

**M A S A R Y K O V A
U N I V E R Z I T A**

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Vliv světelného spektra na růst a fenotyp rostlin čeledi brukvovitých

Bakalářská práce

SÁRA SVOBODOVÁ

Vedoucí práce: Mgr. Petr Mokroš, Ph.D.

Ústav experimentální biologie
Program Experimentální a molekulární biologie

Brno 2026

MUNI
SCI

Bibliografický záznam

Autor:	Sára Svobodová Přírodovědecká fakulta Masarykova univerzita Ústav experimentální biologie
Název práce:	Vliv světelného spektra na růst a fenotyp rostlin čeledi brukvovitých
Studijní program:	Experimentální a molekulární biologie
Studijní obor:	Molekulární biologie a genetika
Vedoucí práce:	Mgr. Petr Mokroš, Ph.D.
Rok:	2026
Počet stran:	91
Klíčová slova:	<i>Arabidopsis thaliana</i> , <i>Camelina sativa</i> , LED technologie, světelné spektrum, fenotypizace rostlin, kontrolované pěstební systémy, vegetativní růst, fotoreceptory, světelná signalizace

Bibliographic record

Author: Sára Svobodová
Faculty of Science
Masaryk University
Department of Experimental Biology

Title of Thesis: Light spectrum-driven modulation of growth and phenotype in Brassicaceae

Degree Programme: Experimental and Molecular Biology

Field of Study: Molecular Biology and Genetics

Supervisor: Mgr. Petr Mokroš, Ph.D.

Year: 2026

Number of Pages: 91

Keywords: *Arabidopsis thaliana*, *Camelina sativa*, LED technology, light spectrum, plant phenotyping, controlled cultivation systems, vegetative growth, photoreceptors, light signaling

Abstrakt

Světlo představuje pro rostliny nejen zdroj energie, ale také významný faktor regulující jejich růst, vývoj a fyziologické procesy. Jednotlivé složky světelného spektra jsou vnímány specifickými fotoreceptory, které následně ovlivňují aktivitu signálních drah podílejících se na formování výsledného fenotypu rostlin. Studium těchto odpovědí umožňuje lépe porozumět mechanismům regulace růstu v kontrolovaných pěstebních podmínkách.

Cílem této bakalářské práce bylo posoudit vliv odlišného spektrálního složení osvětlení na růstové charakteristiky a fyziologický stav rostlin *Arabidopsis thaliana* a *Camelina sativa* za využití fenotypizační stanice PlantScreen SC system. Rostliny byly po úvodní kultivaci za identických podmínek umístěny do pěstebních komor s různými variantami světelného spektra a v průběhu experimentu byly opakovaně sledovány změny morfologických znaků a parametrů chlorofylové fluorescence.

Výsledky ukázaly, že změny světelného spektra významně ovlivňují morfologii rostlin i některé fyziologické procesy související s efektivitou fotosyntézy nebo fotoprotektivními mechanismy. U obou studovaných druhů vyšší zastoupení modré složky podporovalo kompaktnější vzrůst rostlin, zatímco červené světlo vedlo k výraznější elongaci celé rostliny a méně pravidelnému růstu.

Získané poznatky přispívají k lepšímu pochopení vlivu světelných podmínek na růst rostlin a poukazují na možnosti optimalizace spektrálního složení osvětlení v kontrolovaných pěstebních podmínkách a zároveň ukazují využití moderních fenotypizačních systémů.

Abstract

Light serves not only as a source of energy for plants, but also as a key factor regulating their growth, development, and physiological processes. Individual components of the light spectrum are perceived by specific photoreceptors, which in turn influence the activity of signaling pathways involved in shaping the final plant phenotype. Studying these responses allows for a better understanding of the mechanisms regulating plant growth under controlled cultivation conditions.

The aim of this bachelor's thesis was to assess the effect of different spectral compositions of light on the growth characteristics and physiological state of *Arabidopsis thaliana* and *Camelina sativa* plants using the PlantScreen SC system phenotyping station. After initial cultivation under identical conditions, plants were placed in growth chambers with different light spectrum variants, and changes in morphological traits and chlorophyll fluorescence parameters were repeatedly monitored throughout the experiment.

The results showed that changes in the light spectrum significantly influence plant morphology as well as certain physiological processes related to photosynthetic efficiency or photoprotective mechanisms. In both studied species, a higher proportion of the blue light promoted more compact plant growth, while red light led to more pronounced elongation of the entire plant and less regular growth.

The findings contribute to a better understanding of how light conditions affect plant growth, highlight opportunities for optimizing the spectral composition of lighting in controlled growing environments, and demonstrate the use of modern phenotyping systems.

ZADÁNÍ
BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Akademický rok: 2025/2026

Ústav:	Ústav experimentální biologie
Studentka:	Sára Svobodová
Program:	Experimentální a molekulární biologie
Specializace:	Molekulární biologie a genetika

Ředitel ústavu PřF MU Vám ve smyslu Studijního a zkušebního řádu MU určuje bakalářskou práci s názvem:

Název práce:	Vliv světelného spektra na růst a fenotyp rostlin čeledi brukvovitých
Název práce anglicky:	Light spectrum-driven modulation of growth and phenotype in Brassicaceae
Jazyk práce:	čeština

Oficiální zadání:

Světlo je klíčovým environmentálním faktorem ovlivňujícím růst, vývoj a stresové reakce rostlin. Moderní LED technologie umožňují přesně řídit spektrum, intenzitu i fotoperiodu, což otevírá nové možnosti pro optimalizaci pěstebních podmínek i studium světlem indukovaných fyziologických změn. Cílem práce je experimentálně ověřit, jak různé světelné režimy (červené, modré, bílé světlo, různé intenzity) ovlivňují růst, morfologii a stresové znaky u modelových druhů čeledi brukvovitých (*Arabidopsis* a *Camelina*). Rostliny budou pěstovány v pěstebních komorách s přesně nastavitelnými světelnými podmínkami. Fenotyp bude sledován pomocí fenotypizační stanice PlantScreen (RGB, termální a hyperspektrální snímání). Práce přispěje k pochopení vlivu světla na růstové strategie rostlin a může mít praktické využití při návrhu efektivních pěstebních protokolů pro výzkum i zemědělství.

Vedoucí práce:	Mgr. Petr Mokroš, Ph.D.
Konzultant:	RNDr. Terezie Malík Mandáková, Ph.D.
Datum zadání práce:	6. 10. 2025
V Brně dne:	12. 5. 2026

Zadání bylo schváleno prostřednictvím IS MU.

Sára Svobodová, 12. 5. 2026
Mgr. Petr Mokroš, Ph.D., 12. 5. 2026
RNDr. Pavel Lízal, Ph.D., 12. 5. 2026

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením vedoucího práce s využitím informačních zdrojů, které jsou v práci citovány. Nástroje umělé inteligence byly využity v souladu s principy akademické integrity pouze pro jazykovou a stylistickou podporu textu.

Poděkování

Mé poděkování patří vedoucímu mojí práce Mgr. Petru Mokrošovi, Ph.D, za věnovaný čas, ochotu, příjemnou spolupráci a pomoc při experimentální části této práce. Dále děkuji mojí konzultantce RNDr. Terezii Malík Mandákové, Ph.D, za cenné rady a připomínky při vypracovávání textu, Mgr. Maryně Lytvyn za pomoc s experimentální částí a Mgr. Jánovi Šmeringaiovi za pomoc se zpracováním dat. Poděkování patří také Sdílené laboratoři rostlinného výzkumu za poskytnutí prostoru a vybavení k realizaci experimentální části práce.

Obsah

Seznam pojmů a zkratek	17
1 Úvod	21
2 Teoretický úvod	22
2.1 Fotoreceptory a jejich biologická funkce.....	22
2.2 Světlem regulovaná morfologie rostlin.....	33
2.3 LED osvětlení a řízené pěstební podmínky	36
3 Cíle bakalářské práce	37
4 Materiál a metody	38
4.1 Světelné podmínky.....	38
4.2 Měření fenotypu	41
4.3 Statistické zpracování.....	44
5 Výsledky	45
5.1 <i>Arabidopsis thaliana</i>	45
5.2 <i>Camelina sativa</i>	57
6 Diskuze	70
6.1 Výchozí stav rostlin před aplikací světelných variant	70
6.2 Vývoj odpovědi rostlin během experimentu	70
6.3 Vliv světelného spektra na morfologii rostlin	70
6.4 Vliv světelného spektra na fluorescenční parametry	71
6.5 Praktické využití výsledků.....	72
6.6 Limity práce a doporučení pro další výzkum	73
7 Závěr	75
Použité zdroje	76
Příloha A Zbývající grafy analyzovaných parametrů	90
A.1 <i>Arabidopsis thaliana</i>	90
A.2 <i>Camelina sativa</i>	91

Seznam pojmů a zkratek

ABA	– kyselina abscisová (z <i>angl.</i> Absciscic acid)
bHLH	– typ transkripčního faktoru vázajícího se na DNA (z <i>angl.</i> Basic Helix-Loop-Helix)
CCE	– C-terminální extenze v kryptochromu (z <i>angl.</i> C-terminal Extension)
CIB	– transkripční faktor interagující s kryptochromy (z <i>angl.</i> CRY-INTERACTING bHLH)
CONSTANS	– transkripční faktor regulující kvetení v závislosti na fotoperiodě
COP1	– E3 ubiquitin ligáza regulující světelnou signalizaci rostlin (z <i>angl.</i> CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC 1)
COP1/SPA	– proteinový komplex s E3 ubiquitin ligázovou aktivitou regulující světelnou signalizaci rostlin
CRY	– kryptochrom (z <i>angl.</i> Cryptochrome)
CTM	– C-terminální modul fytochromu (z <i>angl.</i> C-terminal module)
Dn	– parametr měřený po adaptaci na tmu (z <i>angl.</i> Dark-adapted)
E-boxy	– specifické regulační sekvence DNA, na které se vážou transkripční faktory
E3 ligáza	– enzym určující specifitu ubiquitinace tím, že připojuje ubiquitin na konkrétní proteiny
F-box	– proteinová doména zajišťující vazbu na E3 ubiquitin ligázový komplex
F0	– minimální fluorescence chlorofylu (z <i>angl.</i> Minimal fluorescence)
FAD	– flavin adenin dinukleotid fungující jako chromofor v kryptochromu
FKF1	– typ fotoreceptoru absorbující modré světlo, patřící do rodiny proteinů ZEITLUPE (z <i>angl.</i> FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX 1)
Fm	– maximální fluorescence chlorofylu (z <i>angl.</i> Maximal fluorescence)

FMN	– flavin mononukleotid fungující jako chromofor
Fp	– maximální přechodná fluorescence chlorofylu (<i>z angl.</i> Peak fluorescence)
Fq	– variabilní fluorescence za světla
Ft	– aktuální fluorescence chlorofylu (<i>z angl.</i> Transient fluorescence)
FT	– protein regulující kvetení (<i>z angl.</i> FLOWERING LOCUS T)
Fv	– variabilní fluorescence chlorofylu (<i>z angl.</i> Variable fluorescence)
G-boxy	– specifické regulační sekvence, na které se vážou transkripční faktory
GA	– giberelin (<i>z angl.</i> Gibberellin)
GAF	– cGMP fosfodiesteráza/adenylcykláza/FhIA, doména fytochromu vážící chromofor
HY5	– transkripční faktor podporující fotomorfogenezi (<i>z angl.</i> ELONGATED HYPOCOTYL 5)
J α helix	– helikální struktura podílející se na přenosu konformační změny
LED	– světelná dioda (<i>z angl.</i> Light Emitting Diode)
LKP2	– typ fotoreceptoru absorbující modré světlo, patřící do rodiny proteinů ZEITLUPE (<i>z angl.</i> LOV KELCH PROTEIN 2)
Ln	– parametr měřený po adaptaci na světlo (<i>z angl.</i> Light-adapted)
LOV	– domény fototropinu vážící chromofor (<i>z angl.</i> Light, Oxygen, Voltage)
Lss	– ustálený stav při osvětlení (<i>z angl.</i> Light steady state)
NES	– signální sekvence zajišťující transport proteinu z jádra do cytoplazmy (<i>z angl.</i> Nuclear Export Signal)
NLS	– signální sekvence zajišťující transport proteinu do buněčného jádra (<i>z angl.</i> Nuclear Localization Signal)
NPH3	– protein interagující s fototropiny a podílející se na fototropismu (<i>z angl.</i> NON-PHOTOTROPIC HYPOCOTYL 3)
NPQ	– nefotochemické zhášení fluorescence (<i>z angl.</i> Non-photochemical quenching)

NTE	– N-terminální extenze fytochromu (<i>z angl.</i> N-terminal extension)
PAS	– proteinová doména fytochromu účastnící se regulačních funkcí (<i>z angl.</i> Period/Arnt/Single-minded)
Pfr	– biologicky aktivní forma fytochromu absorbující far-red světlo
PhANGs	– jaderné geny spojené s fotosyntézou (<i>z angl.</i> Photosynthesis-Associated Nuclear Genes)
PHOT	– fototropin (<i>z angl.</i> Phototropine)
PHY	– fytochrom (<i>z angl.</i> Phytochrome)
PIF	– transkripční faktor interagující s fytochromem (<i>z angl.</i> PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR)
PIN	– membránový transportní protein pro auxin (<i>z angl.</i> PIN-FORMED)
Pr	– forma fytochromu absorbující červené světlo
PSII	– fotosystém II (<i>z angl.</i> Photosystem II)
PSM	– fotosenzorický modul fytochromu (<i>z angl.</i> Photosensory module)
qL	– parametr fotochemického zhášení založený na lake modelu
qN	– koeficient nefotochemického zhášení
qP	– koeficient fotochemického zhášení
QY	– kvantový výtěžek fotosystému II (<i>z angl.</i> Quantum yield of photosystem II)
Rfd	– poměr poklesu fluorescence (<i>z angl.</i> Fluorescence decrease ratio)
RMS	– parametr popisující míru rotační symetrie objektu
SOL	– parametr popisující štíhlost listů
SPA	– protein tvořící komplex s COP1 a podílející se na regulaci světelné signalizace rostlin (<i>z angl.</i> SUPPRESSOR OF PHVA)
UVR8	– fotoreceptor absorbující UV-B záření (<i>z angl.</i> UV RESISTANCE LOCUS 8)
ZTL	– typ fotoreceptoru absorbující modré světlo, patřící do rodiny proteinů ZEITLUPE (<i>z angl.</i> ZEITLUPE)

1 Úvod

Rostliny jako autotrofní organismy jsou závislé na světle. Představuje pro ně nejen zdroj energie pro fotosyntézu, ale také klíčové regulační signály ovlivňující jejich růst a vývoj. Schopnost rostlin vnímat a reagovat na světelné podmínky jim umožňuje se adaptovat na proměnlivé prostředí a přizpůsobit svoji morfologii i fyziologické procesy. Vedle intenzity světla hraje významnou roli i jeho spektrální složení, které je rostlinami rozpoznáváno pomocí specializovaných fotoreceptorů. Tyto fotoreceptory v reakci na světlo spouštějí signální dráhy vedoucí ke změnám genové exprese a regulaci růstových procesů. Změny ve světelném spektru se promítají do fenotypových znaků, mezi které patří například velikost listové plochy, míra elongace jednotlivých orgánů nebo celková kompaktnost rostliny. Studium těchto fenotypových projevů nám tak umožňuje nepřímo sledovat dopady molekulárních regulačních mechanismů na úrovni celého organismu (Chen et al., 2004; Paik and Huq, 2019).

Modelová rostlina *Arabidopsis thaliana* je vhodná pro studování vlivu světelných podmínek na růst a vývoj rostlin díky své již dobře popsané genetice a známým molekulárním mechanismům. V posledních letech se zároveň rozvíjejí metody kvantitativní fenotypizace, které nám umožňují nedestruktivní sledování růstu rostlin v čase (Li et al., 2014; Wang et al., 2025). Studium vlivu jednotlivých složek světelného spektra v kontrolovaných podmínkách umožňuje lépe porozumět funkci a interakcím fotoreceptorů. Experimentální pěstební systémy, ve kterých lze přesně definovat spektrální složení, intenzitu a délku osvětlení tak poskytují vhodný nástroj pro zkoumání těchto procesů. Analýza fenotypových znaků rostlin pěstovaných za různých světelných podmínek umožňuje nepřímo hodnotit aktivitu jednotlivých fotoreceptorových drah a jejich vzájemnou interakci (Bantis et al., 2018; Morrow, 2008).

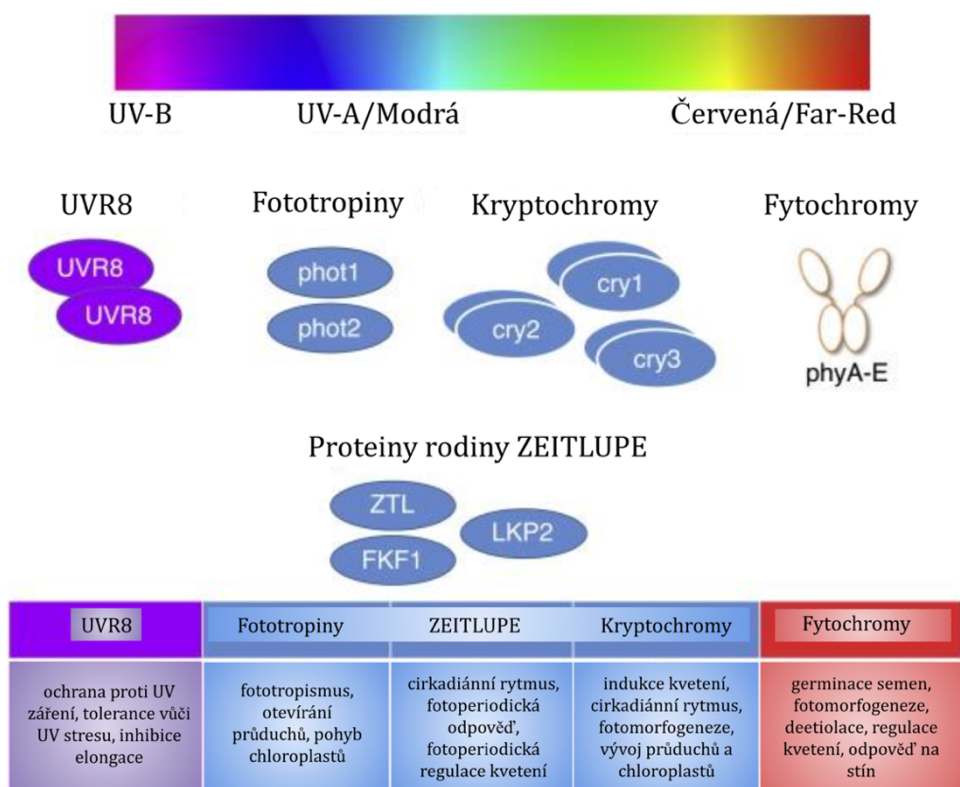
Cílem experimentální části této práce bylo analyzovat vliv odlišného spektrálního složení světla na fenotyp a vegetativní růst dvou zástupců čeledi brukvovitých – *Arabidopsis thaliana* (Huseníček rolní) a *Camelina sativa* (Lnička setá) pomocí fenotypizačního systému PlantScreen SC system. Rostliny byly v první fázi pěstovány za identických podmínek a následně byly umístěny do pěstebních komor s různým spektrálním složením. Pravidelným měřením byly sledovány změny vybraných fenotypových znaků, například kompaktnost nebo symetrie růžice, délka či plocha listů, účinnost fotosyntézy nebo celková vitalita rostliny.

Na základě současných poznatků můžeme předpokládat, že rozdílné spektrální složení světla povede k aktivaci odlišných světelných signálních drah, což se projeví změnami v růstových charakteristikách rostliny. Studium těchto změn je důležité i v kontextu kontrolovaných pěstebních systémů, kde můžeme spektrální složení světla cíleně upravovat a optimalizovat tak podmínky pro pěstování jednotlivých rostlinných druhů.

2 Teoretický úvod

2.1 Fotoreceptory a jejich biologická funkce

Sluneční záření představuje pro rostliny základní enviromentální faktor ovlivňující jejich život. Elektromagnetické spektrum slunečního záření zahrnuje široké rozmezí vlnových délek, pro rostliny má zásadní vliv především oblast ultrafialového (UV), viditelného a část infračerveného záření. Část viditelného světla (400–700 nm), označovaná jako fotosynteticky aktivní radiace (PAR), slouží jako zdroj energie pro fotosyntézu. Jednotlivé části spektra potom fungují jako informační signály regulující růst a vývoj rostlin. Rostliny si z tohoto důvodu vyvinuly skupiny fotoreceptorů (obr. 1) jako komplexní systémy pro detekci a zpracování světelných signálů. Každý fotoreceptor má specifický kofaktor nebo chromofor, který je citlivý na specifickou vlnovou délku záření. Dodnes je známo a popsáno pět různých skupin fotoreceptorů. Fytochromy (PHY), které absorbují červenou (600–700 nm) a far-red (700–750 nm) složku záření. Kryptochromy (CRY), fototropiny (PHOT) a proteiny rodiny ZEITLUPE detekují modrou (390–500 nm) složku světla. UVR8 fotoreceptor rozpoznává UV-B (280–315 nm) záření (Taiz et al., 2015).



Obr. 1: Spektrální specifita rostlinných fotoreceptorů a jejich hlavní funkce (Paik and Huq, 2019, upraveno)

Schéma znázorňuje rozdělení fotoreceptorů podle vlnové délky světla, které vnímají. UVR8 fotoreceptor detekuje UV-B záření. Fototropiny (phot1, phot2), kryptochromy (cry1–3) a proteiny rodiny ZEITLUPE (ZTL, FKF1, LKP2) absorbují modré světlo. Fytochromy (phyA–E) vnímají červené a far-red světlo. Spodní část schématu zobrazuje hlavní fyziologické funkce jednotlivých skupin fotoreceptorů.

Cílem této kapitoly je přehledně shrnout jednotlivé typy rostlinných fotoreceptorů, jejich historii, strukturu, signální dráhy a biologické funkce, včetně jejich vlivu na fenotyp rostlin.

2.1.1 Fytochromy

Fytochromy byly poprvé pozorovány v roce 1959 v buňkách rostlinného pletiva přímou spektrofotometrií (Butler et al., 1959). Fytochromům podobné proteiny byly objeveny i u prokaryot, konkrétně např. RcaE (Regulator of chromatic adaptation E) (Ke-hoe and Grossman, 1996), Cph1 (Cyanobacterial phytochrome 1) (Yeh et al., 1997) u sinic nebo BphPs (Bacterial phytochromes) u nefotosyntetizujících bakterií (Davis et al., 1999) a také FphA (Fungal phytochrome A) u hub rodu *Aspergillus*, kde napomáhají sexuálnímu vývoji (Blumenstein et al., 2005). Mají funkci analogickou jako u rostlin, tedy umožňují organismům vnímat světelné prostředí a regulovat metabolickou odpověď na něj (Rockwell et al., 2006).

Rostlinné fytochromy jsou dimerní proteiny sestávající ze dvou identických apoproteinů kovalentně navázaných na fytochromobilin – lineární tetrapyrrolovou sloučeninu patřící do skupiny bilinů, který se chová jako chromofor (Jones and Quail, 1986; Lagarias and Mercurio, 1985; Siegelman et al., 1966) a umožňuje fotoizomeraci mezi formou absorbující červené světlo (665 nm) – Pr a formou absorbující far-red světlo (730 nm) – Pfr. Pr forma je biologicky neaktivní a po přijmutí fotonů červeného spektra konvertuje do biologicky aktivní formy Pfr, která je po absorpci far-red fotonů přeměněna zpátky na Pr formu. (Rüdiger et al., 1983). Při absenci světla je Pfr forma pomalu konvertována do Pr – tento jev se nazývá temná (nebo termální) reverze. (Furuya and Schäfer, 1996).

Strukturu apoproteinu můžeme rozdělit na N-terminální PSM a C-terminální modul CTM (Vierstra, 1993). PSM se skládá z N-terminální extenze (NTE) a tří strukturně příbuzných domén: Period/Arnt/SIM (PAS), cGMP fosfodiesteráza/adenylcykláza/FhIA (GAF) a fytochrom-specifické domény (PHY). CTM se skládá ze dvou PAS domén a domény příbuznou histidin kináze (HKRD) (Wu and Lagarias, 2000). PSM modul při fotokonverzi mění svůj tvar kvůli kovalentní vazbě chromoforu s doménou GAF, což vede k celkové konformační změně proteinu (Burgie and Vierstra, 2014).

Fytochromy jsou kódovány geny rodiny PHY, jejich počet se liší v závislosti na jednotlivém rostlinném druhu. U *Arabidopsis* je jich pět – PHYA–PHYE (Clack et al., 1994), u rýže tři – PHYA–PHYC (Mathews and Sharrock, 1996), a u borovice čtyři – PHYP1, PHYP2, PHYN, PHYO (Schmidt and Schneider-Poetsch, 2002). Často se rozlišují do

dvou skupin – PHYA zahrnující PHYA, PHYC, PHYN a PHYO a PHYB zahrnující PHYB, PHYD, PHYE a PHYP (Bae and Choi, 2008).

V *Arabidopsis* PHYA definujeme jako světelně labilní, umožňuje klíčení a deetiolaci za velmi slabých světelných podmínek, které nastávají, když je semeno pod tenkou vrstvou půdy nebo v hlubokém stínu. Fytochromy PHYB–PHYE jsou světelně stabilní, tedy k jejich aktivaci vyžadují intenzivnější far-red světlo. Fytochromy spouštějí proces klíčení v momentě, kdy semeno nasákne vodou. Když semenáček roste v půdě, zachovává si svoji etiolovanou morfologii (tedy stavbu rostliny, když roste ve tmě) – hypokotyl se rychle prodlužuje a apikální háček je zakřivený, což zvyšuje rostlině šanci prorazit povrch půdy. Jakmile je semenáček na světle, fytochromy iniciují deetiolaci (proces, kdy se rostlina aktivně přizpůsobuje světlu), což způsobí zpomalování růstu hypokotylu, narovnávání apikálního háčku, rozvíjení děloh a tvorbu chloroplastů. Deetiolace, jak je uvedeno výše, probíhá i za velmi nepříznivých světelných podmínek (Franklin and Quail, 2010).

2.1.1.1 Signální dráhy fytochromů

Po světlem aktivované fotokonverzi na Pfr formu se fytochromy z cytoplazmy přesouvají do jádra (Huq et al., 2003). PHYA nemá vlastní NLS (nuclear localization signal), přesouvá se do jádra nepřímo za pomoci přenašečů FHY1 (FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL 1) a FHL (FHY1-like) (Hiltbrunner et al., 2006), která mají NLS rozpoznávaná importinem- α zprostředkovávající aktin-dependentní přesun do jádra a NES (nuclear export signal) rozpoznávaný exportinem-1 (Helizon et al., 2018).

PHYB má vlastní NLS (Hiltbrunner et al., 2006), která je ve tmě zakrytá PSM doménou. Po aktivaci světlem na Pfr formu se spolu se změnou konformace proteinu odkrývá NLS fytochromu, což mu umožňuje vstup do jádra bez transportních receptorů (Chen et al., 2005). Novější studie také odhalily důležitou roli CPK6/12 (Calcium-dependent protein kinase 6/12) jako Ca^{2+} dependentních kináz fosforylujících PHYB na Ser80/Ser106. Tato fosforylace závislá na Ca^{2+} je nezbytná pro rychlost a efektivitu transportu PHYB do jádra (Zhao et al., 2023).

V jádře Pfr forma fytochromu interaguje s PIFs (phytochrome interacting factors) (Duek and Fankhauser, 2005; Ni et al., 1998) a ubiquitin E3 ligázami (Seo et al., 2004, 2003).

PIFs jsou transkripční faktory třídy bHLH (Ni et al., 1998). *Arabidopsis* má 8 PIFs (PIF1–PIF8) (Lee and Choi, 2017). Vážou se na DNA motivy v promotorech cílových genů, především na G-boxy (CACGTG) a tím regulují jejich expresi (Leivar and Quail, 2011). Ve tmě působí jako represory světelně regulované genové exprese a udržují rostlinu ve stavu etiolace. Vazba s Pfr fytochromem vede k jejich inhibici, a to různými mechanismy: vazbou snižuje schopnost PIFs vázat se na cílové promotory vyčerpáním jejich vazebné kapacity nebo fosforylací PIFs označuje k ubiquitinaci a degradaci proteasomem. Po inhibici PIFs je aktivována fotomorfogeneze (Legris et al., 2019).

COP1 je ve tmě v jádře a tvoří komplex s proteiny SPA (SUPPRESSOR OF PHYA), jenž funguje jako E3 ubiquitin ligáza, která ubiquitínuje HY5, transkripční faktor aktivující expresi genů potřebných pro fotomorfogenezi. Po vstupu aktivních fytochromů do jádra modifikují aktivitu COP1/SPA komplexu dvěma hlavními způsoby, a to přímou vazbou, která změní konformaci komplexu a ten už není schopen správně ubiquitínovat HY5 a vyloučením komplexu z jádra do cytoplazmy, kde není schopen HY5 degradovat. Tyto mechanismy HY5 stabilizují a fotomorfogeneze může probíhat (Podolec and Ulm, 2018; Saijo et al., 2003).

Signální dráhy fytochromů vedou k rozsáhlému přeprogramování genové exprese. Výzkumy ukazují, že jsou do nich zapojeny stovky genů, z nichž většina kóduje proteiny podílející se na fotosyntéze, vývoji chloroplastů, hormonálním metabolismu a stresových odpovědích (Karumannil et al., 2025). PIFs a COP1/SPA komplex jsou nejprobádanějšími mechanismy, kromě nich však fytochromy interagují s celou řadou dalších transkripčních faktorů a ubiquitin ligázami. Kromě mechanismů regulujících transkripci fytochromy také mohou ovlivňovat alternativní sestřih pre-mRNA, čímž integrují světelný signál do posttranskripční regulace genové exprese (Shikata et al., 2014), ovlivňují epigenetiku prostřednictvím změny struktury chromatinu (Kim et al., 2021) nebo jeho modifikacemi (González-Grandío et al., 2022) a další, méně prozkoumané mechanismy.

2.1.1.2 Fenotypové projevy fytochromy řízených signálních drah

Fytochromy představují hlavní rostlinné receptory červeného a far-red světla a hrají klíčovou roli v mnoha vývojových procesech. Cílem této kapitoly je přehledně popsat fenotypové projevy fytochromů a popsat signální dráhy, jimiž fytochromy své účinky realizují a vzájemně je propojit.

