизму врло мало зна.



Слика 5. Код киселица, листови се ноћу склапају (десно) а дању отварају (лево)

ФОТОДЕСТРУКТИВНО ДЕЛОВАЊЕ СВЕТЛОСТИ – ФОТООКСИДАТИВНИ СТРЕС

Фотодеструктивно деловање светлости може да буде изазвано или краткоталасним ултраљубичастим зрацима или излагањем биљака интензивној светлости.

Уколико, у извесним околностима, до листа стигне велика количина светлости, која превазилази оптималне могућности његовог искоришћавања, он није у стању да је апсорбује и искористи у процесу фотосинтезе. У оваквим условима долази до фотооксидативног стреса, јер се том приликом стварају изузетно реактивни облици кисеоника (пероксид, супероксид, озон, хидрокилни јон, и други), који реагују са органским молекулима у ћелији и стварају слободне радикале који су веома токсични за ћелијске структуре. Биљке се веома добро адаптирају на услове фотооксидативног стреса, углавном преко два механизма: а) повећаном синтезом и/или активности антиоксидативних ензима, као што су супероксид дисмутаза, глутатион редуктаза, каталаза и други и б) биосинтезом и акумулацијом антиоксидативних секундарних метаболита, углавном из групе фенолних једињења, као што су флавоноиди и флавоноли. Интересантно је да реактивне кисеоничне врсте код биљака имају значај у ћелијској сигнализацији [15].

Нека од ових једињења имају и друге биолошке ефекте, као што су антимикробни. Такви су на пример кумарини, изоловани из биљака фамилије *Ariaceae*. Ова једињења доводе у контакту са кожом изложеној светлости до озбиљних еритема и општећења. Ово је познато као фототоксичност.

ФОТОТОКСИЧНЕ РЕАКЦИЈЕ

Фототоксичност подразумева тренутну или одложену запаљенску реакцију изазвану комбинацијом површинског или оралног уноса фотосензитивног агенса и изложености коже ултраљубичастом зрачењу (UVR) одговарајуће таласне дужине [16]. Ова реакција се може јавити код било које особе која је из-

ложена одговарајућој количини фотосензитивног хемијског једињења и UVR, те није имунолошка реакција. Познато је да многе билке изазивају фототоксичне реакције код неких животиња, нарочито младунаца (ждребад на пример) уколико се унесу приликом испаше или у сену.

Од давнина је познато да билке изазивају хиперпигментацију. Тако су у старом Египту још 2000. година п. н. е. пацијенти који су боловали од витилига трљани соком билке *Ammi majus* (*Apiaceae*) и били излагани сунцу. Назив који се у науци користи за групу фототоксичних једињења је псоралени, од имена врсте *Psoralea corylifolia* [17, 18], која се у индијској традиционалној медицини користила за лечење витилига.

Фурукумарини су вероватно одговор билке на гљивичне инфекције. То су трициклична једињења, која могу бити линеарне (псорален) или ангуларне (ангелицин или изопсорален) структуре [17, 19]. Линеарни фурукумарини (псоралени) имају знатно јачи фототоксични ефекат од ангуларних (ангелицини).

Фототоксичност фурукумарина се заснива на способности да апсорбују фотоне и након тога стварају краткотрајна једињења која ослобађају енергију која наноси штету ћелији [20].

Две различите, али конкурентске, реакције се дешавају када се кожа третирана псораленом изложи UV зрачењу. Псоралени имају максималну апсорпцију на 300 нм и врх акционог спектра на 335 нм. У реакцији, независној од кисеоника, UVA ексцитира псорален, што узрокује формирање ковалентне везе са једарном ДНК ћелија коже и стварање продуката који могу изазвати мутације, инхибирати синтезу ДНК и деобу ћелија, затим стимулацију меланогенезе и ћелијску смрт.

Реакције псоралена зависне од кисеоника, такође изазивају реакције. Реактивна једињења са кисеоником се формирају интеракцијама псоралена и кисеоника, као резултат фотооксидативног стреса. Ово се дешава у једру ћелије и ћелијским мембранама епителних, дермалних и ендотелијалних ћелија и у макромолекулима и субћелијским структурама цитоплазме, као што су ензими, РНК и лизозоми.

