

Ekofyziologie rostlin

–

fotosyntetická asimilace uhlíku

Mirka Šprtová, CVGZ AV ČR

Tato akce se koná v rámci projektu:

Vybudování vědeckého týmu environmentální metabolomiky a ekofyziologie a jeho zapojení do mezinárodních sítí (ENVIMET; r.č. **CZ.1.07/2.3.00/20.0246**) realizovaného v rámci Operačního programu Vzdělávání pro konkurenceschopnost.

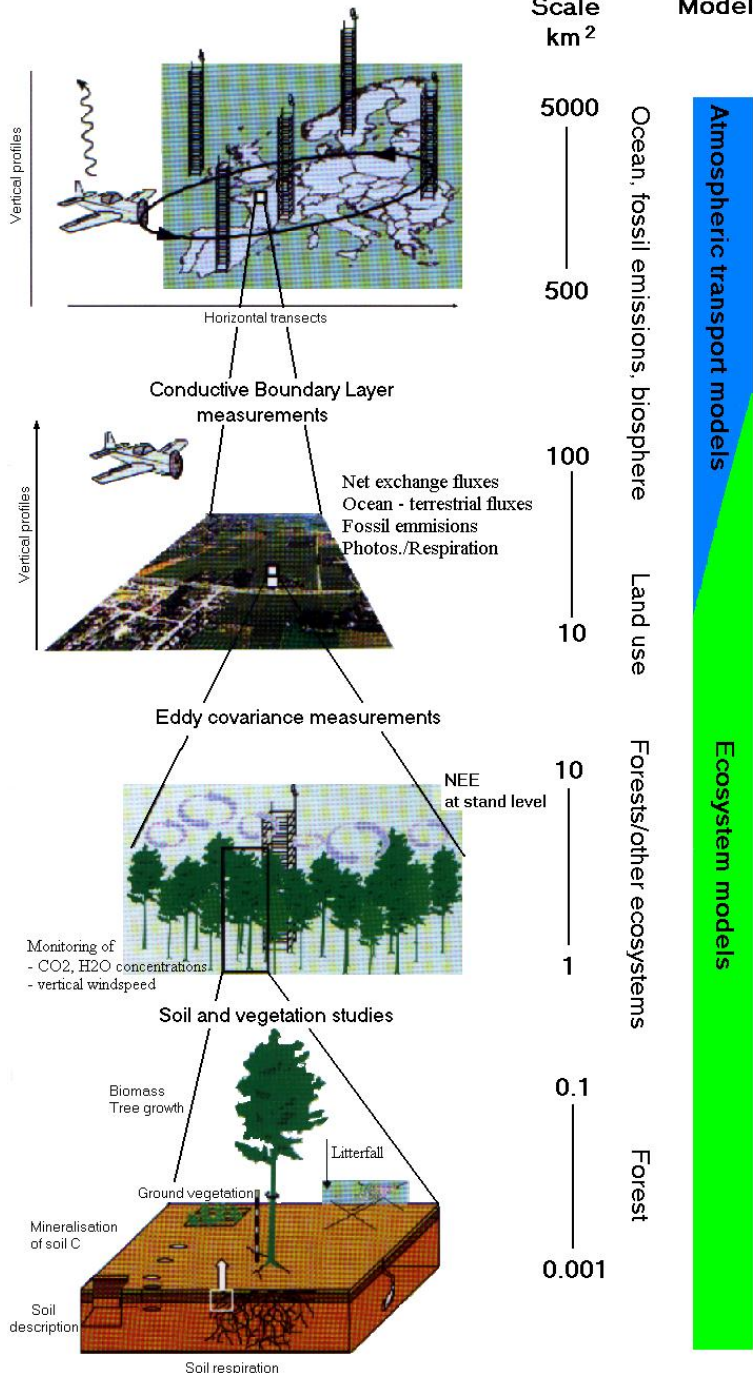
Obsah přednášky

- **fotosyntéza**
 - primární a sekundární fáze fotosyntézy
 - C3, C4, CAM
- **fotorespirace**
- **vliv vnějších faktorů na výměnu CO₂**
 - intenzita sluneční radiace
 - zvýšená koncentrace CO₂
 - vodní režim
 - teplota
 - ?

What is physiological ecology?

- How plants grow
- How they are ADAPTED to their environment
- How they ACCLIMATE to changes in their environment
- How they interact with other plants, herbivores, pathogens and other organisms.

Scientific Orientation



Object of Investigation

- physiological processes within ecosystems (forest, grassland, agro-ecosystems)
- evaluation of carbon pools and sinks in various types of ecosystems

Spatial Scale

- enzyme (proteins) → total energy and substances fluxes

Time Scale

- minutes (activation processes) → years (C storage and allocation)

Impact studies

- long-term effects of elevated CO₂

Relation to Systems Ecology

Bottom-Up Approach

- modelling/simulation of missing, flux data

Top-Down Approach

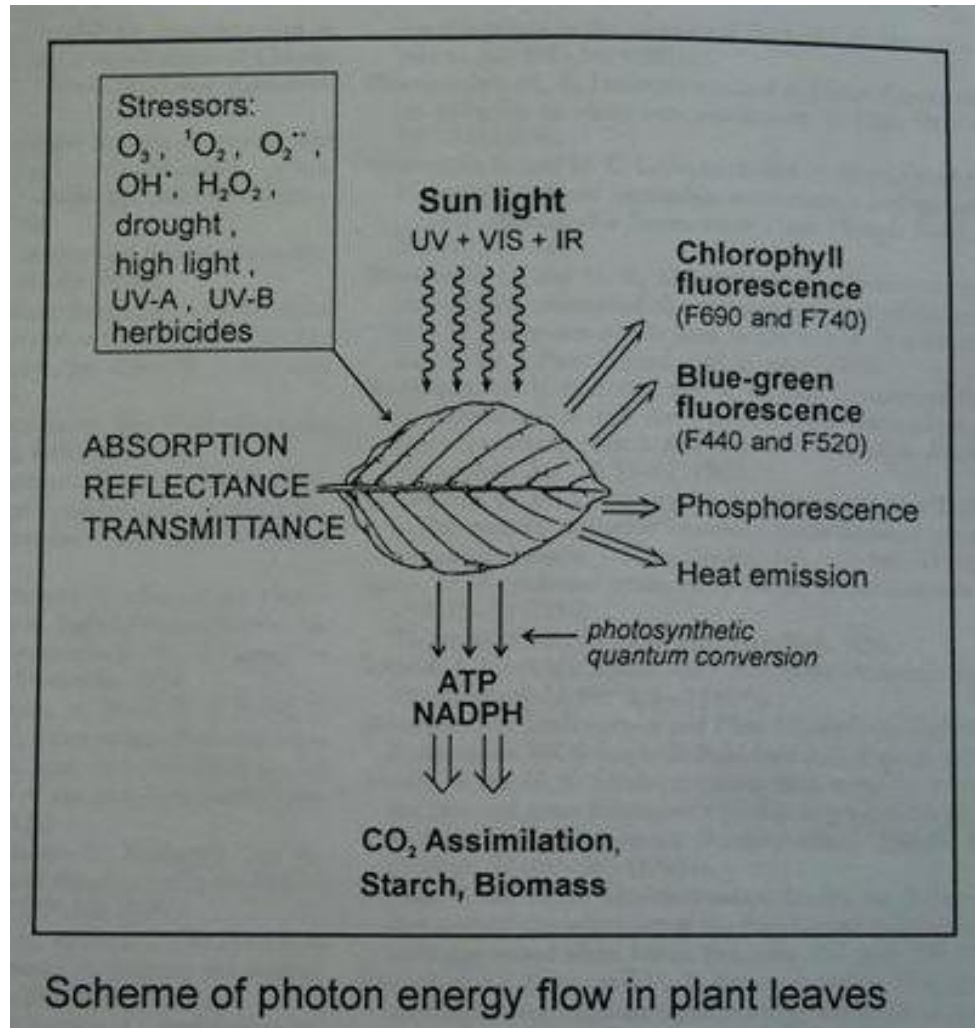
- interpretation of carbon/energy fluxes

Metodické přístupy

- přístup **analytický** - přístup zabývající se detailním rozbořem jednotlivých složek systému:
 - chromatografické metody
 - spektrofotometrické metody
 - aerodynamické metody
 - fenologická pozorování
- přístup **merologický** - sledován vybraný proces jako nositel informace o stavu systému
 - fotosyntéza - křižovatkou toků energie a látek
 - spjata se základními projevy rostlin,
 - podmiňuje a je podmíněna ostatními procesy
 - spjata s radiačním mikroklimatickým režimem porostu