Fotomorfogeneze je fytochromy regulována pomocí signálních drah zahrnující PIFs a COP1/SPA, které jsou rozvedeny výše v textu. Fyziologicky se projevuje zpomalením růstu hypokotylu, otevřením děložních lístků, dozráváním chloroplastů a syntézou chlorofylu (Franklin and Quail, 2010).

Germinaci semen fytochromy regulují pomocí ovlivňování rovnováhy giberelinů, které klíčení podporují a kyseliny abscisové, podporující dormanci semen. Ve tmě PIF1 zvyšuje ABA a snižuje GA. Po vystavení světlu aktivní fytochrom PIF1 degraduje, čímž se ABA snižuje a GA zvyšuje, což vede ke spuštění klíčení (Arana et al., 2014; Seo et al., 2009).

Prodávování kořenů a tvorba kořenových chloupků je řízena hlavně PHYA a PHYB, vznik laterálních kořenů podporují PHYA, PHYB a PHYE, naopak PHYD jejich vývoj inhibuje (Warnasooriya and Montgomery, 2011). Mechanismus je přes transkripci genů pro HY5, který aktivuje další geny potřebné pro růst kořenů a přes COP1, jenž řídí expresi genů PIN1 a PIN2, transportérů auxinu a kontroluje tak jeho transport od stonku ke kořenům (van Gelderen et al., 2018).

Větvení je inhibováno transkripčním faktorem BRC1 (BRANCHED1). Aktivní PHYB expresi BRC1 potlačuje, což větvení spouští (González-Grandío et al., 2013). PHYB také ovlivňuje auxinovou signalizaci, která reguluje růst pupenů přes strigolaktiny zvyšující expresi BCR1 a cytokininy snižující expresi BCR1 (Wang et al., 2019).

Stomatální vývoj je fytochromy ovlivňován nepřímo, přičemž klíčovou roli hraje regulace COP1 a PIF4. Za světla fytochromy potlačují jejich aktivitu, čímž je umožněna exprese zásadních regulátorů stomatální linie, např. transkripčního faktoru SPCH (SPEECHLESS), který je nezbytný pro zahájení vývoje průduchů a tím podporují správný vznik a rozmístění průduchů (Kang et al., 2009). Naopak ve tmě zůstávají aktivní a degradují pozitivní regulátory stomatálního vývoje např. transkripční faktory SCMR1/2 (STOMATAL CELL MORPHOGENESIS REGULATOR 1/2), které jsou nezbytné pro funkci SPCH a výsledkem je snížená tvorba průduchů (Lee et al., 2017).

V chloroplastech fytochromy za světla destabilizují PIFs, které blokují expresi genů fotosyntézy, čímž dochází k aktivaci plastidové RNA polymerázy a transkripci genů fotosyntézy PhANGs a podporují tak vznik a správnou funkci chloroplastů (Yoo et al., 2019).

Na stín rostliny reagují dvěma způsoby: únik před stínem (shade avoidance) a tolerance stínu (shade tolerance). V úniku před stínem hraje hlavní roli PHYB. Při nízkém poměru červeného a far-red světla se jeho Pfr forma přeměňuje na Pr, což vede k hromadění PIFs, ty podporují deetiolaci (více v kapitole 2.1.1). Proces tolerance stínu probíhá např. v hustém lese pod korunou stromů, za velmi nízkých poměrů červeného a far-red světla a klíčovým je zde PHYA, světelně labilní fytochrom (více v kapitole 2.1.1). Hromadí se v jádře a stabilizuje AUX/IAA (AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID), represory transkripce genů zapojených do auxinové dráhy, tedy tlumí auxin, který za normálních okolností podporuje růst rostliny (Fraser et al., 2016; Gommers et al., 2013; Yang et al., 2018).

Do procesu kvetení fytochromy zasahují ovlivňováním proteinu CONSTANS, který kvetení spouští přes gen FT (FLOWERING LOCUS T). U tohoto procesu hodně záleží na tom, zda je rostlina krátkodenní nebo dlouhodenní a je zde velká druhová variabilita. (Shim et al., 2017). Většina zástupců *Brassicaceae* jsou dlouhodenní, CONSTANS se v listu aktivuje přes den a v noci ho COP1/SPA komplex degraduje, takže FT se netvoří. PHYA a PHYB zde fungují antagonisticky, PHYA aktivaci CONSTANS přes den podporuje zatímco PHYB působí jako tlumič (Golembeski and Imaizumi, 2015), mutace v něm vedou k předčasnému kvetení (Halliday et al., 1994).

Senescenci listů fytochromy regulují tím, že podle kvality a intenzity světla inhibují nebo aktivují PIFs a ty inhibují další senescenční geny např. ORE1 (ORESARA1), NYE1 (NON-YELLOWING 1). PHYB zpomaluje stárnutí při červeném světle inhibicí PIFs a degradačních genů chlorofylu (Leivar and Quail, 2011; Sakuraba et al., 2014). PHYA udržuje listy zdravé ve stínu, tedy při převaze far-red světla, také potlačováním genů pro degradaci chlorofylu za pomoci PIFs a navíc zachovává aktivitu chloroplastů

přes GLK2 (GOLDEN1-LIKE 2), transkripční faktor zodpovědný za udržení chloroplastů a jejich funkcí. (Brouwer et al., 2014; Sakuraba et al., 2014).

2.1.2 Kryptochromy

Kryptochromy jsou flavoproteiny evolučně příbuzné DNA fotolyázám, z nichž se pravděpodobně vyvinuly (Ahmad and Cashmore, 1993). Fotolyázy jsou enzymy využívající světelnou energii k opravě DNA poškozené UV zářením, konkrétně cyklobutanových pyrimidinových dimerů a 6-4 fotoproduktů (Sancar, 1994). Strukturálně jsou si tyto dvě skupiny proteinů podobné, avšak kryptochromy většinou enzymatickou aktivitu postrádají a plní funkci především regulační (Lin et al., 1995; Malhotra et al., 1995). Vyskytují se napříč širokým spektrem organismů, od bakterií a řas až po rostliny a živočichy (Hitomi et al., 2000). Za první objevený kryptochrom je považován protein identifikovaný v roce 1993 u *Arabidopsis thaliana* pod původním názvem HY4 (LONG HYPOCOTYL 4) (Ahmad and Cashmore, 1993).

Kryptochromy mají ve své struktuře dvě domény – vysoce konzervovanou oblast homologní fotolyázám (PHR), vážící nekovalentně flavin adenin dinukleotid (FAD), který v kryptochromech působí jako chromofor a C-terminální prodlouženou doménu (CCE) (Lin and Todo, 2005; Partch et al., 2005). Při absorpci modrého světla (450–480 nm) se FAD fotoexcituje a změní se tak jeho redoxní stav, vzniká radikálový aniont FAD (Lin et al., 1995; Malhotra et al., 1995), čímž se indukuje konformační změna celého proteinu, začínající u CCE domény, která obsahuje strukturálně flexibilní oblasti umožňující interakci s dalšími proteiny (viz. kapitola 2.1.2.1) (Partch et al., 2005; Yang et al., 2000).

Je známo několik typů kryptochromů – CRY1 a CRY2 se vyskytují u rostlin jako fotoreceptory modrého světla (Ahmad and Cashmore, 1993; Guo et al., 1999) a u savců, kde slouží jako transkripční represory cirkadiálního cyklu (Horst et al., 1999; Vitaterna et al., 1999). CRY3 nalezneme u rostlin v chloroplastech a mitochondriích, jeho funkce však není zcela objasněna (Kleine et al., 2003). CRY4 je speciální typ kryptochromu, vyskytuje se u ptáků a je uvažováno, že se podílí na magnetoreceptci (Liedvogel et al., 2007). Hmyz má dCRY, sloužící jako přímý fotoreceptor cirkadiálních hodin (Emery et al., 1998). DASH CRY představují evoluční mezistupeň mezi kryptochromy a fotolyázami, zachovaly si svoji enzymatickou funkci a jsou tak schopné vázat se na DNA (Brudler et al., 2003).

Rostlinný CRY1 interaguje s intenzivním modrým světlem a je stabilní, tedy pomaleji při světle degraduje. U CRY2 je to naopak, po aktivaci je ve světle rychle degradován a je citlivý i na nižší intenzitu modrého světla (Ahmad et al., 1998).

2.1.2.1 Signální dráhy kryptochromů

Jakmile FAD chromofor absorbuje modré světlo a CCE doména změní konformaci, kryptochromy mohou translokovat do jádra, díky odhalení NLS (Guo et al., 1999). CRY1

je za tmy lokalizován částečně v jádře i cytoplazmě. Jeho NLS je pravděpodobně částečně přístupné i za tmy (Wu and Spalding, 2007). CRY2 je převážně cytoplazmatický, jeho NLS je ve tmě skryto (Kleiner et al., 1999). NLS jsou rozpoznávány importinem α a β a transportovány přes jaderný pór. CRY2 ještě navíc tvoří oligomery, což je činí stabilnějšími (Yu et al., 2009).

V jádře kryptochromy interagují s COP1/SPA komplexem, CIB (CRY-INTERACTING bHLH) transkripčními faktory, fytochromy a PIFs (viz. kapitola 2.1.6), PPK (PHOTOREGULATORY PROTEIN KINASE) kinázami a dalšími méně probádanými transkripčními a signálními proteiny (Wang and Lin, 2020).

Interakce kryptochromů s COP1/SPA komplexem probíhá podobným způsobem a vede ke stejnému výsledku jako u fytochromů (viz. kapitola 2.1.1.1) (Liu et al., 2011; Zuo et al., 2011).

CIB proteiny jsou transkripční faktory třídy bHLH, vážou se na E-boxy (CANNTG) motivy DNA v promotorech genů a regulují jejich expresi. Nejvíce prozkoumaná je vazba na promotor genu FT (FLOWERING LOCUS T), který je klíčový pro kvetení. Komplex CRY2/CIB1 aktivuje transkripci FT a v rostlině naroste koncentrace FT proteinu, který je transportován floémem do vrcholového meristému, kde spolupracuje s FD (FLOWERING LOCUS D) proteinem. Společně vážou promotory květních genů, např. AP1 (APETALA1) a SOC1 (SUPPRESSOR OF EVEREXPRESSION OF CONSTANS 1) a aktivují je, což vede k přeměně vegetativních pupenů na květní pupeny. V *Arabidopsis* se vyskytuje 5 CIBs (CIB1–CIB5), mohou se vzájemně částečně nahrazovat. (Liu et al., 2008, 2013).

2.1.2.2 Fenotypové projevy kryptochromy řízených signálních drah

Kryptochromy jsou klíčové modré světelné receptory, ovlivňující řadu procesů v rostlinách. Cílem této kapitoly je shrnout hlavní fenotypové projevy kryptochromů a současně popsat signální dráhy, kterými kryptochromy své účinky realizují, tedy propojit percepci světla s konkrétním fenotypovým výstupem.

Fotomorfogeneze je zajišťována interakcí CRY se signální drahou COP1/SPA-HY5, která je detailně popsána v kapitole 2.1.1.1. Fenotypově se fotomorfogeneze řízená kryptochromy projevuje zastavením prodlužování hypokotylu, rozvojem děložních lístků, zvýšením syntézy chlorofylu a celkovou kompaktností rostliny (Trimborn et al., 2025; Wang et al., 2001). Touto cestou kryptochromy také stimulují otevírání a vývoj průduchů. Při dostupnosti modrého světla se průduchy otevírají rychleji a rostlina má vyšší fotosyntetickou aktivitu (Mao et al., 2005). COP1/SPA-HY5 signální dráha také ovlivňuje vývoj chloroplastů, kde HY5 zvyšuje transkripci PhANGs, genů kódujících proteiny chloroplastů (Lee et al., 2007; Oyama et al., 1997).

Kryptochromy odpovídají za vstup modrého světla do systému biologických hodin rostlin. V jádře se aktivní CRY vážou na transkripční faktory, které zvyšují nebo snižují expresi genů regulujících cirkadiánní hodiny, např. CCA1 (CIRCADIAN CLOCK

ASSOCIATED 1), LHY (LATE ELONGATED HYPOCOTYL) nebo PRR (PSEUDO-RESPONSE REGULATOR). Tím se mění perioda a fáze cirkadiánního rytmu. Kryptochromy rostlinám pomáhají nastavit a synchronizovat hodiny s prostředím (Alabadí et al., 2002; Devlin and Kay, 2000; Lu et al., 2009; Somers et al., 1998).

Kryptochromy mohou regulovat biotické i abiotické stresové odpovědi. Abiotický stres kontrolují pomocí COP1/SPA-HY5 dráhy, kde stabilizovaný HY5 aktivuje geny antioxidantních enzymů jako APX (Ascorbate Peroxidase) nebo CAT (Catalase), geny syntézy flavonoidů a anthokyanů nebo další stresové transkripční faktory, např. ZAT (ZINC-FINGER OF *Arabidopsis thaliana*), ELIP (EARLY LIGHT-INDUCED PROTEIN). Rostlina má tak vyšší odolnost vůči UV záření nebo oxidativnímu stresu (Lee et al., 2007; Shin et al., 2013; Zhang et al., 2011). Biotický stres je kryptochromy regulován modulací signální dráhy kyseliny jasmonové, kde ovlivňují stabilitu JAZ (JASMONATE-ZIM DOMAINS) proteinů (represorů JA dráhy), což vede k rychlejší aktivaci obranných genů před patogeny (Chen et al., 2018).

Jedním z nejdůležitějších fenotypových projevů signálních drah řízených kryptochromy je indukce kvetení, jejíž detaily signálních drah jsou rozvedeny v kapitole 2.1.2.1. CRY2 pomáhá rostlině rozpoznat délku dne a rozhodnout, kdy je vhodné začít kvést. Indukuje rychlejší kvetení při dlouhém dni (Guo et al., 1998; Liu et al., 2008, 2013).

Mechanismy regulace vývoje ovoce zahrnují interakci s hormonálními drahami např. kyseliny abscisové, auxinů a giberelinů, které jsou důležité pro zrání ovoce nebo přímo pomocí HY5, který se váže na promotory genů spojených s pigmentací nebo sladkostí ovoce. Fenotypově se ovoce díky kryptochromům projevuje rychlejší zbarvováním, vyšším obsahem cukrů nebo lepší odolností (Giliberto et al., 2005; Zhang et al., 2025).

2.1.3 Fototropiny

První fototropin byl izolován v roce 1997, byl identifikován u *Arabidopsis thaliana* pod původním názvem NPH1 (NON-PHOTOTROPIC HYPOCOTYL 1), jehož mutace narušuje fototropismus, tedy schopnost rostliny růst za světlem (Huala et al., 1997). Nacházejí se ve vyšších i nižších rostlinách a v zelených řasách. V nižších rostlinách a zelených řasách se vyskytuje jedna forma fototropinu, zatímco vyšší rostliny mají isoformy fototropinu dvě – PHOT1 a PHOT2, v důsledku genové duplikace (Li et al., 2015).

Fototropiny mají strukturu složenou ze dvou částí, N-terminální část se dvěma LOV doménami (Light, Oxygen, Voltage), označované jako LOV1 a LOV2 a C-terminální část představující serin/threonin kinázovou doménu (Christie et al., 2002, 1998). LOV domény váží nekovalentně chromofor flavin mononukleotid (FMN), který absorbuje modré světlo (450 nm). Po absorpci fotonu modrého světla FMN změní svůj elektrostatický stav a dojde ke kovalentní vazbě mezi FMN a thiolovou skupinou cysteinu v doméně LOV2, což vyvolá její konformační změnu. Tato změna se šíří α helixem, který

umožňuje aktivaci serin/threonin protein kinázy a její autofosforylaci, čímž se spouští cílová signalizační kaskáda (Kennis et al., 2003; Nash et al., 2008; Nozaki et al., 2004).

U vyšších rostlin je známá funkční diverzita mezi PHOT1 a PHOT2. PHOT1 je aktivní při velmi nízké intenzitě modrého světla a fototropismus iniciuje, zatímco PHOT2 se zapojuje až při vyšších intenzitách modré, je stabilnější a odpověď fototropismu zesiluje (Sakai et al., 2001). PHOT1 zajišťuje v rostlinách akumulaci odpovědi, to znamená, že při nízké intenzitě modrého světla se chloroplasty přesouvají na periklinální stěny buněk (kolmé ke směru dopadu světla), aby maximalizovaly absorpci světla a zvýšily tak efektivitu fotosyntézy. PHOT2 se stará o únikovou odpověď, chloroplasty se přesouvají na stěny antiklinální (paralelně se směrem světla), aby minimalizovaly poškození fotosystémů při vysokých intenzitách modrého světla. Zároveň částečně přispívá i k akumulaci odpovědi (Jarillo et al., 2001; Kagawa et al., 2001).

2.1.3.1 Signální dráhy fototropinů

Po autofosforylaci fototropiny interagují s NPH3 (NON-PHOTOTROPIC HYPOCOTYL 3), mutant *nph3* má ztracenou fototropní odpověď i při aktivním PHOT1 receptoru (Motchoulski and Liscum, 1999). Ve tmě je fosforylovaný, tedy v klidovém stavu, modré světlo spouští defosforylaci NPH3. Defosforylovaný NPH3 změní svoji konformaci a stává se součástí CRL3 (CULLIN-RING LIGASE 3) ubiquitin ligázového komplexu, který může ubiquitinovat PHOT1. Při vyšší intenzitě světla je PHOT1 polyubiquitinován, což vede k jeho degradaci. Klíčové v signálních drahách fototropinů je však mono- či multi-ubiquitinace PHOT1, což slouží jako signál pro změnu lokace nebo funkce proteinu (Roberts et al., 2011).

PHOT1 se díky mono-/multi-ubiquitinaci internalizuje, tedy přesune se z membrány buňky dovnitř buňky, což mu umožní regulaci PIN proteinů (Roberts et al., 2011). PIN proteiny aktivně transportují auxin ven z buněk. Jejich zásadní vlastností je, že jsou polarizovatelné v membráně, čímž určují směr toku auxinu. Ve fototropismu dochází k relokaci PINs na stinnou stranu rostliny (Friml et al., 2002). Více detailů o auxinovém transportu při fototropismu uvádím v kapitole 2.1.3.2. PHOT1/NPH3 nepřesouvá PINs přímo, využívá signálních drah, které regulují např. aktinová filamenta, endocytózu pomocí ROP (RHO OF PLANTS) GTPáz (Lin et al., 2012; Nagawa et al., 2012) nebo PKS (PHYTOCHROME KINASE SUBSTRATE) proteiny, které pomáhají signál z fototropinu převést na změny v auxinovém transportu (Demarsy et al., 2012; Lariguet et al., 2006).

Další proteiny, se kterými autofosforylované fototropiny interagují jsou například BLUS1 (BLUE LIGHT SIGNALING 1), CHUP1 (CHLOROPLAST UNUSUAL POSITIONING 1) nebo JAC1 (J-DOMAIN PROTEIN REQUIRED FOR CHLOROPLAST ACCUMULATION RESPONSE 1) (Oikawa et al., 2003; Suetsugu et al., 2005; Takemiya et al., 2013), které jsou blíže rozebrány v následující kapitole.

2.1.3.2 Fenotypové projevy fototropiny řízených signálních drah

Jedním z nejcharakterističtějších fenotypových projevů fototropinů je pozitivní fototropismus, tedy ohyb rostlinného orgánu směrem ke světlu. Pomocí signální dráhy popsané výše dochází k redistribuci auxinu, který se akumuluje na stinné straně hypokotylu a dochází ke koncentračnímu gradientu auxinu napříč pletivem. Vyšší koncentrace auxinu na stinné straně vede k aktivaci protonových pump a v důsledku toho ke snížení pH buněčné stěny, což aktivuje expansiny, které oslabují nekovalentní interakce v buněčné stěně a ta se tak stává lépe plasticky deformovatelnou. Turgor vytváří na buněčnou stěnu mechanický tlak a díky tomu dochází k buněčnému prodlužování hypokotylu ke světlu (Christie and Murphy, 2013). Fototropiny se také tímto mechanismem podílejí na regulaci tvaru listu a orientaci listové plochy vůči dopadajícímu světlu. Maximalizují tak účinnost fotosyntézy a optimalizují zachycení světla (Inoue et al., 2008).

K otevírání průduchů za pomoci fototropinů dochází za účasti proteinu BLUS1, který je fototropiny fosforylován (Takemiya et al., 2013) a prostřednictvím PP1 (PROTEIN PHOSPHATASE 1) aktivuje fosforylací protonovou pumpu (Takemiya et al., 2006). Na tu se vážou 14-3-3 proteiny (fosfoserin/fosfothreonin-vazebné regulační proteiny), udržují ji aktivní a zabraňují její deaktivaci, což umožňuje protonový export, hyperpolarizaci membrány (Kinoshita and Shimazaki, 2002, 1999) a následný příjem K^+ iontů do buňky. Zvýšený osmotický potenciál vede k příjmu vody, zvýšení turgoru svěřacích buněk a k otevření průduchu (Inoue and Kinoshita, 2017).

O pohybu chloroplastů již bylo zmíněno v kapitole 2.1.3. Zajišťují ho hlavně cp-actin filamenta (aktinová filamenta asociovaná s chloroplasty), které jsou připojené k chloroplastům a určují směr jejich pohybu (Kadota et al., 2009) a proteiny asociované s chloroplasty a aktinem. Nejprobádanějším je CHUP1, váže chloroplast k aktinu, umožňuje jeho aktivní pohyb a stabilizuje během pohybu jeho pozici (Oikawa et al., 2003). Dalšími příklady těchto proteinů je KAC1/2 (KINESIN-LIKE PROTEIN FOR ACTIN-BASED CHLOROPLAST MOVEMENT 1/2) (Suetsugu et al., 2010), JAC1, který je nutný specificky pro akumulaci odpovědi (Suetsugu et al., 2005) nebo PMI1 (PLASTID MOVEMENT IMPAIRED 1) (DeBlasio et al., 2005).

2.1.4 Proteiny rodiny Zeitlupe

Proteiny rodiny Zeitlupe představují skupinu fotoreceptorů modrého (450 nm) světla. Patří sem proteiny ZEITLUPE (ZTL), FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX 1 (FKF1) a LOV KELCH PROTEIN 2 (LKP2), které se podobají ve struktuře i mechanismu účinku. Byly objeveny na počátku 21. století pomocí genetických screenů mutantů u *Arabidopsis thaliana* (Nelson et al., 2000; Schultz et al., 2001; Somers et al., 2000). Obsahují LOV doménu, která zprostředkovává percepci modrého světla pomocí flavinového chromoforu, nejčastěji flavin mononukleotid, F-box doménu umožňující interakci s SCF (SKP1-CUL1-F-BOX) ubiquitin ligázovým komplexem a Kelch repetitivní

doménu, která zajišťuje vazbu cílových proteinů (Más et al., 2003; Nelson et al., 2000; Somers et al., 2000).

ZTL/FKF1/LKP2 proteiny se podílejí především na regulaci cirkadiánních rytmů, a fotoperiodické odpovědi rostlin. Protein ZTL reguluje cirkadiánní hodiny rostlin prostřednictvím degradace proteinů TOC1 (TIMING OF CAB EXPRESSION 1) a PRR5 (PSEUDO-RESPONSE REGULATOR 5) pomocí SCF ubiquitin ligázového komplexu a tím ovlivňuje délku periody cirkadiánního rytmu. Mutanti *ztl* vykazují prodlouženou periodu biologických hodin (Más et al., 2003). FKF1 protein hraje klíčovou roli ve fotoperiodické regulaci kvetení, jeho mutanti vykazují opožděné kvetení. Při dlouhém dni interaguje s proteinem GI (GIGANTEA), díky němuž zprostředkovává degradaci represorů kvetení, např. CDF (CYCLING DOF FACTOR) proteinů, což vede k aktivaci genu *CONSTANS* a následné indukci kvetení (Imaizumi et al., 2005; Sawa et al., 2007). LKP2 má podobnou funkci jako ZTL, podílí se na regulaci délky periody cirkadiánních hodin, avšak jeho efekt je slabší (Schultz et al., 2001).

2.1.5 UVR8 fotoreceptor

UVR8 (UV RESISTANCE LOCUS 8) je specifický fotoreceptor vyšších rostlin zodpovědný za percepci UV-B záření (280–315 nm). Byl poprvé identifikován jako gen spojený s odpovědí na UV-B záření v roce 2002 u *Arabidopsis thaliana* (Kliebenstein et al., 2002). Při absenci UV-B záření se vyskytuje ve formě dimeru. Po absorpci UV-B, která probíhá pomocí vlastního vnitřního chromoforu – tryptofanových zbytků, dojde k monomerizaci, čímž se fotoreceptor aktivuje. Aktivovaný UVR8 reaguje hlavně s proteinem COP1, a downstream dále s HY5. Signalizace UVR8 fotoreceptoru vede k mnoha fenotypovým projevům, indukuje geny spojené s ochranou proti UV záření, např. geny pro syntézu flavonoidů, zvyšuje toleranci vůči UV stresu, inhibuje prodlužovací růst nebo mění morfologii listů (Favory et al., 2009; Rizzini et al., 2011).

Vzhledem k tomu, že v experimentální části této práce nebylo UV záření aplikováno, je zmínka o UVR8 receptorech jen krátká a nebudou dále rozebírány. Nicméně vliv UV záření na vývoj rostlin je značný a dosud často opomíjený, a proto představuje perspektivní oblast pro budoucí výzkum.

2.1.6 Propojení fotoreceptorů na molekulární úrovni

Rostliny jsou v přirozeném prostředí vystaveny slunečnímu svitu, komplexnímu světelnému spektru, které zahrnuje různé vlnové délky. Jednotlivé složky tohoto spektra jsou vnímány odlišnými fotoreceptory a každý z nich reguluje specifické fyziologické a vývojové procesy. V přirozených podmínkách však tyto fotoreceptory nepůsobí izolovaně. Jejich signalizační dráhy se na molekulární úrovni významně překrývají a sdílejí klíčové regulační komponenty. Vzájemná interakce fotoreceptorů může mít podobu synergickou i antagonistickou, výsledný fenotypový efekt závisí na intenzitě, kvalitě a poměru jednotlivých složek světla (Casal, 2000).

Nejvíce propojené integrační uzly mají fytochromy a kryptochromy. Nejdůležitější bod je E3 ubiquitin ligázový komplex COP1/SPA, který za tmy zajišťuje degradaci pozitivního regulátoru fotomorfogeneze – HY5. Signály z fytochromů a kryptochromů přímo nebo nepřímo inhibují aktivitu COP1/SPA komplexu a sbíhají se na úrovni regulace stability HY5, který aktivuje expresi genů spojených s fotomorfogenezí (Liu et al., 2011; Podolec and Ulm, 2018; Saijo et al., 2003). Dále se potkávají např. u transkripčních faktorů PIFs, kde fytochromy PIFs regulují degradací, zatímco kryptochromy je regulují prostřednictvím inhibice, tedy PHY snižují jejich množství a CRY zároveň tlumí jejich aktivitu, čímž může nastat fotomorfogeneze (Hornitschek et al., 2009; Legris et al., 2019; Ma et al., 2016; Shen et al., 2007).

Proteiny rodiny ZEITLUPE světelnou signalizaci fotoreceptorů integrují do konkrétního času, tedy časově modulují odpovědi na světelné podněty. Díky jejich regulaci cirkadiánního rytmu rostliny zajišťují časovou koordinaci fyziologických procesů řízených fotoreceptory (Más et al., 2003).

Fototropiny představují specifickou větev světelné signalizace, narozdíl od fytochromů a kryptochromů, které přímo regulují stabilitu transkripčních faktorů, fungují fototropiny jako kinázy a ovlivňují tak buněčné procesy prostřednictvím fosforylačních kaskád (Christie, 2007; Podolec and Ulm, 2018). S ostatními fotoreceptory se propojují zejména na úrovni hormonální regulace, např. auxinu, kde ovlivňují jeho transport pomocí PINs (Friml et al., 2002), zatímco ostatní regulují přímo jeho syntézu (Franklin et al., 2011; Sun et al., 2012).

2.2 Světlem regulovaná morfologie rostlin

Světelné podmínky z velké části ovlivňují morfologii a růstové strategie rostlin. Tyto změny, souhrnně označovány jako fotomorfogeneze, zahrnují regulaci prodlužovacího růstu, vývoj listové plochy a celkovou architekturu rostliny.

Světlo ovlivňuje vývoj a růst rostlin během všech životních fází, tedy klíčení, vývoj mladého semenáčku, vegetativní růst, kvetení i senescenci (Kami et al., 2010).

2.2.1 Regulace vegetativního růstu světlem

Vegetativní růst, tedy procesy spojené s tvorbou a vývojem nadzemních orgánů, jako jsou listy a stonky jsou ovlivněny světelnými podmínkami. Kvalita, intenzita i délka osvětlení určují rychlost růstu, architekturu rostliny i rozložení hustoty mezi jednotlivými orgány (Poorter et al., 2019).

Spektrální složení světla má velký vliv na prodlužovací růst stonku a hypokotylu. Modré světlo obecně vede k inhibici elongace, což se projevuje kompaktnějším vzhledem rostliny, kratšími internodii a robustní stavbou (Ahmad and Cashmore, 1997; Zhao et al., 2007). Naopak pouze červené světlo s absencí modrého může vést k elongaci, delším internodiím a vyšší rostlině (Hogewoning et al., 2010).

U vývoje listů modré světlo podporuje tvorbu silnějších listů s efektivnější fotosyntetickou aktivitou, zatímco spektrum s nízkým podílem modré může vést k listům tenčím a snížené strukturální diferenciaci (Hogewoning et al., 2010).