Хиперпигментација изазвана псораленом јавља се због бројних међузависних промена, при чему долази до појачаног интензитета митозе у кератиноцитима и меланоцитима. Чак долази до удвостручења броја меланоцита у року од 3 до 7 дана. Појачава се и активност тирозина у стварању меланина који се складишти унутар повећаног броја меланозома у меланоцитима.

СВЕТЛОСТ И ПОЉОПРИВРЕДА

Производња биљака у контролисаним условима односно у заштићеном простору, нарочито је повезана са регулацијом светлости, у смислу интензитета, квалитета (светлости одговарајућих таласних дужина, односно спектра), као и дужине осветљености, посебно у вези са фотопериодизмом. Постоје различити облици гајења биљака у заштићеном простору: ниски и високи тунели, пластеници (једнобродни и вишебродни) и стакленици.

Интензитет и количина светлости у пластенику зависе од трајања сунчаног дана, доба године и дана, географског положаја, положаја пластеника, врсте фолије којом су пластеници/стакленици заштићени, дебљине конструкције пластеника, итд. Погодна локација за постављање стакленика/пластеника подразумева одсуство околних објеката који стварају сенку, посебно са југоистока и југа. При томе је важно доба године у коме се производња обавља, јер је угао сунчевих зрака у односу на тло зими мањи, а лети већи. Лети је и дуже трајање обданице, већи је интензитет сунчевог зрачења и већи је број сунчаних дана.

РЕФЛЕКСИЈА СВЕТЛОСТИ (ПРИМЕНА ФОЛИЈА)

За биљке је најзначајнији видљиви део спектра, тзв. фотосинтетска активна радијација (FAR) при којој се нормално одвија фотосинтеза. При конструисању пластеника поставља се фолија, која штити од замрзавања, одржава вишу температуру у пластенику преко ноћи, смањује енергију потребну за загревање и повећава рефлексију светлости (таб. 1) у циљу повећања приноса за најмање 20%.

Табела 1. Материјали за покривке и њихова транспарентност

Материјали	Рефлексија светлости
Црне подлоге	Мање од 10%
Алумијумске подлоге	55–70%
Полу сјајне, беле подлоге	60–70%
Црно-беле подлоге	70–85%
Равне фолије беле боје	75–80%
Полистиренске фолије	75–85%
Мулар покривка	90–92%

Покривке у облику фолије имају задатак да гајеним биљкама омогуће оптималне услове за раст и у оним периодима године када им то климатски услови не дозвољавају, што се постиже преко транспарентности фолија на корисни спектар сунчевог зрачења – PAR. Материјал за покривање треба да има високу транспарентност, а идеално би било да покривни материјал пропушта 100% корисног дела сунчевог зрачења. У реалности, ови материјали пропуштају најмање 70% видљивог дела спектра, 20% ултраљубичастог и највише 10% инфрацрвеног дела спектра [21]. Избор фолије, како на отвореном пољу, тако и у заштићеном простору, логично зависи од климатских услова датог подручја, као и захтева гајене биљке према светлости и топлотном режиму.

У току летњих месеци је изражен проблем прекомерног загревања пластеника, који се решава засењавањем пластеника помоћу термоскрин фолија [22]. Код мањих објеката за засену се постављају мреже различите густине преко пластеника, што утиче на степен различитог пропуштања светлости и формирања специфичних микроклиматских услова за биљке. Основна улога мрежа тог типа је да пружају заштиту биљака од UV зрачења [23].

ТИПОВИ ВЕШТАЧКОГ ОСВЕТЉЕЊА У ЗАШТИЋЕНОМ ПРОСТОРУ

У недостатку природног извора светлости при гајењу биљака у заштићеном простору користе се додатни извори светлости у облику асимилационих лампи. Квалитет светлости игра главну улогу у изгледу и продуктивности гајених и украсних биљних врста. Црвено светло (600–680 нм), на пример, је важно за стимулисање цветања биљака дугог дана [24, 25], као и издуживање чланака на стаблу [26]. Плава светлост (380–480 нм) је важна за фототропизам [27] и отварање стома [28].