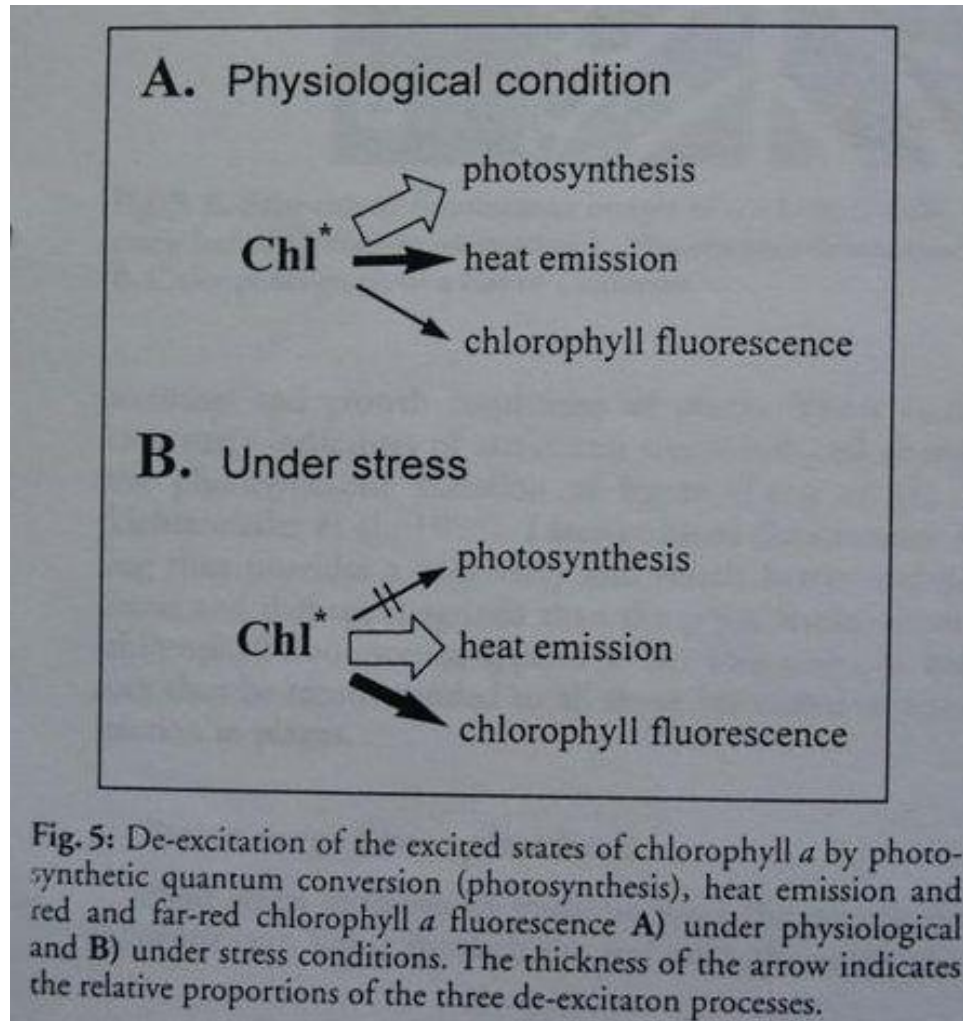
Stress Concept in Plants

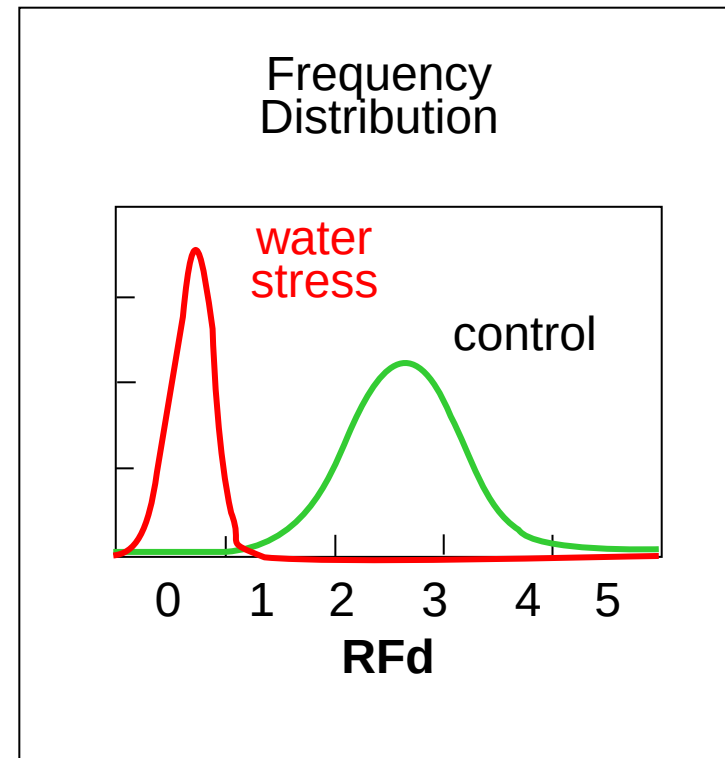
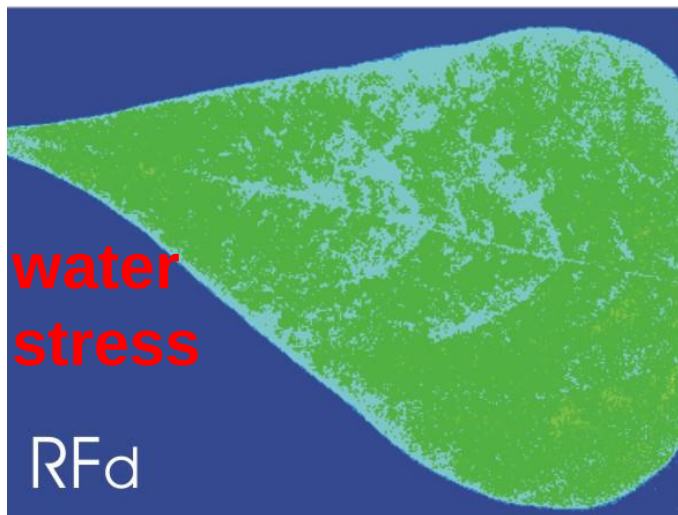
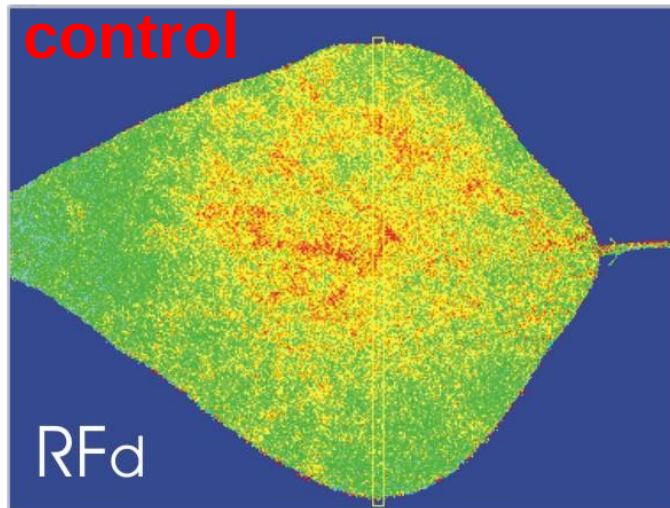
- Prof. H.K. Lichtenthaler: J. Plant Physiology 148: 4-14, 1996



Stress Concept in Plants

- Prof. H.K. Lichtenthaler: J. Plant Physiology 148: 4-14, 1996





*Lichtenthaler HK and Babani F (2000)
Plant Physiol Biochem 38: 889-895*

FOTOSYNTÉZA

- Rostliny = **autotrofní organismy**
 - zdroje energie
 - (i) záření – *fotoautotrofie*
 - (ii) anorganické látky – *chemoautotrofie*
- Fixace energie záření v procesu **fotosyntéza**



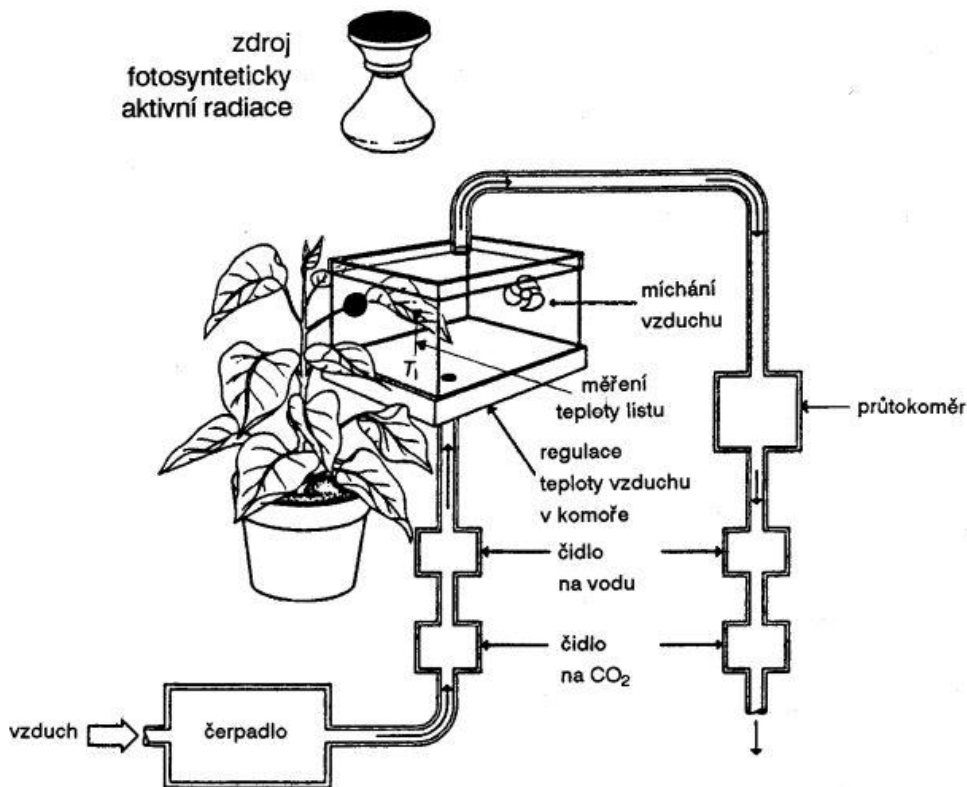
→ **sacharidy** – zdroj energie; vlastní i nefotosyntetické organismy (základ trofických pyramid)

- Roční „produkce“ rostlin
 - 100 Pg (10^{11} tun) C
 - 1 ZJ (10^{18} kJ) energie

Fotosyntéza v datech

- 1648 – J.-B. van Helmont
 - změna hmotnosti rostlin souvisí se změnou hmotnosti zeminy (vodou)
- 1727 – S. Hales
 - část hmotnosti ze vzduchu
- 1771 – J. Priestley
 - rostliny produkují dobrý vzduch
- 1779 – J. Ingen-Housz
 - k produkci kyslíku je potřeba světlo
- 1842 – R. Mayer
 - přeměna světelné energie na chemickou

GAZOMETRICKÉ METODY



- přesné, kontinuální měření **výměny plynů** (CO₂, O₂ a H₂O) mezi rostlinným pletivem a okolní atmosférou
- změny koncentrace H₂O a CO₂ se stanovují pomocí infračervené analýzy plynů (**IRGA**)
- Lambert-Beerův zákon
 - $a_\lambda = 1 - \exp(-l \cdot M \cdot k_\lambda)$
- **rozsah**: individuální jehlice → celý ekosystém (b.l.m.)

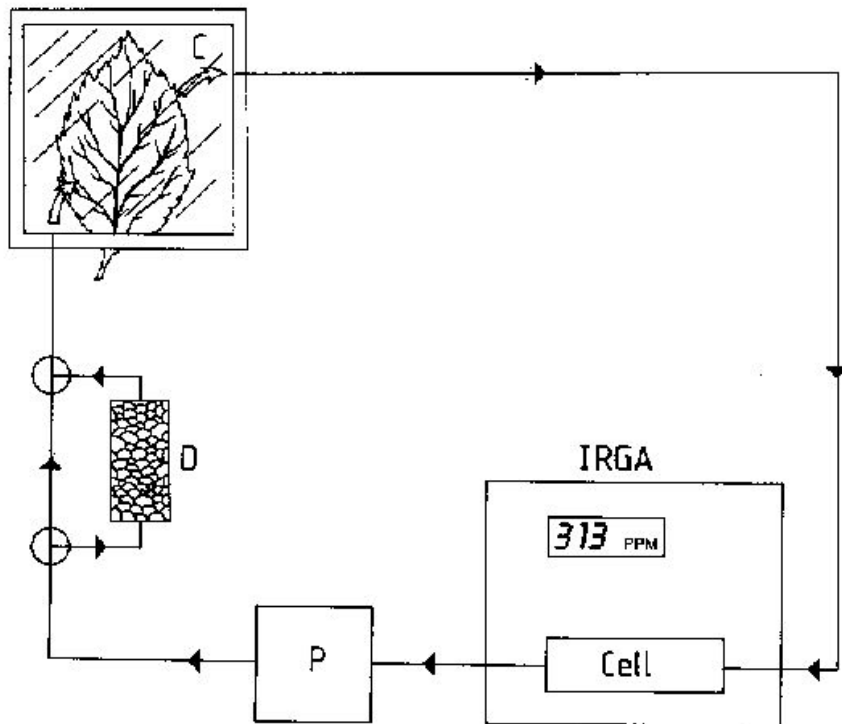
Gazometrický systém LI-6400



Základní typy přístrojů

Uzavřený GS

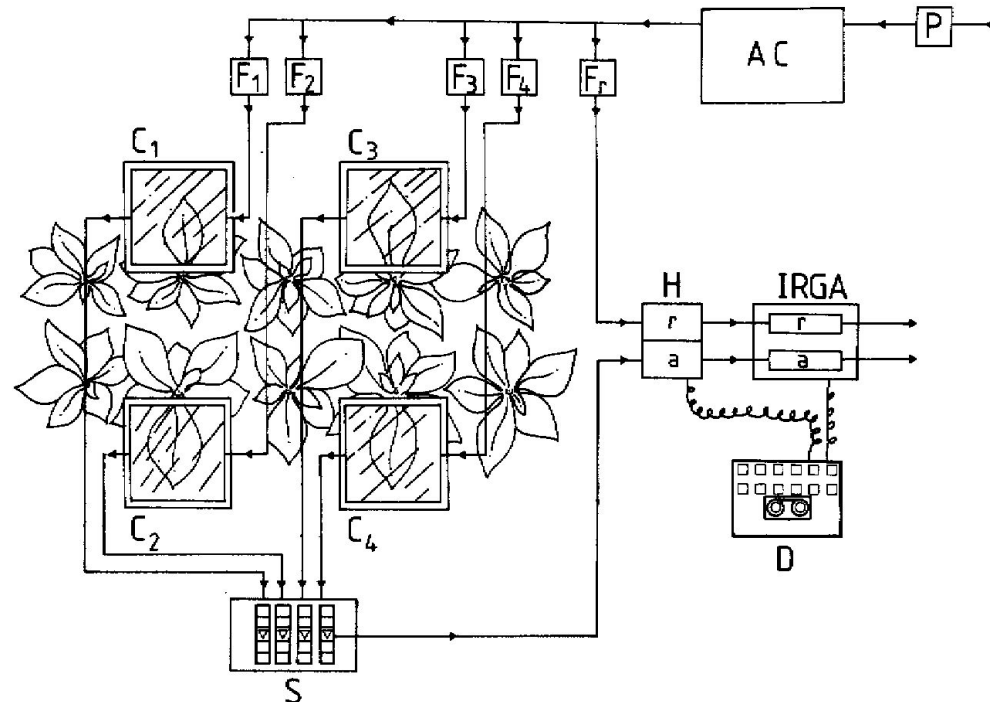
(Licor, LI-6200)