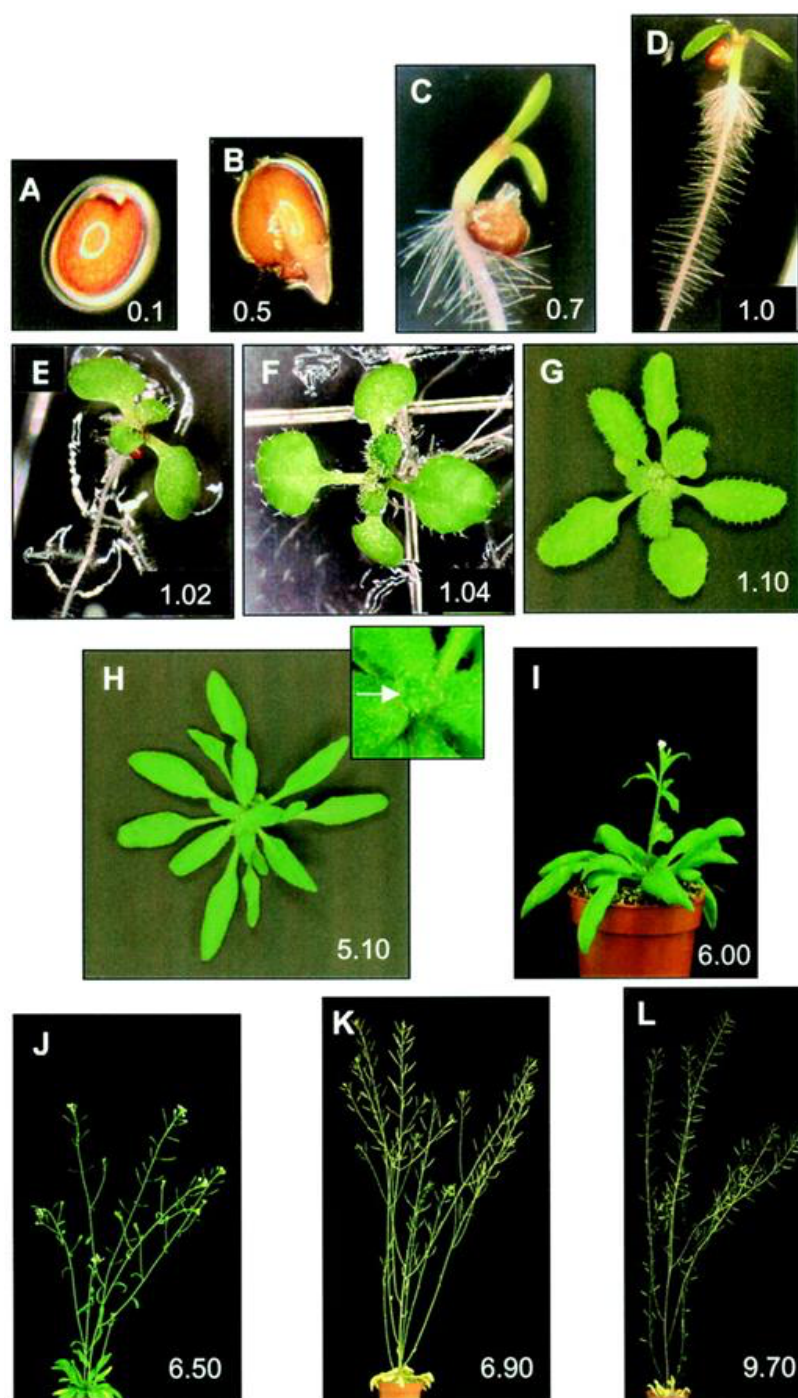
Významnou roli hraje také poměr červeného a far-red světla (R:FR), který rostliny využívají jako signál o hustotě okolní vegetace. Nízký poměr R:FR, který je v zastíněném prostředí, indukuje reakci na zastínění (shade avoidance syndrom) (viz. kapitola 2.1.1.2). Tento syndrom způsobuje zvýšenou elongaci, omezení větvení, změny v orientaci listů a přesun biomasy ve prospěch nadzemní části rostliny. Tyto změny umožňují rostlinám efektivněji soutěžit o světlo za cenu snížení investic do jiných struktur (Casal, 2012).

Světelné podmínky také ovlivňují rozdělení biomasy mezi nadzemní a podzemní částí rostliny. Vyšší intenzita a vhodné spektrální složení obvykle podporují akumulaci biomasy v nadzemních částech, zatímco omezené nebo nevhodné světelné podmínky vedou ke změnám v alokačních strategiích (Poorter et al., 2019).

2.2.1.1 Vegetativní růst *Arabidopsis thaliana*

Vegetativní fáze vývoje *A. thaliana* je charakterizována tvorbou listové růžice (rozety), která vzniká postupným zakládáním pravých listů z apikálního meristému. Po vyklíčení a rozvoji děloh dochází k iniciaci prvních pravých listů a postupnému nárůstu jejich počtu. Během vegetativní fáze dochází k postupnému zvětšování listové plochy a hromadění biomasy. Tato fáze končí přechodem k reprodukčnímu vývoji, kdy dochází k iniciaci květního stonku (Boyes et al., 2001). Na obrázku 2 podle Boyes et al., 2001 je znázorněno schéma vývojových stadií *A. thaliana* včetně vegetativní fáze.

Díky dobré znalosti molekulárních mechanismů, fyziologických procesů a dostupnosti mutantních linií je *A. thaliana* ideálním modelem pro studium vztahu mezi světelnými podmínkami a vegetativním růstem. Poznatky získané na tomto modelu jsou často přenositelné i na další druhy rostlin.



Obr. 2: Růstová vývojová stadia *Arabidopsis thaliana* (Boyes et al., 2001, převzato)

Obrázek popisuje vývojová stadia *A. thaliana*: Za A) nasáknutí semene vodou, za B) prorůstání kořínku, za C) hypokotyl a dělohy vystupují z osemení, za D) dělohy plně rozvinuté, za E) dva listy růžice delší než 1 mm, za F) čtyři listy růžice delší než 1 mm, za G) deset listů růžice delších než 1 mm, za H) patrná první květní poupata, za I) otevření prvního květu, za J) plné kvetení, za K) konec kvetení, za L) stárnutí rostliny, připravená ke sklizni semen.

2.2.1.2 Vegetativní růst *Camelina sativa*

Vegetativní růst *C. sativa* je typický vývojem listové růžice, následovaný elongací stonku. Po vyklíčení dochází k rozvoji děloh a postupnému zakládání pravých listů tvořící přízemní růžici. Vegetativní fáze končí přechodem ke květu.

C. sativa je v posledních letech intenzivně studována. Její výhodou je relativně krátký životní cyklus, nenáročnost na pěstování a schopnost růstu v nejrůznějších podmínkách. Z agronomického hlediska je velmi významná jako olejnina, často označovaná jako „řepka severní Ameriky“ (Berti et al., 2016). Tyto vlastnosti a příbuznost s *A. thaliana* z ní činí vhodný organismus pro studium vlivu enviromentálních faktorů na růst a vývoj rostlin

2.3 LED osvětlení a řízené pěstební podmínky

Řízené pěstební systémy, jako jsou fytofony nebo růstové komory umožňují přesně kontrolovat teplotu, vlhkost, fotoperiodu i světelné podmínky. Jako světelné zdroje byly tradičně využívány zářivky, halogenové lampy nebo sodíkové výbojky, které poskytují relativně široké spektrum světla, ale s omezenou možností jeho regulace. Často produkují značné množství tepla a jejich spektrální složení nejde snadno upravovat, což omezuje jejich využití pro experimentální studium (Massa et al., 2008).

Používání světelných diod (LED) představovalo významný technologický pokrok. LED umožňují produkovat světlo s úzkým rozsahem vlnových délek a přesně definovaným spektrálním složením. První výzkumy pěstování rostlin pod LED světly probíhaly na začátku 80. let 20. století (Bula et al., 1991), s nástupem 21. století se již rozšířily do vědy a po roce 2010 se staly standardem (Massa et al., 2008). Hlavními významnými vlastnostmi LED je možnost přesného nastavení poměru jednotlivých vlnových délek, umožňující vytvářet specifické světelné režimy, regulace intenzity světla nezávisle na jeho spektrálním složení, umožňující udržovat konstantní hodnoty fotosynteticky aktivní radiace (PAR), jejich dlouhá životnost, nízká produkce tepla a vysoká energetická účinnost a zároveň malá spotřeba energie (Olle and Viršile, 2013; Singh et al., 2015).

3 Cíle bakalářské práce

Cílem této bakalářské práce bylo experimentálně zhodnotit vliv spektrálního složení světla na vegetativní růst, morfologii a vybrané fyziologické parametry rostlin modelových rostlinných druhů *Arabidopsis thaliana* a *Camelina sativa* pěstovaných v kontrolovaných podmínkách.

Práce byla zaměřena na posouzení, jak odlišné světelné režimy ovlivňují fenotypový projev rostlin, zejména jejich velikost, tvar a kompaktnost, a jak se tyto změny promítají do funkčního stavu fotosyntetického aparátu. Důraz byl kladen na experimentální srovnání odpovědi rostlin na různé varianty světelného spektra.

Dílčí cíle práce zahrnovaly:

- kvantifikovat rozdíly v morfologických znacích rostlin pomocí obrazové analýzy, se zaměřením na parametry charakterizující velikost a tvar rostlin,
- zhodnotit vliv světelného spektra na architekturu rostlin, zejména míru kompaktnosti a elongace,
- analyzovat fyziologickou odpověď rostlin prostřednictvím parametrů chlorofylové fluorescence,
- porovnat reakce *A. thaliana* a *C. sativa* a posoudit, zda vykazují podobné nebo odlišné trendy v odpovědi na světelné podmínky

Práce tak směřovala k propojení fenotypových a fyziologických dat a k vyhodnocení vlivu světelného spektra na růstové a funkční charakteristiky rostlin v podmínkách řízeného prostředí.

4 Materiál a metody

Jako rostlinný materiál byly použity dva zástupci rostlin z čeledi brukvovitých, a to *Arabidopsis thaliana*, ekotyp Columbia-0 a *Camelina sativa*, PI 650155 (USDA National Plant Germplasm System, NPGS). Semena byla zasazena do rašelinného substrátu Klasmann TS3 jemný, do plastových květináčů, od každého druhu 48 rostlin. Byly pěstovány v pěstebních komorách PSI s kontrolovatelnými podmínkami s 12/12 hodinovým cyklem, v 21/19 °C. Zálivka byla pravidelná a identická. Experiment byl proveden ve dvou opakováních.

4.1 Světelné podmínky

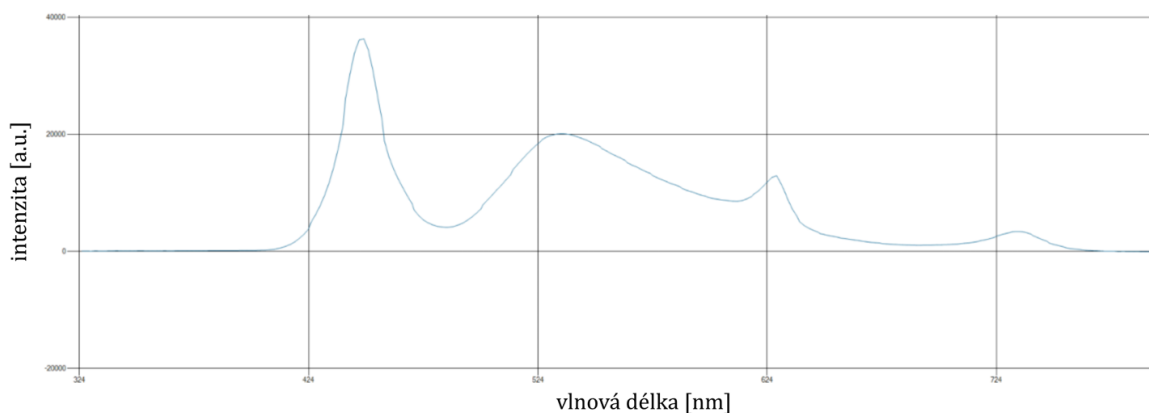
Oba druhy klíčily pod světlem používaným standartně ve fytotronech, tedy širokospektrálním se zastoupením modré, červené, zelené i far-red složky světelného spektra (obr. 3). Tohle nastavení nám umožnilo sledovat pouze vegetativní růst rostlin, bez hodnocení klíčení či kvetení. Toto světlo bylo použito i jako kontrolní. *Arabidopsis thaliana* byla pod tímto světlem 16 dnů, než byla předělána do pěstebních komor s rozdílnými světly, *Camelina sativa* 7 dnů. Celková intenzita osvětlení u každé varianty byla okolo 125 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

48 rostlin od každého druhu bylo rozděleno na 4 tácy po 12 rostlinách, které byly umístěny do 4 pěstebních boxů, které se lišily pouze spektrem použitého kultivačního osvětlení. Ostatní podmínky byly ve všech pěstebních boxech udržovány v rámci mezi identické. Tento přístup umožnil izolovat vliv kvality světla a minimalizovat vliv dalších enviromentálních faktorů.

Jeden z boxů simuloval přirozené světelné podmínky širokospektrálním světelným zdrojem a sloužil jako kontrolní varianta (obr. 3). V ostatních byly světelné zdroje s odlišným spektrálním složením, což umožnilo testovat specifické účinky jednotlivých částí světelného spektra.

Světelné podmínky byly změřeny pomocí přístroje SpectraPen LM500-UVIS, z něhož byly vygenerovány i následující grafy.

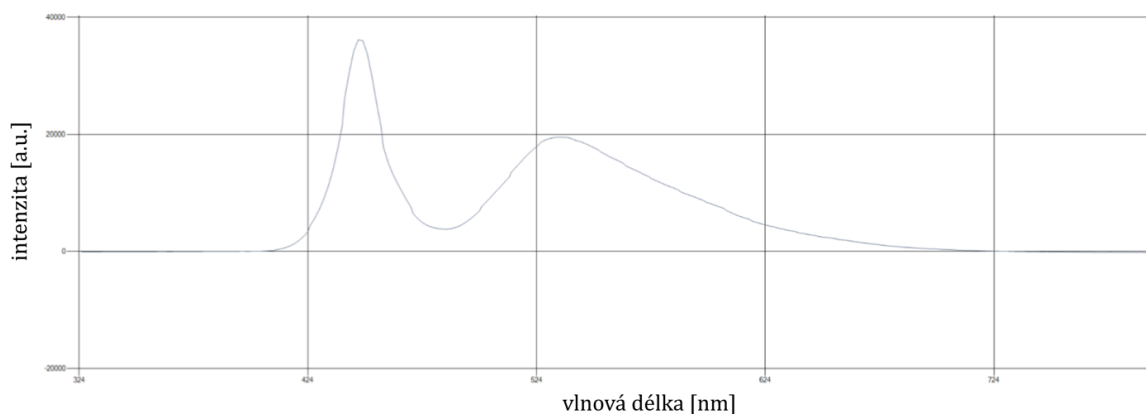
V kontrolním boxu (obr. 3) naměřené spektrum vykazovalo více emisních maxim napříč viditelnou oblastí. Nejvýraznější maximum bylo zaznamenáno v oblasti modrého světla. Další širší maximum se nacházelo v zelené oblasti a menší emisní maximum bylo patrné v oblasti červeného světla a far-red záření. Spektrum tedy odpovídá širokospektrálnímu světelnému zdroji s významným zastoupením modré i červené složky a nižší intenzitou v ostatních částech spektra. Použitý pěstební box měl následující technické parametry osvětlení – základní bílá o barevné teplotě 5500 K, aditivní červená o maximu vlnových délek 630 nm a aditivní far-red o maximu vlnových délek 735 nm. Tento box je v této práci dále označován jako varianta bílá + červená.



Obr. 3: Spektrální složení světelného zdroje v 1. boxu – varianta bílá + červená

V grafu osa X znázorňuje vlnovou délku [nm], osa Y relativní intenzitu signálu [a.u.]. Spektrum zahrnuje modrou, zelenou, červenou i far-red oblast. Změřeno a vytvořeno pomocí přístroje SpectraPen LM500-UVIS.

V dalším boxu bylo použito spektrum (obr. 4) vykazující výrazné maximum v oblasti modrého světla a široké emisní pásmo zasahující do zelené a trochu červené oblasti. Far-red složka zde téměř chybí. Jedná se o širokospektrální bílou LED. Použitý pěstební box měl následující technické parametry osvětlení – základní bílá o barevné teplotě 5500 K. Tento box je v této práci dále označován jako varianta bílá.

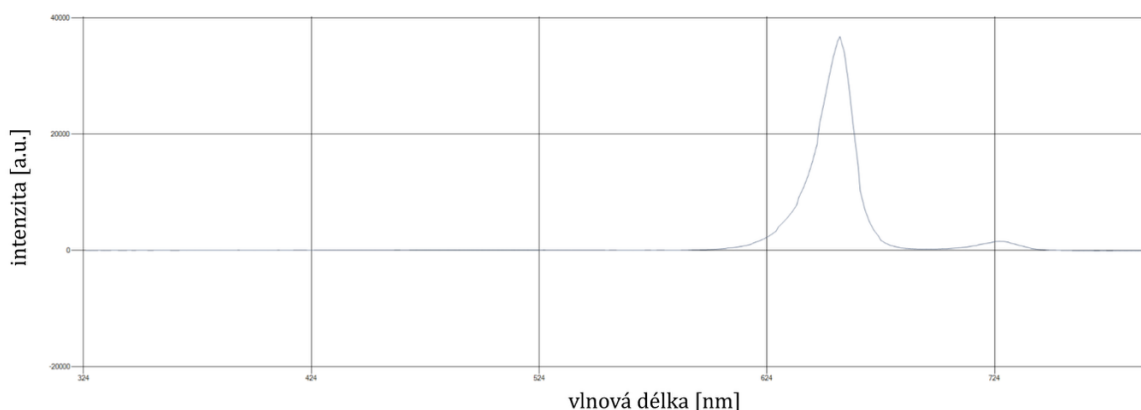


Obr. 4: Spektrální složení světelného zdroje ve 2. boxu – varianta bílá

V grafu osa X znázorňuje vlnovou délku [nm], osa Y relativní intenzitu signálu [a.u.]. Spektrum zahrnuje modrou, zelenou a červenou oblast. Změřeno a vytvořeno pomocí přístroje SpectraPen LM500-UVIS.

Ve 3. pěstební komoře (obr. 5) naměřené spektrum vykazovalo výrazné emisní maximum v oblasti červeného světla s úzkým rozsahem vlnových délek. Intenzita záření

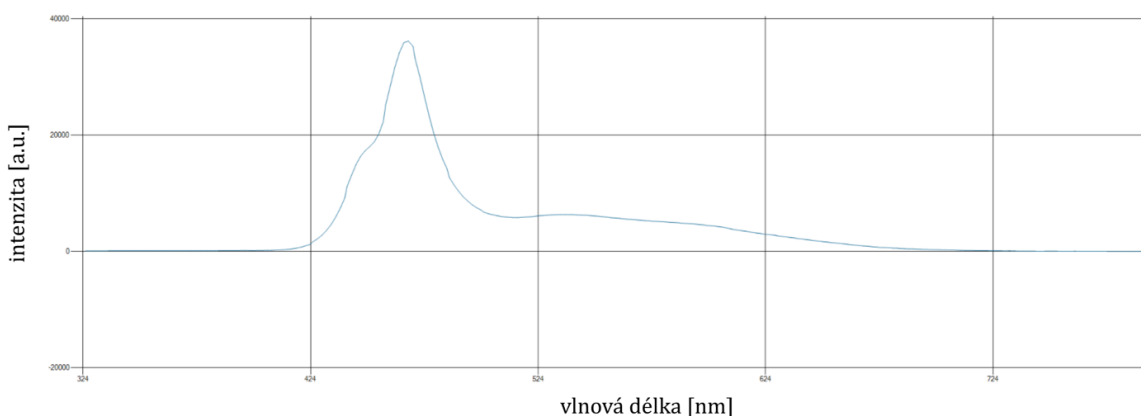
mimo tuto oblast byla minimální, pouze s nevýrazným maximem v oblasti far-red záření. Jde tedy o dominantní červené světlo. Použitý box měl následující technické parametry osvětlení – základní červená o maximu vlnových délek 660 nm a aditivní far-red o maximu vlnových délek 730 nm. Tento box je v této práci dále označován jako varianta červená.



Obr. 5: Spektrální složení světelného zdroje ve 3. boxu – varianta červená

V grafu osa X znázorňuje vlnovou délku [nm], osa Y relativní intenzitu signálu [a.u.]. Spektrum zahrnuje červenou a far-red oblast. Změřeno a vytvořeno pomocí přístroje SpectraPen LM500-UVIS.

V posledním boxu (obr. 6) byla kombinace širokospektrálního bílého světla s přidavkem modré složky. Naměřené spektrum ukázalo výrazné emisní maximum v oblasti modrého světla. Toto maximum pokračovalo v širší emisní pásmo zasahující do oblasti zeleného a červeného světla, avšak s nižší intenzitou ve srovnání s modrou oblastí. Použitý pěstební box měl následující technické parametry osvětlení – základní bílá o barevné teplotě 4000 K a aditivní modrá o maximu vlnových délek 470 nm. Tento box je v této práci dále označován jako varianta bílá + modrá.



Obr. 6: Spektrální složení světelného zdroje ve 4. boxu – varianta bílá + modrá

V grafu osa X znázorňuje vlnovou délku [nm], osa Y relativní intenzitu signálu [a.u.]. Spektrum zahrnuje převážně modrou a minimálně zelenou a červenou oblast. Změřeno a vytvořeno pomocí přístroje SpectraPen LM500-UVIS.

4.2 Měření fenotypu

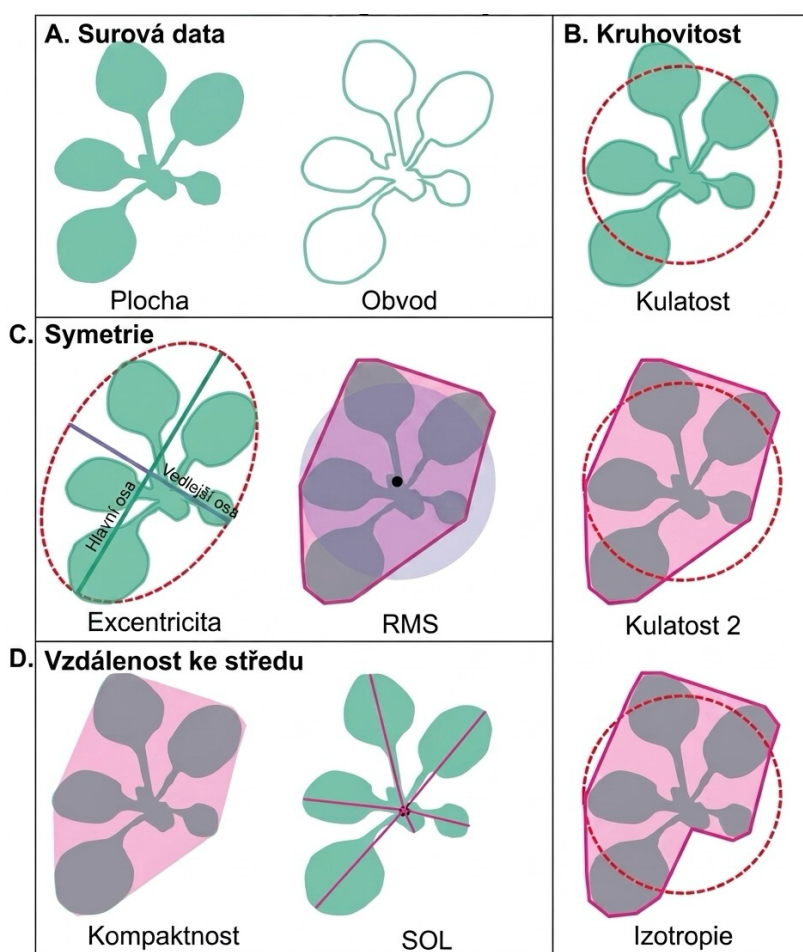
Fenotyp byl měřen za pomoci fenotypizační stanice PlantScreen SC system, PSI (obr. 7). Rostliny byly změřeny celkem osmkrát, v rozmezí dvou až tří dnů po dobu 16 dní. Toto rozmezí dostatečně pokrylo vegetativní fázi růstu přízemních růžic.



Obr. 7: Fenotypizační stanice PlantScreen SC system (Plant Phenomics, 2026, PlantScreen Mini System gallery image. Dostupné z: <https://plantphenotyping.com/data/PlantScreen-Mini-System/gallery//sc1.jpg>)

4.2.1 Měřené parametry

V rámci analýzy byly hodnoceny jasně předepsané parametry přístroje PlantScreen SC systém (obr. 8).



Obr. 8: Přehled měřených morfologických parametrů přístroje PlantScreen SC system (Pavicić et al., 2017, upraveno)

Základní morfologické parametry rostlin zahrnují plochu a obvod. Plocha představuje celkovou velikost rostliny, respektive listové růžice, obvod vyjadřuje délku hranice rostliny. Oba parametry jsou měřeny v milimetrech a pixelech.

Parametry popisující tvar zahrnují kulatost, kulatost 2 a izotropii. Kulatost vyjadřuje podobnost tvaru rostliny ideálnímu kruhu a počítá se jako poměr mezi plochou a obvodem, kde perfektnímu kruhu by byla rovna hodnota 1. Tento parametr je ovlivněn např. délkou řapíků nebo členitostí listů. Kulatost 2 je parametr podobný předchozímu, avšak je počítán vůči konvexnímu obalu (zjednodušený tvar rostliny vzniknutý ignorováním mezer mezi listy a obepnutím jen nejvzdálenějších částí rostliny), je tedy stabilnější a méně citlivý na drobné nepravidelnosti tvaru. Izotropie popisuje rovnoměrnost rozložení listů kolem středu rostliny. Vysoká izotropie by znamenala, že jsou listy rozloženy symetricky do všech směrů, nízká nerovnoměrný růst.

Parametry symetrie zahrnují excentricitu a RMS. Excentricita vyjadřuje, jak moc se tvar rostliny liší od kruhu směrem k elipse. Hodnota blízká 0 znamená, že listová růžice má kruhový tvar. Hodnota blízká 1 značí eliptický tvar. Tento parametr pomáhá

indikovat změny ve tvaru růžice během růstu. RMS neboli míra rotační symetrie rostliny porovnává skutečný tvar rostliny s ideálním kruhem o stejné ploše, říká nám tedy, do jaké míry je tvar rostliny rovnoměrně rozložen kolem středu. Vyšší hodnota značí odchylku od symetrie.

Parametry vzdálenosti od středu zahrnují kompaktnost a SOL. Kompaktnost se počítá jako poměr mezi plochou rostliny a plochou jejího konvexního obalu. Vysoká hodnota kompaktnosti značí velkou hustotu rostliny, nízká naopak dlouhé řapíky a řídké listy. SOL popisuje štíhlost listů, vychází ze vzdálenosti od středu rostliny ke koncům listů. Vyšší hodnota SOL značí delší a užší listy (Pavicic et al., 2017).

V experimentu byly sledovány i parametry chlorofylové fluorescence, které nám poskytují informace o funkčnosti fotosystému II a schopnosti rostlin reagovat na světelné podmínky.

Parametr F0 představuje minimální fluorescenci chlorofylu ve tmě adaptovaném stavu, kdy jsou všechna reakční centra PSII otevřená. Odvozené parametry jsou F0 Dn, popisující minimální fluorescenci během relaxace ve tmě, F0 Ln během adaptace na světlo a F0 Lss v ustáleném světle. Slouží jako základní referenční hodnota funkčního stavu fotosystému.

Parametr Fm vyjadřuje maximální fluorescenci ve tmě adaptovaném stavu, kdy jsou všechna reakční centra PSII uzavřená. Odvozené parametry jsou Fm Dn, popisující maximální fluorescenci během relaxace ve tmě, Fm Ln během adaptace na světlo a Fm Lss v ustáleném světle. Tyto parametry ukazují maximální kapacitu PSII.

Parametr Fp popisuje maximální hodnotu fluorescence dosaženou krátce po osvětlení tmou adaptované rostliny. Odráží počáteční dynamiku rostliny. Parametry Ft představují aktuální hodnotu fluorescence v konkrétním časovém okamžiku měření. Ft Dn popisuje aktuální fluorescenci během relaxace ve tmě, Ft Ln během adaptace na světlo a Ft Lss v ustáleném světle. Fp a Ft jsou důležité pro výpočet dalších parametrů fluorescence.

Parametr Fv (variabilní fluorescence) je rozdíl mezi maximální a minimální fluorescencí. Vyjadřuje množství energie, které může být využito pro fotochemické procesy. Parametr Fq je rozdíl mezi maximální a aktuální fluorescencí a odráží momentální aktivitu PSII.

Parametry NPQ neboli nefotochemické zhášení, popisují vytracení přebytečné světelné energie ve formě tepla. Vyšší hodnoty NPQ indikují aktivaci rostlinných ochranných mechanismů proti nadměrnému ozáření a potenciálnímu poškození PSII. Odvozené parametry jsou NPQ Dn, vyjadřující nefotochemické zhášení během relaxace ve tmě, NPQ Ln během adaptace na světlo a NPQ Lss v ustáleném světle. Parametr qN je jinak vypočítaný, zjednodušený koeficient nefotochemického zhášení.

Parametry qP neboli fotochemické zhášení vyjadřuje podíl otevřených center PSII, která jsou schopna přijímat a zpracovávat excitační energii. Vysoké hodnoty indikují, že většina reakčních center je otevřená a aktivně se podílí na fotosyntéze, nízké hodnoty mezitím indikují jejich uzavření a omezený průchod elektronů. qP lze

vyhodnocovat v různých stavech, a to jako qP Dn, popisující fotochemické zhášení během relaxace ve tmě, qP Ln během adaptace na světlo a qP Lss v ustáleném světle. Parametr qL je alternativní model fotochemického zhášení a poskytuje realističtější pohled než parametr qP.

Parametry QY udávají, jak efektivně je absorbovaná světelná energie využívána pro fotochemické reakce, tedy účinnost fotosyntézy. Lze je vyhodnocovat v různých fyziologických stavech, QY Dn jako kvantový výtěžek PSII během relaxace ve tmě, QY Ln během adaptace na světlo, QY Lss v ustáleném světle a QY max, což je maximální kvantový výtěžek PSII ve tmě adaptovaném stavu.

Parametry Rfd neboli poměr poklesu fluorescence slouží jako ukazatel vitality rostlin. Vyšší hodnoty indikují efektivní využití světelné energie, rychlou aktivaci fotosyntetického aparátu a dobrou fyziologickou kondici rostliny. Naopak nižší hodnoty mohou signalizovat omezenou fotosyntetickou aktivitu, stresové podmínky a sníženou vitalitu rostliny. Rfd Ln popisuje poměr poklesu fluorescence během adaptace na světlo a Rfd Lss v ustáleném světle.

4.3 Statistické zpracování

Data získaná z PlantScreen SC system byla statisticky zpracována v programu R.

Pro jednotlivé parametry byl proveden neparametrický Kruskal-Wallis test, byly vypočítány statisticky významné rozdíly v podobě p-hodnot, kde hladina statistické významnosti byla stanovena na $\alpha = 0,05$. V případě prokázání statisticky významných rozdílů mezi jednotlivými skupinami byla provedena post-hoc analýza.

Grafické výstupy byly vytvořeny pomocí balíčku ggplot2 (Wickham, 2016), přičemž výsledky jsou prezentovány formou boxplotů zobrazující medián, kvartily, rozsah dat a odlehlé hodnoty.