Расвета у гајењу биљака има велику улогу због могућности скраћења времена потребног за растење и развиће биљке. У савременим условима гајења биљака у заштићеном простору примењују се различити извори светлости, који имају све већу примену у односу на традиционалне начине вештачког осветљавања.

Флуоресцентне лампе

Честу употребу у гајењу биљака имају флуоресцентне лампе, које производе два до три пута више светлости него класичне сијалице за исту количину енергије. Боја светлости коју произведу одређује фосфорни премаз на унутрашњој страни сијалице. Флуоресцентне сијалице широког спектра уравнотежено производе хладну и топлу светлост па представљају реплику природног сунчевог спектра (чак 98% сунчевог спектра).

Сијалице хладног белог осветљења су добар извор плавог и жуто-зеленог спектра светлости, али су сиромашни извор црвене светлости. Биљке гајене у условима хладних белих сијалица ће најчешће бити неразвијене. Сијалице топлог белог осветљења емитују светлост наранџастог и црвеног спектра, али мање светлости у плавом и зеленом спектру. Оне се обично користе у комбинацији са сијалицама хладног, белог осветљења.

LED (light-emitting diode) лампе

LED су посебан облик полупропустљивих диода (сл. 6). Таласна дужина диоде зависи од особина полупропустљивих материјала, а емитујућа светлост може бити на таласним дужинама од UV-C (~250 нм) до IC (~1000 нм) [29] и то је извор светлости који има способност праве спектралне контроле, где поменуте таласне дужине одговарају биљним фоторецепторима што обезбеђује оптималну продукцију и утицај на морфологију и садржај примарних и секундарних биљних метаболита [30].



Слика 6. Изглед LED диода у пластеничким условима гајења

До сада постоји велики број примера коришћења LED лампи у пољопривредној производњи са великим успехом, који пре свега зависи од емитирујуће LED светлости. Новија истраживања која су користила вештачко осветљење овог типа односе се на принос, растење и развиће пшенице, кромпира и соје [31]. Matsuda et al. су показали да биљке пиринча растећи у комбинацији црвених (660 nm) и плавих (470 nm) LED лампи одржавају већи степен фотосинтезе него листови који расту само у црвеном спектру LED [32].

Метал-халогене – металхалидне сијалице

Метал-халогене сијалице се користе током раста биљака у вегетативној фази (сл. 7), због емисије првенствено плавог а затим и UV спектра зрачења [33], тако опонашајући услове спољне средине током пролећа и лета.



Слика 7. Изглед метал-халогених сијалица

За биљке је ово симулација сунчеве светлости и фотосинтезе на ступњу већем него што могу да произведу флуоресцентне лампе. Метал-халогене сијалице имају широку примену за гајење биљака, посебно са увођењем керамичких метал-халогених лампи и метал-халогених лампи широког спектра.

HPS (High Pressure Sodium) – „најпријумова сијалица“

HPS сијалице су компатибилне метал-халогеним сијалицама, јер имају квалитетну спектралну дистрибуцију осим недостатка плавог спектра светлости. Натријумска светла високог притиска се такође користе као извор светлости који је неопходан за вегетативну и репродуктивну фазу развоја биљака. Такође се могу користити као допуна осталим типовима лампи током репродуктивне фазе (подстичу цветање и рано формирање плодова), јер подразумева црвени спектар светлости, док у фази вегетативног раста утичу на издуживање интернодија. HPS натријумове (Agro and Green Power) и MX метал-халогене (HPI-T) сијалице које омогућавају узгајање биљака у условима без природног светла, комбинацијом њиховог светла.

У скорој будућности може се очекивати већа примена вештачких извора светлости, посебно у вези са сложеним реакцијама биљних фоторецептора на различите опсеге таласних дужина (спектара), како ради повећања приноса и побољшања жељених карактеристика особина биљака, тако и индукције биосинтезе специјалних биљних метаболита високе биолошке активности [34].

