

INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Ekofyziologie rostlin

–

Vliv environmentálních podnětů na fotosyntézu

Otmar Urban, 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.

Radiační režim

intenzita sluneční radiace

kvalita sluneční radiace

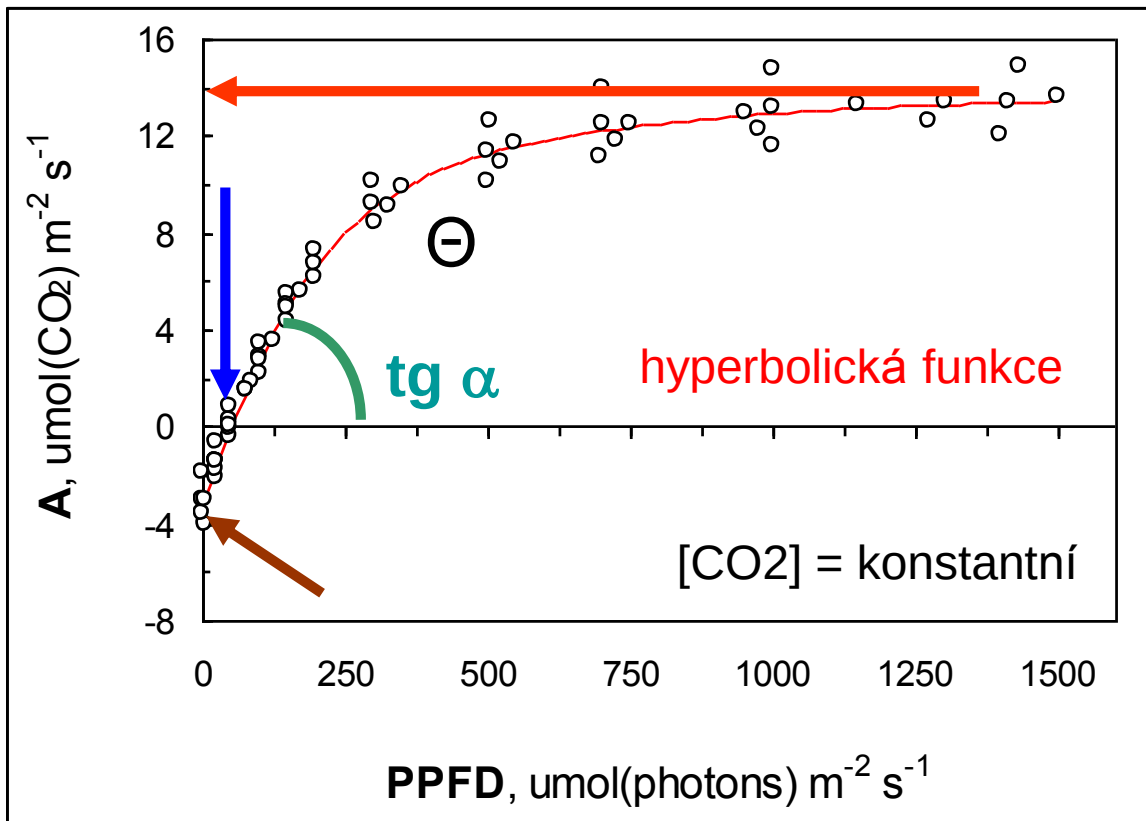
Světelná křivka asimilace (LRC)

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

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

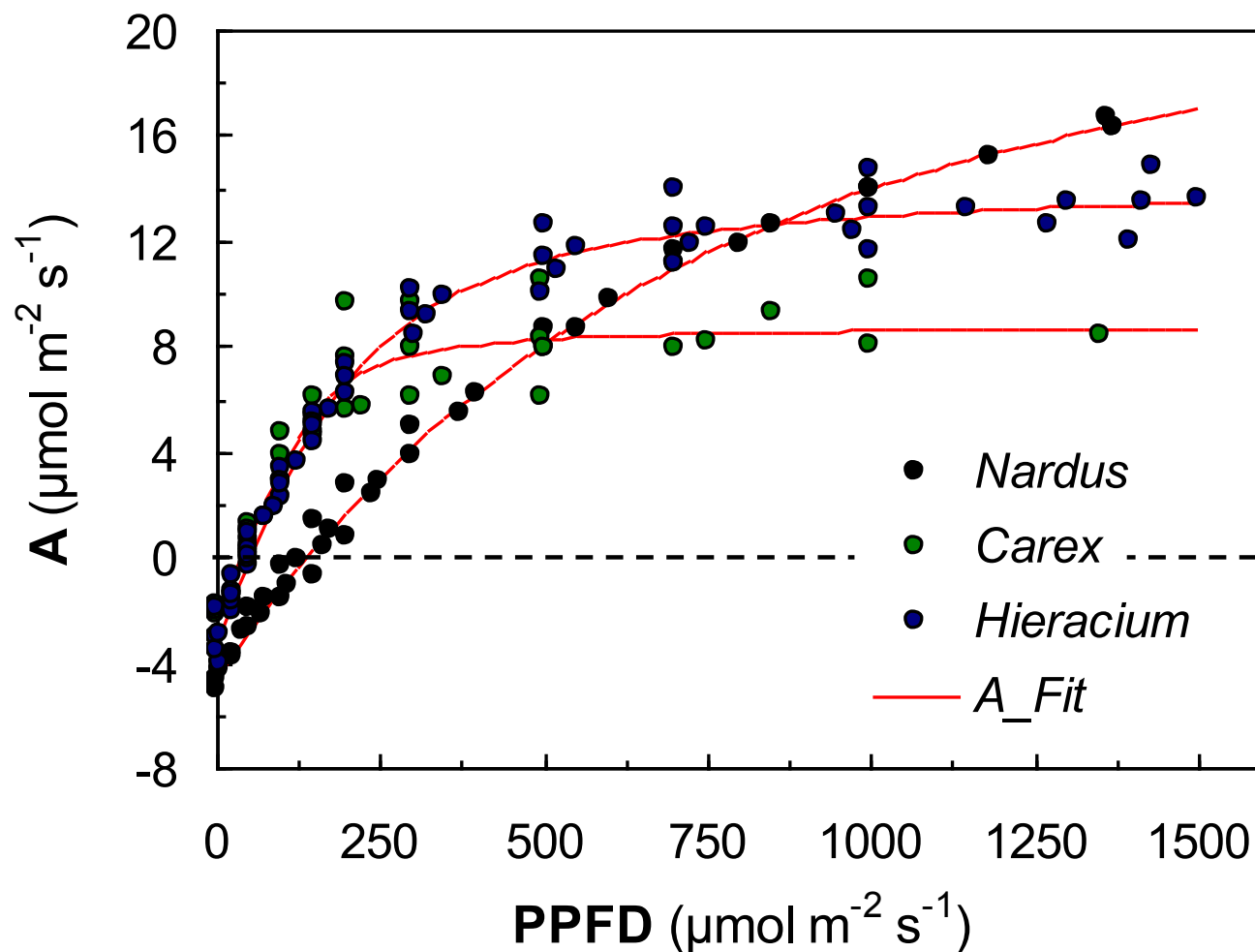
Θ – zakřivení (0 – 1)
bezrozměrné

A_{max} – světlem saturovaná
rychlost asimilace

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

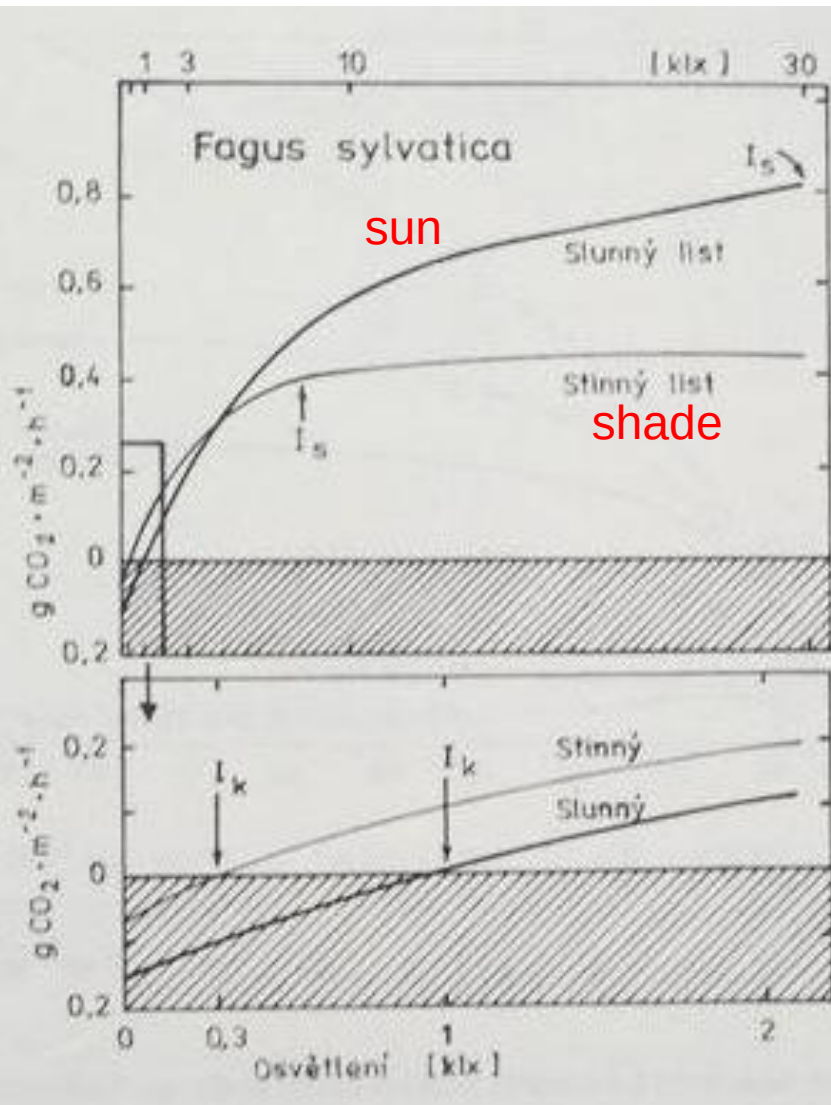
$$A = \frac{AQE \cdot I + A_{\text{max}} - \sqrt{(AQE \cdot I + A_{\text{max}})^2 - 4 \cdot AQE \cdot I \cdot \Theta \cdot A_{\text{max}}}}{2 \cdot \Theta} - R_D$$

Příklady A-PPFD křivek



Herbaceous species (ISBE)

Rozdíly mezi slunným a stinným listem



Listy/rostliny aklimované na stín:

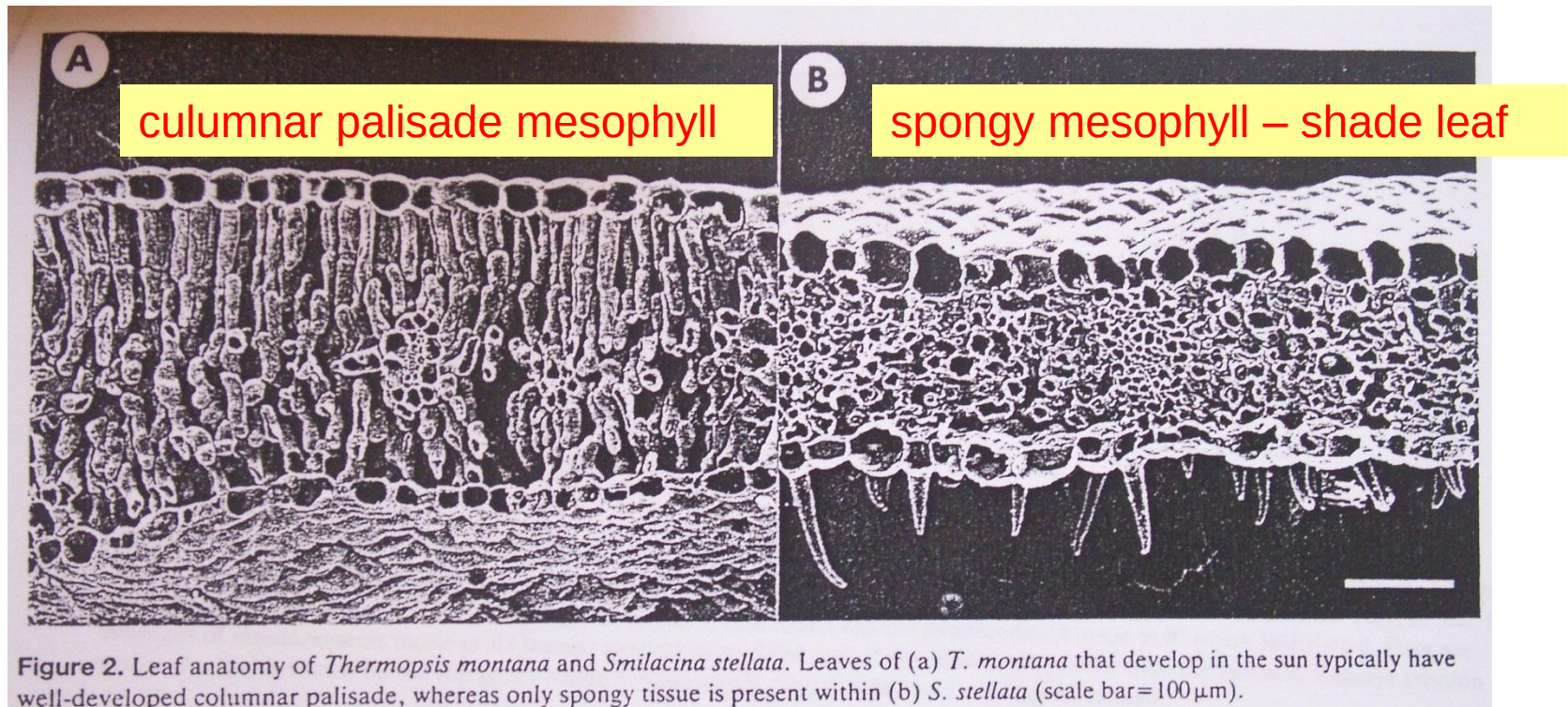
- nižší R_D
- nižší Γ_l
- vyšší AQE
- nižší A_{max}

Stinné listy jsou:

- tenčí s větší listovou plochou (vyšší specifická listová plocha – SLA; cm² 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

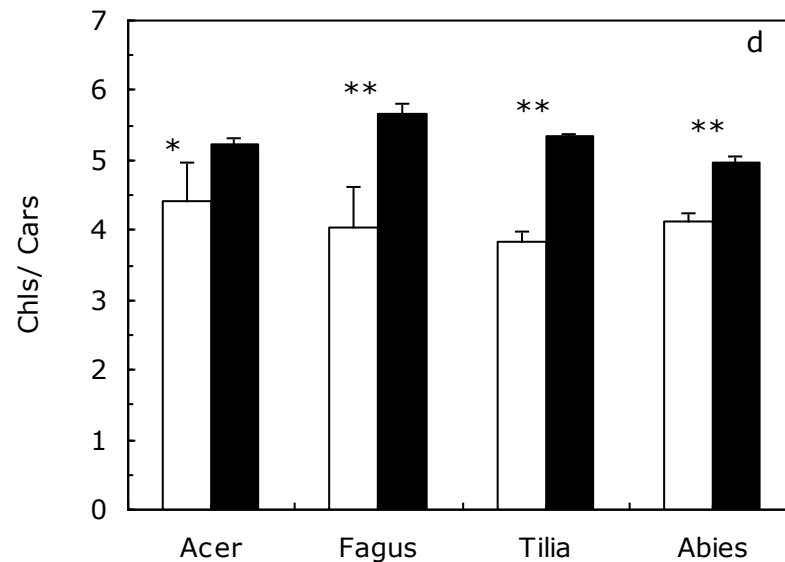
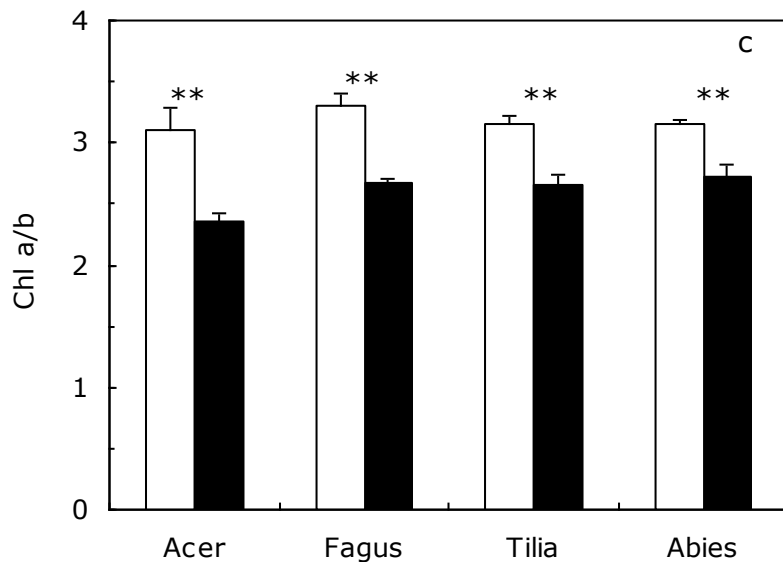
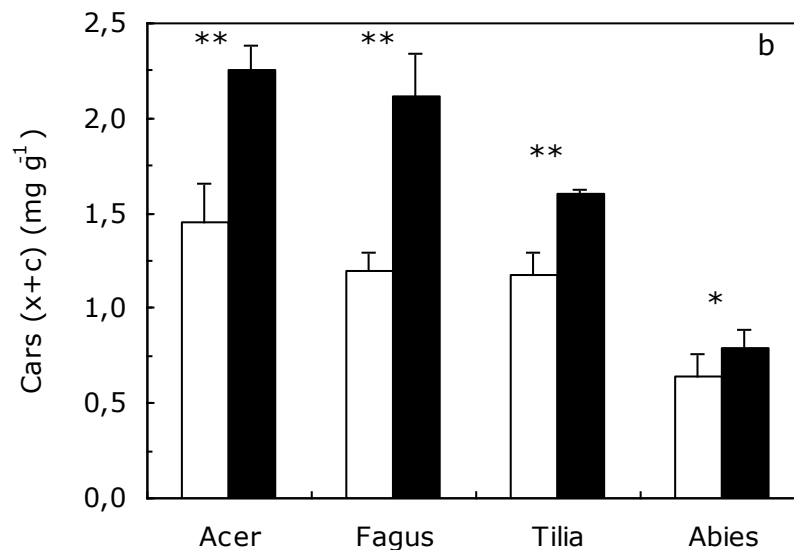
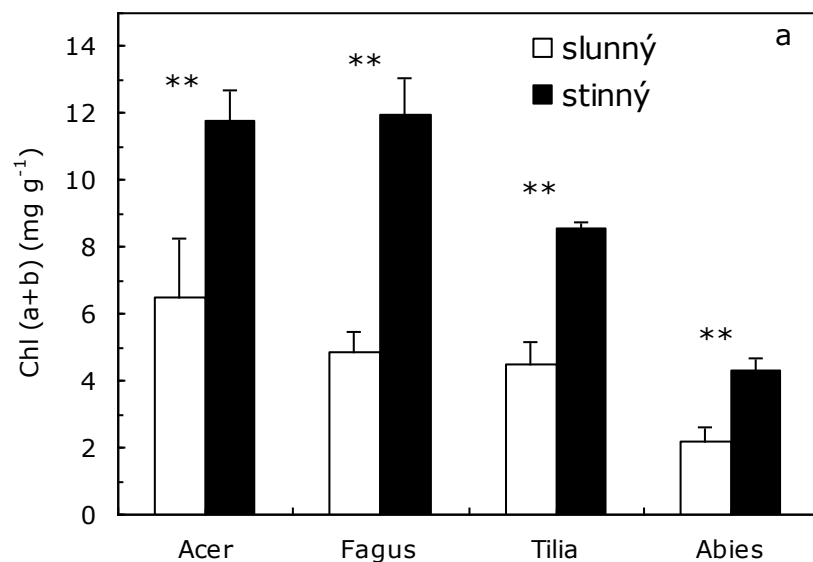
- Vogelmann T.C.
 - optické vlastnosti listů
 - palisádový parenchym usnadňuje pronikání přímého záření před zářením difúzním



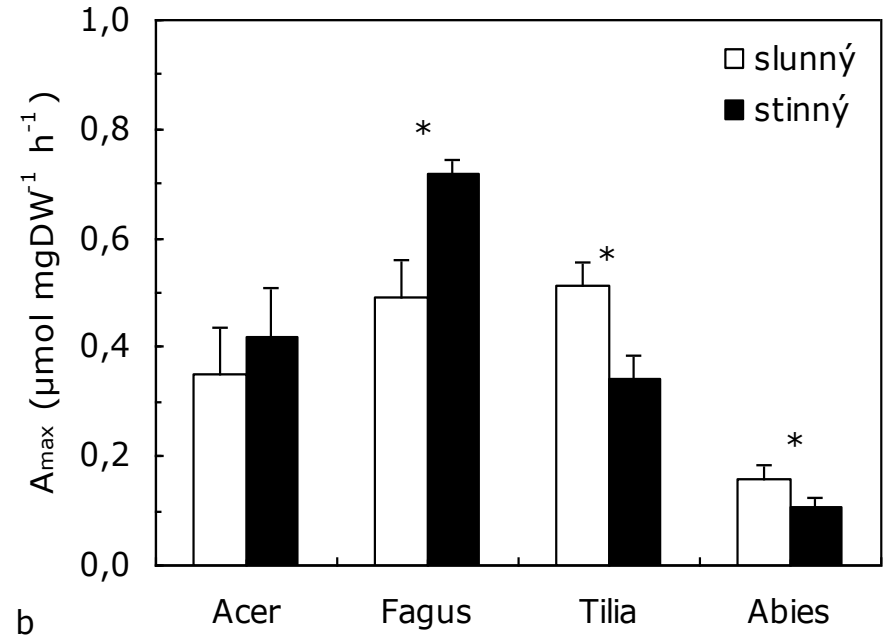
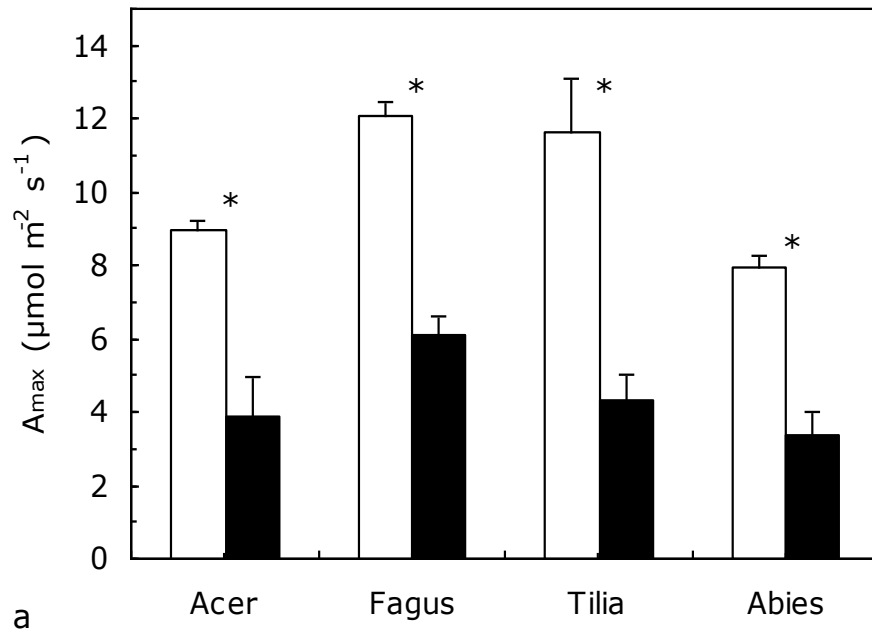
Slunné x stinné listy