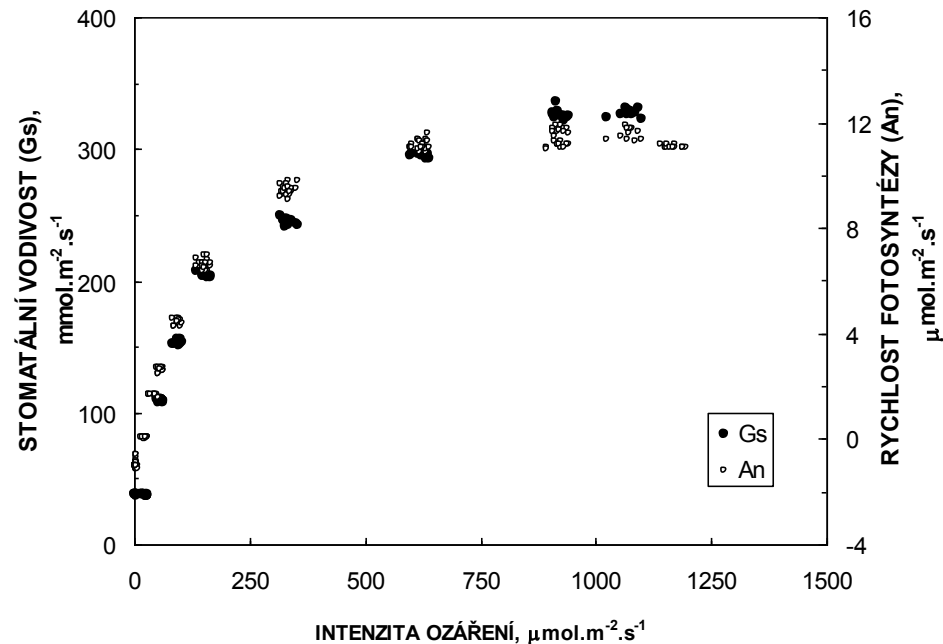
X

Otevřený GS

(Licor, LI-6400; Ciras-1, PP Systems)



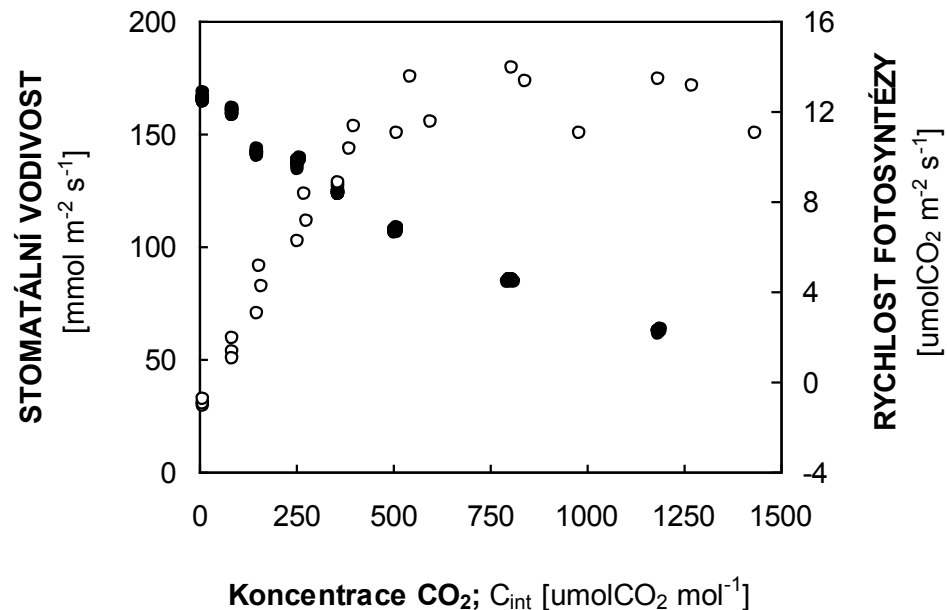
ZÁKLADNÍ CHARAKTERISTIKY



- **Světelná křivka asimilace**
 A_N -I (FAR, PPFD)
 CO_2 = konst.
 změna intenzity světla

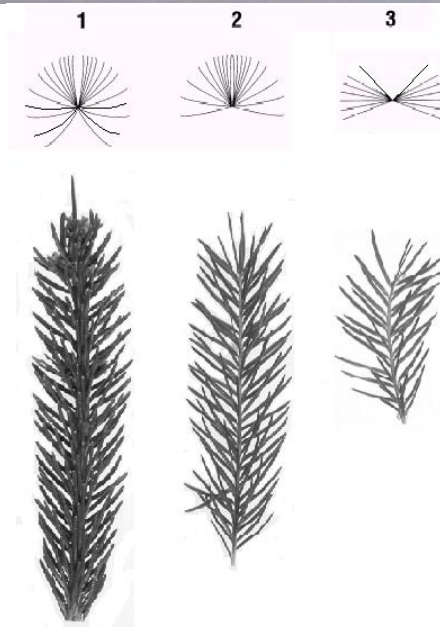
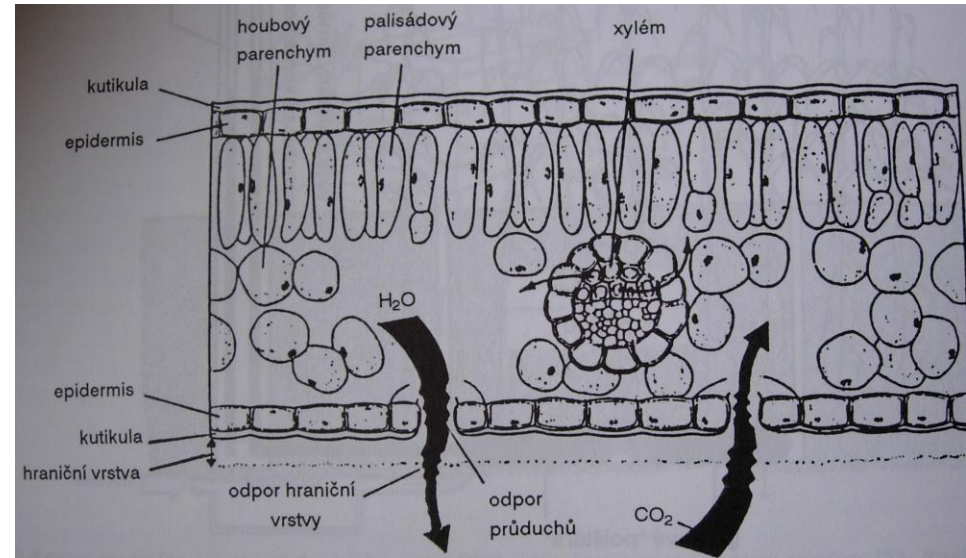
$$A = P - R_L - R_D$$

- **CO_2 křivka asimilace**
 A_N - C_i
 světlo = konst. = saturační
 změna koncentrace CO_2

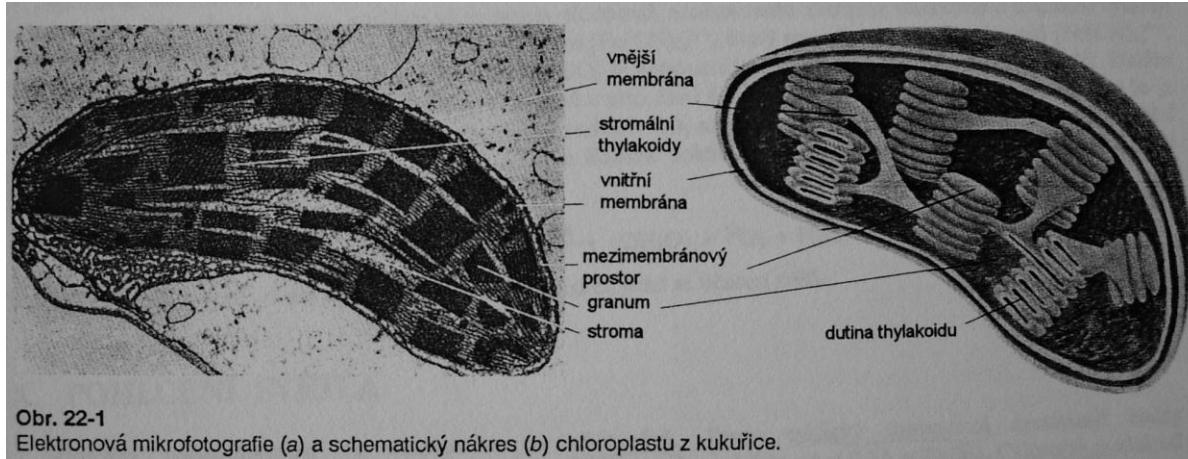


Fotosyntéza - List

- základní morfologická struktura
- komplexní zabezpečení asimilačních procesů
- adaptace na vnější podmínky;
slunný x stinný typ
- fotosynteticky aktivní záření
 - FAR; 400–700 nm
 - fotosynt. bakterie (až 1000 nm)
 - absorpční maxima asimilačních pigmentů
 - rozdělení FAR
 - dopadající (incoming, **I**)
 - odražené (reflected, **R**)
 - prošlé (transmitted, **T**)
 - pohlcené (absorbed, **A = I – R – T**)