ЗАКЉУЧАК

Односи биљака и светлости су веома комплексни и поред утицаја квалитета и интензитета светлости на фотосинтезу, укључују и низ других ефеката, као што су формативно деловање светлости или фотоморфогенеза, затим, фотопериодизам, који представља физиолошке одговоре у онтогенетском развоју биљке под утицајем дужине дана и ноћи, и покрете биљака који су зависни од светлосних стимулуса. Разумевање сложених утицаја које светлост има на растење, развиће, адаптације биљака на услове станишта, продукцију секундарних метаболита и многе друге феномене, омогућиће већу примену вештачких извора светлости различитих спектара у гајењу биљака, као и повећању приноса и квалитета биљака у заштићеном простору.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Caldwell, M. M. Plant response to Solar Ultraviolet Radiation. In *Physiological Plant Ecology I*, Vol. 12 A (eds. O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond i H. Ziegler, pp. 169–199. Springer, Berlin (1981).
- [2] Mohr, H. and Schopfer, P. *Plant Physiology*. Springer-Verlag, Berlin–Heidelberg, 629 pp. ISBN 3-540-58016-6 (1995).

- [3] Taiz L., Zeiger E., Moller I. M., Murphz, A. *Plant Physiology and Development*, Sixth Edition, Sinauer Associates pp. 761, ISBN: 978-1-60535-255-8 (2015).
- [4] Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler H. *Physiological Plant Ecology II Water Relations and Carbon Assimilation*. Springer-Verlag, pp.747, ISBN 978-3-642-68150-9 1982.
- [5] Nobel, P. S. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*, Fourth Edition Academic Press/Elsevier, pp. 582, ISBN-13: 978-0123741431 (2009).
- [6] Lambers, H., Chapin III F. S., Pons, T. L. *Plant Physiological Ecology*, 2nd Edition New York: Springer pp. 610, ISBN 978-0-387-78341-3 (2008).
- [7] Nešković, M., Konjević, R., Ćulafić, Lj. *Fiziologija biljaka*, NNK-Internacional, Beograd (2010).
- [8] Stevanović, B., Janković, M. M. *Ekologija biljaka*. NNK International, Beograd (2001).
- [9] Mauseth, James D. In Botany, *An Introduction to Plant Biology* (3rd ed.). Sudbury, M. A.: Jones and Bartlett Learning, pp. 422–427 (2003).
- [10] Capon, B. *In Botany for Gardeners* (2nd ed.). Portland, OR: Timber Publishing. pp. 148–151 (2005).
- [11] Hohm, T., Preuten, T., Fankhauser, C. Phototropism: translating light into directional growth. *Am J of Bot* **100**: 47–59 (2013).
- [12] Chen, M., Chory, J., Fankhauser, C. Light signal transduction in higher plants. *Annual Review of Genetics* **38**, 87–117 (2004).
- [13] Esmon C. A., Pedmale U. V., Liscum E. Plant tropisms: Providing the power of movement to a sessile organism. *Int J of Develop Biol* **49**, 665–674 (2005).
- [14] Valenzeno, D., Pottier, R., Mathis, P., Douglas R. *Photobiological Techniques*. Springer Science & Business Media, 381 pp. (2012).
- [15] Dajić, Z. Salt stress, Chapter 3, in *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*, Edited by K. V. Madhava Rao and Ragavenda, A.S., Anardhan Reddy, K.. pp. 41–100 The Netherlands, 2006. Springer.
- [16] Gonzalez E., Gonzalez S. Drug photosensitivity, idiopathic photodermatoses, and sunscreens. *J Am Acad Dermatol* 1996; **35**, 871–885.
- [17] Pathak M. A. *Phytophotodermatitis*. Clin Dermatol 1986; **4**,102–121.
- [18] Pathak M. A, Fitzpatrick T. B. The evolution of photochemotherapy with psoralens and UVA (PUVA): 2000 BC to 1992 AD. *J Photochem Phtobiol B: Biol* **14**, 3–22 (1992).
- [19] Lovell C. R. *Plants and the skin*. First ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications (1993).
- [20] Kavli G., Volden G. Phytophotodermatitis. *Photodermatol* **1**, 65–75 (1984).
- [21] Momirović, N. Savremeni objekti zaštićenog prostora. *Poljoprivredni list, specijalno izdanje*, 10–11 (2004).
- [22] Stevens, A. B., Stevens, Suzan, Albrecht, M. L., Karen I. B. Gast. *Starting a Greenhouse Business*. Cooperative Extension Service, Kansas State University Manhattan, Kansas (1994).
- [23] Al-Helal, I. M., Abdel-Ghany, A. M. Responses of plastic shading nets to global and diffuse PAR transfer: Optical properties and evaluation, *NJAS – Wageningen J of Life Sci* **57**, 125–132 (2010).
- [24] Deitzer, G. F., Hayes, R., Jabben, M. Kinetics and time dependence of the effect of red light on the photoperiodic induction of flowering in Wintex barley. *Plant Physiol* **64**, 1015–1021 (1979).
- [25] Downs, R. J. Photoreversibility of flower initiation. *Plant Physiol*. **31**, 279–284 (1956).
- [26] Morgan, D. C. and H. Smith. A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural irradiation. *Planta* **145**, 253–258 (1979).