- 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



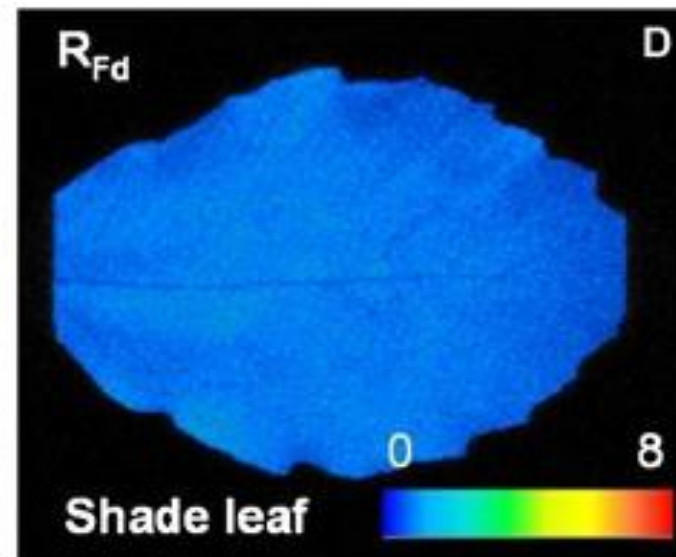
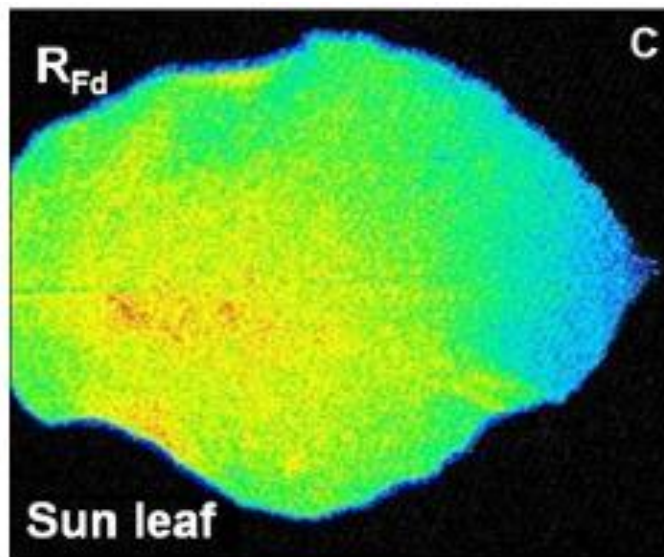
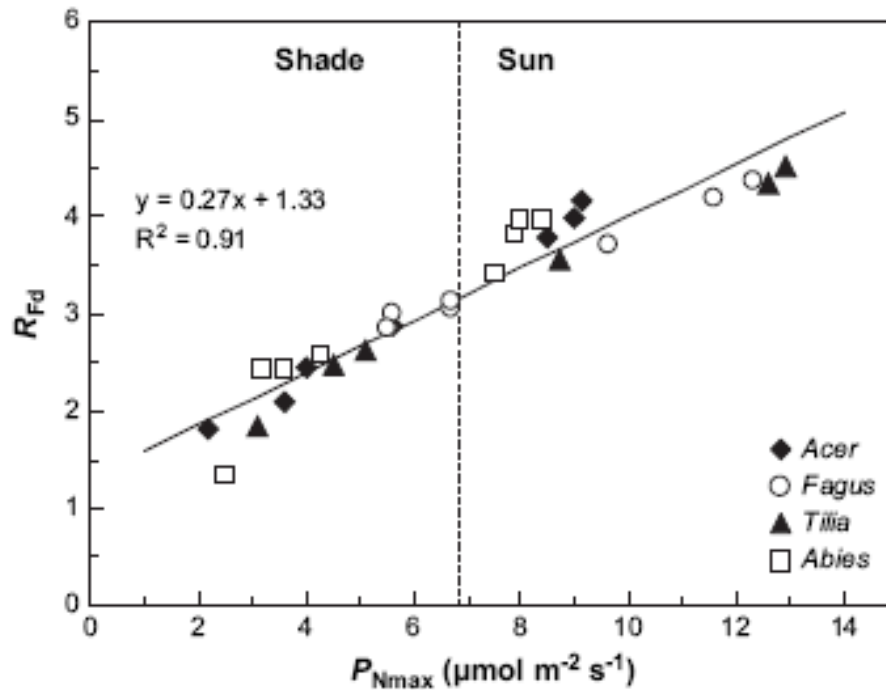
Rozdíly mezi slunným a stinným listem



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.

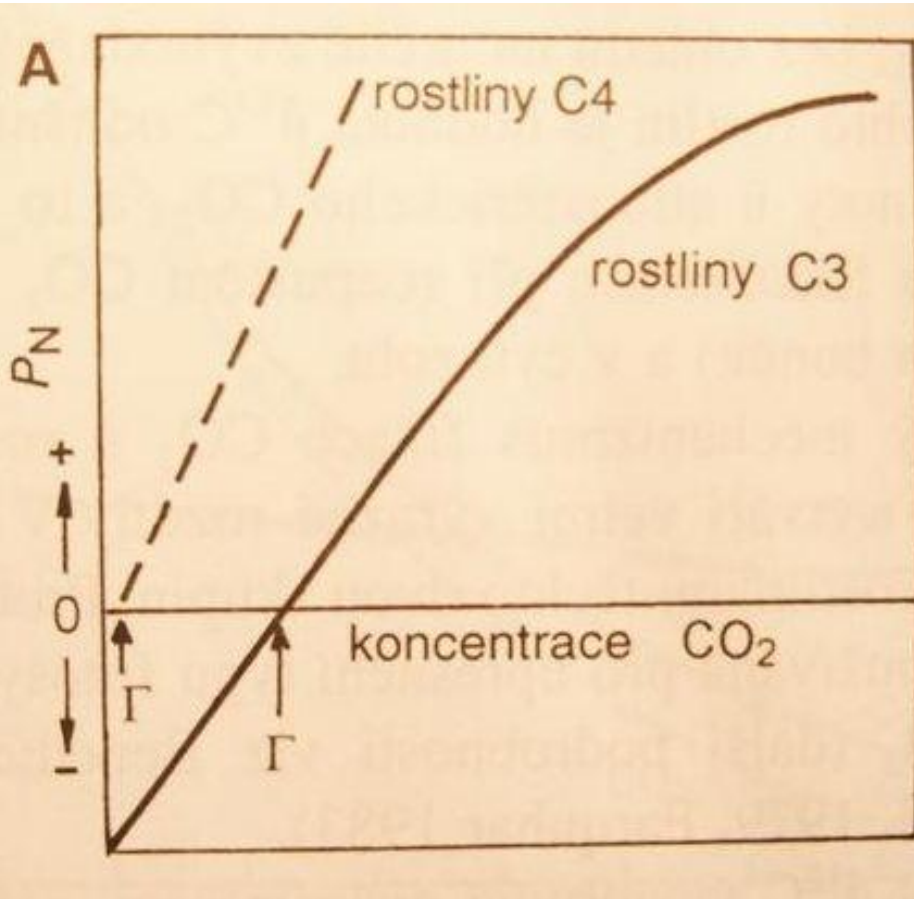
Slunný x stinný - distribuce asimilace



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

**Vliv environmentálních podnětů na
fotosyntézu**

-

kvalita dopadající radiace

Srovnání slunných x stinných dnů

Urban et al.: Global Change Biology 13: 157-168, 2007

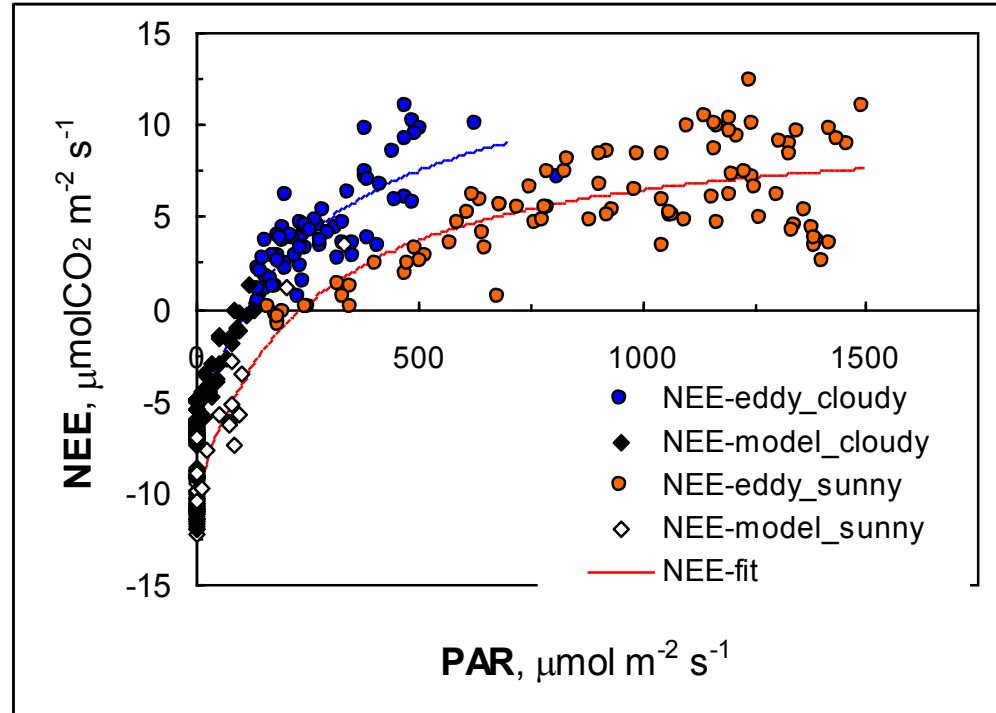
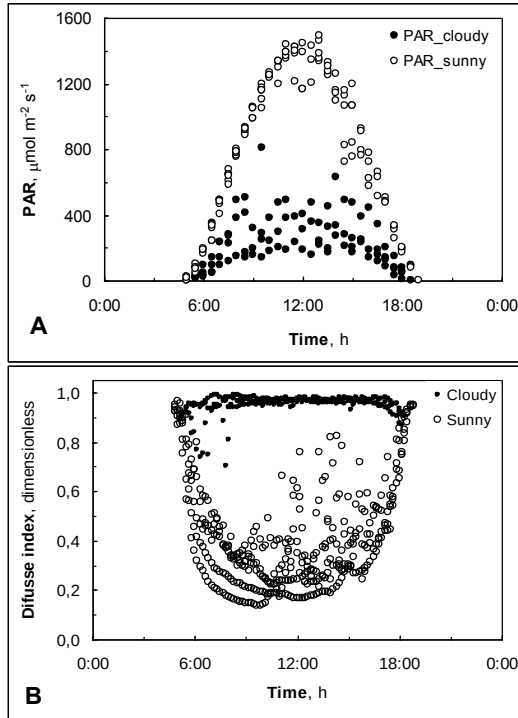


Fig.1A,B: Typical daily courses of photosynthetically active radiation intensity (PAR; A) and diffuse index (diffuse/global radiation; B).

Fig.2: Typical relationships between NEE and PAR over the day with prevailing direct (●) and diffuse (●) solar radiation.