5 Výsledky

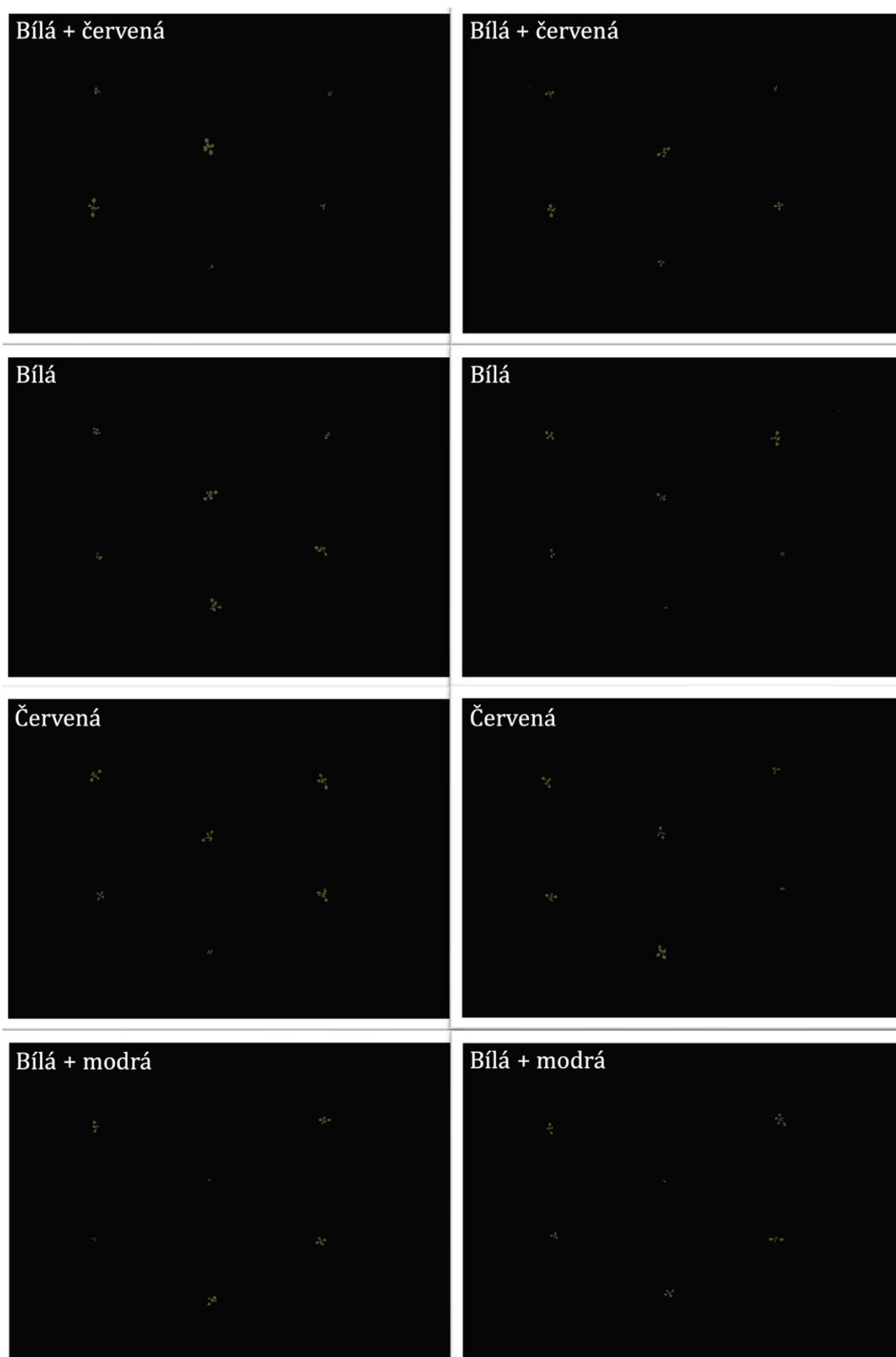
5.1 *Arabidopsis thaliana*

V rámci experimentální části bylo provedeno celkem 8 měření na fenotypizační stanici PlantScreen, z nichž pro účely této práce byly vybrány a zpracovány pouze první (označováno jako úvodní), páté (označováno jako mezilehlé) a osmé (označováno jako poslední) měření.

5.1.1 Úvodní měření

Níže jsou uvedeny výsledky úvodního měření rostlin *Arabidopsis thaliana* pěstovaných za různých světelných podmínek. Úvodní měření bylo provedeno po 16 dnech kultivace za jednotných světelných podmínek, před jejich přemístěním do různých světelných variant a představuje tak výchozí stav rostlin.

Na obr. 9 jsou znázorněny fotky rostlin z jednotlivých světelných variant. Mezi variantami nebyly pozorovány výrazné viditelné rozdíly v morfologii.



Obr. 9: Koláž snímků rostlin *A. thaliana* během úvodního měření

Jednotlivé panely popsané přímo v obrázku zobrazují rostliny pěstované při osvětlení: bílá + červená, bílá, červená a bílá + modrá. Snímky byly pořízené přístrojem PlantScreen SC system, ve stejném měřítku. Koláž byla vytvořena v programu Microsoft PowerPoint.

V tab. 1 jsou uvedeny statistické významnosti v podobě p-hodnot (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) všech měřených parametrů (jednotlivé parametry a jejich význam jsou detailně popsány v kapitole 4.2.1).

Výsledky ukazují, že u morfologických parametrů nebyly zjištěny statisticky významné rozdíly. Naopak u některých fluorescenčních parametrů, konkrétně F0, F0 Lss, Fm, Fm Lss, Ft Lss, Fv Lss, Fv, NPQ Lss, qP Lss, QY max a Rfd Lss statisticky významné rozdíly zaznamenány byly.

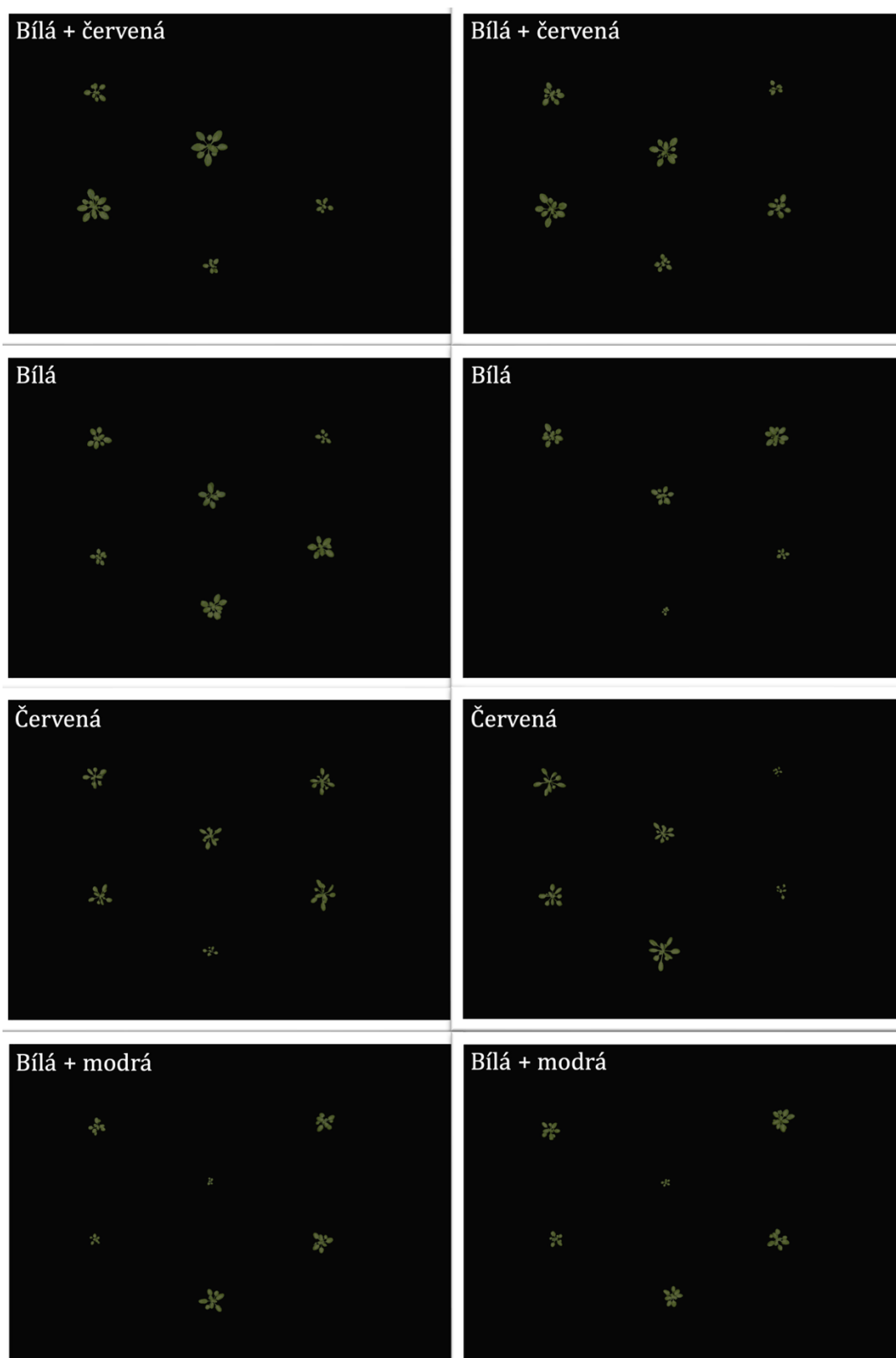
Tab. 1: Statistické vyhodnocení měřených parametrů u *A. thaliana* na základě p-hodnot během úvodního měření

Parametr	Hodnota P	Parametr	Hodnota P
Plocha	0,61	F0	0,005
Obvod	0,47	F0 Lss	0,01
Kulatost	0,36	Fm	0,01
Kulatost 2	0,56	Fm Lss	0,03
Izotropie	0,87	Fp	0,15
Excentricita	0,57	Ft Lss	0,007
RMS	0,72	Fv	0,02
Kompaktnost	0,22	Fv Lss	0,04
SOL	0,62	Fq Lss	0,19
Velikost	0,78	NPQ Lss	0,04
		qN Lss	0,63
		qP Lss	0,004
		qL Lss	0,38
		QY Lss	0,09
		QY max	0,03
		Rfd Lss	4,73e-05

5.1.2 Mezilehlé měření

Níže jsou uvedeny výsledky mezilehlého měření rostlin *Arabidopsis thaliana* pěstovaných za různých světelných podmínek.

Na obr. 10 můžeme vidět fotky rostlin z jednotlivých světelných variant. Jsou zde již vizuálně pozorovatelné nepatrné morfologické změny, hlavně ve srovnání červené varianty s ostatními.



Obr. 10: Koláž snímků rostlin *A. thaliana* během mezilehlého měření

V tab. 2 jsou zaznamenány statistické významnosti v podobě p-hodnot (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) všech měřených parametrů (jednotlivé parametry a jejich význam jsou detailně popsány v kapitole 4.2.1).

U morfologických parametrů byl zjištěn statisticky významný rozdíl u obvodu, kulatosti, kulatosti 2 a kompaktnosti, ostatní nevykazovaly statisticky významné rozdíly. U fluorescenčních parametrů byly zaznamenány statisticky významné rozdíly u všech měřených parametrů. P-hodnoty některých parametrů dosahovaly velmi nízkých hodnot.

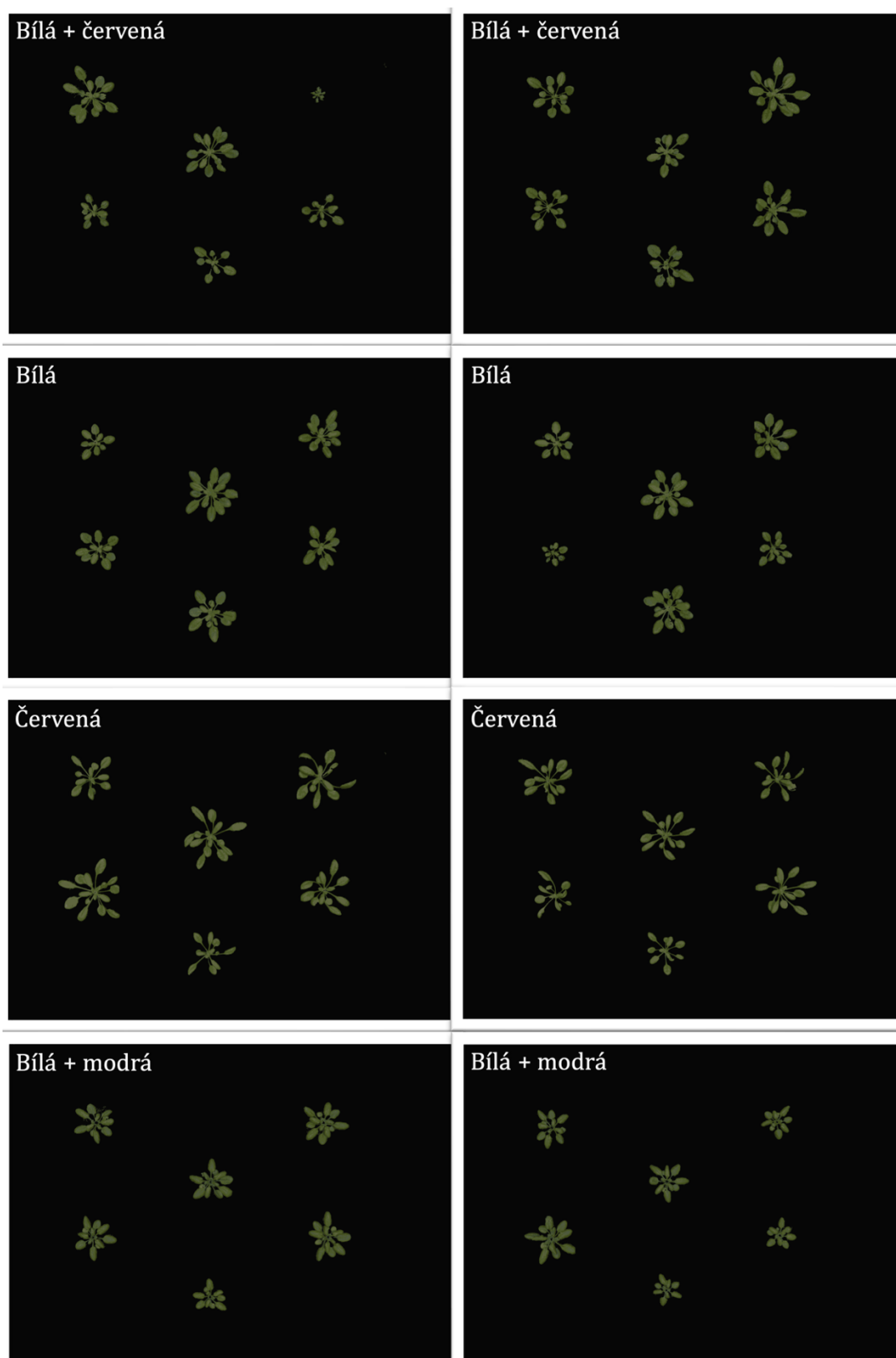
Tab. 2: Statistické vyhodnocení měřených parametrů u *A. thaliana* na základě p-hodnot během mezilehlého měření

Parametr	Hodnota P	Parametr	Hodnota P
Plocha	0,37	F0	0,03
Obvod	0,02	F0 Lss	0,01
Kulatost	2,81e-05	Fm	0,001
Kulatost 2	0,002	Fm Lss	0,0001
Izotropie	0,13	Fp	8,75e-05
Excentricita	0,08	Ft Lss	0,001
RMS	0,43	Fv	0,0004
Kompaktnost	3,55e-07	Fv Lss	6,01e-05
SOL	0,62	Fq Lss	7,86e-07
Velikost	0,61	NPQ Lss	3,71e-08
		qN Lss	2,95e-08
		qP Lss	6,85e-06
		qL Lss	0,0004
		QY Lss	6,71e-08
		QY max	1,70e-05
		Rfd Lss	0,003

5.1.3 Poslední měření

Níže jsou uvedeny výsledky posledního měření rostlin *Arabidopsis thaliana* pěstovaných za různých světelných podmínek. Poslední měření proběhlo ještě před začátkem květu, aby byl zaznamenán čistě vegetativní růst.

Na obr. 11 jsou snímky rostlin z jednotlivých světelných variant. Jsou vidět patrné rozdíly mezi morfologií rostlin jednotlivých skupin, kdy rostliny z červené varianty mají ve srovnání s ostatními velmi protáhlé listy a rostliny z varianty bílá + modrá jsou menší, ale kompaktnější oproti ostatním skupinám.



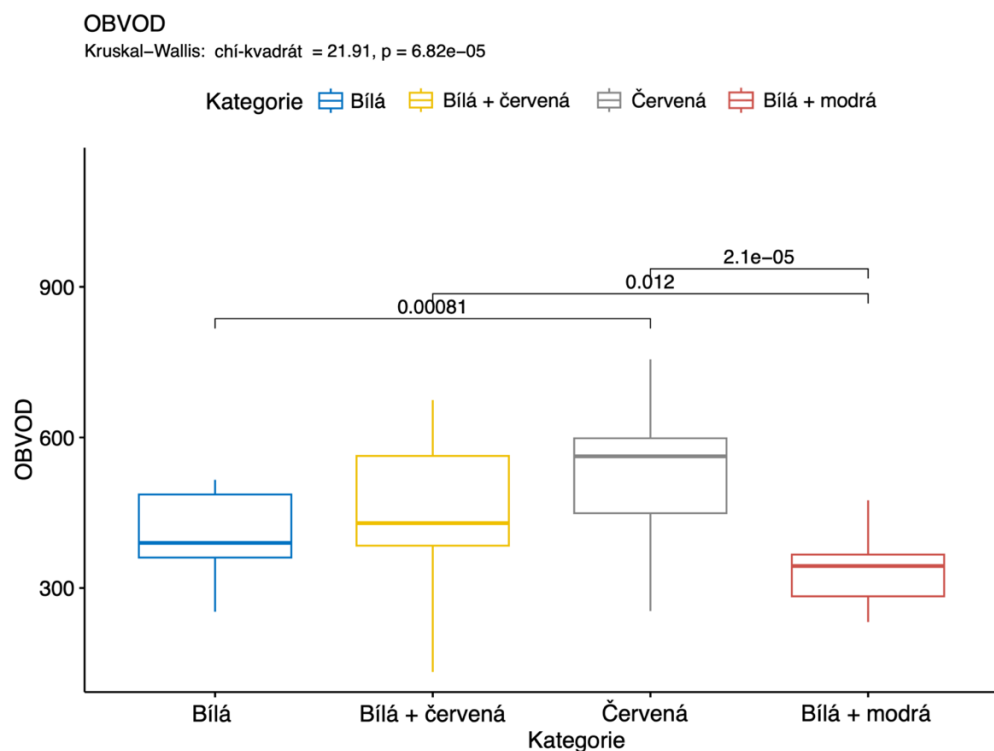
Obr. 11: Koláž snímků rostlin *A. thaliana* během posledního měření

V tab. 3 jsou zaznamenány statistické významnosti v podobě p-hodnot (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) všech měřených parametrů (jednotlivé parametry a jejich význam jsou detailně popsány v kapitole 4.2.1).

Statisticky významné rozdíly u morfologických parametrů byly zaznamenány u obvodu, kulatosti, kulatosti 2, izotropie, RMS a kompaktnosti. Statisticky nevýznamné se prokázaly parametry plocha, excentricita, SOL a velikost. U fluorescenčních parametrů se statisticky významné rozdíly našly ve všech měřených parametrech. Konkrétní hodnoty vybraných statisticky významných rozdílů jsou uvedeny a detailně zobrazeny v následujících grafech (obr. 12–19). Zbývající grafy statisticky významných rozdílů jsou uvedeny v příloze A (obr. 32–34).

Tab. 3: Statistické vyhodnocení měřených parametrů u *A. thaliana* na základě p-hodnot během posledního měření

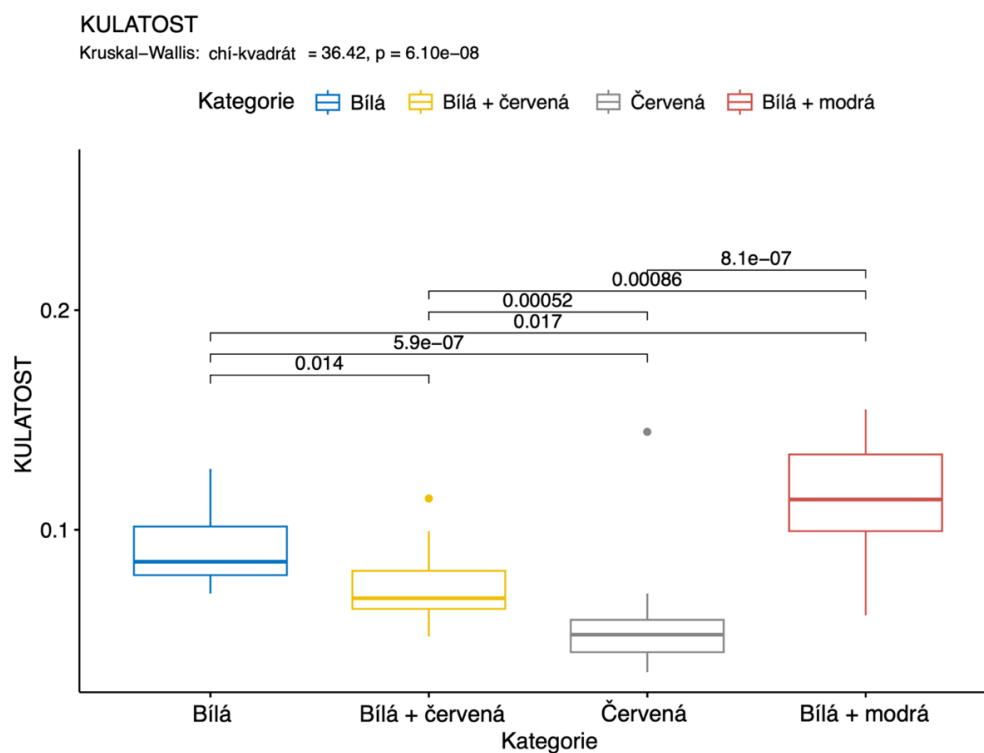
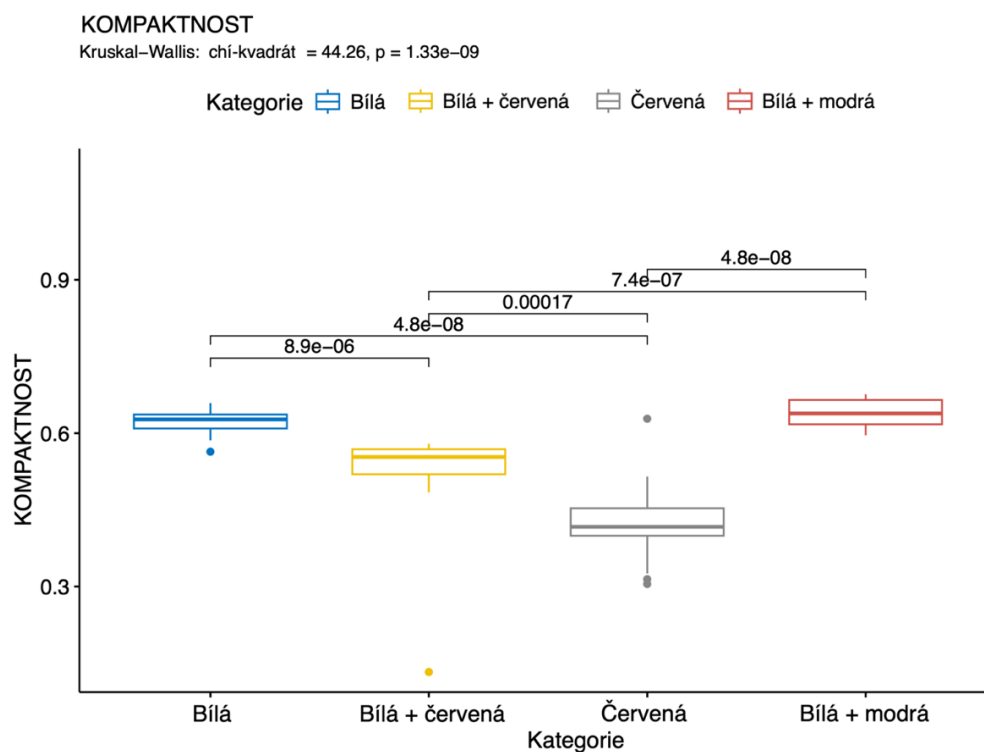
Parametr	Hodnota P	Parametr	Hodnota P
Plocha	0,42	F0	6,61e-06
Obvod	6,82e-05	F0 Lss	9,39e-07
Kulatost	6,10e-08	Fm	2,76e-06
Kulatost 2	0,01	Fm Lss	4,71e-08
Izotropie	0,02	Fp	0,02
Excentricita	0,07	Ft Lss	6,78e-07
RMS	0,02	Fv	2,89e-06
Kompaktnost	1,33e-09	Fv Lss	4,14e-08
SOL	0,23	Fq Lss	7,37e-07
Velikost	0,80	NPQ Lss	7,33e-09
		qN Lss	3,70e-07
		qP Lss	1,09e-07
		qL Lss	2,45e-08
		QY Lss	1,23e-08
		QY max	3,42e-05
		Rfd Lss	6,95e-08



Obr. 12: Hodnoty obvodu rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měření

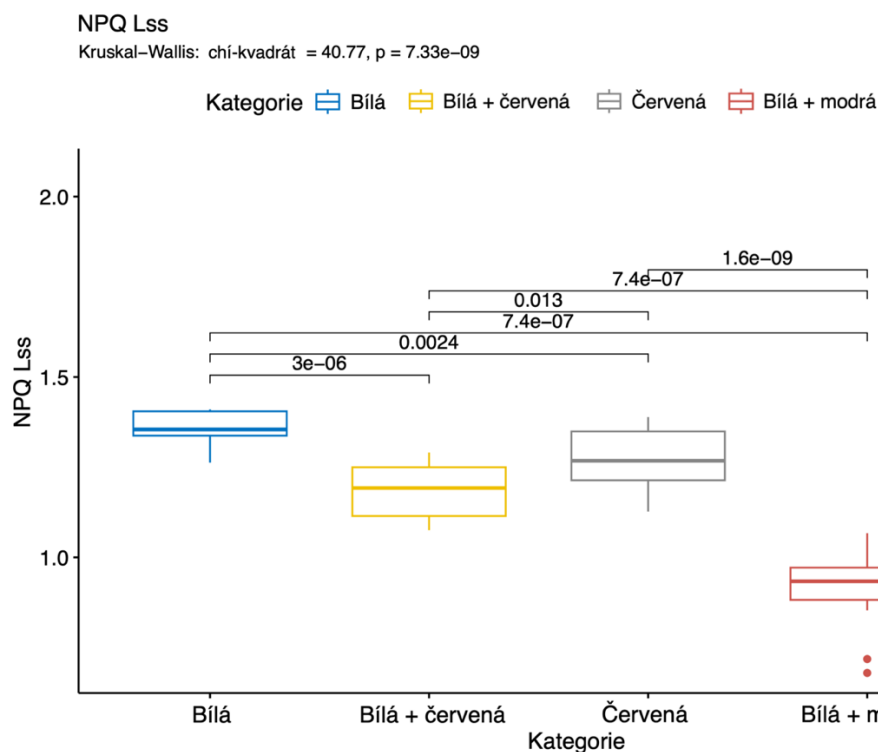
Boxplot znázorňuje hodnoty měřeného parametru u jednotlivých světelných variant (bílá, bílá + červená, červená, bílá + modrá). Statistická významnost byla testována pomocí Kruskal-Wallis testu, který je doplněn o post-hoc testy. Boxploty zobrazují medián pomocí středové čáry a dolní (25. percentil) a horní (75. percentil) kvartil pomocí dolního a horního okraje boxu. Rozsah dat je znázorněn pomocí vousů a odlehlé hodnoty jsou zobrazeny jako samostatné body. Graf byl vytvořen v R studiu pomocí balíčku ggplot2.

Hodnoty obvodu rostlin *A. thaliana* se mezi jednotlivými variantami osvětlení lišily (obr. 12). Nejvyšší hodnoty byly zaznamenány u varianty s červeným světlem, zatímco nejnižší u kombinace bílá + modrá. Varianty bílá a bílá + červená vykazovaly hodnoty mezi těmito extrémami.