- [27] Blaauw, O., Blaauw-Jansen, G. The phototropic responses of *Avena* coleoptiles. *Acta Botan. Neer.* **19**, 755–763 (1970).
- [28] Schwartz, A. and E. Zeiger. Metabolic energy for stomatal opening: Roles of photophosphorylation and oxidative phosphorylation. *Planta* **161**, 129–136 (1984).
- [29] Bourget, C. M. An introduction to light-emitting diodes. *HortScience* **43**, 1944–1946 (2008).
- [30] Morrow, R. C. LED lighting in horticulture. *HortScience* **43**, 1947–1950 (2008).
- [31] Zhou, W. Advanced Astroculture plant growth unit: Capabilities and performances. *SAE Technical Paper* 2005-01-2840 (2005).
- [32] Matsuda, R., Ohashi-Kaneko, K., Fujiwara, K., Goto, E., Kurata, K. Photosynthetic characteristics of rice leaves grown under red light with or without supplemental blue light. *Plant & Cell Physiol.* **45**, 1870–1874 (2004).
- [33] Atsushi Takemiya W., Shin-ichiro I., Michio D., Toshinori K. and Ken-ichiro S. Phototropins Promote Plant Growth in Response to Blue Light in Low Light Environments *The Plant Cell* **17**, 1120–1127 (2005).
- [34] Theoharis Ouzounis, Xavier Fretté, Eva Rosenqvist, Carl-Otto Ottosen, Spectral effects of supplementary lighting on the secondary metabolites in roses, chrysanthemums, and campanulas, *J Plant Physiol.* **171**, Issue 16, pp. 1491–1499 (2014).

*Zora Dajić Stevanović, Marina Mačukanović-Jocić, Dragana Rančić,
Svetlana Ačić, I. Šoštarić, Ilinka Pećinar*

PLANTS AND LIGHT: ENLIGHTENING

Summary

Sunlight and its periodical influence are of a great importance for plant kingdom. Besides the most crucial effect of the light on the photosynthesis, there are other impacts of the light, including growth, development and structural organization of a plant body, meaning formation of particular morphological and anatomical features of vegetative and reproductive plant organs. Plant possesses photoreceptor pigments (chlorophyll, carotenoids, phytochromes, cryptochromes, etc.), enabling sensing of seasonal changes in night and day duration, as well as reactions on different light stimuli and different light spectra. Adaptations of plants towards light quality and intensity are very complex being regulated on genetic and phytohormonal level, as well as upon multifarious signalization within and among the cells. In case of excess of absorbed light, above the energetic needs for photosynthesis, photo oxidative stress occurs, whose effects are mitigated by increased biosynthesis of antioxidant compounds, the enzymes and secondary metabolites. The group of plants causing skin damages and other disorders on human and animals exposed to light is known as phototoxic plants. In modern agriculture production systems, additional sources of artificial light and cover-foils are used to achieve the best yield and quality of crops.