- stinné dny - převládající difúzní záření (diffuse index > 0.8),
- NEE byla relativně vyšší v porovnání se slunnými dny,
 - NEE byla vyšší až o 150% při ozáření 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,
 - AQE vyšší o 20%,
 - Γ_i nižší o 50% $\Rightarrow$ lepší využití nízkých intenzit slunečního záření.

I. nižší celkové respirace ekosystému – nižší teplota

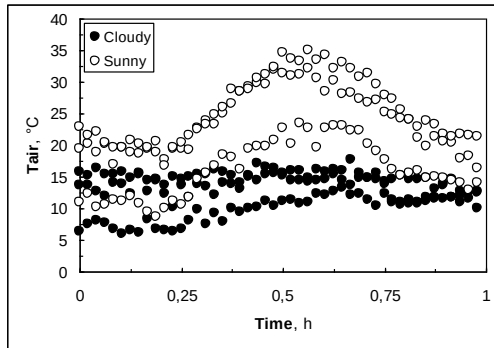


Fig.3: Typical daily courses of air temperature (T_{air}).

- respirace jednotlivých částí ekosystémů vykazují pozitivní korelaci s teplotou
- **exponenciální závislost**
- **hlavní zdroj CO_2 – půda – se v krátkodobém měřítku nemění – závislost na půdní vlhkosti**

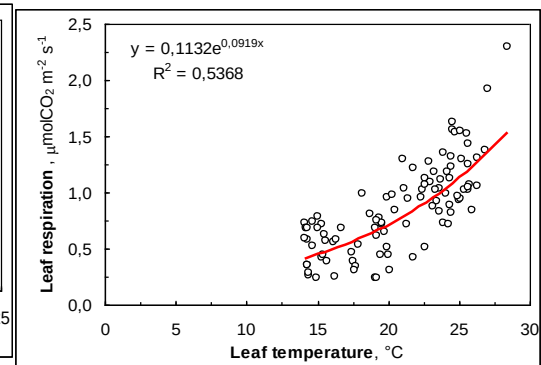
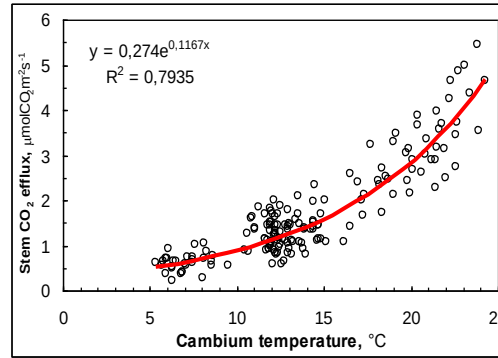
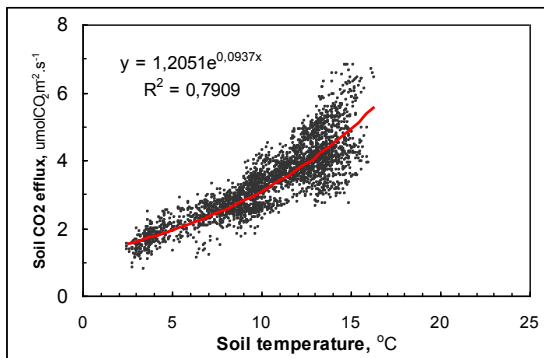


Fig.4A,B,C: The exponential relationships between the rate of CO_2 efflux from soil (A), stems (B) and leaves (C) and actual temperature. An automatic closed gas exchange system SAMTOC has been used for the measurements of soil and stem CO_2 effluxes. Mentioned equations were used for the modelling of night-time fluxes in Fig.2.

II. nižší vodní sytostní deficit

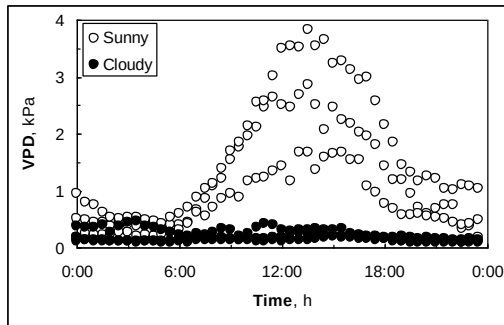


Fig.5: Typical daily courses of vapour pressure deficit (VPD) over the days with prevailing direct

- vysoká hodnota VPD vede k uzavírání průduchové štěrbin a snížení stomatální vodivosti pro difusi CO_2
- vysoké intenzity PAR (>1000) tak vedou k **redukci intercelulárního CO_2**
- **pokles rychlosti asimilace CO_2** na úrovni letorostu

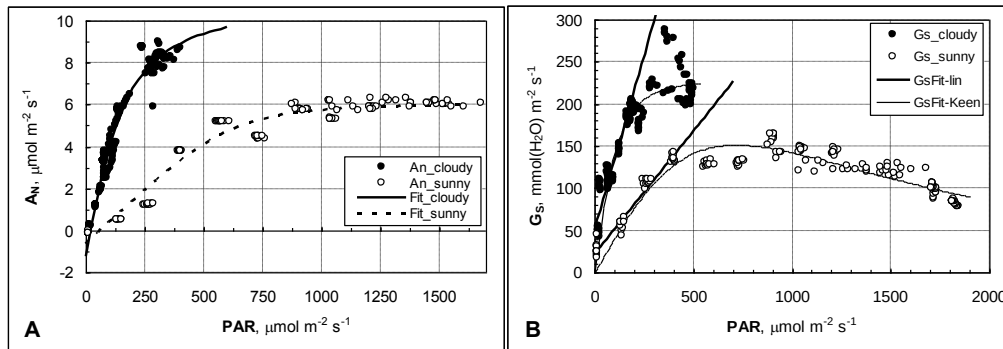
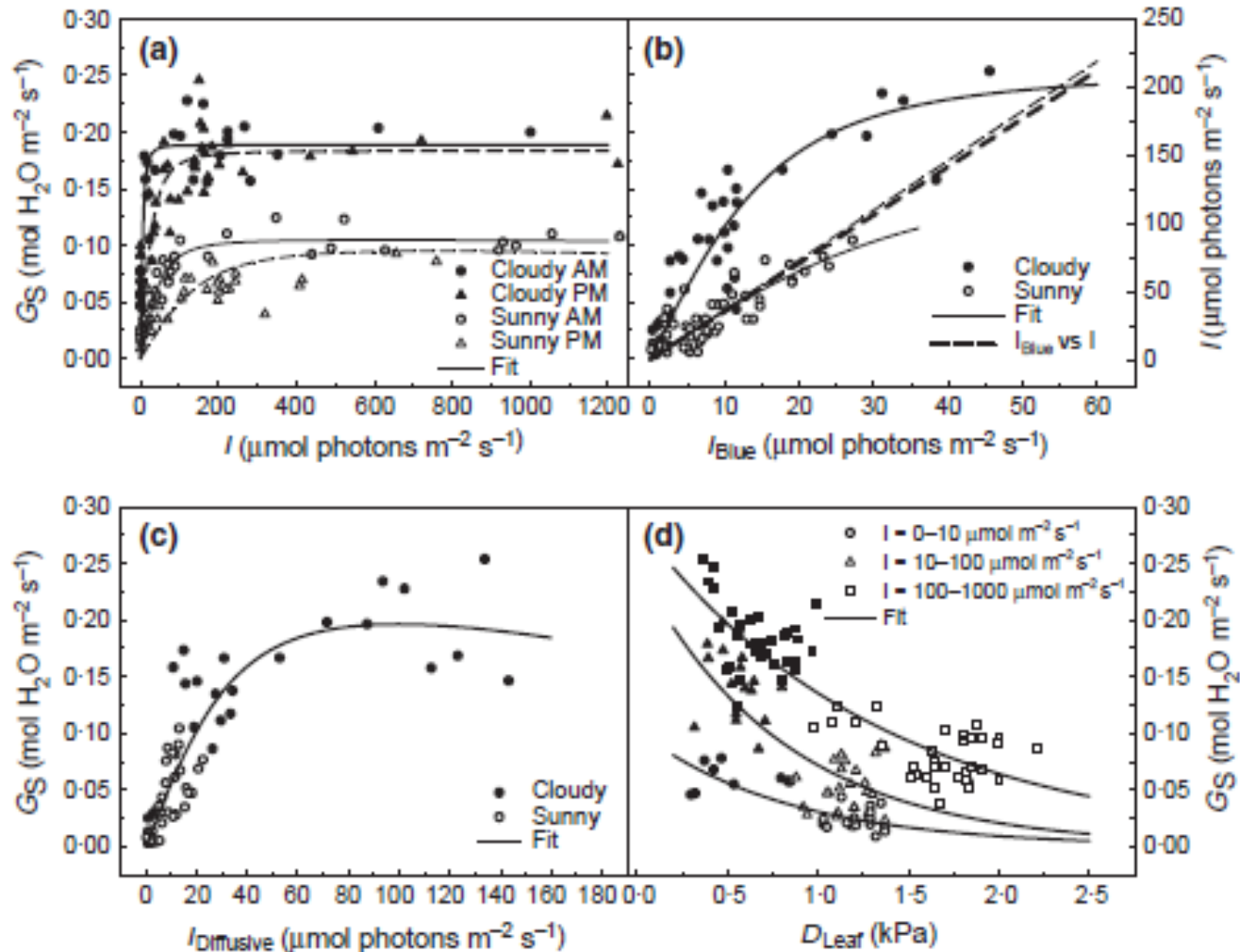


Fig.6A,B: The relationship between CO_2 assimilation (A_N) and photosynthetically active radiation (PAR) on the level of individual shoots (panel **A**) and the relationship between stomatal conductivity (G_s) and intensity of incident PAR (panel **B**). Symbols $\circ$ represents days with prevailing direct radiation, $\bullet$ diffuse radiation. Data obtained by the open IRGA system CIRAS-1 (PP Systems, U.K.).

Analysis of stomatal conductance



- O. Urban et al.: *Functional Ecology* **26**: 46-55, 2012.