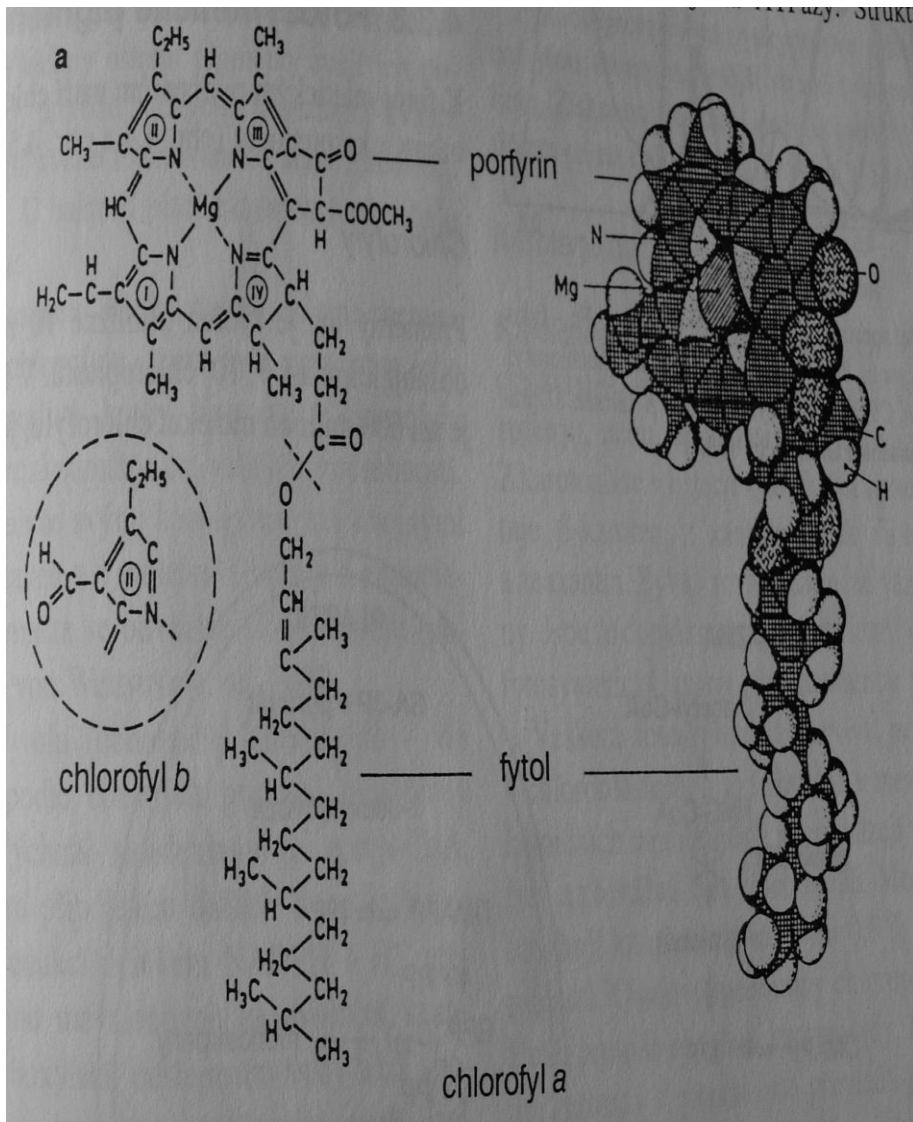
Fotosyntéza - CHLOROPLAST



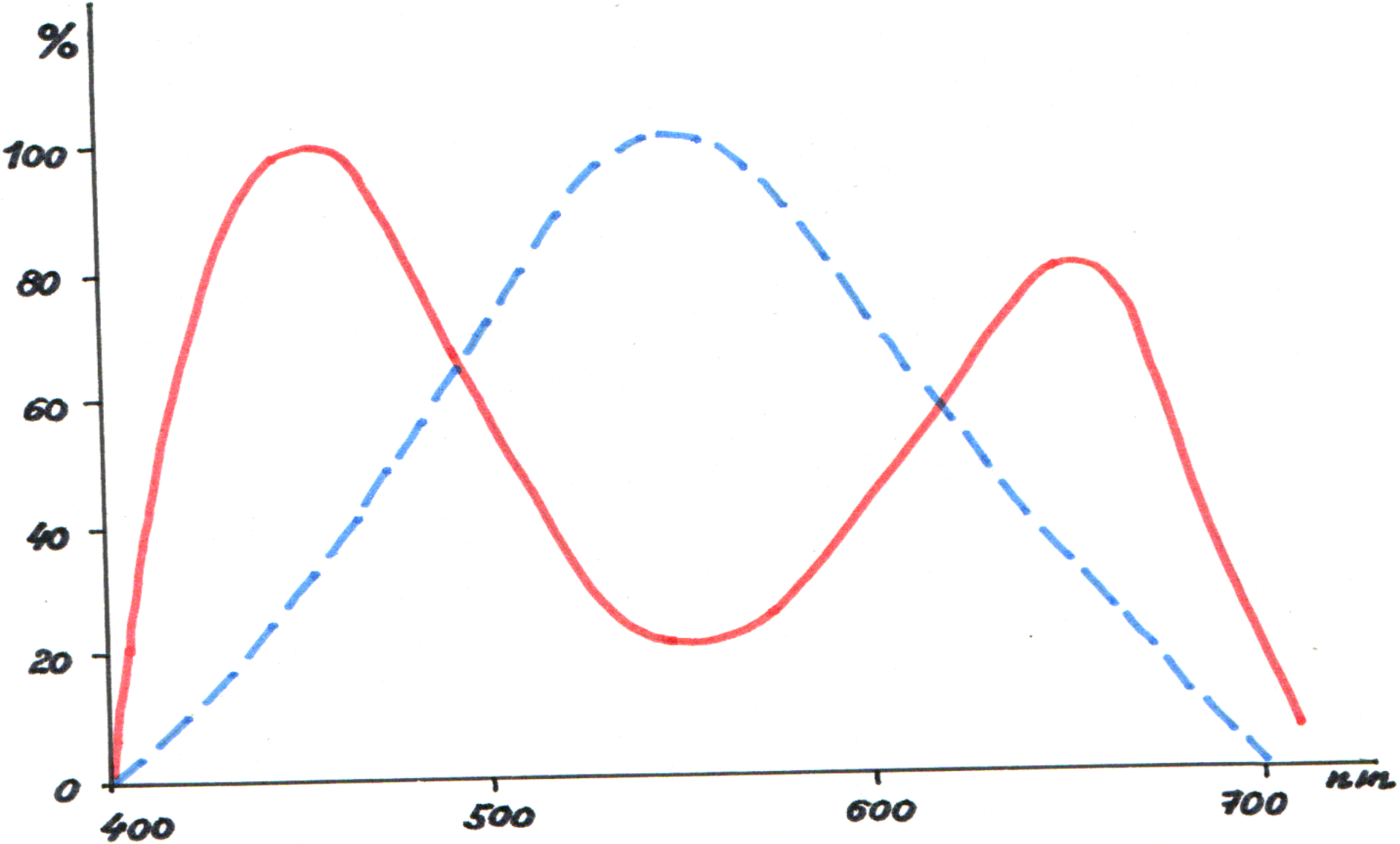
- min. strukturní a funkční jednotka
 - absorbovat záření
 - fixovat CO_2
 - zabudovat C do sacharidů

- diskovitý tvar; průměr 5-10 nm
- 1 mezofyl buňka ~ 40-50 Chlp
- na $1\text{mm}^2 \sim 500\,000$ Chlp
- **tylakoid** – plošné měchýřky
 - *granální*
 - *stromatální* (intergrana)
- vlastní genom
 - podjednotky Chlp ATPázy, LSU Rubisco, fotosynt. proteiny

Fotosyntéza - Fotosyntetické pigmenty



- **chlorofyly**
- **fykobiliny**
- **karotenoidy**
- „průměrný list“ (vanWettstein et al.: Plant Cell 7: 1039, 1995)
 - 70 mil. buněk ~ $5 \cdot 10^9$ chl_p
 - 1chl_p ~ 600mil chl → 10^{18} chl
- struktura chlorofylu
 - chl **a** – vlastní přeměna energie
 - chl **b** – pomoc.fce při záchytu en.
- karotenoidy
 - doplňkové, ochranné pigmenty
 - uhlovodíky – **karoteny**
 - kysl. deriváty – **xantofyly**
- formování f.p.:
 - anténní (světlosběrný) systém**
(200 - 300) → **reační centrum (1)**



----- CITLIVOST LIDSKÉHO OKA

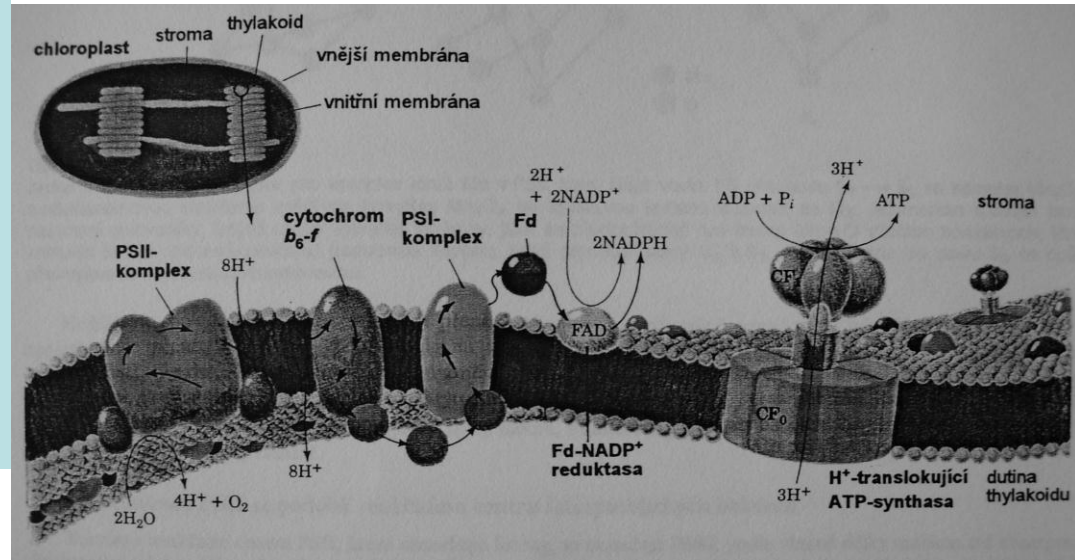
— FOTOSYNTÉZA

Fotosyntéza zahrnuje 2 druhy pochodů

- 1. Primární reakce - **ZÁVISLÉ** na světle
 - energie slunečního záření → NADPH a ATP
- 2. Sekundární reakce - **NEZÁVISLÉ** na světle
 - energie NADPH a ATP → pohání syntézu sacharidů z CO_2 a H_2O
- *Pozn.: striktní dělení není vhodné (!)*

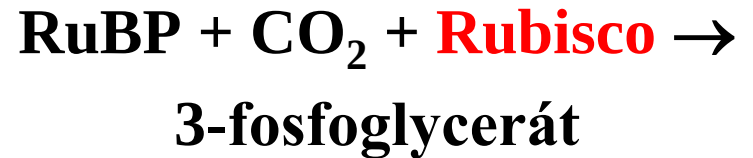
Primární reakce fotosyntézy

- absorpce fotonu
 - $\text{LHC} \rightarrow \text{LHC}^*$
- energie se přemění na:
 - fluorescence (vyzáření)
 - přeměna na teplo
 - **separace elektrického náboje** z RC (P680, P700)
- PSII – fotosystém II
 - katalýza rozkladu vody; OEC ($2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2 + 4\text{H}^+$)
 - $\rightarrow$ náhrada e^- vyraženého z P680
 - e^- na plastochinon; **přenos 8H^+ do lumenu(!)**
- cytochrom b_6/f
 - přenos e^- mezi PSII a PSI
- PSI – fotosystém I
 - přenáší e^- na feredoxin; redukce NADP^+ (enz. Fd-NADP-reduktáza)
- ATPsyntáza
 - využití elektrochemického potenciálu k syntéze ATP