Obr. 13: Hodnoty kulatosti rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měřeníObr. 14: Hodnoty kompaktnosti rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měření

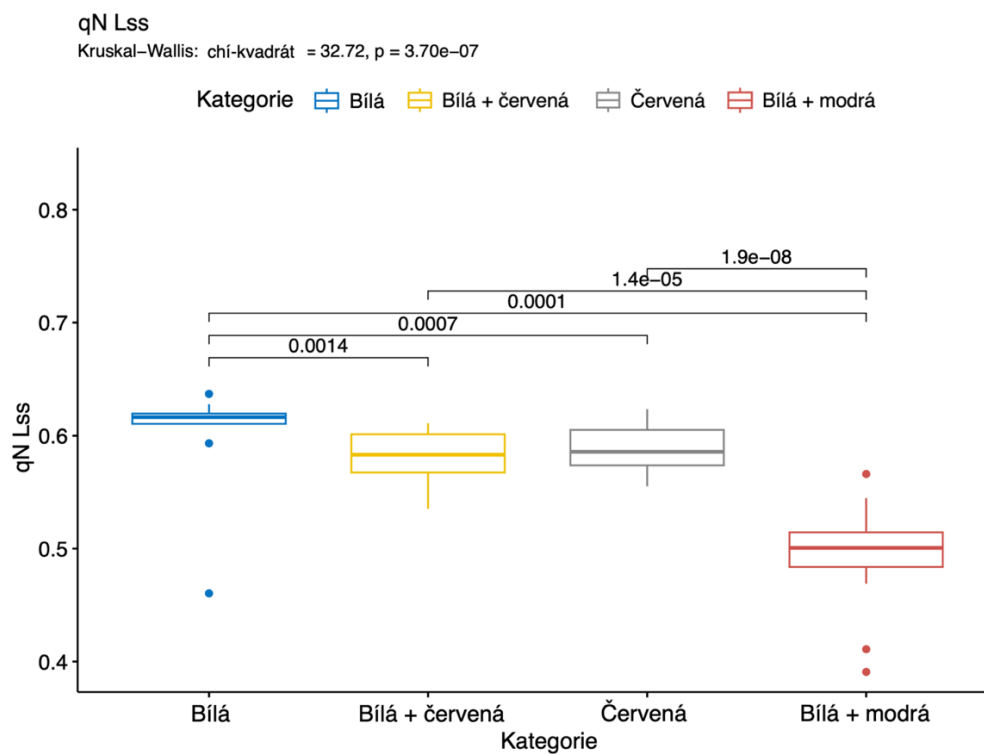
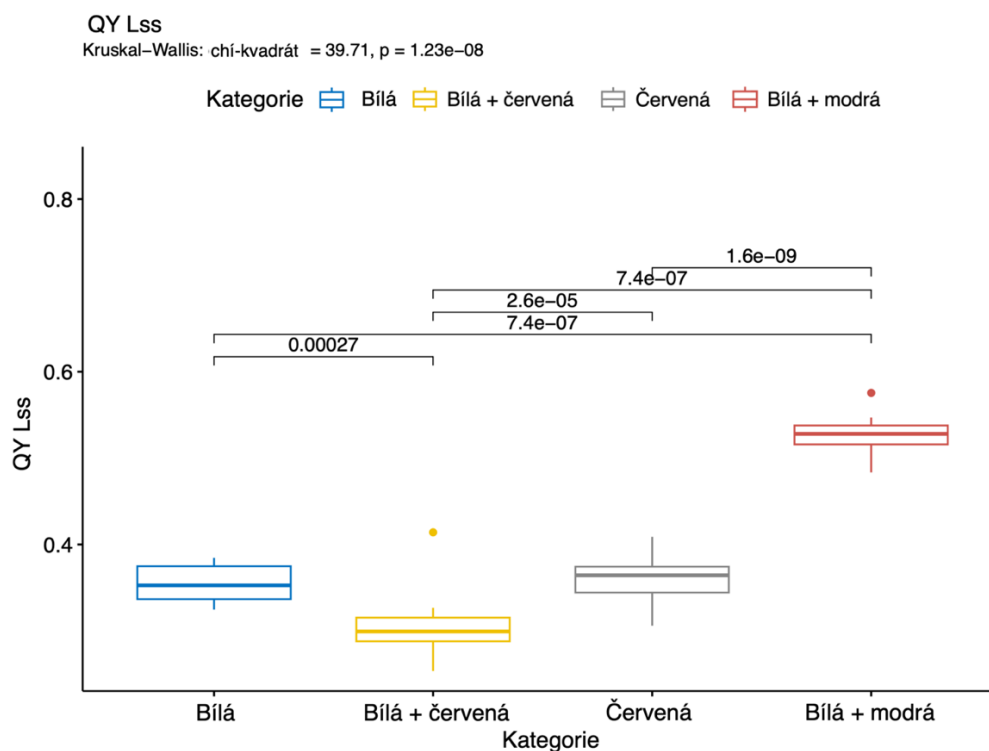
Kulatost rostlin *A. thaliana* se v závislosti na světelných podmínkách lišil (obr. 13). Nejvyšší hodnoty byly pozorovány u varianty bílá + modrá a nejnižší u varianty červené. Varianty bílá a bílá + červená se pohybovaly mezi těmito hodnotami.

Z obr. 14 vyplývá, že kompaktnost rostlin *A. thaliana* se mezi variantami lišila. Nejvyšší hodnoty byly zaznamenány u bílého + modrého světla, nejnižší u červeného světla. Ostatní varianty se pohybovaly mezi těmito hodnotami, přičemž bílá varianta na tom byla lépe, než varianta bílá + červená.



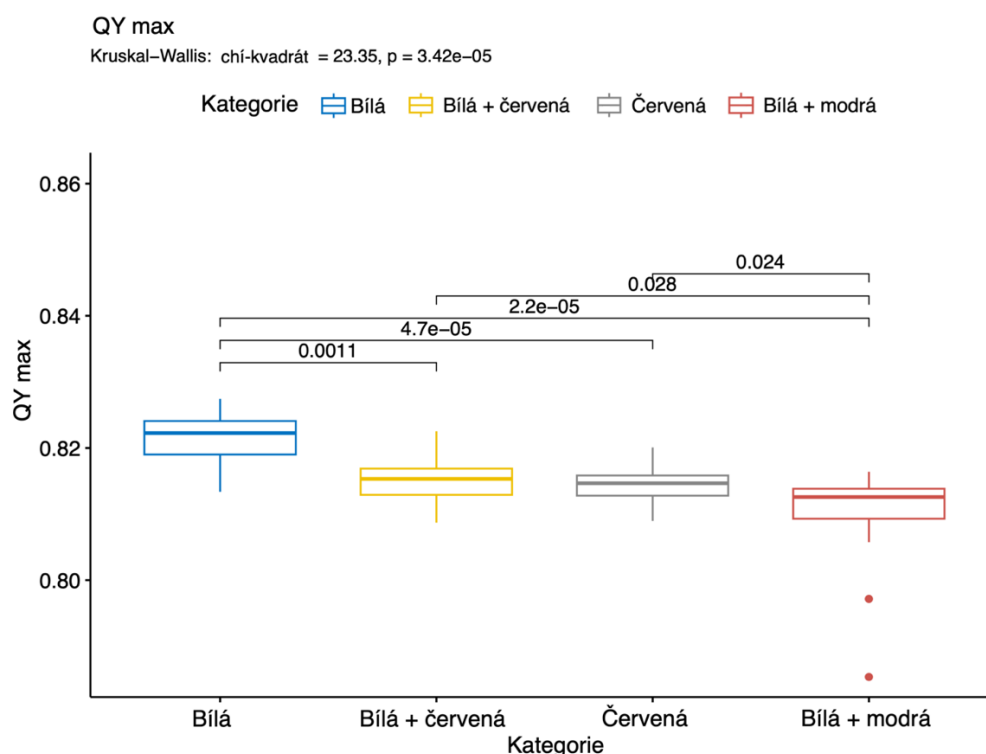
Obr. 15: Hodnoty NPQ Lss rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měření

Hodnoty NPQ Lss (nefotochemického zhášení za ustáleného světla) rostlin *A. thaliana* se mezi jednotlivými variantami osvětlení lišily (obr. 15), přičemž bílé světlo vedlo k nejvyšším hodnotám a kombinace bílá + modrá k nejnižším hodnotám. Varianty bílá + červená a červená vykazovaly střední hodnoty.

Obr. 16: Hodnoty qN Lss rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měřeníObr. 17: Hodnoty QY Lss rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měření

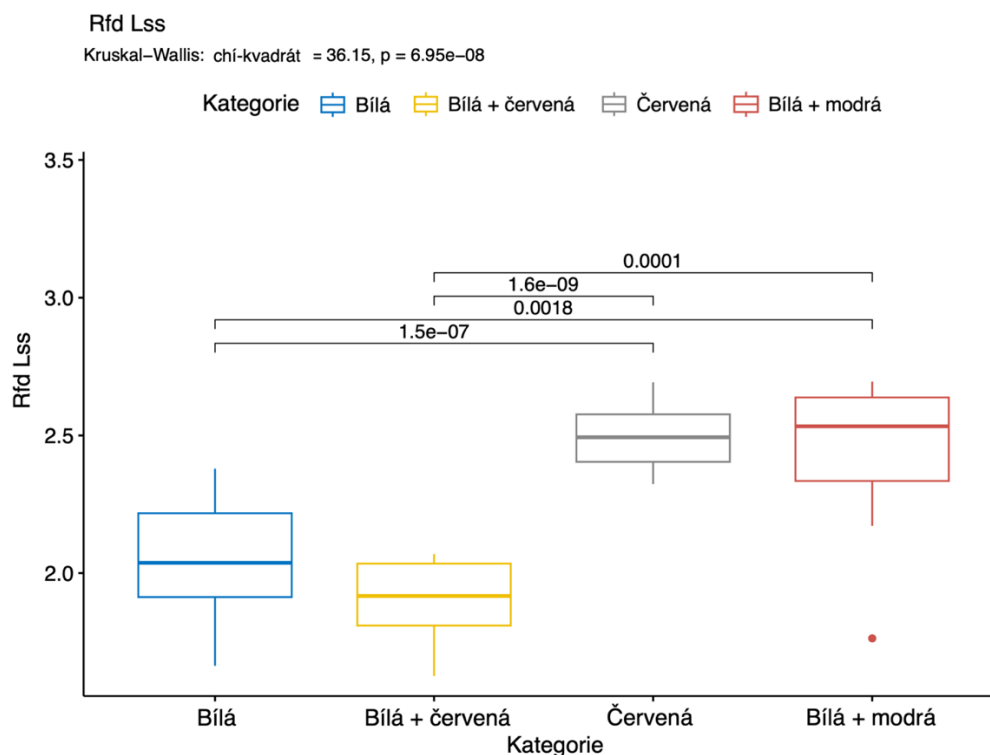
qN Lss (nefotochemické zhášení za ustáleného světla) rostlin *A. thaliana* se mezi variantami osvětlení lišilo (obr. 16), přičemž nejvyšších hodnot bylo dosaženo u bílého světla a nejnižších u bílého + modrého světla. Ostatní varianty vykazovaly mezilehlé hodnoty.

Hodnoty QY Lss (kvantového výtěžku PSII za ustáleného světla) rostlin *A. thaliana* se mezi jednotlivými variantami lišily (obr. 17). Nejvyšší hodnoty byly zaznamenány u varianty bílá + modrá, zatímco nejnižší u varianty bílá + červená. Varianty bílá a červená ležely mezi těmito hodnotami.



Obr. 18: Hodnoty QY max rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měření

Rozdíly v QY max (maximálního kvantového výtěžku PSII ve tmě adaptovaném stavu) rostlin *A. thaliana* mezi variantami osvětlení jsou patrné z obr. 18. Nejvyšších hodnot bylo dosaženo u bílého světla a nejnižších u kombinace bílá + modrá, přičemž ostatní varianty vykazovaly mezilehlé hodnoty.



Obr. 19: Hodnoty Rfd Lss rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měření

Parametr Rfd Lss (poměru poklesu fluorescence za ustáleného světla) se u *A. thaliana* mezi jednotlivými variantami osvětlení lišil (obr. 19). Nejvyšší hodnoty byly pozorovány u bílého + modrého světla, zatímco nejnižší u bílého + červeného světla. Ostatní varianty se nacházely mezi těmito hodnotami.

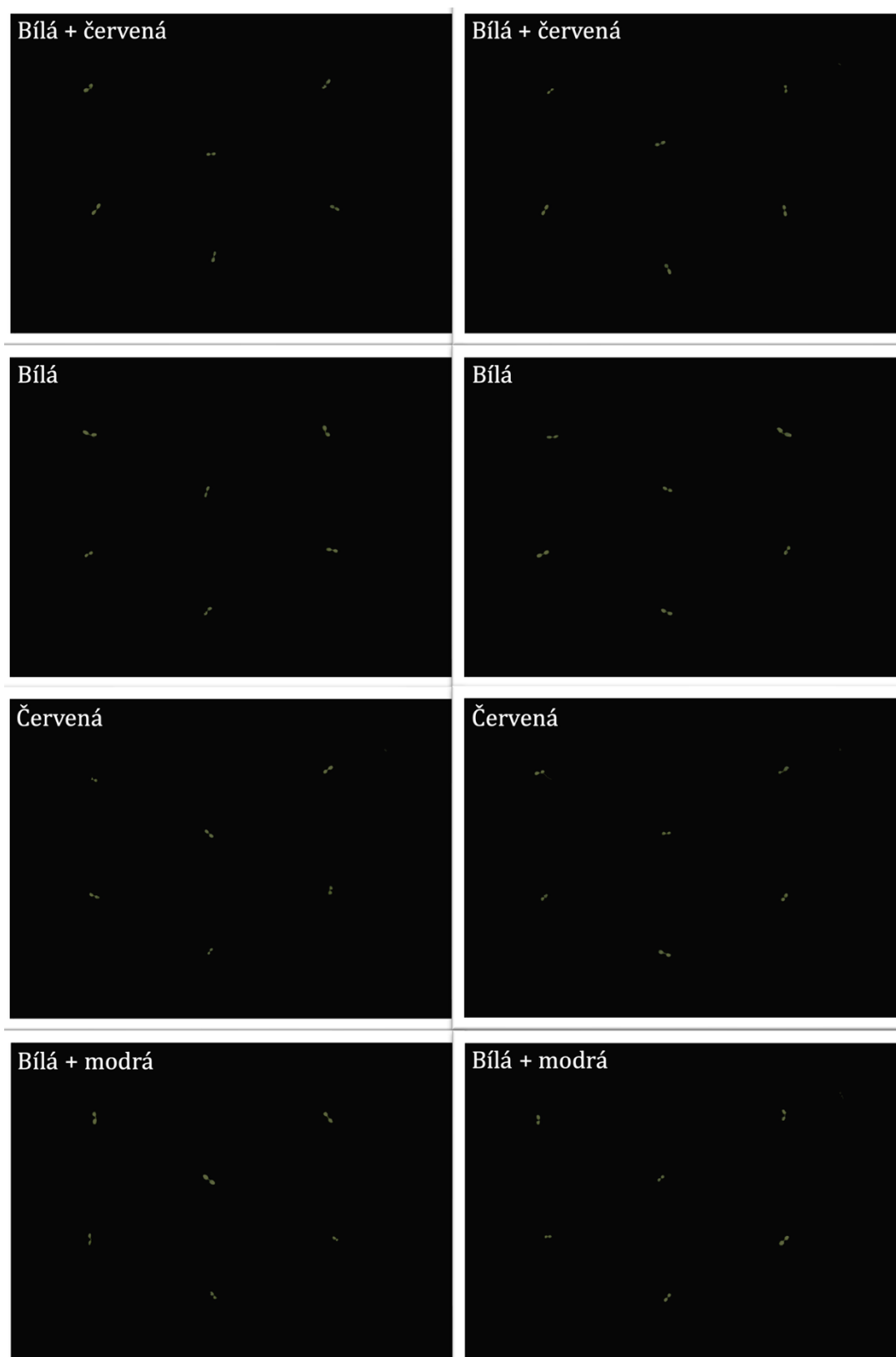
5.2 *Camelina sativa*

V rámci experimentální části bylo provedeno celkem 8 měření na fenotypizační stanici PlantScreen, z nichž pro účely této práce byly vybrány a zpracovány pouze první (označováno jako úvodní), páté (označováno jako mezilehlé) a osmé (označováno jako poslední) měření.

5.2.1 Úvodní měření

Níže jsou uvedeny výsledky úvodního měření rostlin *Camelina sativa* pěstovaných za různých světelných podmínek. Úvodní měření bylo provedeno po 7 dnech kultivace za jednotných světelných podmínek, před jejich přemístěním do různých světelných variant a představuje tak výchozí stav rostlin.

Na obr. 20 jsou znázorněny fotky rostlin z jednotlivých světelných variant. Mezi variantami nebyly pozorovány výrazné viditelné morfologické rozdíly.



Obr. 20: Koláž snímků rostlin *C. sativa* během úvodního měření

V tab. 4 jsou zaznamenány statistické významnosti v podobě p-hodnot (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) všech měřených parametrů (jednotlivé parametry a jejich význam jsou detailně popsány v kapitole 4.2.1).

Nebyly zaznamenány žádné statisticky významné hodnoty.

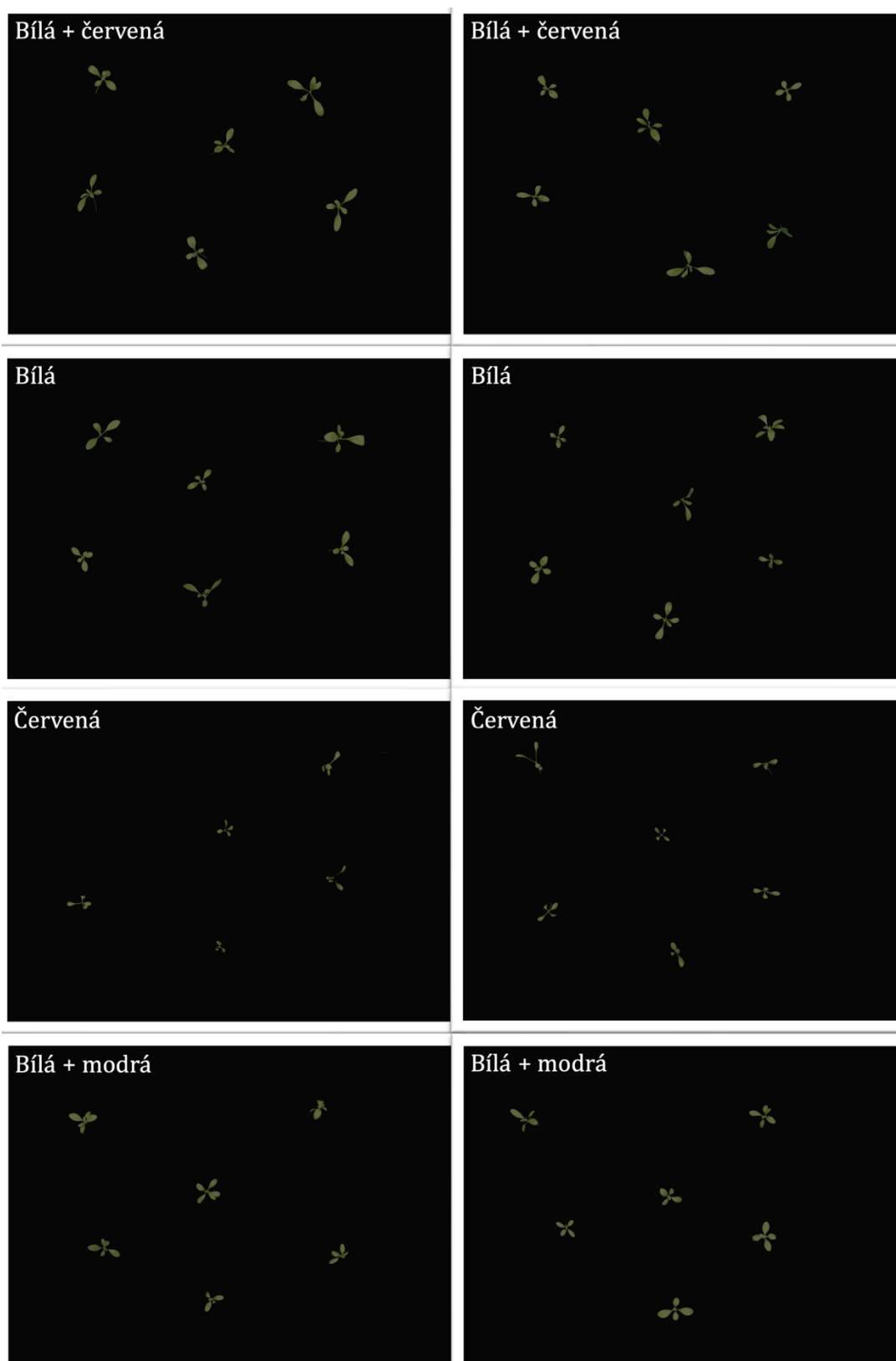
Tab. 4: Statistické vyhodnocení měřených parametrů u *C. sativa* na základě p-hodnot během úvodního měření

Parametr	Hodnota P	Parametr	Hodnota P
Plocha	0,45	F0	0,89
Obvod	0,56	F0 Lss	0,60
Kulatost	0,93	Fm	0,57
Kulatost 2	0,78	Fm Lss	0,18
Izotropie	0,60	Fp	0,60
Excentricita	0,71	Ft Lss	0,78
RMS	0,48	Fv	0,51
Kompaktnost	0,90	Fv Lss	0,15
SOL	0,52	Fq Lss	0,19
Velikost	0,11	NPQ Lss	0,57
		qN Lss	0,39
		qP Lss	0,82
		qL Lss	0,55
		QY Lss	0,35
		QY max	0,09
		Rfd Lss	0,13

5.2.2 Mezilehlé měření

Níže jsou uvedeny výsledky mezilehlého měření rostlin *Camelina sativa* pěstovaných za různých světelných podmínek.

Na obr. 21 jsou vyobrazeny fotky rostlin z jednotlivých světelných variant. Vizualně lze pozorovat nepatrné morfologické rozdíly, hlavně u rostlin z červené varianty.



Obr. 21: Koláž snímků rostlin *C. sativa* během mezilehlého měření

V tab. 5 jsou uvedeny statistické významnosti v podobě p-hodnot (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) všech měřených parametrů (jednotlivé parametry a jejich význam jsou detailně popsány v kapitole 4.2.1).

Statisticky významné rozdíly byly nalezeny u morfologických parametrů plocha, obvod, kulatost, kompaktnost a velikost. U fluorescenčních parametrů byla statisticky významná většina, konkrétně F0, F0 Lss, Fm, Fm Lss, Fp, Ft Lss, Fv, Fv Lss, Fq Lss, NPQ Lss, qL Lss, QY max a Rfd Lss.

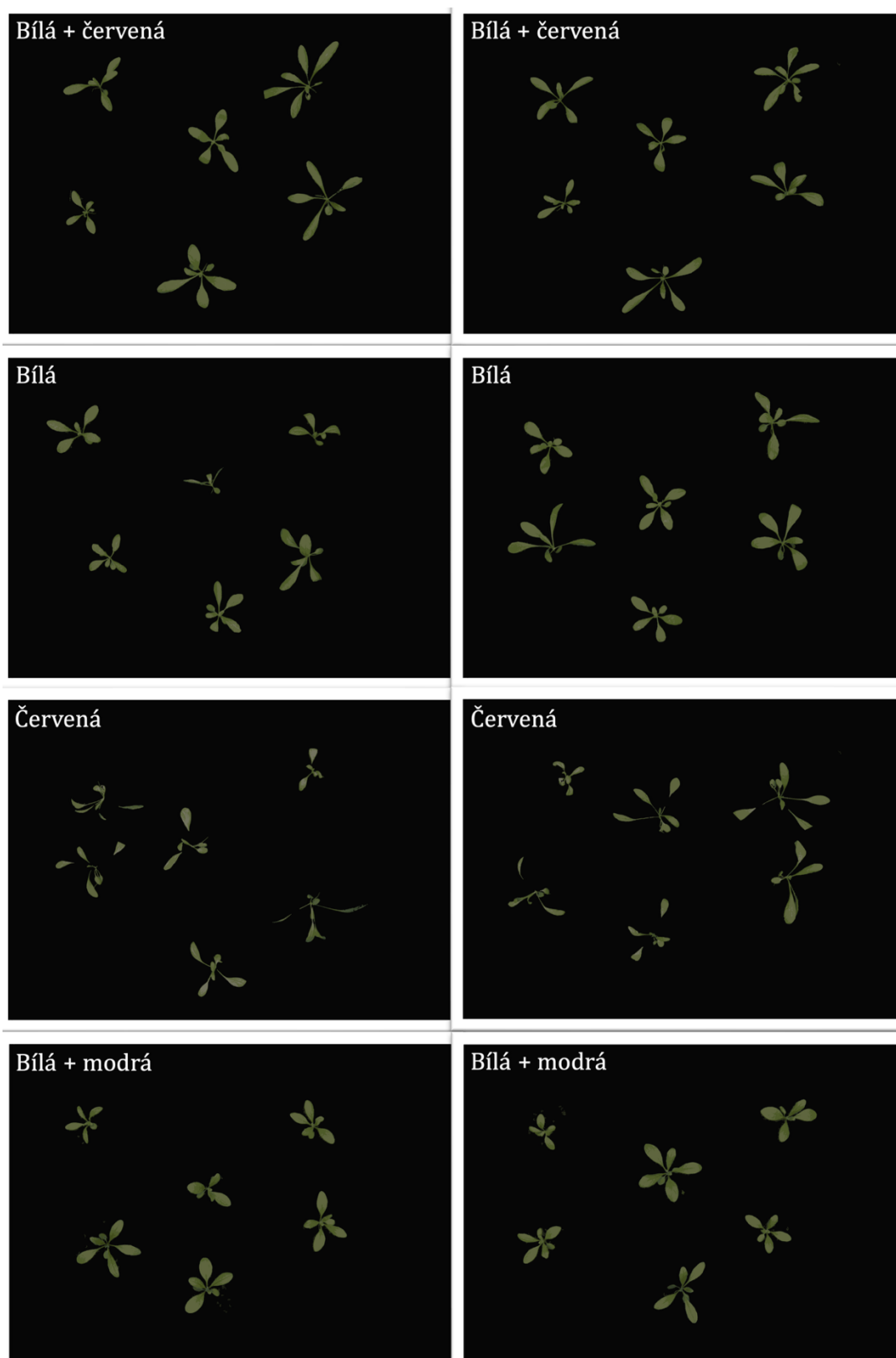
Tab. 5: Statistické vyhodnocení měřených parametrů u *C. sativa* na základě p-hodnot během mezilehlého měření

Parametr	Hodnota P	Parametr	Hodnota P
Plocha	5,18e-06	F0	6,41e-05
Obvod	1,62e-05	F0 Lss	6,47e-05
Kulatost	0,02	Fm	1,71e-05
Kulatost 2	0,06	Fm Lss	4,07e-05
Izotropie	0,07	Fp	4,14e-05
Excentricita	0,06	Ft Lss	3,64e-06
RMS	0,18	Fv	2,22e-05
Kompaktnost	0,001	Fv Lss	3,66e-05
SOL	0,32	Fq Lss	0,01
Velikost	2,16e-06	NPQ Lss	0,02
		qN Lss	0,20
		qP Lss	0,20
		qL Lss	0,001
		QY Lss	0,13
		QY max	4,20e-05
		Rfd Lss	0,005

5.2.3 Poslední měření

Níže jsou uvedeny výsledky posledního měření rostlin *Camelina sativa* pěstovaných za různých světelných podmínek. Poslední měření proběhlo ještě před začátkem květu, aby byl zaznamenán čistě vegetativní růst.

Na obr. 22 se nacházejí snímky z jednotlivých světelných variant. Jsou zde patrné rozdíly v morfologii mezi jednotlivými variantami. Nejvýraznější rozdíly jsou u červené a bílé + modré, kde u červené můžeme pozorovat výraznou elongaci a zúžení listů a u bílé + modré kompaktnější růst rostlin ve srovnání s ostatními skupinami.



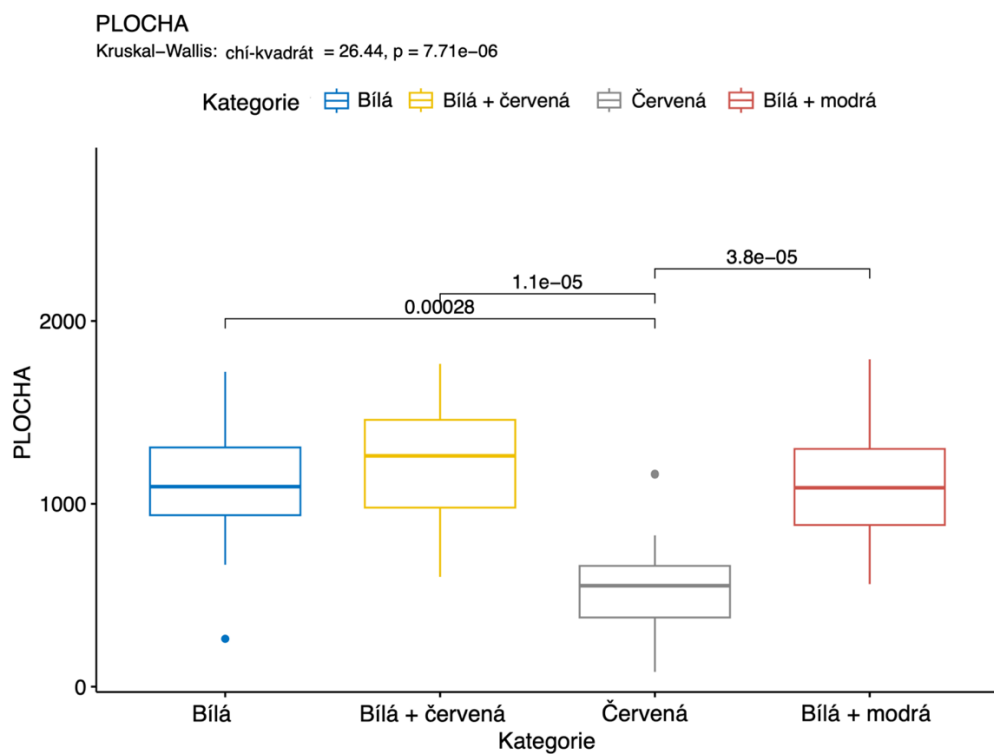
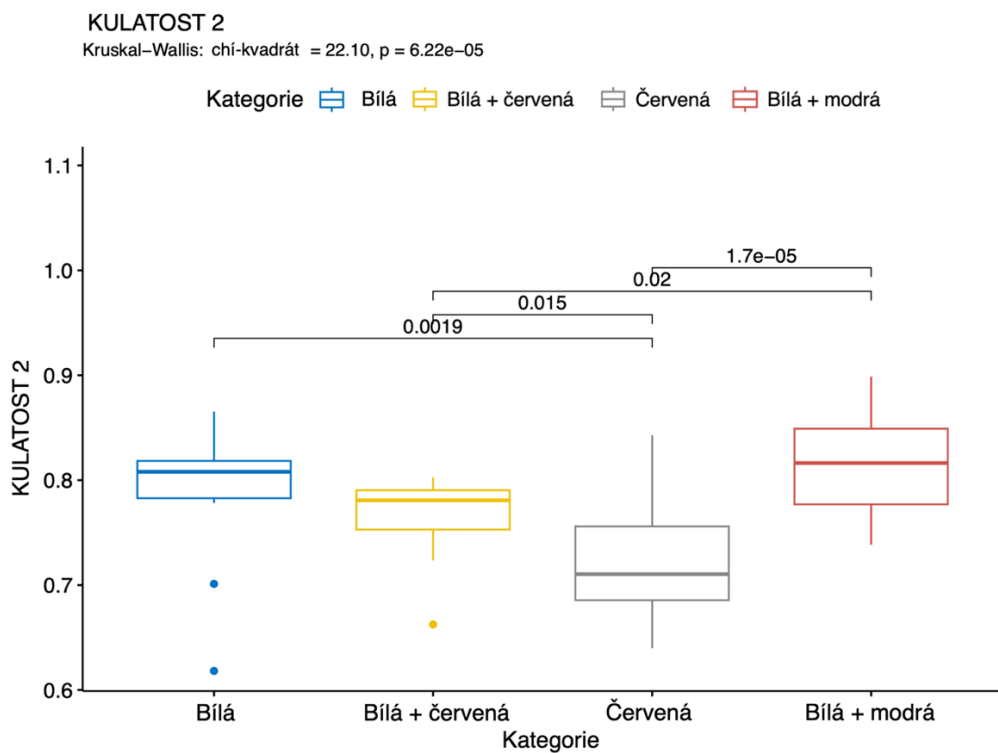
Obr. 22: Koláž snímků rostlin *C. sativa* během posledního měření

Tab. 6: Statistické vyhodnocení měřených parametrů u *C. sativa* na základě p-hodnot během posledního měření

Parametr	Hodnota P	Parametr	Hodnota P
Plocha	7,71e-06	F0	4,06e-09
Obvod	0,08	F0 Lss	4,21e-09
Kulatost	0,002	Fm	8,45e-10
Kulatost 2	6,22e-05	Fm Lss	4,85e-09
Izotropie	0,43	Fp	9,10e-09
Excentricita	0,002	Ft Lss	1,05e-08
RMS	0,03	Fv	1,32e-09
Kompaktnost	7,57e-09	Fv Lss	1,22e-08
SOL	0,002	Fq Lss	1,00e-07
Velikost	2,67e-06	NPQ Lss	0,0005
		qN Lss	0,002
		qP Lss	6,94e-06
		qL Lss	6,28e-06
		QY Lss	1,65e-06
		QY max	2,90e-09
		Rfd Lss	2,37e-07

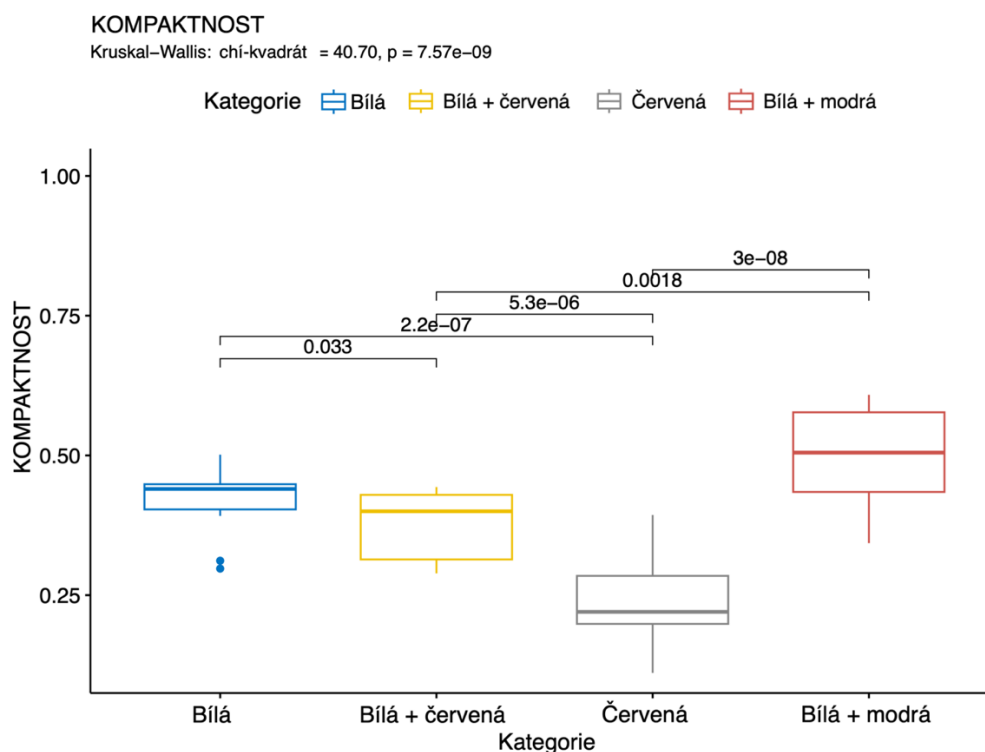
V tab. 6 jsou zaznamenány statistické významnosti v podobě p-hodnot (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) všech měřených parametrů (jednotlivé parametry a jejich význam jsou detailně popsány v kapitole 4.2.1).