III. spektrální posun slunečního záření

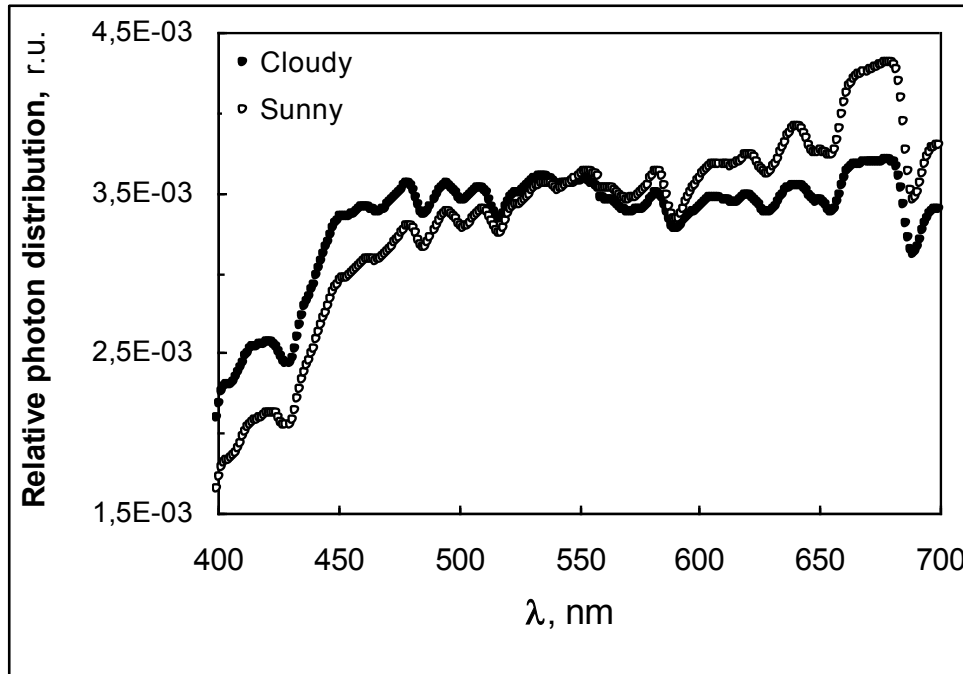
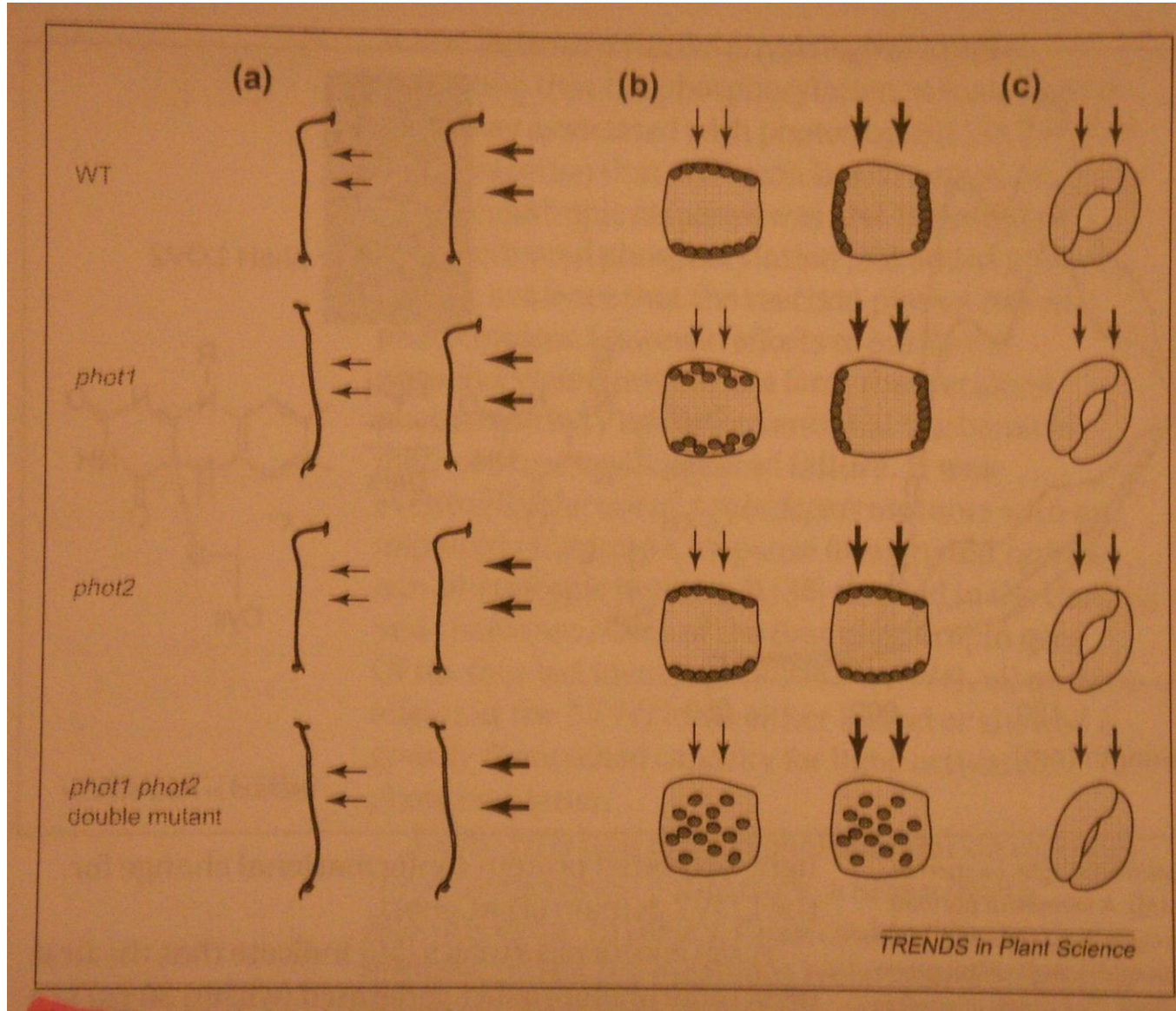


Fig.7: Relative photon distribution over the days with prevailing direct ($\circ$) and diffuse ($\bullet$) radiation estimated by spectroradiometer LI-1800 (LICOR, U.S.A.).

- nárůst vlnových délek v modré oblasti spektra $\lambda \approx 450-500$ nm
- absorpční maxima chlorofylů (Chls) a karotenoidů (Cars)
- napomáhá (usnadňuje) otevírání průduchové štěrbin $\Rightarrow$ nárůst intercelulární koncentrace $[\text{CO}_2]$

Role fototropinů v rostlinách

Briggs and Christie: *Trends in Plant Science* 7: 204- 210, 2002



fototropismus

otevírání stomat

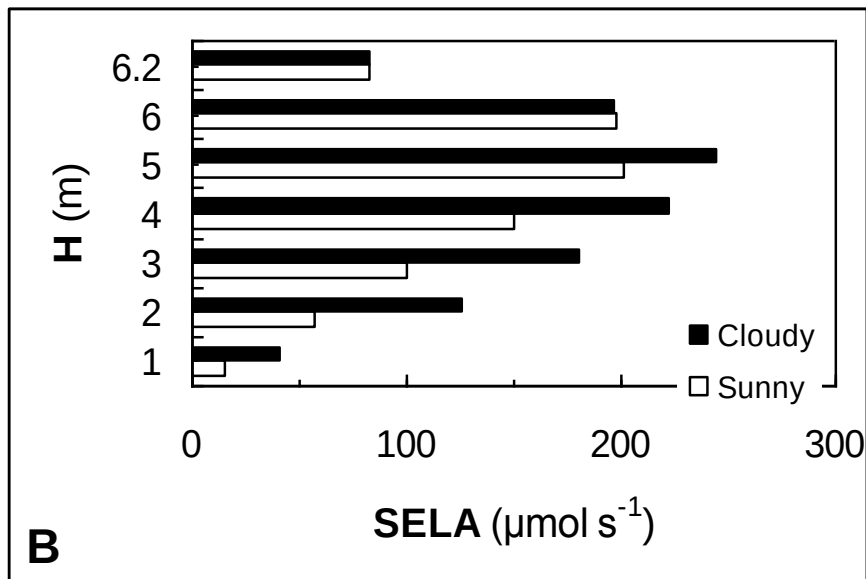
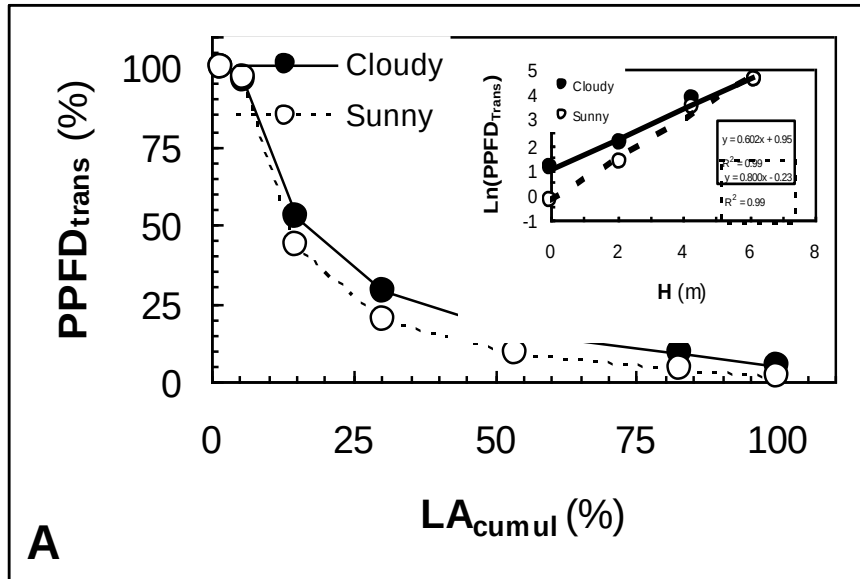
migrace chloroplastů

low x high PPFD

(nepřímá aktivace
Rubisco ??)

B-light receptors

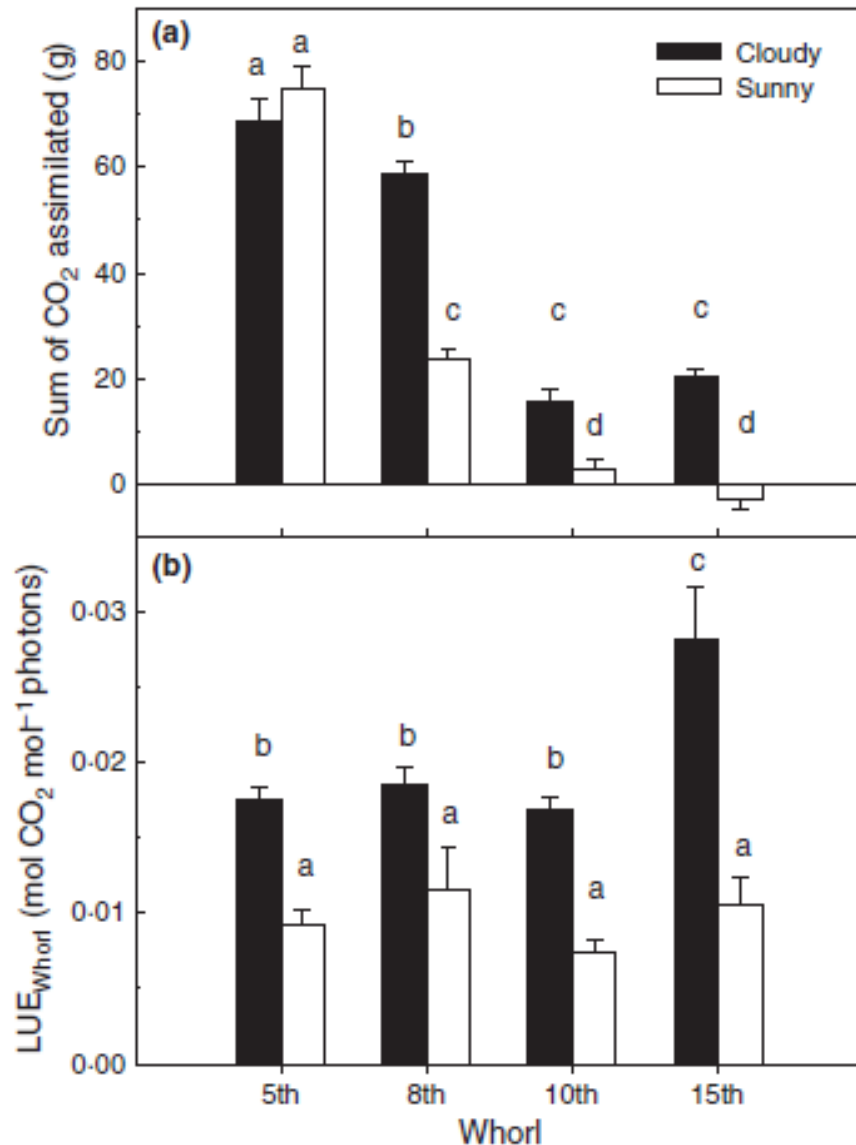
IV. účinnější pronikání difúzního záření do korunové vrstvy



- difúzní záření proniká lépe do spodních pater korunové vrstvy
- nižší ($\approx 25\%$) extinkční koeficienty (ca 0.6×0.8)
- větší část listové plochy je fotosynteticky aktivní (Γ_l : $30 - 40 \mu mol m^{-2} s^{-1}$)
- $\approx 70\%$ LA je potenciálním zdrojem CO_2 (stinné dny $\approx 45\%$)

Fig. 9A,B: Relationship between cumulative leaf area (LA_{cumul}) and transmitted photosynthetic photon flux density ($PPFD_{trans}$) estimated during sunny (empty circles) and cloudy (full circles) days (A). Slopes of linear relationship between logarithmic $PPFD_{trans}$ and canopy height (H) represent the extinction coefficients (small graph). Calculation was done on the basis of $PPFD$ transmittance measurements and foliage distribution (Pokorný *et al.*, 2004) within the canopy. Distribution of solar equivalent leaf area (SELA) within vertical canopy profile (B). SELA was calculated for incident $PPFD$ $400 \mu mol m^{-2} s^{-1}$. Empty columns, sunny days; Filled columns, cloudy days.