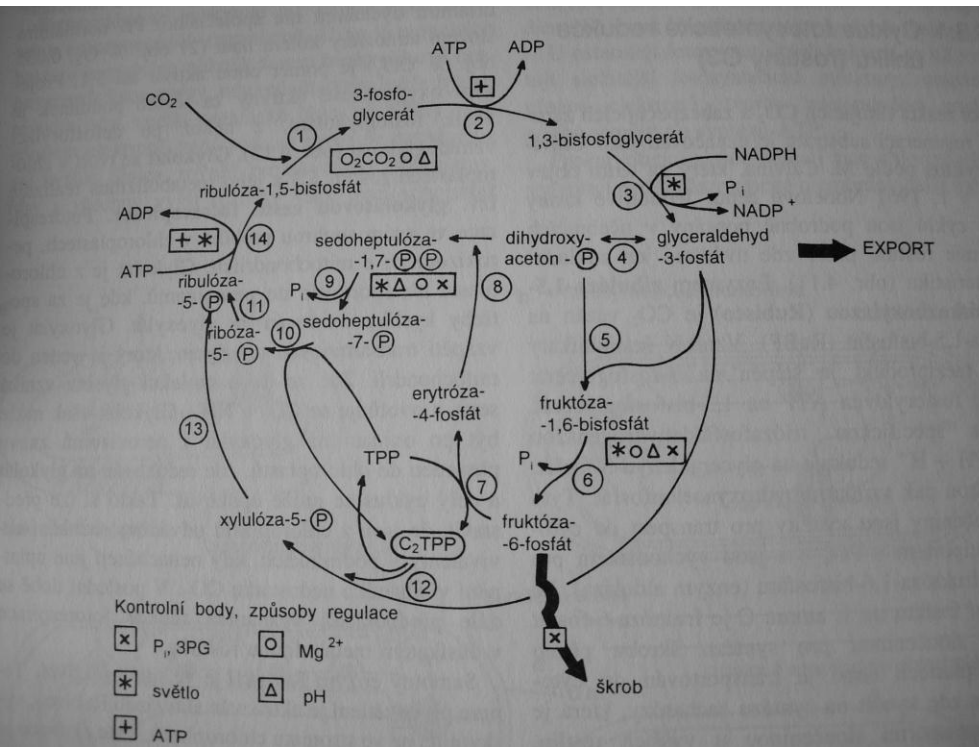


FIXACE CO_2 - C_3 rostliny

- Calvinův cyklus (1961)
 - fixace CO_2 + regenerace primárního akceptoru

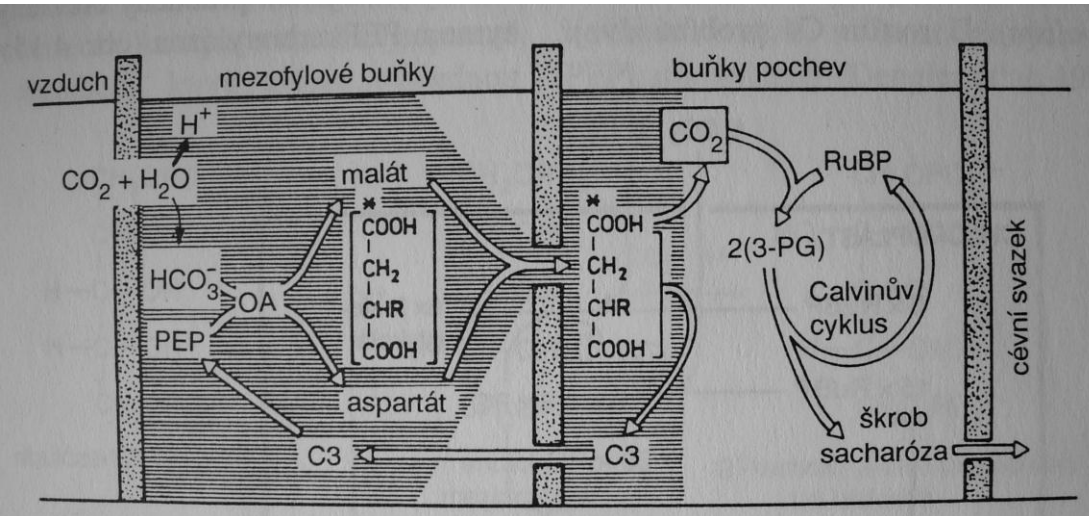


- 1. stabilní produkt; $3\text{C} \rightarrow \text{C}_3$ rostliny
- primární fixace Rubiscem



- glyceraldehyd-3-fosfát (GAP) → dihydroxyacetonfosfát (DHAP)
⇒ **fruktóza-6-fosfát**
 - zůstává v chl p → **škrob**
 - transportován do cytoplazmy → **sacharóza** (hlavní transportní látka)

FIXACE CO_2 - C_4 rostliny



- **prostorově rozlišená** fixace
 - probíhá 2x
 - **cytoplasma mezofylových buněk (1)**
 - **buňky pochev cévního svazku (2)**

- **ad (1)**

- karbonik anhydráza: $\text{CO}_2 \rightarrow \text{HCO}_3^-$
- $\text{HCO}_3^- + \text{fosfoenolpyruvát (PEP)} + \text{PEPkarboxyláza} \rightarrow \text{oxalacetát (4C)} \rightarrow \text{malát (aspartát)} - \text{transport}$

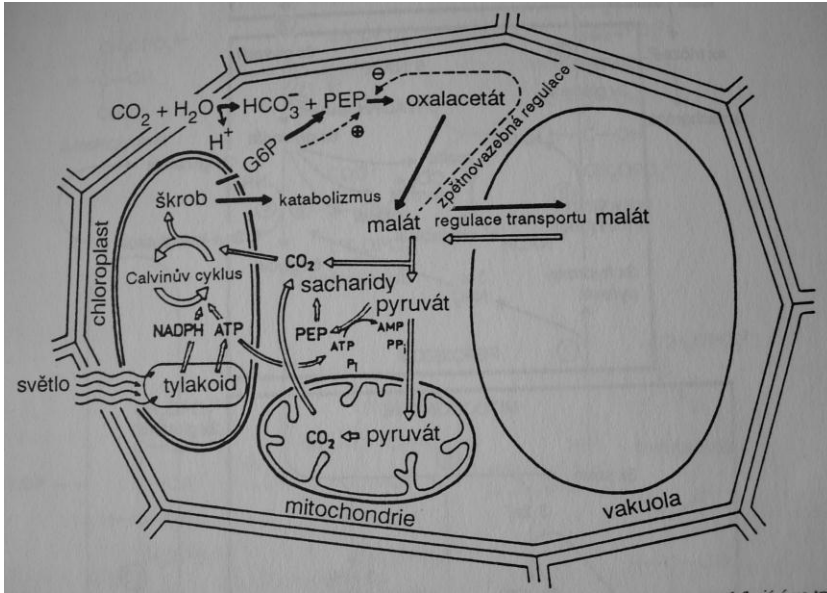
- **ad (2)**

- 1. dekarboxylace $\rightarrow \text{CO}_2$
- 2. fixace CO_2 v Calvinově cyklu
- pozn.: stěny nepropustné pro $\text{CO}_2 \rightarrow \text{zvýš. koncentrace}$

Zástupci

- kukuřice
- lebeda
- šáchor
- proso

FIXACE CO_2 - CAM



- časově rozlišená fixace CO_2

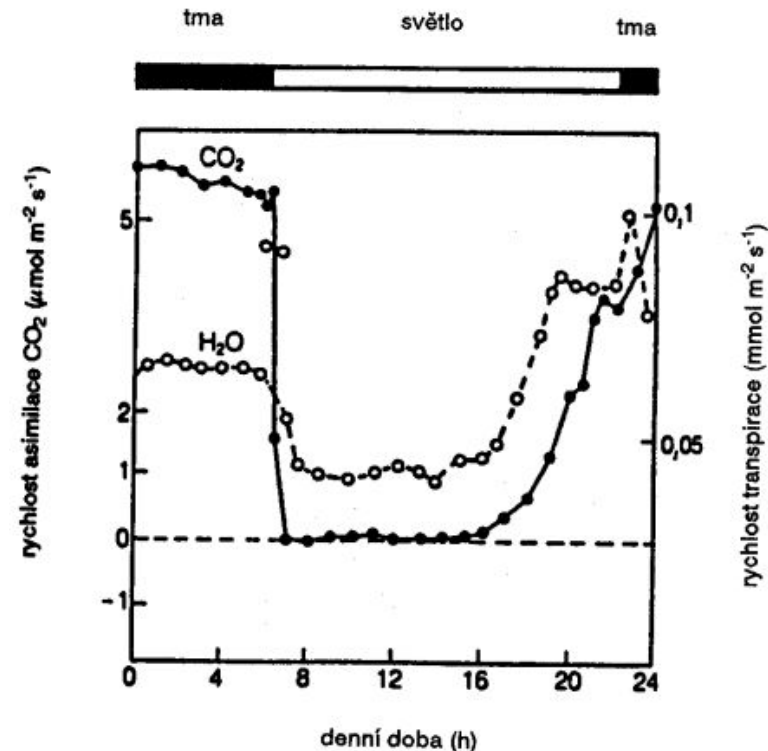
- tučnolisté – *crassulaceae*
- extrémní sucho – uzavírání průduchů v průběhu dne

- 1. NOC**

- průduchy otevřené
- fixace CO_2 – enz. PEPkarboxyláza
- $\rightarrow$ oxalacetát $\rightarrow$ malát
- transport do vakuoly

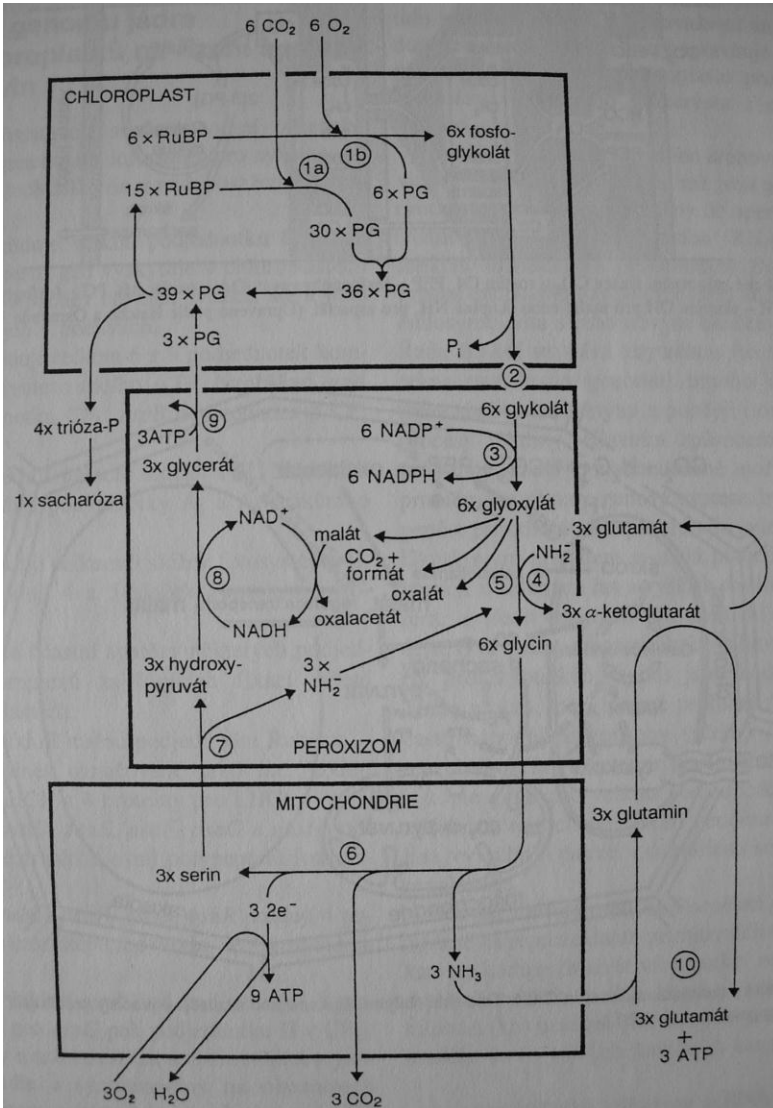
- 2. DEN**

- dekarboxylace $\rightarrow$ nárůst Ci
- Calvinův cyklus



Obr. 2.37 Rychlost asimilace CO_2 a transpirace CAM-rostliny *Agave americana* během 24hodinové periody. (Podle Salisburyho a Rosse 1992.)