U morfologických parametrů se ukázaly statisticky významné rozdíly v parametrech plocha, kulatost, kulatost 2, excentricita, RMS, kompaktnost, SOL a velikost. Statisticky nevýznamné byly prokázány parametry obvod a izotropie. Z fluorescenčních parametrů se projevíly statisticky významné všechny měřené parametry. Konkrétní hodnoty vybraných statisticky významných parametrů jsou detailněji zobrazeny v následujících grafech (obr. 23–31). Zbývající grafy statisticky významných rozdílů jsou uvedeny v příloze A (obr. 35–38).

Obr. 23: Hodnoty plochy rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měřeníObr. 24: Hodnoty kulatosti 2 rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měření

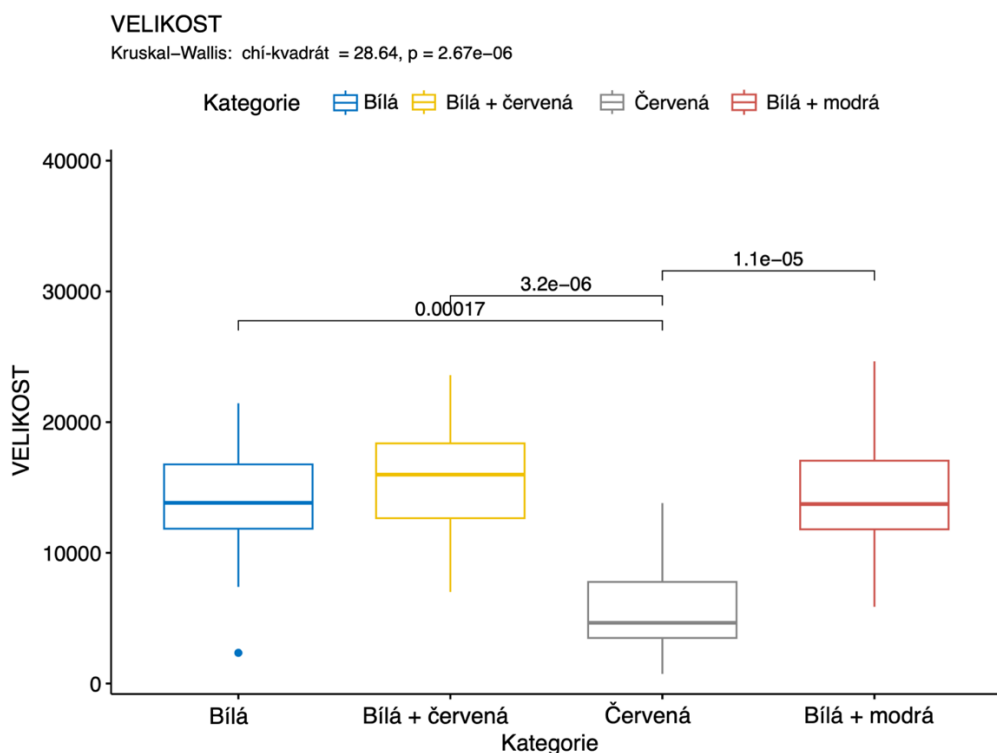
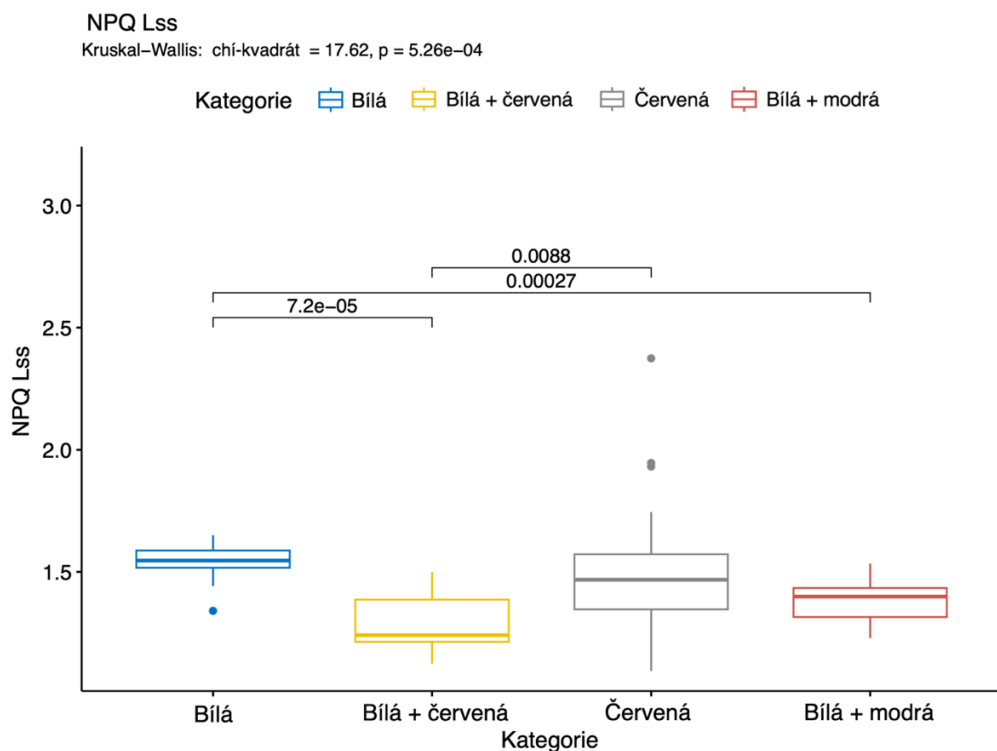
Hodnoty plochy rostlin *C. Sativa* se mezi jednotlivými variantami osvětlení lišily (obr. 23). Nejvyšší hodnoty byly zaznamenány u varianty s bílým + červeným světlem, zatímco nejnižší u červeného světla. Varianty bílá a bílá + modrá vykazovaly mezilehlé hodnoty.

Mezi jednotlivými variantami osvětlení se kulatost 2 u *C. sativa* lišila (obr. 24), přičemž nejvyšší hodnoty byly pozorovány u varianty bílá + modrá a nejnižší u varianty červená. Varianty se světlem bílá a bílá + červená vykazovaly mezilehlé hodnoty.



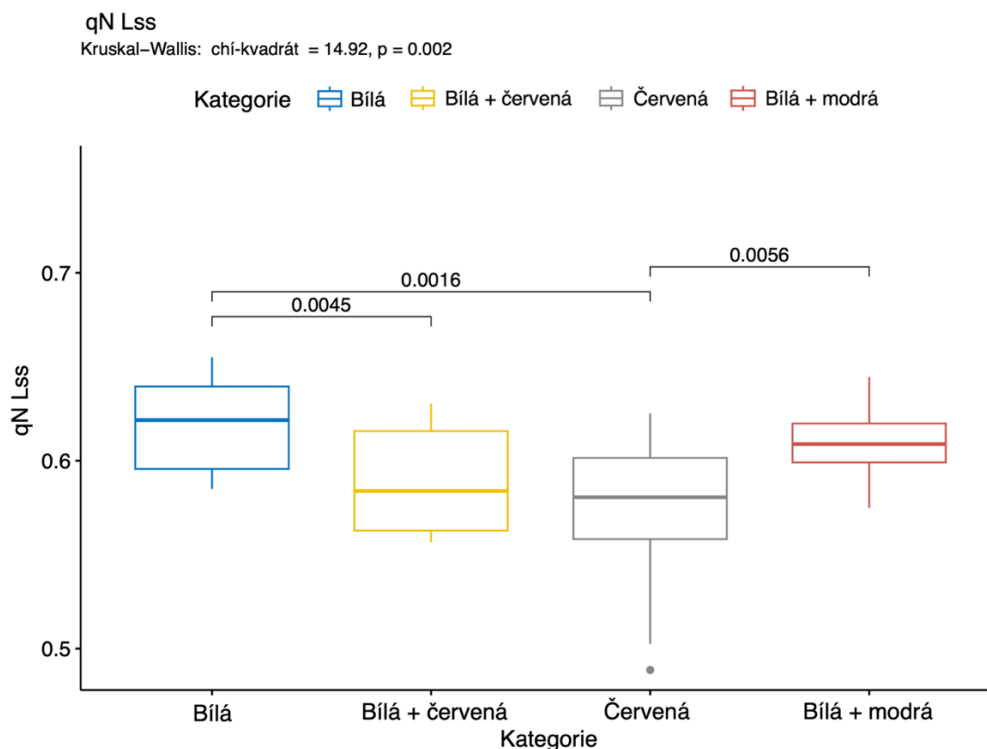
Obr. 25: Hodnoty kompaktnosti rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měření

U parametru kompaktnost jsou u *C. sativa* zřetelné rozdíly v závislosti na světelných podmínkách (obr. 25). Nejvyšších hodnot bylo dosaženo rostlinami z varianty bílá + modrá, nejnižších z varianty červená, zatímco ostatní varianty se pohybovaly mezi těmito extrémy.

Obr. 26: Hodnoty velikosti rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měřeníObr. 27: Hodnoty NPQ Lss rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měření

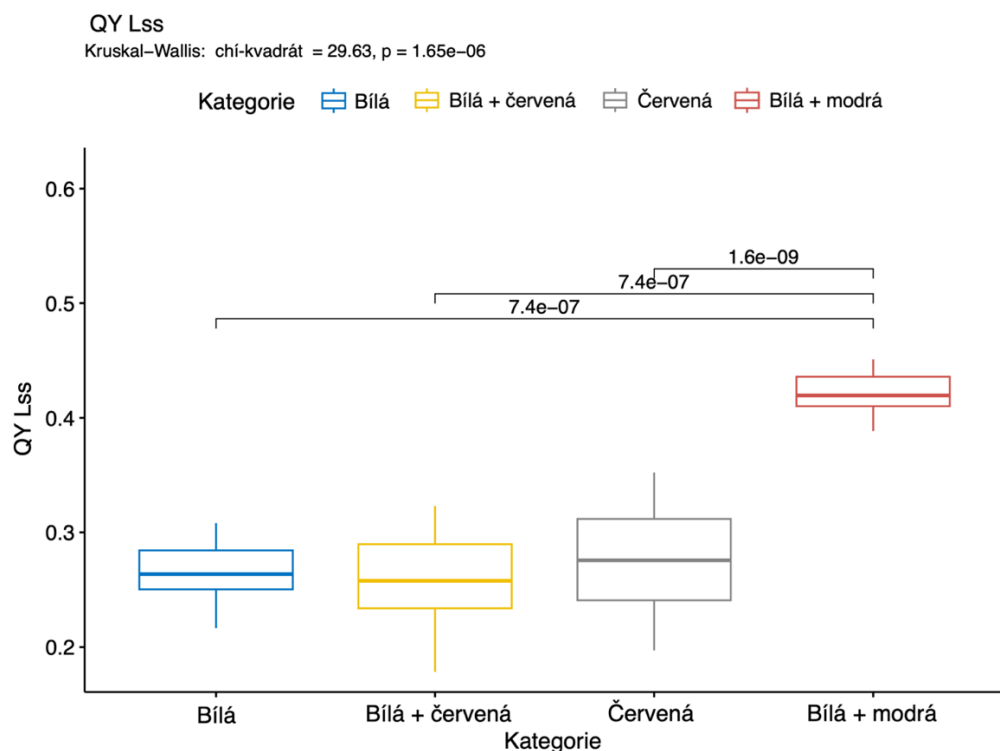
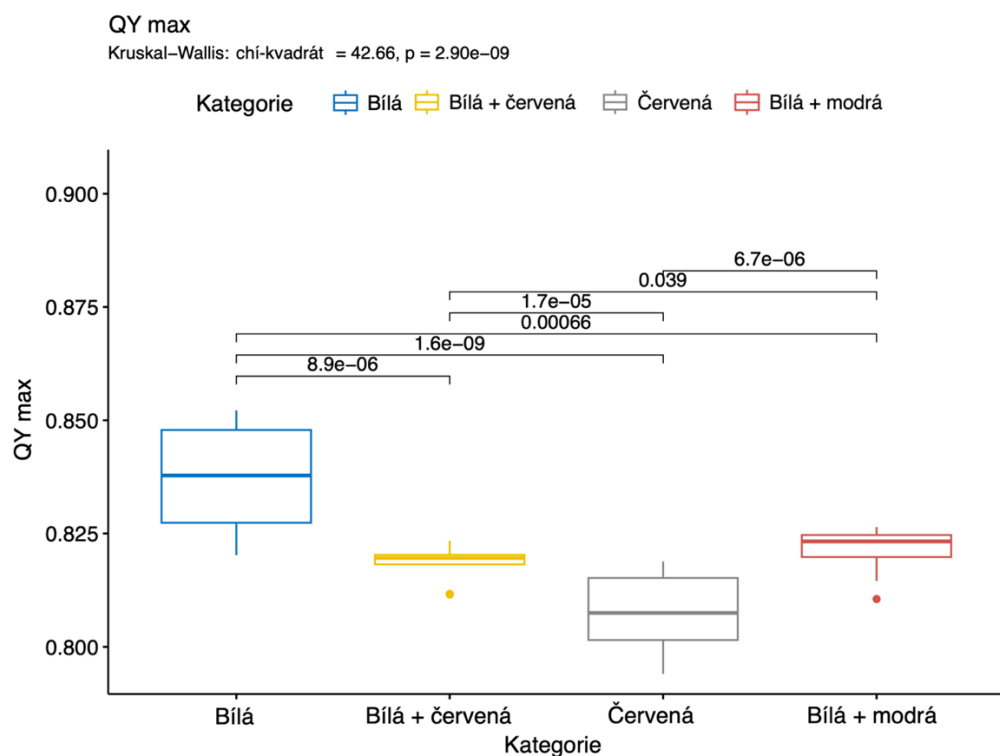
Z obr. 26 vyplývá, že velikost rostlin *C. sativa* se mezi variantami lišila. Nejvyšší hodnoty byly pozorovány u varianty s bílým + červeným světlem, nejnižší u varianty s červeným světlem. Ostatní varianty vykazovaly střední hodnoty.

Mezi jednotlivými variantami osvětlení se parametr NPQ Lss (nefotochemické zhášení za ustáleného světla) u *C. sativa* lišil (obr. 27). Varianta bílá vykazovala nejvyšší hodnoty, zatímco varianta bílá + červená hodnoty nejnižší. Červená a modrá + bílá se nacházely mezi těmito hodnotami.



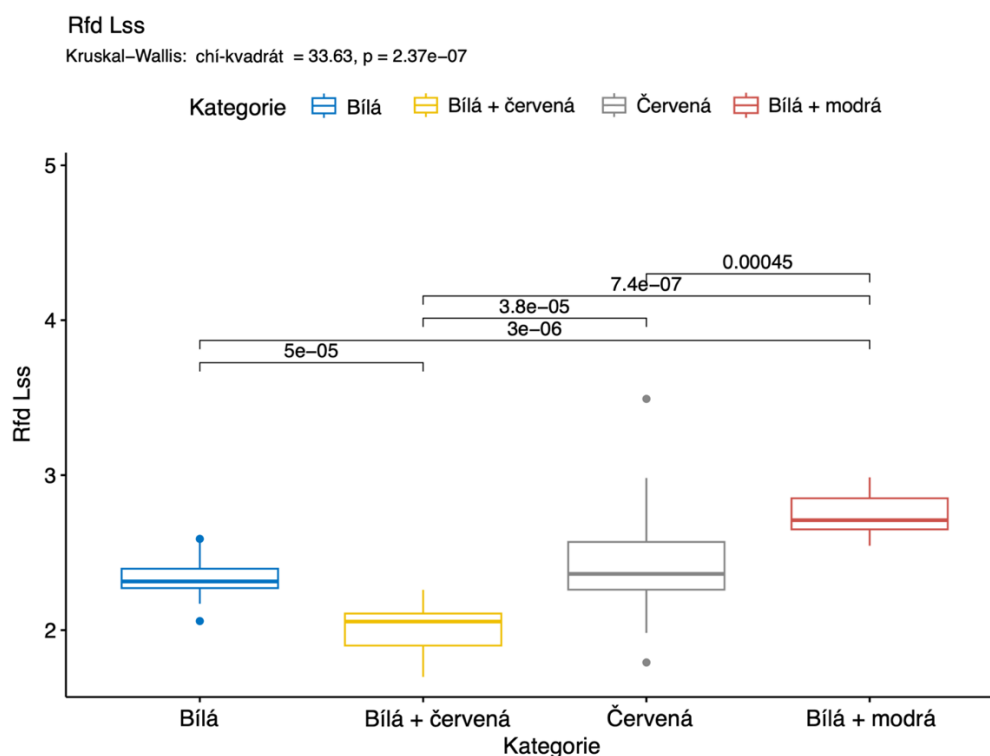
Obr. 28: Hodnoty qN Lss rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měření

Hodnoty parametru qN Lss (nefotochemického zhášení za ustáleného světla) u *C. sativa* při různých světelných podmínkách vykazovali rozdíly (obr. 28). Nejvyšší hodnoty dosahovala varianta s bílým světlem, nejnižší varianta s červeným světlem. Ostatní varianty se pohybovaly mezi těmito hodnotami.

Obr. 29: Hodnoty QY Lss rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měřeníObr. 30: Hodnoty QY max rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měření

Z obr. 29 je patrné, že hodnoty parametru QY Lss (kvantového výtěžku PSII za ustáleného světla) se mezi variantami u *C. sativa* lišily. Výrazně nejvyšší hodnoty byly zaznamenány u bílého + modrého světla, zatímco nejnižší u červeného + bílého světla. Varianty s bílým a červeným světlem se pohybovaly u nižších hodnot.

QY max (maximální kvantový výtěžek PSII ve tmě adaptovaném stavu) rostlin *C. sativa* se mezi jednotlivými variantami osvětlení lišil (obr. 30), přičemž bílé světlo vedlo k nejvyšším hodnotám a červené světlo k nejnižším hodnotám. Ostatní varianty světél vykazovaly mezilehlé hodnoty.



Obr. 31: Hodnoty Rfd Lss rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měření

Mezi jednotlivými variantami osvětlení se parametr Rfd Lss (poměr poklesu fluorescence za ustáleného světla) u *C. sativa* lišil (obr. 31). Nejvyšší hodnoty byly pozorovány u varianty bílá + modrá a nejnižší u varianty bílá + červená. Ostatní varianty vykazovaly střední hodnoty.

6 Diskuze

Výsledky této práce ukazují, že spektrální složení světla významně ovlivňuje vegetativní růst a fyziologii rostlin *Arabidopsis thaliana* a *Camelina sativa*. Rozdíly byly patrné jak u morfologických, tak fluorescenčních parametrů, přičemž jednotlivé varianty osvětlení vedly k odlišným reakcím rostlin.

6.1 Výchozí stav rostlin před aplikací světelných variant

Úvodní měření u obou druhů představovalo výchozí stav experimentu, tedy skutečnost, že v této fázi nebyly pozorovány výrazné rozdíly mezi variantami, podporuje interpretaci, že zaznamenané změny v průběhu experimentu byly způsobeny aplikovanými světelnými podmínkami.

Vyšší počet statisticky významných rozdílů u několika fluorescenčních parametrů u *Arabidopsis*, zatímco u *Cameliny* nikoliv, lze pravděpodobně přičíst rozdílné variabilitě mezi těmito druhy, odlišné citlivosti jejich fotosyntetického aparátu a vysoké citlivosti fluorescenčních parametrů na aktuální fyziologický stav rostliny. U *Arabidopsis* tak mohly být detekovány i malé odchylky, které vedly k vyššímu počtu statisticky významných rozdílů. Pozorované rozdíly mezi druhy mohou souviset s jejich odlišným genetickým pozadím a rozdílnou citlivostí na světelné podmínky. Tento výsledek proto pravděpodobně neodráží skutečné biologické rozdíly mezi variantami, ale spíše mezidruhovou variabilitu a vlastnosti měření.

6.2 Vývoj odpovědi rostlin během experimentu

Jako důkaz testované dynamiky v čase je ve výsledcích uvedeno i mezilehlé měření. Potvrzuje, že změny v růstu rostlin v závislosti na světelných podmínkách se vyvíjely postupně v čase a nebyly výsledkem okamžité reakce. Tento vývoj naznačuje, že účinek světelného spektra na morfolonii i fyziologii rostlin je kumulativní a zesiluje se s délkou expozice.

6.3 Vliv světelného spektra na morfolonii rostlin

U posledního měření velmi silnou statistickou signifikanci vykazovaly hodnoty kompaktnosti u *Arabidopsis* i *Cameliny*, přičemž u obou druhů byl pozorován shodný trend. Tyto výsledky naznačují, že červené světlo podporuje elongovaný růst, mezitímco modré světlo vede ke kompaktnějšímu habitu rostlin.

Tento efekt lze vysvětlit interakcí mezi fotoreceptory fytochromy a kryptochromy, které oba dva regulují aktivitu PIFs transkripčních faktorů, které podporují elongaci, mimo jiné aktivací signálních drah auxinu, ale jiným způsobem (viz. kapitola 2.1.6). Kryptochromy tlumí aktivitu PIFs inhibicí. Při absenci modré složky k této inhibici nedochází a dochází tak ke zvýšené elongaci. Její přítomnost naopak podporuje kompaktnost rostlin. Modré světlo může podporovat kompaktní růst také částečně prostřednictvím fototropinů, které regulují elongaci stonku, listovou expanzi a distribuci auxinu (Kong and Zheng, 2020). Buněčné prodlužování je regulováno a ovlivňováno i hormonálními drahami, zejména signalizací auxinu, giberelinů a brasinosteroidů, na ty se tato práce ale nezaměřovala. Skutečnost, že byl tento trend pozorován u obou studovaných druhů naznačuje, že se skutečně jedná o obecný mechanismus regulace růstu řízený světelnými signálními drahami.

Pozorované rozdíly v kompaktnosti rostlin byly dále potvrzeny analýzou dalších morfologických parametrů. U *Arabidopsis* vedlo červené světlo ke zvýšení obvodu a současně snížení kulatosti, což naznačuje protáhlejší a méně kompaktní růst. U *Cameliny* byl při červeném světle pozorován pokles plochy i velikosti rostlin spolu se snížením kulatosti. Tyto výsledky naznačují, že červené světlo vede k nepravidelnějšímu růstu. Celkově tak lze konstatovat, že absence či přítomnost modrého světla ovlivňuje nejen elongaci rostlin, ale také jejich celkovou architekturu zahrnující i velikost nebo tvar listové plochy.

Co se týče pozorování variant bílá a kontrolní bílá + červená, vykazovaly hodnoty mezi extrémy, což názorně ukazuje, že odpověď rostlin na světelné spektrum závisí na poměru jednotlivých složek, nikoliv pouze na jejich přítomnosti.

Pro příklad, u výsledků kompaktnosti jak *Arabidopsis*, tak *Cameliny* můžeme vidět gradient efektu, kde nejkompaktnější je modrá + bílá, dále čistě bílá, potom bílá + červená a červená. Varianta bílá + červená má přidanou červenou složku, proto pravděpodobně její kompaktnost vyšla blíže k variantě červená než čistá bílá. Což opět může naznačovat, že zvýšený podíl červené složky vede směrem k elongovanému nepravidelnému růstu.

Celkově byl pozorován trend kompaktnějšího růstu při vyšším zastoupení modré složky, a naopak prodloužený růst při červeném světle.

6.4 Vliv světelného spektra na fluorescenční parametry

Světelné spektrum významně ovlivňuje také fyziologické procesy rostlin, zejména průběh fotosyntézy. Fluorescenční analýza nebyla primárním předmětem studie této práce, ale byla zařazena jako doplňkový přístup poskytující širší kontext k pozorovaným morfologickým změnám a umožňující lépe porozumět fyziologickému stavu rostlin v jednotlivých světelných variantách.

Parametry NPQ Lss a qN Lss odrážejí míru určitého stresu rostlin. Oba parametry představují mechanismus fotoprotekce, kde vyšší hodnoty představují skutečnost, že rostlina má vyšší potřebu se chránit, fyziologicky je vystresovaná. U obou studovaných druhů byly vyšší hodnoty těchto parametrů pozorovány hlavně při červeném a také bílém světle. Tyto výsledky mohou teoreticky naznačovat, že kombinovanější spektrum světla umožňuje efektivnější rozdělení světelné energie mezi jednotlivé komponenty fotosyntetického aparátu, čímž snižuje stres. Naopak při monochromatickém červeném světle rostliny působí vystresovaně.

QY max jako parametr vyjadřuje maximální možnou účinnost fotosyntetického aparátu, tedy jeho nejvyšší potenciál. Hodnoty nižší než 0,75 obecně indikují známky stresu, přičemž ve výsledcích žádná ze světelných variant tuhle hodnotu nevykazovala. Výsledky tak mohou ukazovat, že žádná z testovaných světelných podmínek nevedla k významnému poškození fotosyntetického aparátu.

Nižší hodnoty parametru QY Lss značí méně efektivní fotosyntézu v daném světle, což vykazovaly varianty bílá, bílá + červená a spíše k nižším hodnotám se přibližovala i červená varianta osvětlení. Modrá + bílá vykazovala vysoké hodnoty u obou měřených druhů.

Parametr Rfd Lss naznačuje celkovou vitalitu rostlinu, indikuje zjednodušeně celkový fotosyntetický výkon. Nižší hodnoty značí horší využití energie a omezenou fotosyntézu byly zaznamenány u variant bílá a bílá + červená.

U obou studovaných druhů byly vyšší hodnoty QY Lss a Rfd Lss pozorovány zejména u variant červená a bílá + modrá, zatímco varianty bílá a bílá + červená vykazovaly nižší hodnoty těchto parametrů, i přesto, že byly považovány za fyziologicky příznivější. Tyto výsledky ukazují, že za podmínek tohoto experimentu nevykazovaly nejvyšší fotosyntetickou aktivitu a nelze tak i přes opakování experimentu vyloučit vliv metodických faktorů, jako například rozdílné pozice rostlin při měření, segmentaci listové plochy nebo nastavení fluorescenčního protokolu. Bylo by tak potřeba metodu měření fluorescenčních parametrů lépe optimalizovat, s ohledem na jejich vysokou citlivost a provést více opakování celého experimentu.

Tyto výsledky naznačují, že změny ve světelném spektru neovlivňují pouze morfologii rostlin, ale také funkční stav fotosyntetického aparátu.

6.5 Praktické využití výsledků

Výsledky této práce ukazují, že spektrální složení světla významně ovlivňuje architekturu rostlin a může tak být využito jako nástroj pro cílenou regulaci vegetativního růstu. Praktický význam těchto poznatků nespočívá pouze v pěstitelské optimalizaci, ale také v možnosti experimentálně regulovat růstové strategie rostlin bez genetických zásahů nebo chemické regulace.

Z výsledků se také lze domnívat, že konkrétní výsledné fenotypové projevy rostlin souvisejí s aktivací konkrétních signálních drah fotoreceptorů, kde je velký potenciál budoucího využití. Detailnější objasnění těchto mechanismů může přispět k lepšímu pochopení regulace růstu rostlin a umožnit přesnější cílení světelných podmínek na konkrétní růstové odpovědi.