Total fixed CO_2



- total fixed CO_2 over 24-h periods
- day-time Light Use Efficiency (LUE)
 - based on A-I curves and detailed measurements of I within canopy
- total sum of assimilated CO_2
 - 154–170 g during cloudy days,
 - 89–108 g during sunny days
- shoots located in the lowest part of the canopy attained markedly positive carbon balance under diffuse radiation

**Vliv environmentálních podnětů na
fotosyntézu**

-

zvýšená koncentrace CO_2

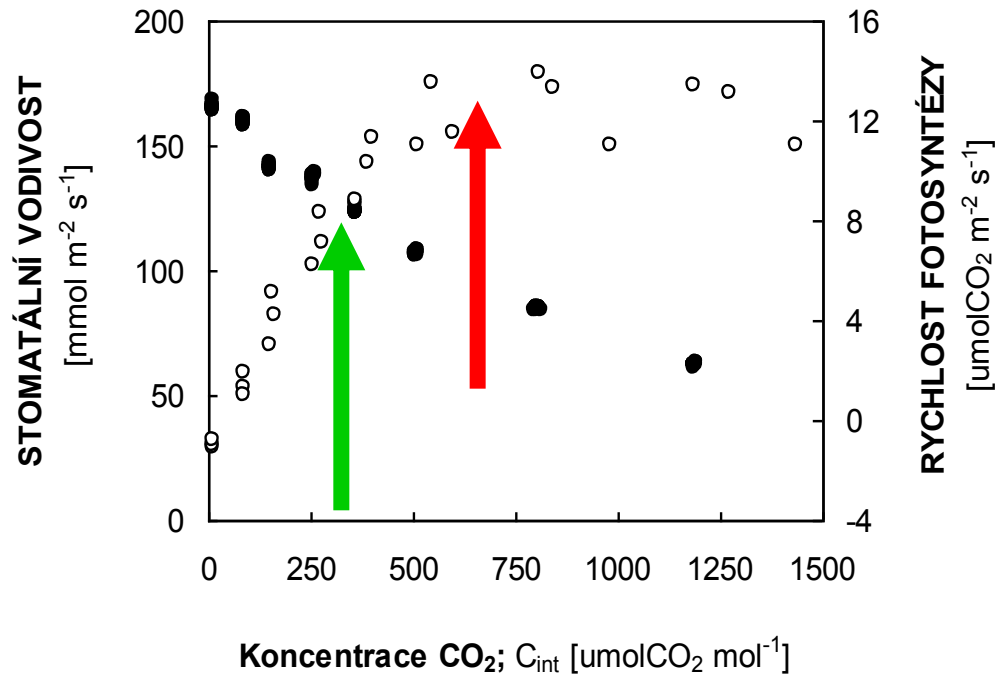
Primární vlivy CO_2

- vstupní substrát fotosyntézy

karbamylace



karboxylace



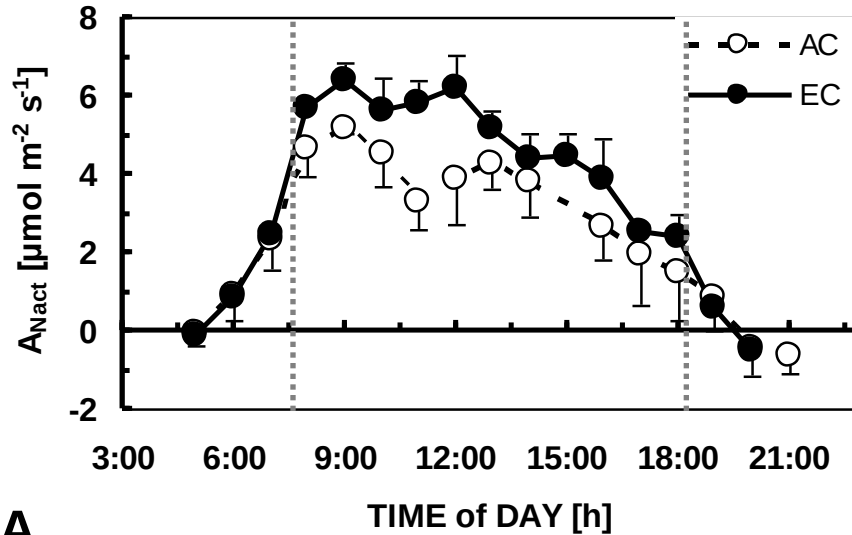
- fotorespirace

- regulace průduchové vodivosti

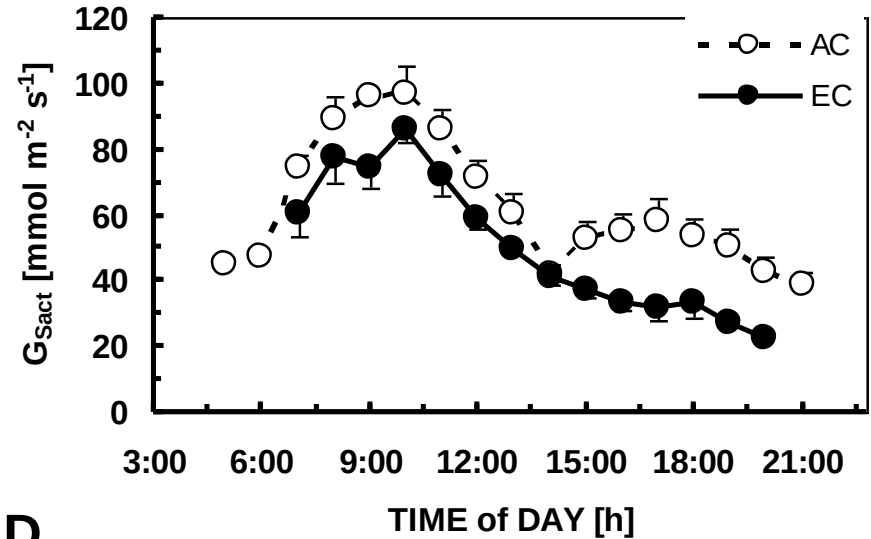
Historická studie Woodward *Nature* 1987:

- ↓ stomatal density (40%; počet na plochu)
- ↓ stomatal index (poměr stomatálních/ epidermálních buněk)

Vliv CO_2 na rychlost asimilace



A



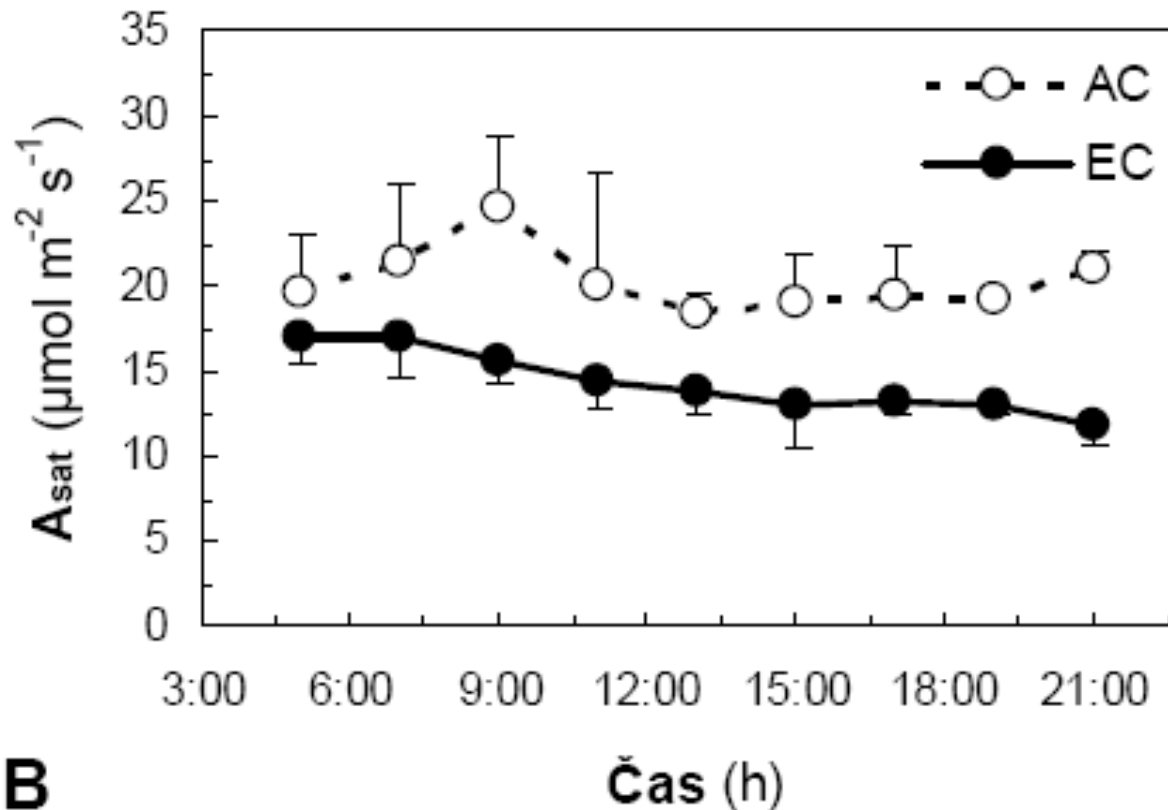
D

- nárůst 20-300 %
- $\text{PAR} > 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
- limitace primární fázi
- limitace sekundární fázi
- **AKLIMAČNÍ DEPRESE**

- pokles 20-60 %
- uzavírání průduchové štěrby
- (snížení hustoty průduchů)
- listnáče výraznější odezva

Aklimační deprese fotosyntézy

- pokles Asat – asimilační kapacity
- nižší stimulace Amax



Příčiny aklimační deprese #1

I. Redistribuce/ snížení konc. anorganického fosfátu

- $\uparrow \text{CO}_2 \Rightarrow$ zvýšené akumulace fosforolyvaných meziproduktů Calvinova cyklu $\Rightarrow$ k redistribuce P_i mezi vnitřním prostorem chloroplastů a cytozolem
- $\Rightarrow$ limitující pro syntézu adenosin trifosfátu (ATP),
- $\downarrow$ množství P_i a ATP/ADP může vést ke zpětnovazebné limitaci aktivity enzymu RUBISCO-aktiváza

II. Snížení obsahu či aktivity enzymu RUBISCO

- $\downarrow$ množství Rubisco v důsledku potlačení genové exprese pro přepis genů RUBISCO
 - zpětnovazebné regulace nestrukturními sacharidy (glukóza a sacharóza)
- $\downarrow$ aktivity enzymu karbonikanhydráza (v důsledku potlačení genové exprese)

Příčiny aklimační deprese #2

III. Poškození tylakoidů v důsledku nadměrné akumulace škrobu

- transportu asimilátů z chloroplastu do cytozolu přes TPT je závislý na PO_4^{3-}
- => nedostatek P_i hromadění asimilátů ve stromatu => škrob
- => nadměrná akumulace škrobových zrn v chloroplastech
- zastínění světlosběrných komplexů a jejich reakční centra
- mechanickému poškození tylakoidních membrán