FOTORESPIRACE (glykolátová cesta)



- spotřeba O₂ a uvolnění CO₂ na světle
- Rubisco
 - karboxylázová/ oxygenázová aktivita
 - **O₂** + RuBP + Rubisco → fosfoglykolát → **glykolát** (defosforylace)
- **probíhá na 3 úrovních**
 - chloroplast
 - peroxizom (*)
 - mitochondrie (**)

(*) glykolát + **O₂** → glyoxalát → glycín
(transport do mitochondrií) nebo
glyoxalát (do chl) → glykolát a znovu

(**) 2 glycin → NH₃ + CO₂

- **význam fotorespirace**
 - ochrana před nadměrnou ozářeností
 - metabolismus dusíku

C3, C4, CAM

- podmínky přirozených stanovišť
 - C3 - mírné klima; C4 - suchá, exponovaná místa s nízkou RH; CAM - aridní oblasti, velké teplotní výkyvy
- anatomická stavba listu
 - C3: mezofyl rozlišen na palisádový a houbový
 - C4: mezofyl s parenchymatickými pochvami kolem cévních svazků
 - CAM: buňky mezofylu s velkými vakuolami
- **min energie pro fixaci 1 molekuly CO₂**
 - C3: 3ATP + 2NADPH
 - C4,CAM: 5ATP + 2NADPH
- transpirační koeficient ($g_{H_2O} \ g_{DW}^{-1}$); **WUE = asimilace/ transpirace**
 - C3: 450-900
 - C4: 250-350
 - CAM: 45-55

Vliv environmentálních podnětů na fotosyntézu - světlo

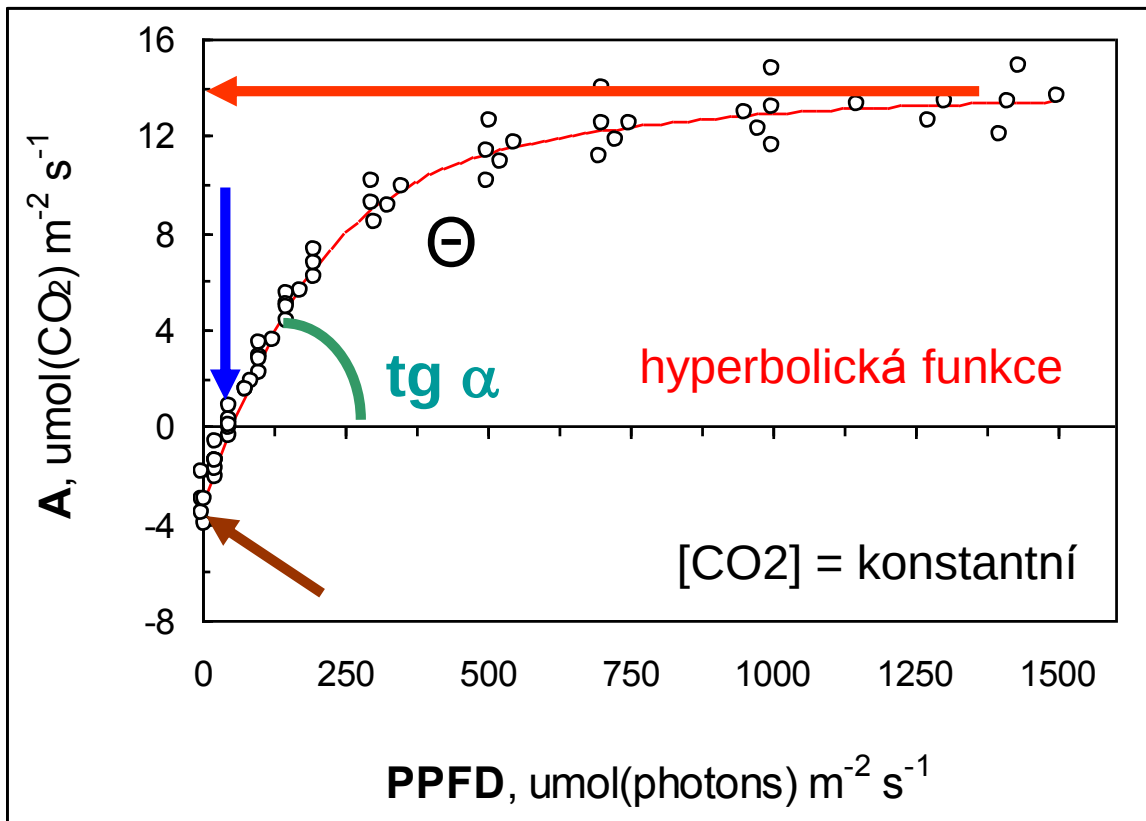
Světelná křivka asimilace (LRC)

FOTONY

RuBP regenerace

CO₂

Rubisco-limited



R_D – temnotní (mitochondr.)
respirace

$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Γ_I – kompenzační
ozáření

$\mu\text{mol}(\text{photon}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

AQE ($\text{tg } \alpha$) – zdánlivá
kvantová účinnost

$\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ mol}^{-1}(\text{photons})$

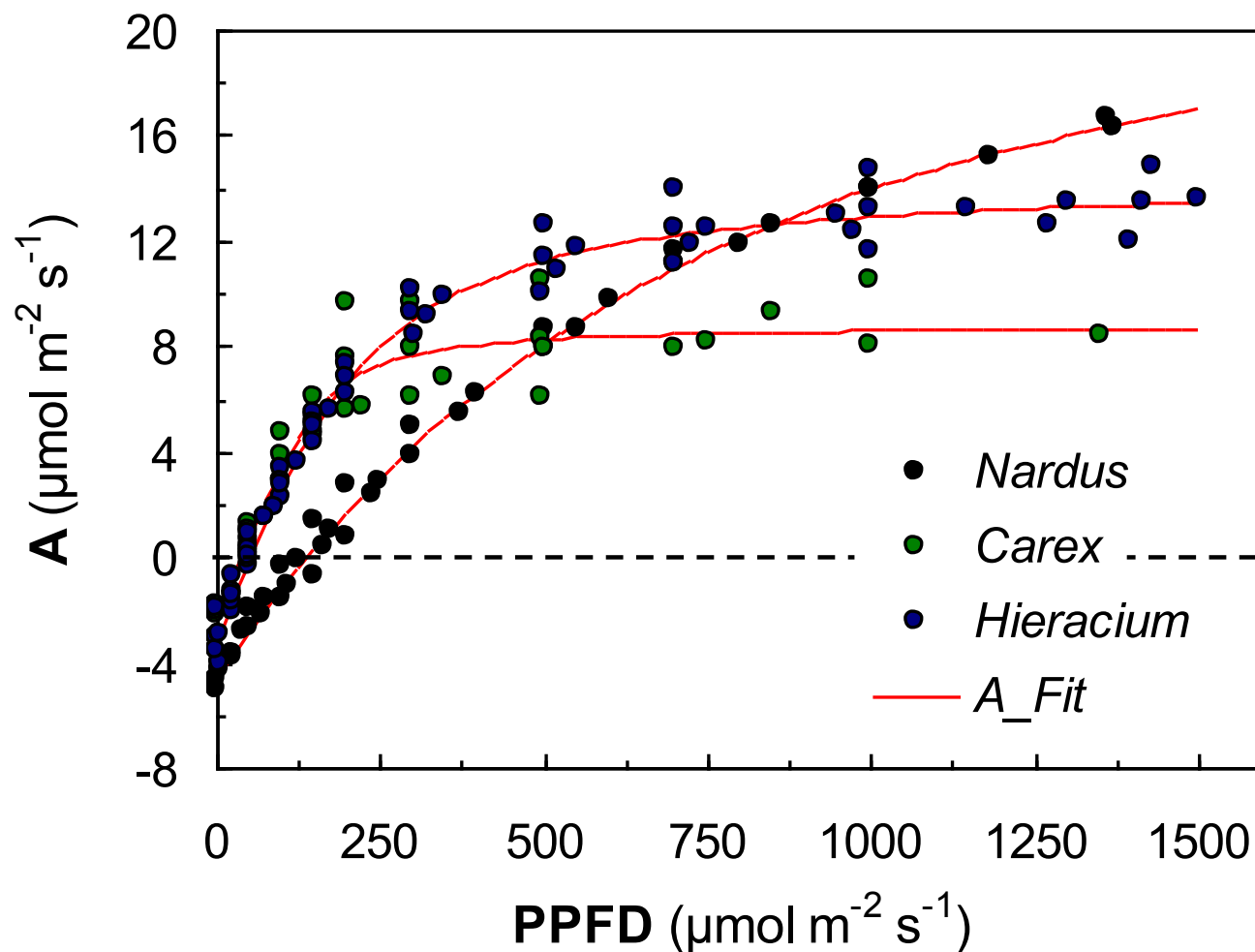
Θ – zakřivení (0 – 1)
bezrozměrné

A_{max} – světlem saturovaná
rychlost asimilace

$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

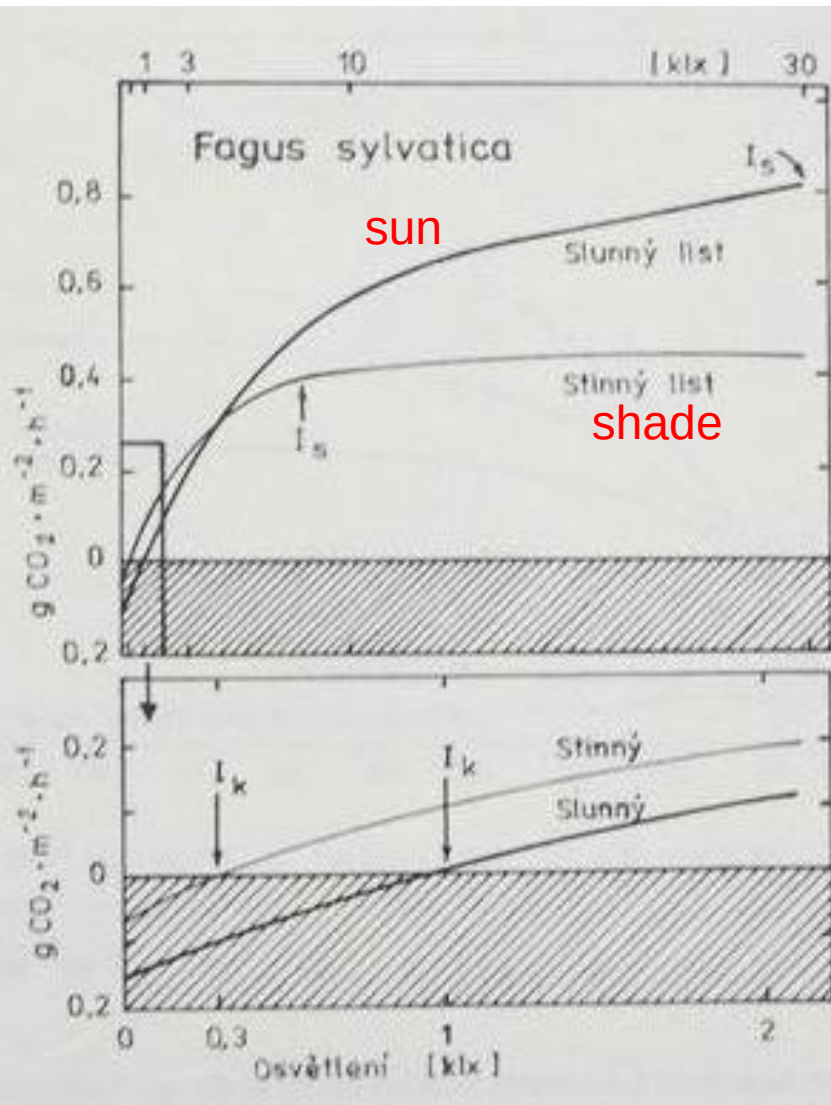
$$A = \frac{AQE \cdot I + A_{\text{max}} - \sqrt{(AQE \cdot I + A_{\text{max}})^2 - 4 \cdot AQE \cdot I \cdot \Theta \cdot A_{\text{max}}}}{2 \cdot \Theta} - R_D$$

Příklady A-PPFD křivek



Herbaceous species (ISBE)

Rozdíly mezi slunným a stinným listem



Listy/rostliny aklimované na stín:

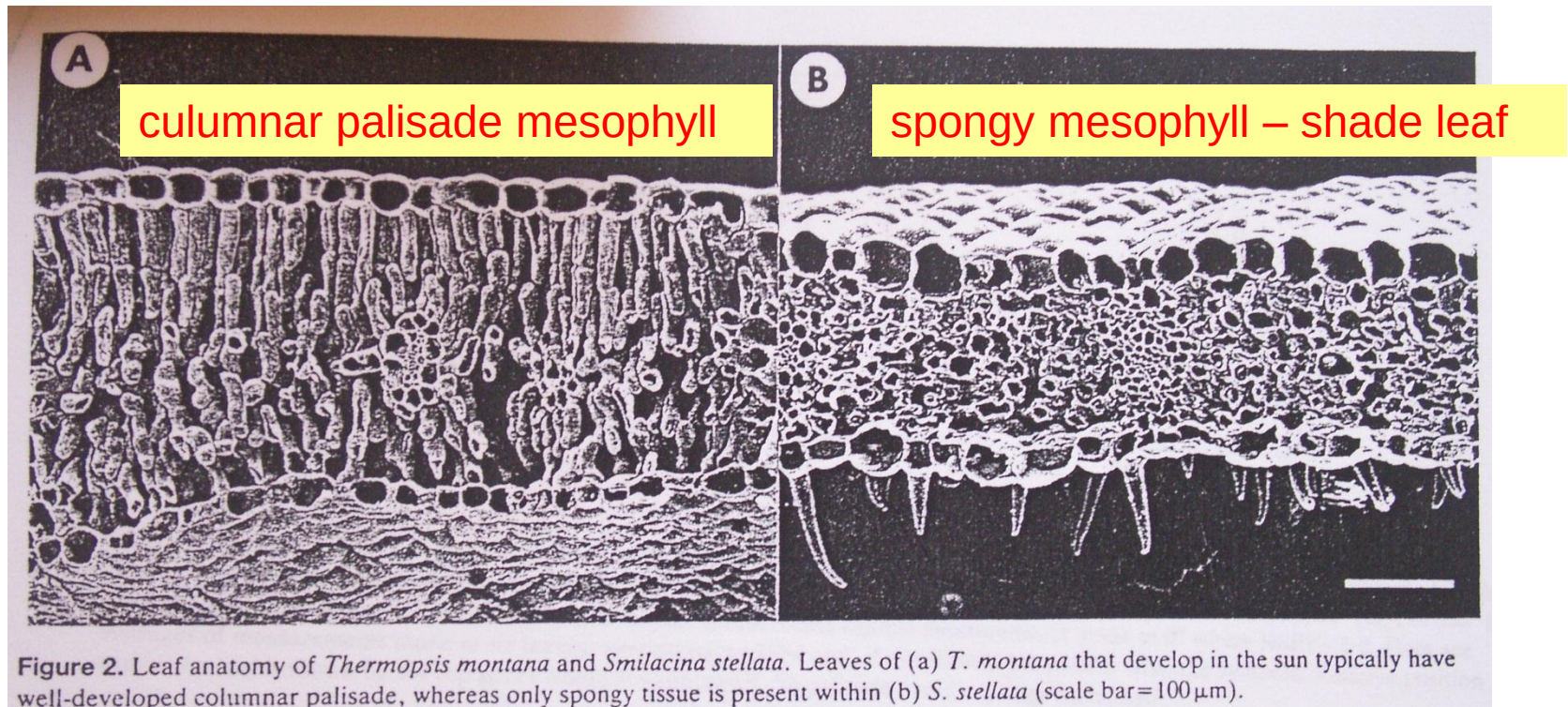
- nižší R_D
- nižší Γ_l
- vyšší AQE
- nižší A_{max}

Stinné listy jsou:

- tenčí s větší listovou plochou (vyšší specifická listová plocha – SLA; $cm^2\ g^{-1}$)
- nižší počet stomat na jednotku listové plochy
- vyšší obsah chlorofylů a karotenoidů na jednotku sušiny ($mg\ g_{DW}^{-1}$)
- náhodně orientovaná granna
- nižší obsah dusíku
- ...

Anatomie listů

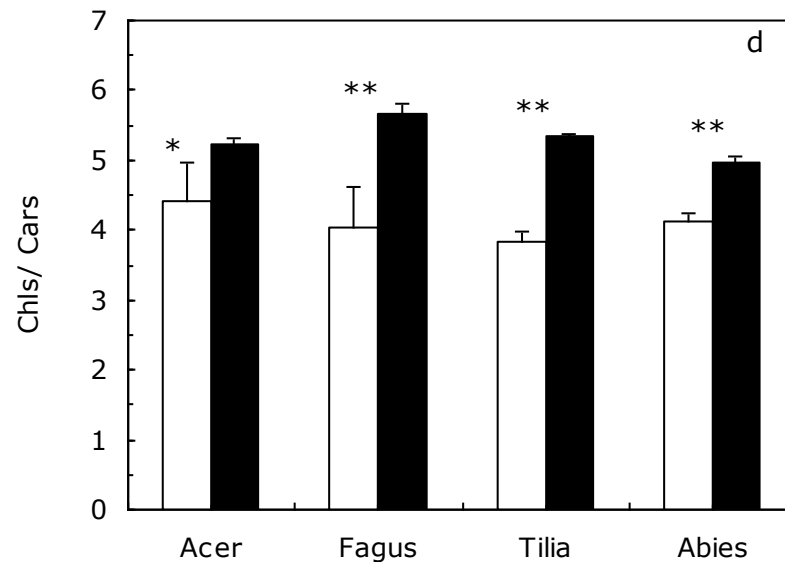
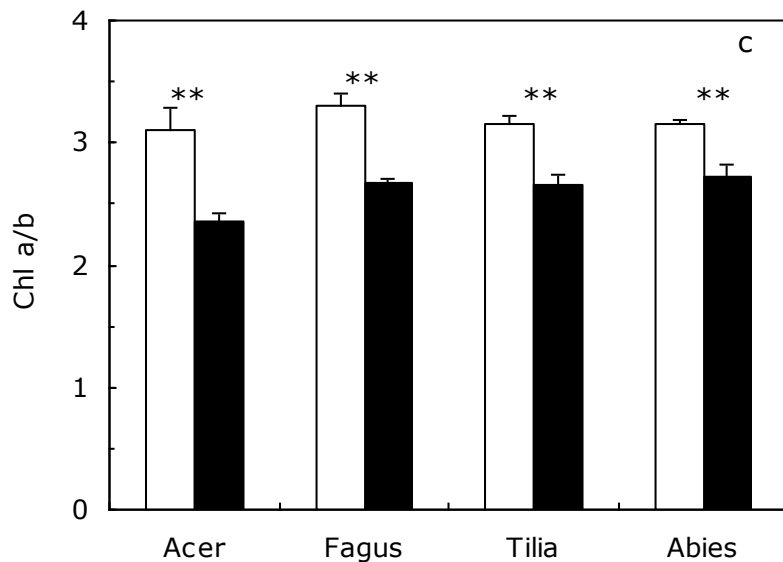
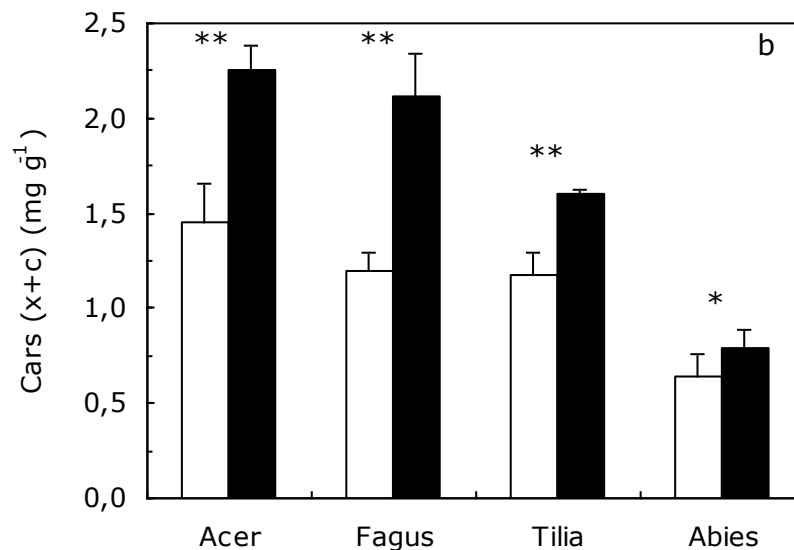
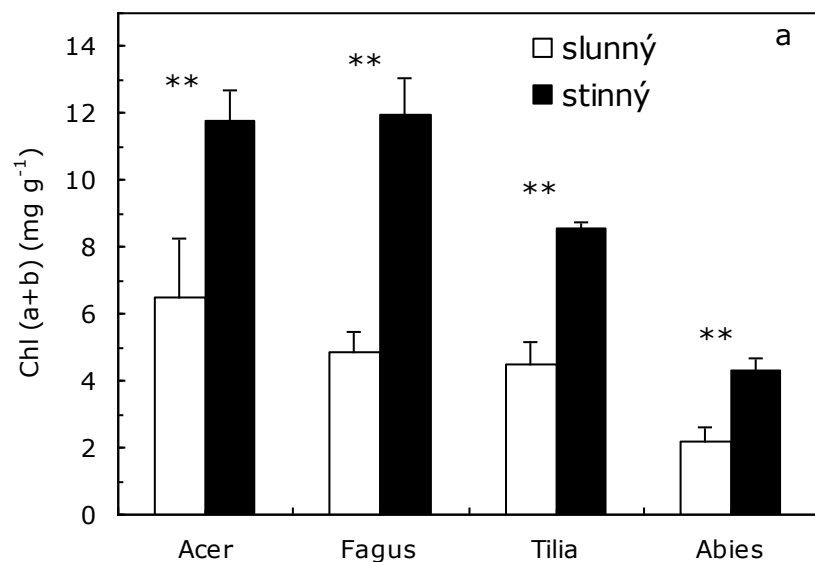
- Vogelmann T.C.
 - optické vlastnosti listů
 - palisádový parenchym usnadňuje pronikání přímého záření před zářením difúzním