Poznatky z této práce mohou být dále využity pro tvorbu tzv. „světelných receptů“, které v současnosti představují významný směr výzkumu kontrolovaného pěstování rostlin v souvislosti s rozvojem LED technologií. Vznikají tak optimalizované kombinace světelných spekter přizpůsobené jednotlivým druhům rostlin a požadovaným růstovým či fyziologickým vlastnostem, kde díky těmto optimalizacím může být ovlivněn nejen vzhled nebo kompaktnost rostlin, ale i výnos, množství biomasy, kvalita plodů, obsah metabolitů nebo rychlost růstu u hospodářsky významných plodin pěstovaných ve sklenících, vertikálních nebo indoor (vnitřních) farmách. V posledních letech se výzkum těchto „světelných receptů“ široce rozmohl a optimalizace světelných podmínek je dnes intenzivně studována u celé řady rostlinných druhů, například u zeleniny jako salátu (Chen et al., 2025; Farhangi et al., 2025; Li et al., 2024), rajčat (Jang et al., 2025; Kaiser et al., 2019), okurků (Hernández and Kubota, 2016; Yan et al., 2021), nebo bylinek jako bazalka (Farhangi et al., 2025; Stevens et al., 2026), koriandr (Akter et al., 2024) či tymián (Seyedi et al., 2023).

Výsledky zároveň ukazují, že i relativně malé změny v poměru světelných složek mohou ovlivnit morfologii rostlin, což je důležité zejména pro experimentální práci s modelovými rostlinami při nastavování světelných podmínek ve fytotronech, růstových komorách a dalších kontrolovaných systémech, kde mohou rozdílné světelné podmínky významně ovlivňovat výsledný fenotyp rostlin i jejich fyziologický stav a tím i interpretaci experimentálních dat.

Přínosem této práce může být také další rozvoj využití fenotypizačních stanic, které v současnosti představují významný a rychle se rozvíjející nástroj moderní rostlinné biologie, jelikož umožňují nedestruktivní měření a automatizované a opakovatelné sledování růstu velkého počtu rostlin najednou (Li et al., 2014; Wang et al., 2025).

6.6 Limity práce a doporučení pro další výzkum

Přestože byly mezi jednotlivými světelnými variantami pozorovány statisticky významné rozdíly, je nutné při interpretaci výsledků zohlednit několik limitů studie.

Do omezení této práce patří počet biologických opakování a celkový rozsah experimentu. Vyšší počet opakování by mohl přispět k průkaznější statistické interpretaci výsledků a snížit vliv individuální variability rostlin. Zároveň se experiment zaměřoval pouze na vegetativní fázi růstu rostlin, nikoliv na rané či pozdější fáze. Do budoucna by bylo vhodné práci doplnit právě o tyto fáze růstu, aplikovat světelné režimy na celý životní cyklus rostliny, aby bylo možné ověřit, zda se pozorované rozdíly udržují. Vliv

světelného spektra se může v různých vývojových fázích lišit a odlišně ovlivňovat klíčení, přechod do reprodukční fáze, kvetení nebo tvorbu semen. Výsledky této práce proto nelze přímo vztahovat na celý životní cyklus rostlin.

Práce současně využívala omezený počet světelných variant, vzhledem k omezeným kapacitním možnostem fytotronů. Přestože byly zvoleny biologicky relevantní kombinace světelných spekter, experiment nezahrnoval například UV záření, čistě modrou složku spektra nebo širší škálu různých poměrů jednotlivých spektrálních složek. V budoucím výzkumu by měl počet světelných režimů být rozšířen.

U fluorescenčních parametrů by bylo vhodné lépe optimalizovat měřicí protokol, to by mohlo zpřesnit interpretaci fyziologických výsledků a ověřit, zda pozorované trendy odpovídají skutečné biologické odpovědi rostlin. Měření fluorescence představuje velmi citlivou metodu, jejíž výsledky mohou být snadno ovlivněny řadou technických a experimentálních faktorů.

Limit představuje také skutečnost, že experimentální práce byla zaměřena na fenotypovou úroveň odpovědi rostlin. Vzhledem k tomu, že práce naznačuje souvislost mezi světelným spektrem a signálními drahami fotoreceptorů, bylo by vhodné doplnit molekulární analýzy, například sledování exprese genů spojených s fytochromovou a kryptochromovou signalizací, regulací PIF transkripčních faktorů nebo hormonálními drahami auxinu a giberelinů. V práci molekulární mechanismy nebyly přímo analyzovány, jejich interpretace tedy vychází především z literárních poznatků a pozorovaných fenotypových změn. Pro hlubší pochopení by bylo vhodné doplnit studii o analýzu genové exprese nebo hormonální regulace.

7 Závěr

Cílem této práce bylo zhodnotit vliv různých světelných spekter na vegetativní růst rostlin *Arabidopsis thaliana* a *Camelina sativa* pěstovaných v kontrolovaných podmínkách. Součástí práce bylo sledování morfologických změn rostlin pomocí fenotypizační stanice PlantScreen SC system a doplňkově analýza parametrů chlorofylové fluorescence.

Výsledky práce ukázaly, že spektrální složení světla významně ovlivňuje výsledný fenotyp rostlin. U obou studovaných druhů byl pozorován podobný trend odpovědi na jednotlivé světelné režimy. Modrá složka světla podporovala kompaktnější vzrůst rostlin, zatímco červené světlo vedlo k prodlouženému a méně pravidelnému růstu. Tento efekt byl potvrzen zejména výsledky parametrů kompaktnosti, kulatosti a velikosti rostlin a pravděpodobně souvisí s regulací světelných signálních drah fotoreceptorů, především fytochromů a kryptochromů. Výsledky zároveň ukázaly, že odpověď rostlin nezávisí pouze na přítomnosti jednotlivých spektrálních složek, ale také na jejich vzájemném poměru. Fluorescenční analýza doplnila morfologická data o fyziologický kontext a ukázala, že světelné spektrum ovlivňuje také efektivitu fotosyntetických procesů. Přestože žádná ze světelných variant nevedla k výraznému poškození fotosyntetického aparátu, byly mezi jednotlivými variantami pozorovány rozdíly v parametrech souvisejících s fotoprotekcí, efektivitou fotosyntézy a celkovou fotosyntetickou aktivitou rostlin. Výsledky naznačují, že změny vegetativního růstu mohou souviset nejen se světelnou signalizací, ale i s fyziologickými změnami fotosyntetického aparátu, jelikož fotosyntéza má přímý dopad na růstové procesy.

Získané poznatky mohou přispět k dalšímu výzkumu vlivu světelného spektra na růst rostlin a k optimalizaci světelných podmínek ve fytotronech, růstových komorách nebo dalších systémech, kde se světelné podmínky dají kontrolovat. Práce současně ukázala potenciál využití fenotypizačních stanic pro nedestruktivní a opakovatelné sledování vybraných parametrů rostlin. Výsledky této práce zároveň zapadají do současného výzkumu tzv. „světelných receptů“, jejichž cílem je cílené ovlivňování nejen růstu rostlin, ale i výnosnosti nebo kvality hospodářsky významných plodin, do kterých lze zařadit i *Camelinu sativu*, pomocí optimalizovaného spektrálního složení světla.

Přestože práce vykazuje určité limity, zejména v počtu světelných režimů, rozsahu experimentu a vysoké citlivosti fluorescenční analýzy, výsledky přispívají k lepšímu pochopení vlivu světelného spektra na rostliny. Poznatky získané z této práce mohou sloužit jako podklad pro další výzkum zaměřený na konkrétní molekulární mechanismy světelné signalizace fotoreceptorů nebo výzkum zaměřený na optimalizaci světelných podmínek pro jednotlivé rostlinné druhy pěstovaných v kontrolovaných podmínkách.

Použité zdroje

- Ahmad, M., Cashmore, A.R., 1997. The blue-light receptor cryptochrome 1 shows functional dependence on phytochrome A or phytochrome B in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 11, 421–427. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1997.11030421.x>
- Ahmad, M., Cashmore, A.R., 1993. HY4 gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature* 366, 162–166. <https://doi.org/10.1038/366162a0>
- 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. <https://doi.org/10.1105/tpc.10.2.197>
- Akter, N., Cammarisano, L., Taylor, G., Naznin, M.T., Verdonk, J.C., Ahamed, M.S., 2024. Impact of light spectral combinations on morphology, yield, and quality of indoor-grown cilantro. *Front. Sustain. Food Syst.* 8. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2024.1499954>
- Alabadí, D., Yanovsky, M.J., Más, P., Harmer, S.L., Kay, S.A., 2002. Critical role for CCA1 and LHY in maintaining circadian rhythmicity in *Arabidopsis*. *Curr. Biol.* CB 12, 757–761. [https://doi.org/10.1016/s0960-9822\(02\)00815-1](https://doi.org/10.1016/s0960-9822(02)00815-1)
- Arana, M.V., Sánchez-Lamas, M., Strasser, B., Ibarra, S.E., Cerdán, P.D., Botto, J.F., Sánchez, R.A., 2014. Functional diversity of phytochrome family in the control of light and gibberellin-mediated germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ.* 37, 2014–2023. <https://doi.org/10.1111/pce.12286>
- Bae, G., Choi, G., 2008. Decoding of Light Signals by Plant Phytochromes and Their Interacting Proteins. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 281–311. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092859>
- Bantis, F., Smirnakou, S., Ouzounis, T., Koukounaras, A., Ntagkas, N., Radoglou, K., 2018. Current status and recent achievements in the field of horticulture with the use of light-emitting diodes (LEDs). *Sci. Hortic.* 235, 437–451. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.02.058>
- Berti, M., Gesch, R., Eynck, C., Anderson, J., Cermak, S., 2016. Camelina uses, genetics, genomics, production, and management. *Ind. Crops Prod.* 94, 690–710. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.09.034>
- Blumenstein, A., Vienken, K., Tasler, R., Purschwitz, J., Veith, D., Frankenberg-Dinkel, N., Fischer, R., 2005. The *Aspergillus nidulans* Phytochrome FphA Represses Sexual Development in Red Light. *Curr. Biol.* 15, 1833–1838. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.08.061>
- Boyes, D.C., Zayed, A.M., Ascenzi, R., McCaskill, A.J., Hoffman, N.E., Davis, K.R., Görlach, J., 2001. Growth Stage–Based Phenotypic Analysis of *Arabidopsis*: A Model for High Throughput Functional Genomics in Plants. *Plant Cell* 13, 1499–1510. <https://doi.org/10.1105/TPC.010011>

- Brouwer, B., Gardeström, P., Keech, O., 2014. In response to partial plant shading, the lack of phytochrome A does not directly induce leaf senescence but alters the fine-tuning of chlorophyll biosynthesis. *J. Exp. Bot.* 65, 4037–4049. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru060>
- Brudler, R., Hitomi, K., Daiyasu, H., Toh, H., Kucho, K., Ishiura, M., Kanehisa, M., Roberts, V.A., Todo, T., Tainer, J.A., Getzoff, E.D., 2003. Identification of a New Cryptochrome Class: Structure, Function, and Evolution. *Mol. Cell* 11, 59–67. [https://doi.org/10.1016/S1097-2765\(03\)00008-X](https://doi.org/10.1016/S1097-2765(03)00008-X)
- Bula, R.J., Morrow, R.C., Tibbitts, T.W., Barta, D.J., Ignatius, R.W., Martin, T.S., 1991. Light-emitting Diodes as a Radiation Source for Plants. *HortScience* 26, 203–205. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.26.2.203>
- Burgie, E.S., Vierstra, R.D., 2014. Phytochromes: An Atomic Perspective on Photoactivation and Signaling. *Plant Cell* 26, 4568–4583. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.131623>
- Butler, W.L., Norris, K.H., Siegelman, H.W., Hendricks, S.B., 1959. Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 45, 1703–1708. <https://doi.org/10.1073/pnas.45.12.1703>
- Casal, J.J., 2012. Shade Avoidance. *Arab. Book Am. Soc. Plant Biol.* 10, e0157. <https://doi.org/10.1199/tab.0157>
- Casal, J.J., 2000. Phytochromes, cryptochromes, phototropin: photoreceptor interactions in plants. *Photochem. Photobiol.* 71, 1–11. [https://doi.org/10.1562/0031-8655\(2000\)071%3C0001:pcppii%3E2.0.co;2](https://doi.org/10.1562/0031-8655(2000)071%3C0001:pcppii%3E2.0.co;2)
- Chen, H.-J., Fu, T.-Y., Yang, S.-L., Hsieh, H.-L., 2018. FIN219/JAR1 and cryptochrome1 antagonize each other to modulate photomorphogenesis under blue light in *Arabidopsis*. *PLoS Genet.* 14, e1007248. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007248>
- Chen, M., Chory, J., Fankhauser, C., 2004. Light Signal Transduction in Higher Plants. *Annu. Rev. Genet.* 38, 87–117. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.38.072902.092259>
- Chen, M., Tao, Y., Lim, J., Shaw, A., Chory, J., 2005. Regulation of Phytochrome B Nuclear Localization through Light-Dependent Unmasking of Nuclear-Localization Signals. *Curr. Biol.* 15, 637–642. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.02.028>
- Chen, Y., Kaiser, E., Heuvelink, E., Cao, K., Bian, Z., Yang, Q., Marcelis, L.F.M., 2025. Palette of green: Exploring the effects of different wavelengths of green light on biomass and morphology in lettuce (*Lactuca sativa*). *Environ. Exp. Bot.* 238, 106242. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2025.106242>
- Christie, J.M., 2007. Phototropin Blue-Light Receptors. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58, 21–45. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.103951>
- Christie, J.M., Murphy, A.S., 2013. Shoot phototropism in higher plants: New light through old concepts. *Am. J. Bot.* 100, 35–46. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200340>

- Christie, J.M., Reymond, P., Powell, G.K., Bernasconi, P., Raibekas, A.A., Liscum, E., Briggs, W.R., 1998. Arabidopsis NPH1: A Flavoprotein with the Properties of a Photoreceptor for Phototropism. *Science* 282, 1698–1701. <https://doi.org/10.1126/science.282.5394.1698>
- Christie, J.M., Swartz, T.E., Bogomolni, R.A., Briggs, W.R., 2002. Phototropin LOV domains exhibit distinct roles in regulating photoreceptor function. *Plant J.* 32, 205–219. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01415.x>
- Clack, T., Mathews, S., Sharrock, R.A., 1994. The phytochrome apoprotein family in Arabidopsis is encoded by five genes: the sequences and expression of PHYD and PHYE. *Plant Mol. Biol.* 25, 413–427. <https://doi.org/10.1007/BF00043870>
- Davis, S.J., Vener, A.V., Vierstra, R.D., 1999. Bacteriophytochromes: Phytochrome-Like Photoreceptors from Nonphotosynthetic Eubacteria. *Science* 286, 2517–2520. <https://doi.org/10.1126/science.286.5449.2517>
- DeBlasio, S.L., Luesse, D.L., Hangarter, R.P., 2005. A Plant-Specific Protein Essential for Blue-Light-Induced Chloroplast Movements. *Plant Physiol.* 139, 101–114. <https://doi.org/10.1104/pp.105.061887>
- Demarsy, E., Schepens, I., Okajima, K., Hersch, M., Bergmann, S., Christie, J., Shimazaki, K., Tokutomi, S., Fankhauser, C., 2012. Phytochrome Kinase Substrate 4 is phosphorylated by the phototropin 1 photoreceptor. *EMBO J.* 31, 3457–3467. <https://doi.org/10.1038/emboj.2012.186>
- Devlin, P.F., Kay, S.A., 2000. Cryptochromes Are Required for Phytochrome Signaling to the Circadian Clock but Not for Rhythmicity. *Plant Cell* 12, 2499–2509. <https://doi.org/10.1105/tpc.12.12.2499>
- Duek, P.D., Fankhauser, C., 2005. bHLH class transcription factors take centre stage in phytochrome signalling. *Trends Plant Sci.* 10, 51–54. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.12.005>
- Emery, P., So, W.V., Kaneko, M., Hall, J.C., Rosbash, M., 1998. CRY, a Drosophila Clock and Light-Regulated Cryptochrome, Is a Major Contributor to Circadian Rhythm Resetting and Photosensitivity. *Cell* 95, 669–679. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)81637-2](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)81637-2)
- Farhangi, H., Mozafari, V., Roosta, H.R., Shirani, H., Farhangi, S., Farhangi, M., 2025. Optimizing LED lighting spectra for enhanced growth in controlled-environment vertical farms. *Sci. Rep.* 15, 30152. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-15352-7>
- Favory, J., Stec, A., Gruber, H., Rizzini, L., Oravecz, A., Funk, M., Albert, A., Cloix, C., Jenkins, G.I., Oakeley, E.J., Seidlitz, H.K., Nagy, F., Ulm, R., 2009. Interaction of COP1 and UVR8 regulates UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in Arabidopsis. *EMBO J.* 28, 591–601. <https://doi.org/10.1038/emboj.2009.4>
- Franklin, K.A., Lee, S.H., Patel, D., Kumar, S.V., Spartz, A.K., Gu, C., Ye, S., Yu, P., Breen, G., Cohen, J.D., Wigge, P.A., Gray, W.M., 2011. PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 4 (PIF4) regulates auxin biosynthesis at high temperature. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 20231–20235. <https://doi.org/10.1073/pnas.1110682108>

- Franklin, K.A., Quail, P.H., 2010. Phytochrome functions in Arabidopsis development. *J. Exp. Bot.* 61, 11–24. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp304>
- Fraser, D.P., Hayes, S., Franklin, K.A., 2016. Photoreceptor crosstalk in shade avoidance. *Curr. Opin. Plant Biol.*, SI: 33: Cell signalling and gene regulation 2016 33, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.03.008>
- Friml, J., Wiśniewska, J., Benková, E., Mendgen, K., Palme, K., 2002. Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in Arabidopsis. *Nature* 415, 806–809. <https://doi.org/10.1038/415806a>
- Furuya, M., Schäfer, E., 1996. Photoperception and signalling of induction reactions by different phytochromes. *Trends Plant Sci.* 1, 301–307. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(96\)88176-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(96)88176-0)
- Giliberto, L., Perrotta, G., Pallara, P., Weller, J.L., Fraser, P.D., Bramley, P.M., Fiore, A., Tavazza, M., Giuliano, G., 2005. Manipulation of the Blue Light Photoreceptor Cryptochrome 2 in Tomato Affects Vegetative Development, Flowering Time, and Fruit Antioxidant Content. *Plant Physiol.* 137, 199–208. <https://doi.org/10.1104/pp.104.051987>
- Golembeski, G.S., Imaizumi, T., 2015. Photoperiodic Regulation of Florigen Function in Arabidopsis thaliana. *Arab. Book Am. Soc. Plant Biol.* 13, e0178. <https://doi.org/10.1199/tab.0178>
- Gommers, C.M.M., Visser, E.J.W., Onge, K.R.S., Voeselek, L.A.C.J., Pierik, R., 2013. Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends Plant Sci.* 18, 65–71. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.008>
- González-Grandío, E., Álamos, S., Zhang, Y., Dalton-Roesler, J., Niyogi, K.K., García, H.G., Quail, P.H., 2022. Chromatin Changes in Phytochrome Interacting Factor-Regulated Genes Parallel Their Rapid Transcriptional Response to Light. *Front. Plant Sci.* 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.803441>
- González-Grandío, E., Poza-Carrión, C., Sorzano, C.O.S., Cubas, P., 2013. BRANCHED1 Promotes Axillary Bud Dormancy in Response to Shade in Arabidopsis. *Plant Cell* 25, 834–850. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.108480>
- Guo, H., Duong, H., Ma, N., Lin, C., 1999. The Arabidopsis blue light receptor cryptochrome 2 is a nuclear protein regulated by a blue light-dependent post-transcriptional mechanism. *Plant J.* 19, 279–287. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113X.1999.00525.x>
- Guo, H., Yang, H., Mockler, T.C., Lin, C., 1998. Regulation of Flowering Time by Arabidopsis Photoreceptors. *Science* 279, 1360–1363. <https://doi.org/10.1126/science.279.5355.1360>
- Halliday, K.J., Koornneef, M., Whitelam, G.C., 1994. Phytochrome B and at Least One Other Phytochrome Mediate the Accelerated Flowering Response of Arabidopsis thaliana L. to Low Red/Far-Red Ratio. *Plant Physiol.* 104, 1311–1315. <https://doi.org/10.1104/pp.104.4.1311>
- Helizon, H., Rösler-Dalton, J., Gasch, P., von Horsten, S., Essen, L.-O., Zeidler, M., 2018. Arabidopsis phytochrome A nuclear translocation is mediated by a far-red elongated hypocotyl 1–importin complex. *Plant J.* 96, 1255–1268. <https://doi.org/10.1111/tpj.14107>

- Hernández, R., Kubota, C., 2016. Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. *Environ. Exp. Bot.*, Light perception, signalling and plant responses to spectral quality and photoperiod in natural and horticultural environments 121, 66–74.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.04.001>
- Hiltbrunner, A., Tscheuschler, A., Viczián, A., Kunkel, T., Kircher, S., Schäfer, E., 2006. FHY1 and FHL Act Together to Mediate Nuclear Accumulation of the Phytochrome A Photoreceptor. *Plant Cell Physiol.* 47, 1023–1034.
<https://doi.org/10.1093/pcp/pcj087>
- Hitomi, K., Okamoto, K., Daiyasu, H., Miyashita, H., Iwai, S., Toh, H., Ishiura, M., Todo, T., 2000. Bacterial cryptochrome and photolyase: characterization of two photolyase-like genes of *Synechocystis* sp. PCC6803. *Nucleic Acids Res.* 28, 2353–2362. <https://doi.org/10.1093/nar/28.12.2353>
- Hogewoning, S.W., Trouwborst, G., Maljaars, H., Poorter, H., van Ieperen, W., Harbinson, J., 2010. Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. *J. Exp. Bot.* 61, 3107–3117.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq132>
- Hornitschek, P., Lorrain, S., Zoete, V., Michielin, O., Fankhauser, C., 2009. Inhibition of the shade avoidance response by formation of non-DNA binding bHLH heterodimers. *EMBO J.* 28, 3893–3902. <https://doi.org/10.1038/emboj.2009.306>
- Horst, G.T.J. van der, Muijtjens, M., Kobayashi, K., Takano, R., Kanno, S., Takao, M., Wit, J. de, Verkerk, A., Eker, A.P.M., Leenen, D. van, Buijs, R., Bootsma, D., Hoeijmakers, J.H.J., Yasui, A., 1999. Mammalian Cry1 and Cry2 are essential for maintenance of circadian rhythms. *Nature* 398, 627–630.
<https://doi.org/10.1038/19323>
- Huala, E., Oeller, P.W., Liscum, E., Han, I.-S., Larsen, E., Briggs, W.R., 1997. Arabidopsis NPH1: A Protein Kinase with a Putative Redox-Sensing Domain. *Science* 278, 2120–2123. <https://doi.org/10.1126/science.278.5346.2120>
- Huq, E., Al-Sady, B., Quail, P.H., 2003. Nuclear translocation of the photoreceptor phytochrome B is necessary for its biological function in seedling photomorphogenesis. *Plant J.* 35, 660–664. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01836.x>
- Imaizumi, T., Schultz, T.F., Harmon, F.G., Ho, L.A., Kay, S.A., 2005. FKF1 F-Box Protein Mediates Cyclic Degradation of a Repressor of CONSTANS in Arabidopsis. *Science* 309, 293–297. <https://doi.org/10.1126/science.1110586>
- Inoue, S., Kinoshita, T., 2017. Blue Light Regulation of Stomatal Opening and the Plasma Membrane H⁺-ATPase. *Plant Physiol.* 174, 531–538.
<https://doi.org/10.1104/pp.17.00166>
- Inoue, S., Kinoshita, T., Takemiya, A., Doi, M., Shimazaki, K., 2008. Leaf Positioning of *Arabidopsis* in Response to Blue Light. *Mol. Plant* 1, 15–26.
<https://doi.org/10.1093/mp/ssm001>

- Jang, S.-N., Nguyen, T.L., Tran, M.T., Kang, I.-J., Yang, G.-S., Bae, J.-S., Sim, H.-S., Lee, G.-O., Cho, K.M., Park, Y., Kim, S.-R., Kim, E.J.-H., Son, K.-H., 2025. Effect of Blue and/or Green Wavelength-specific White LED Lighting on Growth and Development of Tomato in Indoor Farming Systems. *HortScience* 60, 2116–2122. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI18801-25>
- Jarillo, J.A., Gabrys, H., Capel, J., Alonso, J.M., Ecker, J.R., Cashmore, A.R., 2001. Phototropin-related NPL1 controls chloroplast relocation induced by blue light. *Nature* 410, 952–954. <https://doi.org/10.1038/35073622>
- Jones, A.M., Quail, P.H., 1986. Quaternary structure of 124-kilodalton phytochrome from *Avena sativa* L. *Biochemistry* 25, 2987–2995. <https://doi.org/10.1021/bi00358a038>
- Kadota, A., Yamada, N., Suetsugu, N., Hirose, M., Saito, C., Shoda, K., Ichikawa, S., Kagawa, T., Nakano, A., Wada, M., 2009. Short actin-based mechanism for light-directed chloroplast movement in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 13106–13111. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906250106>
- Kagawa, T., Sakai, T., Suetsugu, N., Oikawa, K., Ishiguro, S., Kato, T., Tabata, S., Okada, K., Wada, M., 2001. *Arabidopsis* NPL1: A Phototropin Homolog Controlling the Chloroplast High-Light Avoidance Response. *Science* 291, 2138–2141. <https://doi.org/10.1126/science.291.5511.2138>
- Kaiser, E., Ouzounis, T., Giday, H., Schipper, R., Heuvelink, E., Marcelis, L.F.M., 2019. Adding Blue to Red Supplemental Light Increases Biomass and Yield of Greenhouse-Grown Tomatoes, but Only to an Optimum. *Front. Plant Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.02002>
- Kami, C., Lorrain, S., Hornitschek, P., Fankhauser, C., 2010. Light-Regulated Plant Growth and Development, in: *Current Topics in Developmental Biology*. Academic Press, pp. 29–66. [https://doi.org/10.1016/S0070-2153\(10\)91002-8](https://doi.org/10.1016/S0070-2153(10)91002-8)
- Kang, C.-Y., Lian, H.-L., Wang, F.-F., Huang, J.-R., Yang, H.-Q., 2009. Cryptochromes, Phytochromes, and COP1 Regulate Light-Controlled Stomatal Development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 21, 2624–2641. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.069765>
- Karumannil, S., Khan, T.A., Rahim, W., Pullaniyil, J., T, A., Mundra, S., Gururani, M.A., 2025. Navigating PIFs and phytochromes: Key players in plant development and resilience to drought and other abiotic stresses. *Plant Stress* 18, 101061. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2025.101061>
- Kehoe, D.M., Grossman, A.R., 1996. Similarity of a Chromatic Adaptation Sensor to Phytochrome and Ethylene Receptors. *Science* 273, 1409–1412. <https://doi.org/10.1126/science.273.5280.1409>
- Kennis, J.T.M., Crosson, S., Gauden, M., van Stokkum, I.H.M., Moffat, K., van Grondelle, R., 2003. Primary Reactions of the LOV2 Domain of Phototropin, a Plant Blue-Light Photoreceptor. *Biochemistry* 42, 3385–3392. <https://doi.org/10.1021/bi034022k>
- Kim, J., Bordiya, Y., Kathare, P.K., Zhao, B., Zong, W., Huq, E., Sung, S., 2021. Phytochrome B triggers light-dependent chromatin-remodeling through the

- PRC2-associated PHD finger protein, VIL1. *Nat. Plants* 7, 1213–1219.
<https://doi.org/10.1038/s41477-021-00986-y>
- Kinoshita, T., Shimazaki, K., 2002. Biochemical Evidence for the Requirement of 14-3-3 Protein Binding in Activation of the Guard-cell Plasma Membrane H⁺-AT-Pase by Blue Light. *Plant Cell Physiol.* 43, 1359–1365.
<https://doi.org/10.1093/pcp/pcf167>
- Kinoshita, T., Shimazaki, K., 1999. Blue light activates the plasma membrane H⁺-AT-Pase by phosphorylation of the C-terminus in stomatal guard cells. *EMBO J.* 18, 5548–5558. <https://doi.org/10.1093/emboj/18.20.5548>
- Kleine, T., Lockhart, P., Batschauer, A., 2003. An Arabidopsis protein closely related to Synechocystis cryptochrome is targeted to organelles. *Plant J.* 35, 93–103.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01787.x>
- Kleiner, O., Kircher, S., Harter, K., Batschauer, A., 1999. Nuclear localization of the Arabidopsis blue light receptor cryptochrome 2. *Plant J.* 19, 289–296.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1999.00535.x>
- Kliebenstein, D.J., Lim, J.E., Landry, L.G., Last, R.L., 2002. Arabidopsis UVR8 Regulates Ultraviolet-B Signal Transduction and Tolerance and Contains Sequence Similarity to Human Regulator of Chromatin Condensation 1. *Plant Physiol.* 130, 234–243. <https://doi.org/10.1104/pp.005041>
- Kong, Y., Zheng, Y., 2020. Phototropin is partly involved in blue-light-mediated stem elongation, flower initiation, and leaf expansion: A comparison of phenotypic responses between wild *Arabidopsis* and its phototropin mutants. *Environ. Exp. Bot.* 171, 103967. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103967>
- Lagarias, J.C., Mercurio, F.M., 1985. Structure function studies on phytochrome. Identification of light-induced conformational changes in 124-kDa Avena phytochrome in vitro. *J. Biol. Chem.* 260, 2415–2423.
[https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)89570-9](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)89570-9)
- Lariguet, P., Schepens, I., Hodgson, D., Pedmale, U.V., Trevisan, M., Kami, C., de Carbonnel, M., Alonso, J.M., Ecker, J.R., Liscum, E., Fankhauser, C., 2006. PHYTOCHROME KINASE SUBSTRATE 1 is a phototropin 1 binding protein required for phototropism. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 10134–10139.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0603799103>
- Lee, J., He, K., Stolc, V., Lee, H., Figueroa, P., Gao, Y., Tongprasit, W., Zhao, H., Lee, I., Deng, X.W., 2007. Analysis of Transcription Factor HY5 Genomic Binding Sites Revealed Its Hierarchical Role in Light Regulation of Development. *Plant Cell* 19, 731–749. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.047688>
- Lee, J.-H., Jung, J.-H., Park, C.-M., 2017. Light Inhibits COP1-Mediated Degradation of ICE Transcription Factors to Induce Stomatal Development in Arabidopsis. *Plant Cell* 29, 2817–2830. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00371>
- Lee, N., Choi, G., 2017. Phytochrome-interacting factor from Arabidopsis to liverwort. *Curr. Opin. Plant Biol.* 35, 54–60. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.11.004>