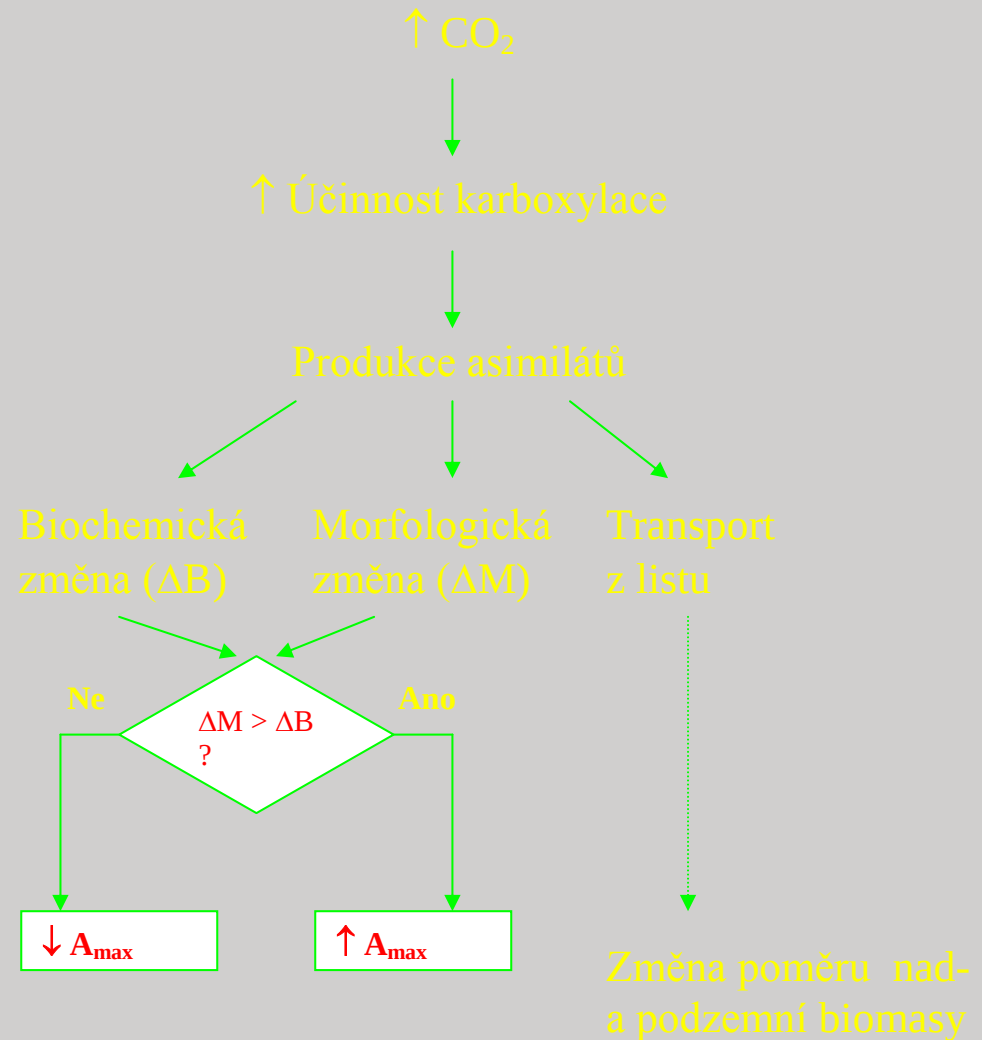
IV. Úroveň minerální výživy, efekt dusíku

- nedostatek dusíku prohlubuje aklimační depresi fotosyntézy
- stres způsobený nedostatečnou minerální výživou může úplně eliminovat pozitivní účinek zvýšené koncentrace CO_2
- $\uparrow \text{CO}_2$ vede k přerozdělení N v rámci listů či celé rostliny (re-optimalizace)
 - od Rubisca směrem k proteinům elektronového transportu (regenerace RuBP)
 - z listů do kořenového systému
- tzv. ***zřed'ovacímu efektu***
 - zachování stejnému množství N, které však připadá na vyšší množství biomasy

Příčiny aklimační deprese #3

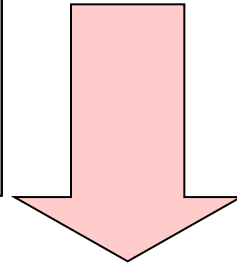
Změny poměru zdroj – sink CO_2

- pro udržení vysoké rychlosti fotosyntézy je nutná přítomnost aktivních C sinků
 - $\uparrow$ listové plochy, počet mezof. b.
 - tvorba sekundárních letorostů,
 - tvorba mezipřeslenových větví
- chybějící C sinky, např. aktivní bazální meristémy u starších jehlic
- $\Rightarrow$ urychlení a prohlubování AK
- model vývoje aklimace fotosyntézy
- Biochemickou změna ΔB
 - fixace CO_2 enzymem RUBISCO,
 - regenerace RuBP a triózaforátů,
- Morfologická změna ΔM
 - zabudování sacharidů do struktury,
 - viz. výše



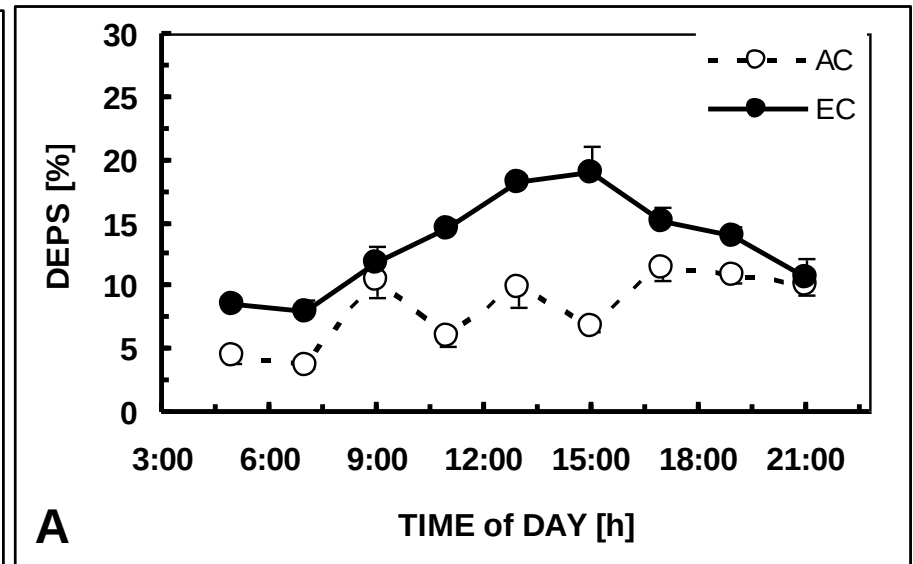
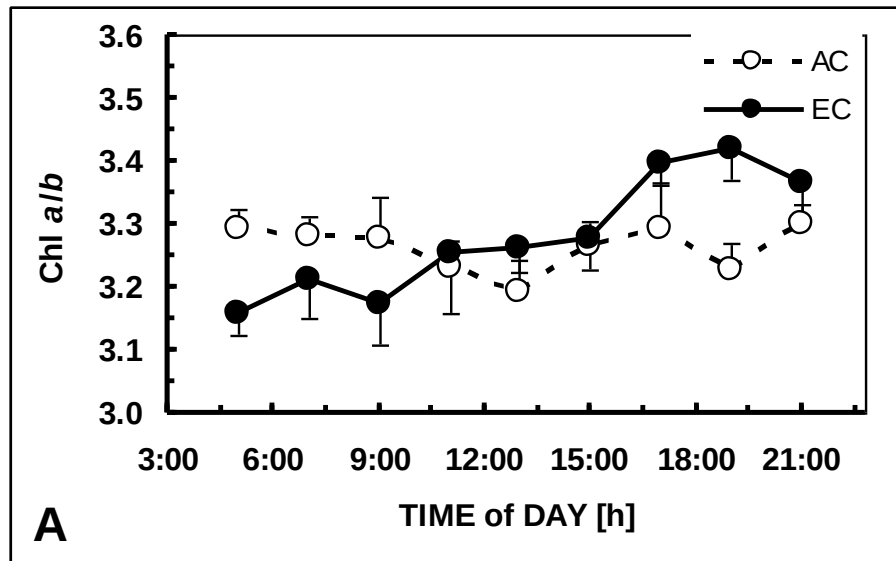
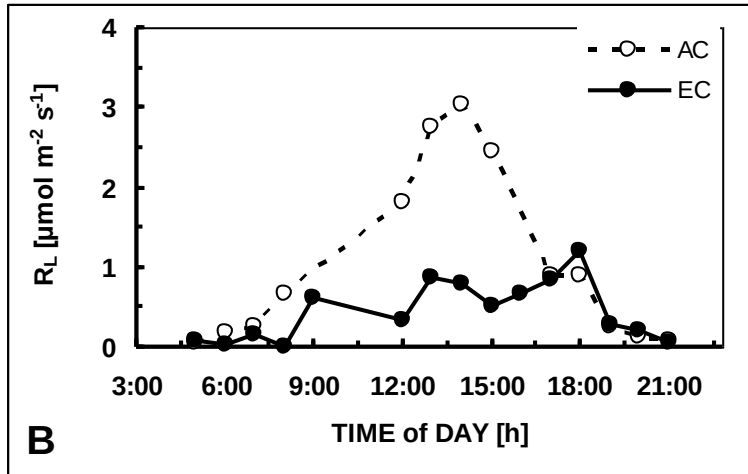
Vliv CO_2 na fotorespiraci

- význam fotorespirace
 - ochrana před nadměrnou ozářeností
 - metabolismus dusíku



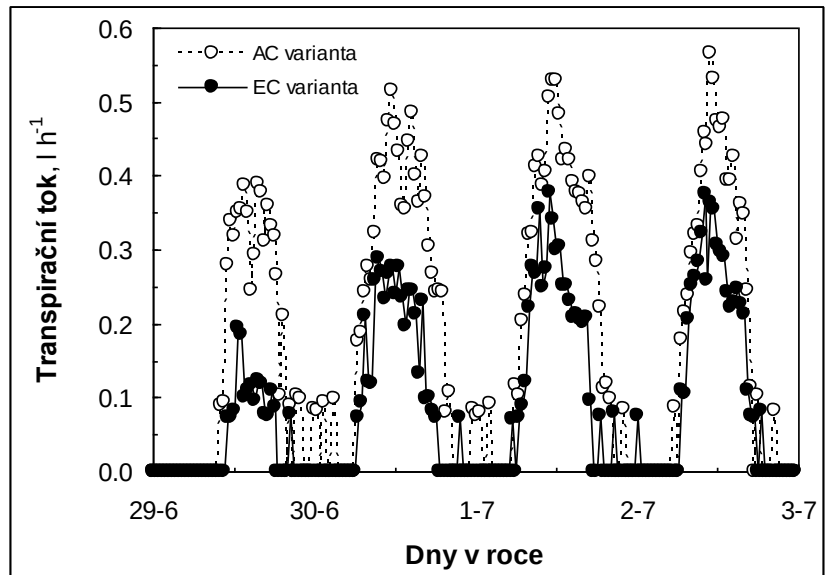
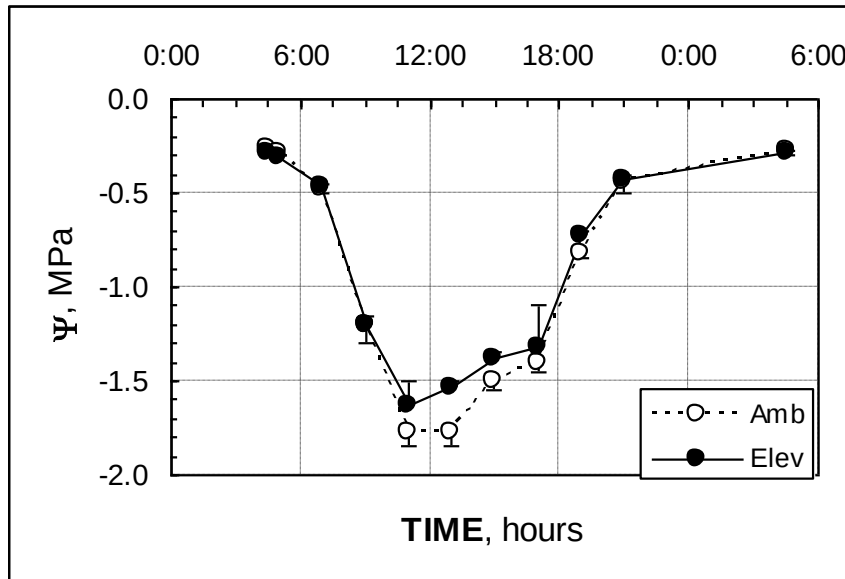
1. rozpad LHC