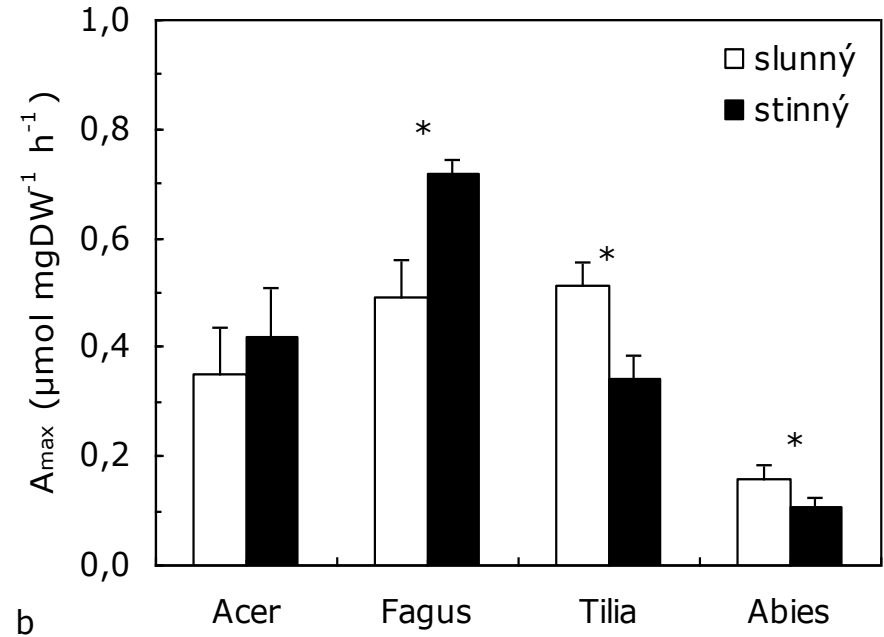
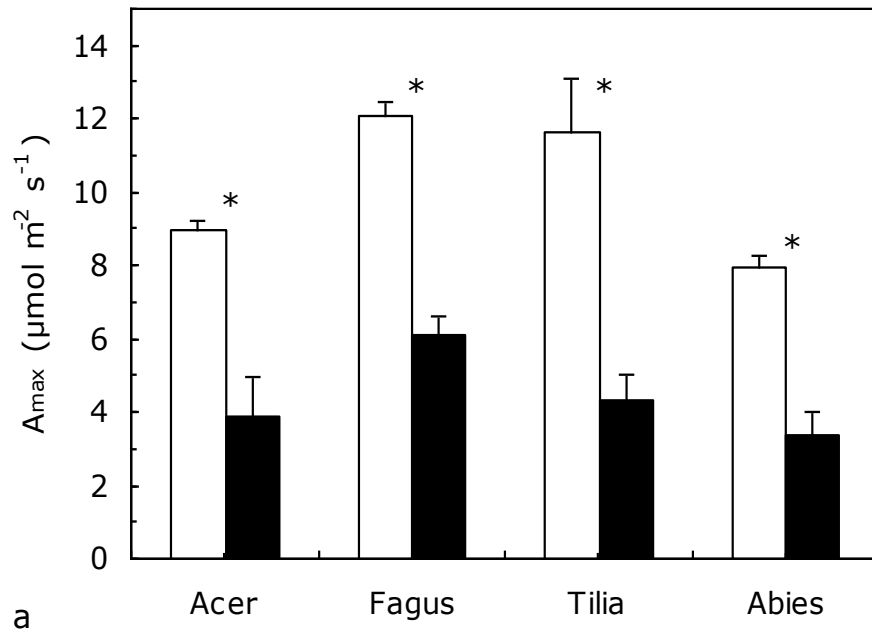
Slunné x stinné listy

- stinné listy získané asimiláty investují do syntézy a udržení bílkovinných struktur spojených s primární fází fotosyntézy
 - účinného zachytu kvanta záření
 - velké chloroplasty
 - větší plochou tylakoidních membrán
 - vyšší počet náhodně orientovaných gran
 - tj., efektivnější absorpce všesměrového difúzního záření
- slunné listy investice do sekundární fáze
 - vyšší obsah dusíku – vyšší obsah Rubisco
 - vyšších maximální rychlosti asimilace CO₂
 - vyšších rychlosti transpirace (účinné ochlazování).

Rozdíly mezi slunným a stinným listem



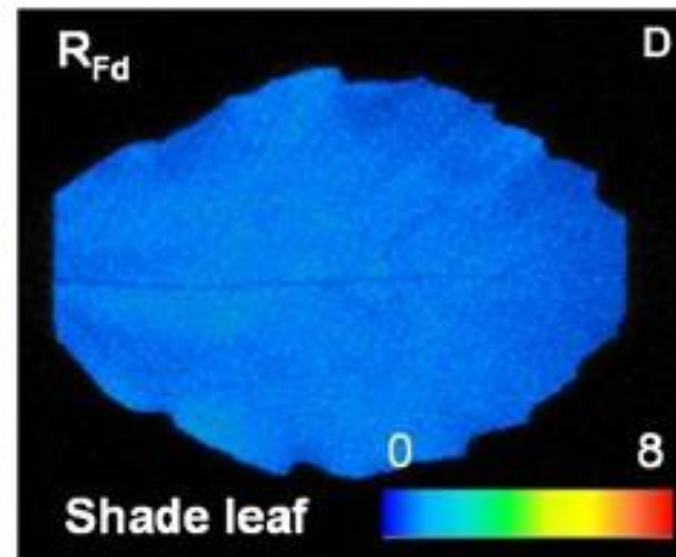
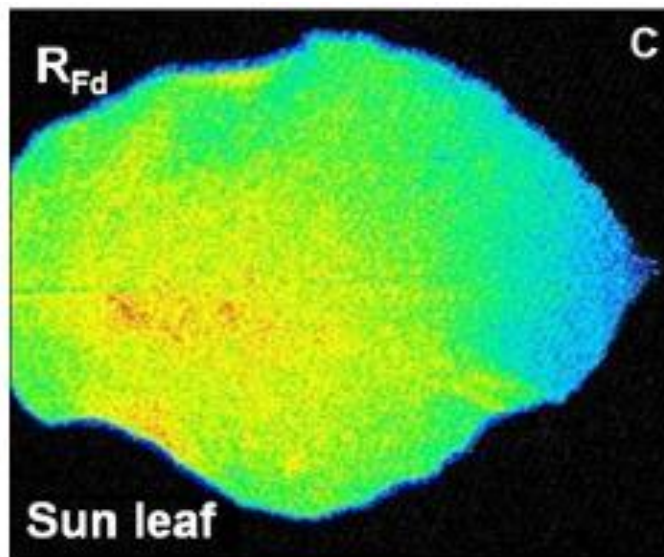
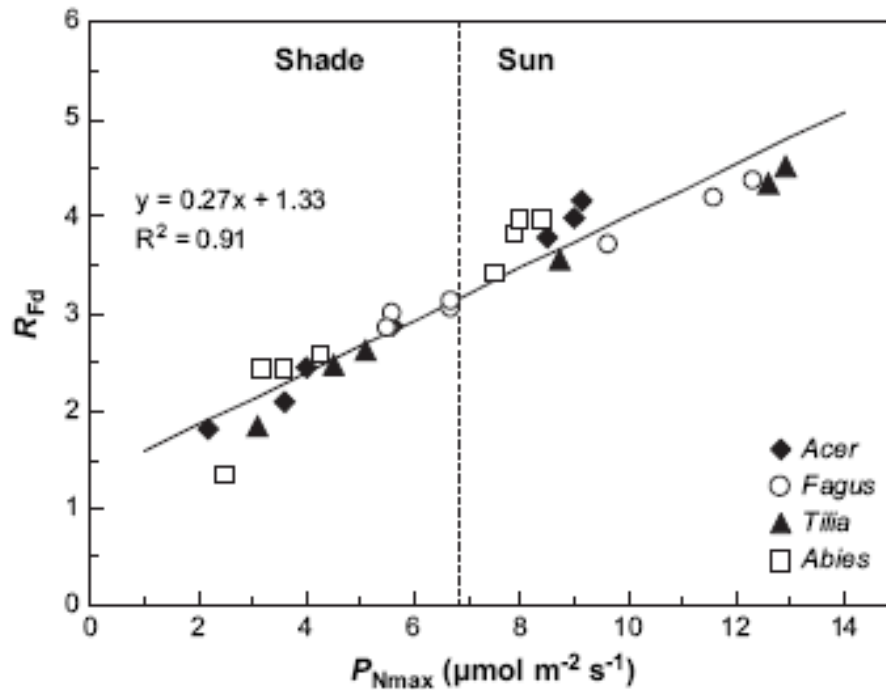
Rozdíly mezi slunným a stinným listem



Kubiske ME, Pregitzer KS *Funct. Ecol.* 11 (1997) 24-32:

- stinné listy stín-málosnášejících druhů reagují primárně změnou SLA,
- stín-snášející druhy reagují na zastínění zejména formou biochemické aklimace fotosyntetického aparátu.

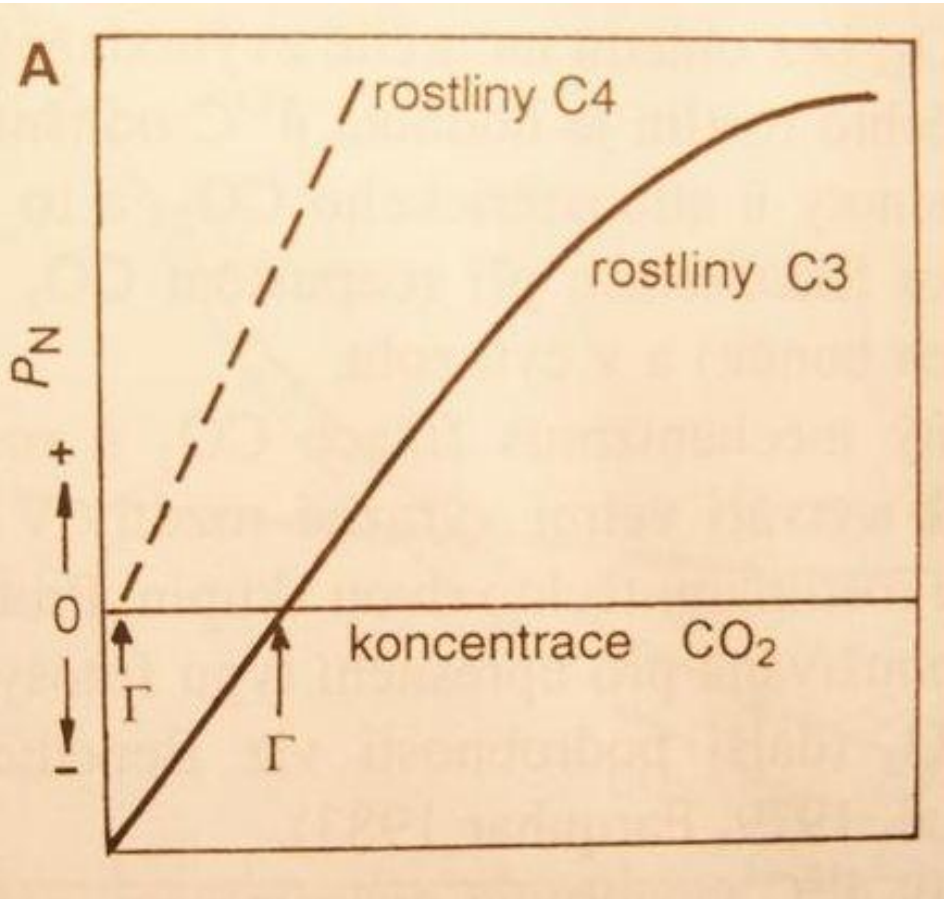
Slunný x stinný - distribuce asimilace



Fotosyntetické výkony dřevin

- **asimilační kapacita**
- listnaté (opadavé); $2\text{--}25 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
 - *Populus* $20\text{--}30 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
 - *Alnus glutinosa*, *Acer mono*, *Fagus sylvatica* $3\text{--}4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
- jehličnaté (stálezelené); $2\text{--}10 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
 - *Pinus sylvestris*, *P. radiata* $16\text{--}17 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
 - *Picea* spp. $2\text{--}3 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
- stromy výhradně C3 typ fotosyntézy, ALE!
- *Euphorbia forbesii* (Hawai)
- *Chenopodiaceae*
- *Polygonaceae* (polokeře ruských stepí) – C4
- *Clusia rosea* – CAM (v případě nepříznivých podmínek)

Př.: C3 vs. C4 rostliny



- saturace světlem
 - CAM ($1/10$) < C3 ($1/3$) < C4
- fotorespirace
 - C3 ($1/3$ z celkové fotosyntézy) > CAM > C4 (0)
- $A_{N\max}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
 - C4 (35-40) > C3 (15-30) > CAM (1-5)
- teplotní optimum
 - C3: 15-25°C
 - C4: 25-40°C
 - CAM: kol. 40°C
- produkce sušiny ($\text{t ha}^{-1} \text{y}^{-1}$)
 - C3: 22 ± 3.3
 - C4: 38.6 ± 16.9
 - C4: velká variabilita dat



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Děkuji za pozornost!

sprtova.m@czechglobe.cz

Tato akce se koná v rámci projektu:

Vybudování vědeckého týmu environmentální metabolomiky a ekofyziologie a jeho zapojení do mezinárodních sítí (ENVIMET; r.č. **CZ.1.07/2.3.00/20.0246**) realizovaného v rámci Operačního programu Vzdělávání pro konkurenceschopnost.