- Legris, M., Ince, Y.Ç., Fankhauser, C., 2019. Molecular mechanisms underlying phytochrome-controlled morphogenesis in plants. *Nat. Commun.* 10, 5219. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13045-0>
- Leivar, P., Quail, P.H., 2011. PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends Plant Sci.* 16, 19–28. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.003>
- Li, F.-W., Rothfels, C.J., Melkonian, M., Villarreal, J.C., Stevenson, D.W., Graham, S.W., Wong, G.K.-S., Mathews, S., Pryer, K.M., 2015. The origin and evolution of phototropins. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00637>
- Li, J., Li, Y., Chen, Y., Xu, S., Wu, X., Wu, C., Zhang, N., Cao, K., 2024. Quantifying the effects of far-red light on lettuce photosynthesis and growth using a 3D modelling approach. *Front. Plant Sci.* 15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1492431>
- Li, L., Zhang, Q., Huang, D., 2014. A Review of Imaging Techniques for Plant Phenotyping. *Sensors* 14, 20078–20111. <https://doi.org/10.3390/s141120078>
- Liedvogel, M., Maeda, K., Henbest, K., Schleicher, E., Simon, T., Timmel, C.R., Hore, P.J., Mouritsen, H., 2007. Chemical Magnetoreception: Bird Cryptochrome 1a Is Excited by Blue Light and Forms Long-Lived Radical-Pairs. *PLOS ONE* 2, e1106. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001106>
- Lin, C., Robertson, D.E., Ahmad, M., Raibekas, A.A., Jorns, M.S., Dutton, P.L., Cashmore, A.R., 1995. Association of Flavin Adenine Dinucleotide with the Arabidopsis Blue Light Receptor CRY1. *Science* 269, 968–970. <https://doi.org/10.1126/science.7638620>
- Lin, C., Todo, T., 2005. The cryptochromes. *Genome Biol.* 6, 220. <https://doi.org/10.1186/gb-2005-6-5-220>
- Lin, D., Nagawa, S., Chen, J., Cao, L., Chen, X., Xu, T., Li, H., Dhonukshe, P., Yamamuro, C., Friml, J., Scheres, B., Fu, Y., Yang, Z., 2012. A ROP GTPase-Dependent Auxin Signaling Pathway Regulates the Subcellular Distribution of PIN2 in Arabidopsis Roots. *Curr. Biol.* 22, 1319–1325. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.05.019>
- Liu, B., Zuo, Z., Liu, H., Liu, X., Lin, C., 2011. Arabidopsis cryptochrome 1 interacts with SPA1 to suppress COP1 activity in response to blue light. *Genes Dev.* 25, 1029–1034. <https://doi.org/10.1101/gad.2025011>
- Liu, H., Yu, X., Li, K., Klejnot, J., Yang, H., Lisiero, D., Lin, C., 2008. Photoexcited CRY2 Interacts with CIB1 to Regulate Transcription and Floral Initiation in Arabidopsis. *Science* 322, 1535–1539. <https://doi.org/10.1126/science.1163927>
- Liu, Y., Li, X., Li, K., Liu, H., Lin, C., 2013. Multiple bHLH Proteins form Heterodimers to Mediate CRY2-Dependent Regulation of Flowering-Time in Arabidopsis. *PLOS Genet.* 9, e1003861. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003861>
- Lu, S.X., Knowles, S.M., Andronis, C., Ong, M.S., Tobin, E.M., 2009. CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED1 and LATE ELONGATED HYPOCOTYL Function Synergistically in the Circadian Clock of Arabidopsis. *Plant Physiol.* 150, 834–843. <https://doi.org/10.1104/pp.108.133272>
- Ma, D., Li, X., Guo, Y., Chu, J., Fang, S., Yan, C., Noel, J.P., Liu, H., 2016. Cryptochrome 1 interacts with PIF4 to regulate high temperature-mediated hypocotyl

- elongation in response to blue light. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 224–229.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1511437113>
- Malhotra, K., Kim, S.-T., Batschauer, A., Dawut, L., Sancar, A., 1995. Putative Blue-Light Photoreceptors from *Arabidopsis thaliana* and *Sinapis alba* with a High Degree of Sequence Homology to DNA Photolyase Contain the Two Photolyase Co-factors but Lack DNA Repair Activity. *Biochemistry* 34, 6892–6899.
<https://doi.org/10.1021/bi00020a037>
- Mao, J., Zhang, Y.-C., Sang, Y., Li, Q.-H., Yang, H.-Q., 2005. A role for *Arabidopsis* cryptochromes and COP1 in the regulation of stomatal opening. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 12270–12275. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501011102>
- Más, P., Kim, W.-Y., Somers, D.E., Kay, S.A., 2003. Targeted degradation of TOC1 by ZTL modulates circadian function in *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 426, 567–570. <https://doi.org/10.1038/nature02163>
- Massa, G.D., Kim, H.-H., Wheeler, R.M., Mitchell, C.A., 2008. Plant Productivity in Response to LED Lighting. *HortScience* 43, 1951–1956.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.7.1951>
- Mathews, S., Sharrock, R.A., 1996. The phytochrome gene family in grasses (Poaceae): a phylogeny and evidence that grasses have a subset of the loci found in dicot angiosperms. *Mol. Biol. Evol.* 13, 1141–1150. <https://doi.org/10.1093/oxford-journals.molbev.a025677>
- Morrow, R.C., 2008. LED Lighting in Horticulture. *HortScience* 43, 1947–1950.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.7.1947>
- Motchoulski, A., Liscum, E., 1999. *Arabidopsis* NPH3: A NPH1 Photoreceptor-Interacting Protein Essential for Phototropism. *Science* 286, 961–964.
<https://doi.org/10.1126/science.286.5441.961>
- Nagawa, S., Xu, T., Lin, D., Dhonukshe, P., Zhang, X., Friml, J., Scheres, B., Fu, Y., Yang, Z., 2012. ROP GTPase-Dependent Actin Microfilaments Promote PIN1 Polarization by Localized Inhibition of Clathrin-Dependent Endocytosis. *PLOS Biol.* 10, e1001299. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001299>
- Nash, A.I., Ko, W.-H., Harper, S.M., Gardner, K.H., 2008. A Conserved Glutamine Plays a Central Role in LOV Domain Signal Transmission and Its Duration. *Biochemistry* 47, 13842–13849. <https://doi.org/10.1021/bi801430e>
- Nelson, D.C., Lasswell, J., Rogg, L.E., Cohen, M.A., Bartel, B., 2000. FKF1, a Clock-Controlled Gene that Regulates the Transition to Flowering in *Arabidopsis*. *Cell* 101, 331–340. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)80842-9](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)80842-9)
- Ni, M., Tepperman, J.M., Quail, P.H., 1998. PIF3, a Phytochrome-Interacting Factor Necessary for Normal Photoinduced Signal Transduction, Is a Novel Basic Helix-Loop-Helix Protein. *Cell* 95, 657–667. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)81636-0](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)81636-0)
- Nozaki, D., Iwata, T., Ishikawa, T., Todo, T., Tokutomi, S., Kandori, H., 2004. Role of Gln1029 in the Photoactivation Processes of the LOV2 Domain in *Adiantum* Phytochrome3. *Biochemistry* 43, 8373–8379.
<https://doi.org/10.1021/bi0494727>

- Oikawa, K., Kasahara, M., Kiyosue, T., Kagawa, T., Suetsugu, N., Takahashi, F., Kanegae, T., Niwa, Y., Kadota, A., Wada, M., 2003. CHLOROPLAST UNUSUAL POSITIONING1 Is Essential for Proper Chloroplast Positioning. *Plant Cell* 15, 2805–2815. <https://doi.org/10.1105/tpc.016428>
- Olle, M., Viršile, A., 2013. The effects of light-emitting diode lighting on greenhouse plant growth and quality. *Agric. Food Sci.* 22, 223–234. <https://doi.org/10.23986/afsci.7897>
- Oyama, T., Shimura, Y., Okada, K., 1997. The Arabidopsis HY5 gene encodes a bZIP protein that regulates stimulus-induced development of root and hypocotyl. *Genes Dev.* 11, 2983–2995. <https://doi.org/10.1101/gad.11.22.2983>
- Paik, I., Huq, E., 2019. Plant photoreceptors: Multi-functional sensory proteins and their signaling networks. *Semin. Cell Dev. Biol.* 92, 114–121. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2019.03.007>
- Partch, C.L., Clarkson, M.W., Özgür, S., Lee, A.L., Sancar, A., 2005. Role of Structural Plasticity in Signal Transduction by the Cryptochrome Blue-Light Photoreceptor. *Biochemistry* 44, 3795–3805. <https://doi.org/10.1021/bi047545g>
- Pavicic, M., Mouhu, K., Wang, F., Bilicka, M., Chovanček, E., Himanen, K., 2017. Genomic and Phenomic Screens for Flower Related RING Type Ubiquitin E3 Ligases in Arabidopsis. *Front. Plant Sci.* 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00416>
- Podolec, R., Ulm, R., 2018. Photoreceptor-mediated regulation of the COP1/SPA E3 ubiquitin ligase. *Curr. Opin. Plant Biol., Cell signalling and gene regulation* 45, 18–25. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.04.018>
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Ntagkas, N., Siebenkäs, A., Mäenpää, M., Matsubara, S., Pons, ThijsL., 2019. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytol.* 223, 1073–1105. <https://doi.org/10.1111/nph.15754>
- 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, 103–106. <https://doi.org/10.1126/science.1200660>
- Roberts, D., Pedmale, U.V., Morrow, J., Sachdev, S., Lechner, E., Tang, X., Zheng, N., Han-nink, M., Genschik, P., Liscum, E., 2011. Modulation of Phototropic Responsiveness in Arabidopsis through Ubiquitination of Phototropin 1 by the CUL3-Ring E3 Ubiquitin Ligase CRL3NPH3. *Plant Cell* 23, 3627–3640. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.087999>
- Rockwell, N.C., Su, Y.-S., Lagarias, J.C., 2006. PHYTOCHROME STRUCTURE AND SIGNALING MECHANISMS. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 837–858. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144208>
- Rüdiger, W., Thümmler, F., Cmiel, E., Schneider, S., 1983. Chromophore structure of the physiologically active form (Pfr) of phytochrome. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 80, 6244–6248. <https://doi.org/10.1073/pnas.80.20.6244>
- Saijo, Y., Sullivan, J.A., Wang, H., Yang, J., Shen, Y., Rubio, V., Ma, L., Hoecker, U., Deng, X.W., 2003. The COP1-SPA1 interaction defines a critical step in phytochrome

- A-mediated regulation of HY5 activity. *Genes Dev.* 17, 2642–2647.
<https://doi.org/10.1101/gad.1122903>
- Sakai, T., Kagawa, T., Kasahara, M., Swartz, T.E., Christie, J.M., Briggs, W.R., Wada, M., Okada, K., 2001. Arabidopsis nph1 and npl1: Blue light receptors that mediate both phototropism and chloroplast relocation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98, 6969–6974. <https://doi.org/10.1073/pnas.101137598>
- Sakuraba, Y., Jeong, J., Kang, M.-Y., Kim, J., Paek, N.-C., Choi, G., 2014. Phytochrome-interacting transcription factors PIF4 and PIF5 induce leaf senescence in Arabidopsis. *Nat. Commun.* 5, 4636. <https://doi.org/10.1038/ncomms5636>
- Sancar, A., 1994. Structure and function of DNA photolyase. *Biochemistry* 33, 2–9.
<https://doi.org/10.1021/bi00167a001>
- Sawa, M., Nusinow, D.A., Kay, S.A., Imaizumi, T., 2007. FKF1 and GIGANTEA Complex Formation Is Required for Day-Length Measurement in Arabidopsis. *Science* 318, 261–265. <https://doi.org/10.1126/science.1146994>
- Schmidt, M., Schneider-Poetsch, H.A.W., 2002. The Evolution of Gymnosperms Redrawn by Phytochrome Genes: The Gnetatae Appear at the Base of the Gymnosperms. *J. Mol. Evol.* 54, 715–724. <https://doi.org/10.1007/s00239-001-0042-9>
- Schultz, T.F., Kiyosue, T., Yanovsky, M., Wada, M., Kay, S.A., 2001. A Role for LKP2 in the Circadian Clock of Arabidopsis. *Plant Cell* 13, 2659–2670.
<https://doi.org/10.1105/tpc.010332>
- Seo, H.S., Watanabe, E., Tokutomi, S., Nagatani, A., Chua, N.-H., 2004. Photoreceptor ubiquitination by COP1 E3 ligase desensitizes phytochrome A signaling. *Genes Dev.* 18, 617–622. <https://doi.org/10.1101/gad.1187804>
- Seo, H.S., Yang, J.-Y., Ishikawa, M., Bolle, C., Ballesteros, M.L., Chua, N.-H., 2003. LAF1 ubiquitination by COP1 controls photomorphogenesis and is stimulated by SPA1. *Nature* 423, 995–999. <https://doi.org/10.1038/nature01696>
- Seo, M., Nambara, E., Choi, G., Yamaguchi, S., 2009. Interaction of light and hormone signals in germinating seeds. *Plant Mol. Biol.* 69, 463–472.
<https://doi.org/10.1007/s11103-008-9429-y>
- Seyedi, F.S., Nafchi, M.G., Reezi, S., 2023. Effects of light spectra on morphological characteristics, primary and specialized metabolites of *Thymus vulgaris* L. *Heliyon* 10, e23032. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e23032>
- Shen, Y., Khanna, R., Carle, C.M., Quail, P.H., 2007. Phytochrome Induces Rapid PIF5 Phosphorylation and Degradation in Response to Red-Light Activation. *Plant Physiol.* 145, 1043–1051. <https://doi.org/10.1104/pp.107.105601>
- Shikata, H., Hanada, K., Ushijima, T., Nakashima, M., Suzuki, Y., Matsushita, T., 2014. Phytochrome controls alternative splicing to mediate light responses in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 18781–18786.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1407147112>
- Shim, J.S., Kubota, A., Imaizumi, T., 2017. Circadian Clock and Photoperiodic Flowering in Arabidopsis: CONSTANS Is a Hub for Signal Integration. *Plant Physiol.* 173, 5–15. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01327>

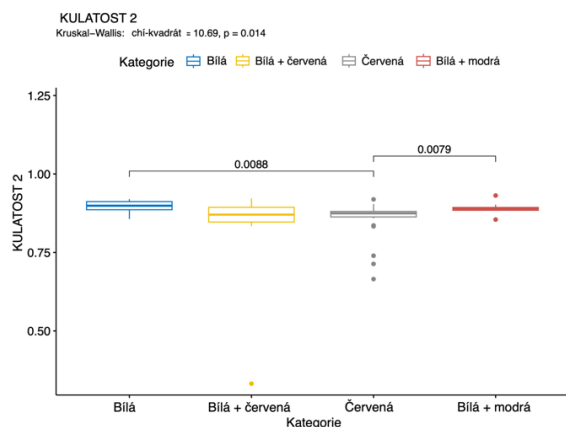
- Shin, D.H., Choi, M., Kim, K., Bang, G., Cho, M., Choi, S.-B., Choi, G., Park, Y.-I., 2013. HY5 regulates anthocyanin biosynthesis by inducing the transcriptional activation of the MYB75/PAP1 transcription factor in *Arabidopsis*. *FEBS Lett.* 587, 1543–1547. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2013.03.037>
- Siegelman, H.W., Turner, B.C., Hendricks, S.B., 1966. The Chromophore of Phytochrome. *Plant Physiol.* 41, 1289–1292. <https://doi.org/10.1104/pp.41.8.1289>
- Singh, D., Basu, C., Meinhardt-Wollweber, M., Roth, B., 2015. LEDs for energy efficient greenhouse lighting. *Renew. Sustain. Energy Rev.* 49, 139–147. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.04.117>
- Somers, D.E., Devlin, P.F., Kay, S.A., 1998. Phytochromes and Cryptochromes in the Entrainment of the *Arabidopsis* Circadian Clock. *Science* 282, 1488–1490. <https://doi.org/10.1126/science.282.5393.1488>
- Somers, D.E., Schultz, T.F., Milnamow, M., Kay, S.A., 2000. ZEITLUPE Encodes a Novel Clock-Associated PAS Protein from *Arabidopsis*. *Cell* 101, 319–329. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)80841-7](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)80841-7)
- Stevens, J., Davey, P., Kasznicki, P., Hofmann, T.A., Lawson, T., 2026. Green instructions: Intelligent lighting via real-time chlorophyll fluorescence feedback: Enhancing yield and energy efficiency in controlled environment agriculture. *Smart Agric. Technol.* 13, 101593. <https://doi.org/10.1016/j.atech.2025.101593>
- Suetsugu, N., Kagawa, T., Wada, M., 2005. An Auxilin-Like J-Domain Protein, JAC1, Regulates Phototropin-Mediated Chloroplast Movement in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 139, 151–162. <https://doi.org/10.1104/pp.105.067371>
- Suetsugu, N., Yamada, N., Kagawa, T., Yonekura, H., Uyeda, T.Q.P., Kadota, A., Wada, M., 2010. Two kinesin-like proteins mediate actin-based chloroplast movement in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 8860–8865. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912773107>
- Sun, J., Qi, L., Li, Y., Chu, J., Li, C., 2012. PIF4-Mediated Activation of YUCCA8 Expression Integrates Temperature into the Auxin Pathway in Regulating *Arabidopsis* Hypocotyl Growth. *PLOS Genet.* 8, e1002594. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002594>
- Taiz, L., Zeiger, E., Moller, I.M., Murphy, A., 2015. *Plant Physiology and Development*, Sixth Edition.
- Takemiya, A., Kinoshita, T., Asanuma, M., Shimazaki, K., 2006. Protein phosphatase 1 positively regulates stomatal opening in response to blue light in *Vicia faba*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 13549–13554. <https://doi.org/10.1073/pnas.0602503103>
- Takemiya, A., Sugiyama, N., Fujimoto, H., Tsutsumi, T., Yamauchi, S., Hiyama, A., Tada, Y., Christie, J.M., Shimazaki, K., 2013. Phosphorylation of BLUS1 kinase by phototropins is a primary step in stomatal opening. *Nat. Commun.* 4, 2094. <https://doi.org/10.1038/ncomms3094>
- Trimborn, L., Kuttig, F., Ponnu, J., Yu, P., Korsching, K.R., Lederer, P., Urquiza-García, U., Zurbriggen, M.D., Hoecker, U., 2025. Cryptochrome 1 promotes

- photomorphogenesis in *Arabidopsis* by displacing substrates from the COP1 ubiquitin ligase. *Plant J.* 121, e70071. <https://doi.org/10.1111/tpj.70071>
- van Gelderen, K., Kang, C., Paalman, R., Keuskamp, D., Hayes, S., Pierik, R., 2018. Far-Red Light Detection in the Shoot Regulates Lateral Root Development through the HY5 Transcription Factor. *Plant Cell* 30, 101–116. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00771>
- Vierstra, R.D., 1993. Illuminating Phytochrome Functions (There Is Light at the End of the Tunnel). *Plant Physiol.* 103, 679–684. <https://doi.org/10.1104/pp.103.3.679>
- Vitaterna, M.H., Selby, C.P., Todo, T., Niwa, H., Thompson, C., Fruechte, E.M., Hitomi, K., Thresher, R.J., Ishikawa, T., Miyazaki, J., Takahashi, J.S., Sancar, A., 1999. Differential regulation of mammalian Period genes and circadian rhythmicity by cryptochromes 1 and 2. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 12114–12119. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.21.12114>
- Wang, H., Ma, L.-G., Li, J.-M., Zhao, H.-Y., Deng, X.W., 2001. Direct Interaction of *Arabidopsis* Cryptochromes with COP1 in Light Control Development. *Science* 294, 154–158. <https://doi.org/10.1126/science.1063630>
- Wang, M., Le Moigne, M.-A., Bertheloot, J., Crespel, L., Perez-Garcia, M.-D., Ogé, L., Demotes-Mainard, S., Hamama, L., Davière, J.-M., Sakr, S., 2019. BRANCHED1: A Key Hub of Shoot Branching. *Front. Plant Sci.* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00076>
- Wang, Q., Lin, C., 2020. Mechanisms of Cryptochrome-Mediated Photoresponses in Plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 71, 103–129. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100300>
- Wang, R.-F., Qu, H.-R., Su, W.-H., 2025. From sensors to insights: Technological trends in image-based high-throughput plant phenotyping. *Smart Agric. Technol.* 12, 101257. <https://doi.org/10.1016/j.atech.2025.101257>
- Warnasooriya, S.N., Montgomery, B.L., 2011. Spatial-specific regulation of root development by phytochromes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signal. Behav.* 6, 2047–2050. <https://doi.org/10.4161/psb.6.12.18267>
- Wickham, H., 2016. Data Analysis, in: Wickham, H. (Ed.), *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer International Publishing, Cham, pp. 189–201. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4_9
- Wu, G., Spalding, E.P., 2007. Separate functions for nuclear and cytoplasmic cryptochrome 1 during photomorphogenesis of *Arabidopsis* seedlings. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 18813–18818. <https://doi.org/10.1073/pnas.0705082104>
- Wu, S.-H., Lagarias, J.C., 2000. Defining the Bilin Lyase Domain: Lessons from the Extended Phytochrome Superfamily. *Biochemistry* 39, 13487–13495. <https://doi.org/10.1021/bi001123z>
- Yan, Z., Wang, L., Dai, J., Liu, Y., Lin, D., Yang, Y., 2021. Morphological and Physiological Responses of Cucumber Seedlings to Different Combinations of Light Intensity and Photoperiod with the Same Daily Light Integral. *HortScience* 56, 1430–1438. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI16153-21>

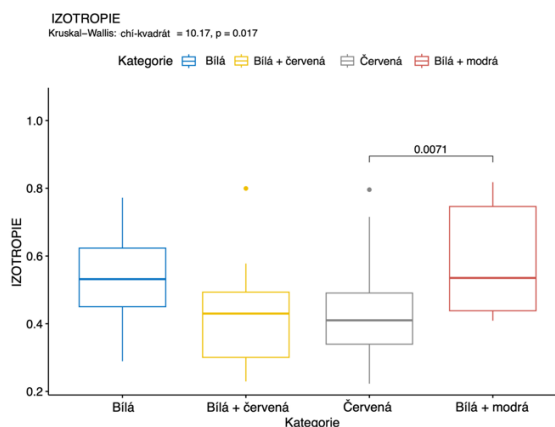
- Yang, C., Xie, F., Jiang, Y., Li, Z., Huang, X., Li, L., 2018. Phytochrome A Negatively Regulates the Shade Avoidance Response by Increasing Auxin/Indole Acidic Acid Protein Stability. *Dev. Cell* 44, 29-41.e4. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2017.11.017>
- Yang, H.-Q., Wu, Y.-J., Tang, R.-H., Liu, D., Liu, Y., Cashmore, A.R., 2000. The C Termini of Arabidopsis Cryptochromes Mediate a Constitutive Light Response. *Cell* 103, 815–827. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)00184-7](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)00184-7)
- Yeh, K.-C., Wu, S.-H., Murphy, J.T., Lagarias, J.C., 1997. A Cyanobacterial Phytochrome Two-Component Light Sensory System. *Science* 277, 1505–1508. <https://doi.org/10.1126/science.277.5331.1505>
- Yoo, C.Y., Pasoreck, E.K., Wang, H., Cao, J., Blaha, G.M., Weigel, D., Chen, M., 2019. Phytochrome activates the plastid-encoded RNA polymerase for chloroplast biogenesis via nucleus-to-plastid signaling. *Nat. Commun.* 10, 2629. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10518-0>
- Yu, X., Sayegh, R., Maymon, M., Warpeha, K., Klejnot, J., Yang, H., Huang, J., Lee, J., Kaufman, L., Lin, C., 2009. Formation of Nuclear Bodies of Arabidopsis CRY2 in Response to Blue Light Is Associated with Its Blue Light-Dependent Degradation. *Plant Cell* 21, 118–130. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.061663>
- Zhang, H., He, H., Wang, Xuncheng, Wang, Xiangfeng, Yang, X., Li, L., Deng, X.W., 2011. Genome-wide mapping of the HY5-mediated genenetworks in Arabidopsis that involve both transcriptional and post-transcriptional regulation. *Plant J.* 65, 346–358. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04426.x>
- Zhang, L., Lin, A., Bi, X., Zhu, Y., Ye, L., Lian, J., Xu, P., Lian, H., 2025. Strawberry cryptochrome FvCRY1 and FvCRY2 transcriptionally regulate anthocyanin biosynthesis and sugar metabolism. *Mol. Hortic.* 5, 63. <https://doi.org/10.1186/s43897-025-00197-5>
- Zhao, X., Yu, X., Foo, E., Symons, G.M., Lopez, J., Bendehakkalu, K.T., Xiang, J., Weller, J.L., Liu, X., Reid, J.B., Lin, C., 2007. A Study of Gibberellin Homeostasis and Cryptochrome-Mediated Blue Light Inhibition of Hypocotyl Elongation. *Plant Physiol.* 145, 106–118. <https://doi.org/10.1104/pp.107.099838>
- Zhao, Y., Shi, H., Pan, Y., Lyu, M., Yang, Z., Kou, X., Deng, X.W., Zhong, S., 2023. Sensory circuitry controls cytosolic calcium-mediated phytochrome B photo-transduction. *Cell* 186, 1230-1243.e14. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2023.02.011>
- Zuo, Z., Liu, H., Liu, B., Liu, X., Lin, C., 2011. Blue Light-Dependent Interaction of CRY2 with SPA1 Regulates COP1 activity and Floral Initiation in Arabidopsis. *Curr. Biol.* 21, 841–847. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.048>

Příloha A Zbývajcí grafy analyzovaných parametrů

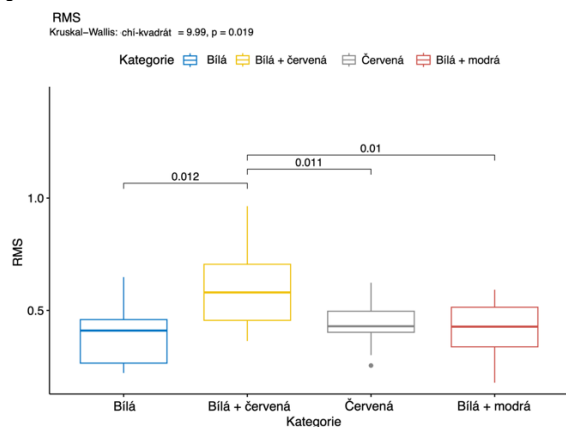
A.1 *Arabidopsis thaliana*



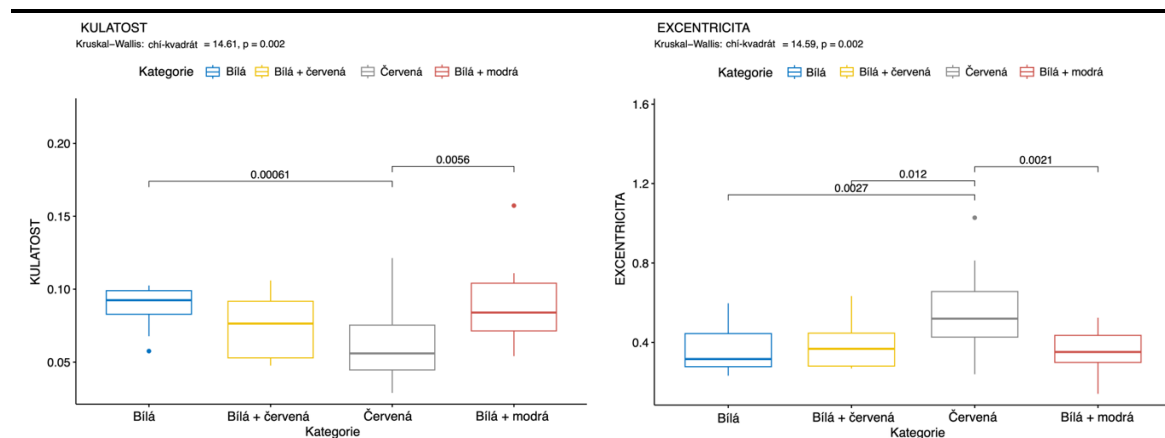
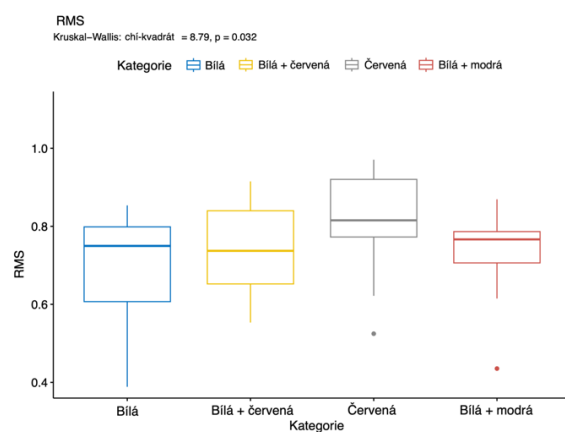
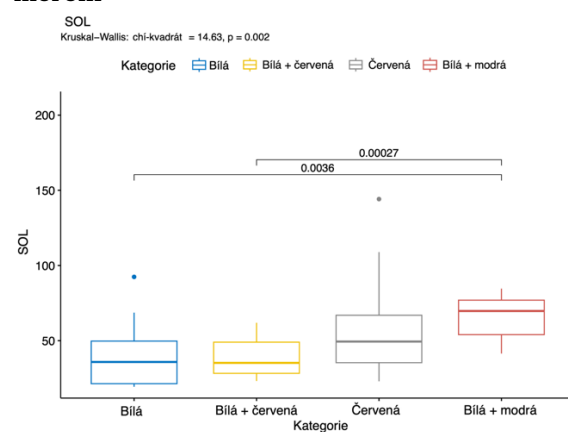
Obr. 32: Hodnoty kulatosti 2 rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měření



Obr. 33: Hodnoty izotropie rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měření



Obr. 34: Hodnoty RMS rostlin *A. thaliana* při různém osvětlení během posledního měření

A.2 *Camelina sativa*Obr. 35: Hodnoty kulatosti rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měřeníObr. 36: Hodnoty excentricity rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měřeníObr. 37: Hodnoty RMS rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měřeníObr. 38: Hodnoty SOL rostlin *C. sativa* při různém osvětlení během posledního měření