2. xantofylový cyklus



Sekundární vlivy CO_2 - vodní režim

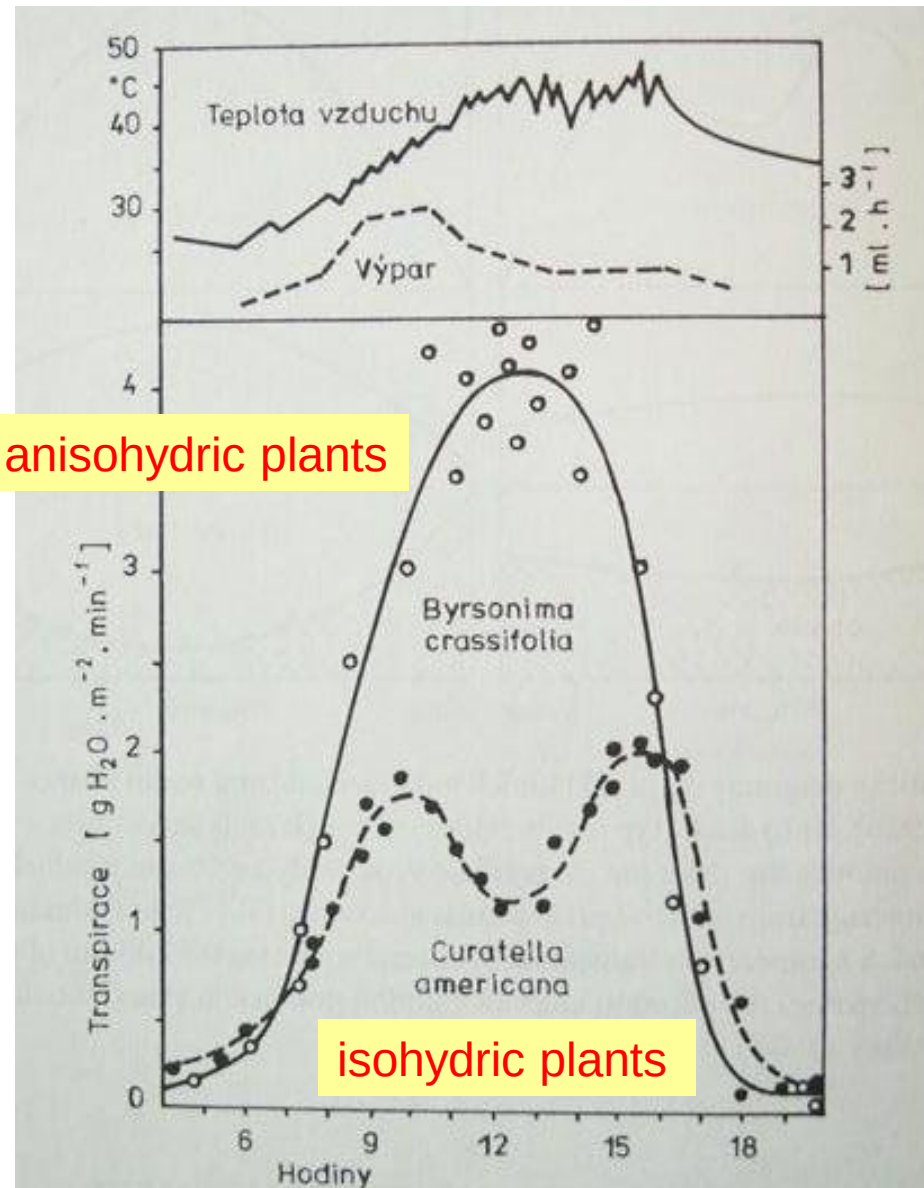
- $\uparrow \text{CO}_2 \Rightarrow$ přivření průduchové štěrby, typické snížení G_s o 20 až 60%
- $\uparrow$ mladé stromy, $\uparrow$ listnaté stromy
- $\Rightarrow$ pokles rychlosti transpirace (na jednotku listové plochy)
 - podílí se i zvýšená depozice epikulárních vosků
 - ALE: velké zvýšení celkové listové plochy $\Rightarrow$ nárůstu celkové evapotranspirace
- $\Rightarrow$ menší snížení vodního potenciálu listů rostlin v průběhu dne
 - $\uparrow \text{CO}_2$ chrání rostliny před nadměrným vysycháním
 - snižuje negativní účinky vodního stresu (zejména v období sucha)



Vodní režim

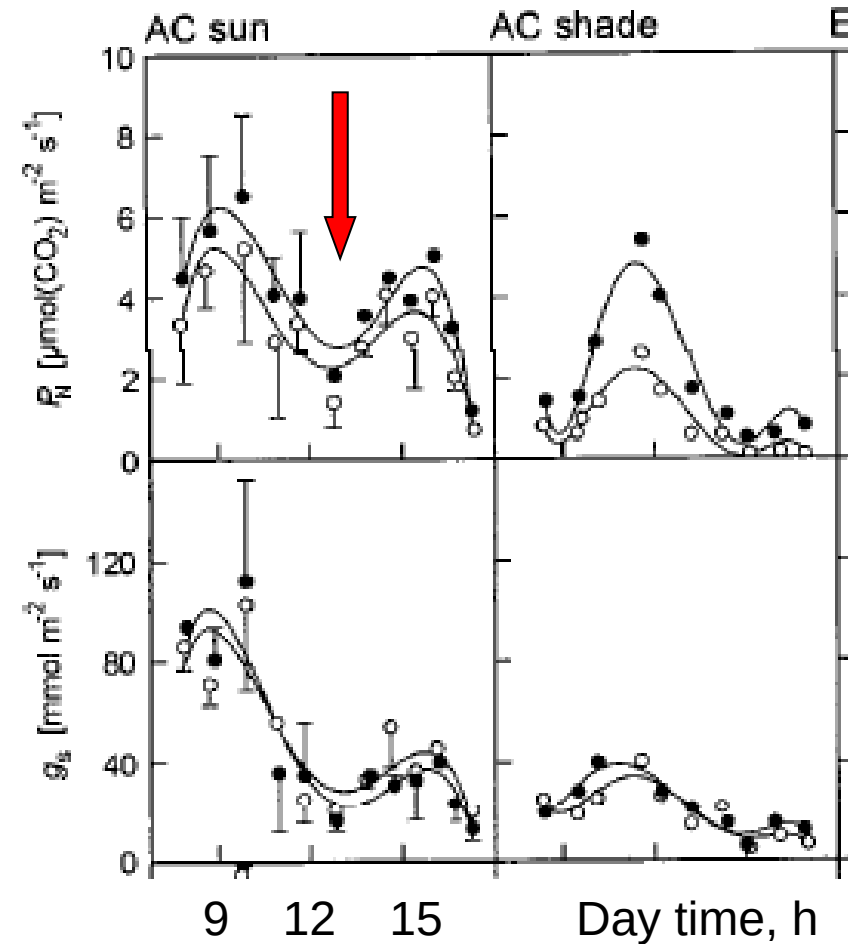
polední deprese
fotosyntézy

Rozdíly ve vodním režimu rostlin



Midday depression of photosynthesis

Barták et al. Photosynthetica 37: 1-16, 1999 (*Arbutus unedo*)

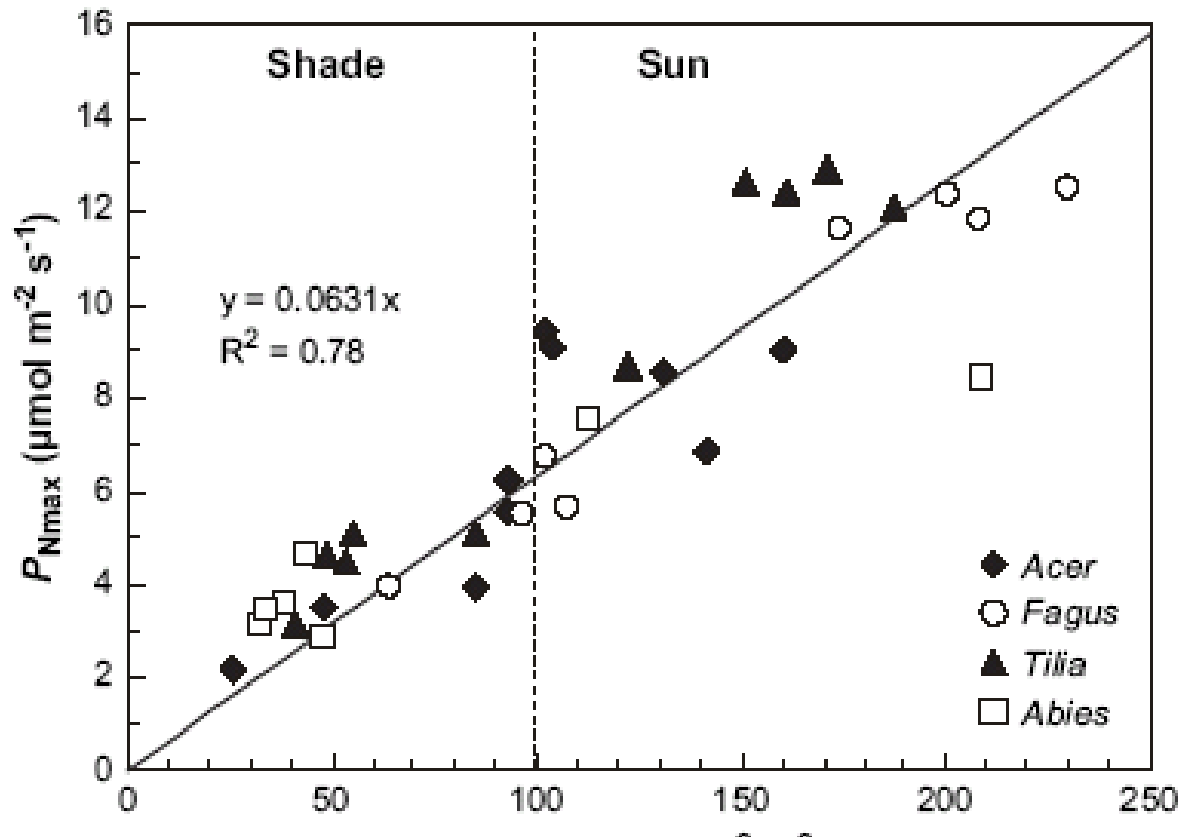


Why?

- uzavírání stomat – pokles C_i – $\downarrow$ asimilace (počáteční fáze CRC)
- za silného stresu suchem ($\uparrow$ difúzních limitací) nízká $[\text{CO}_2]$ v chloroplastech může vést k dekarbamylaci Rubisco
 - J Bota et al. *New Phytol.* (2004)
- nárůst fotorespirace
 - $\uparrow R_L$ s teplotou
 - $\downarrow K_{\text{CO}_2}/K_{\text{O}_2}$
 - $\downarrow \text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$
 - H Muraoka et al. *PCE* (2000)
- fotoinhibice
 - během dne $\Phi\text{PSII} < 0.2$
 - fotopoškození tylakoidní membrány
 - $\downarrow$ produkce ATP
 - photo-bleaching

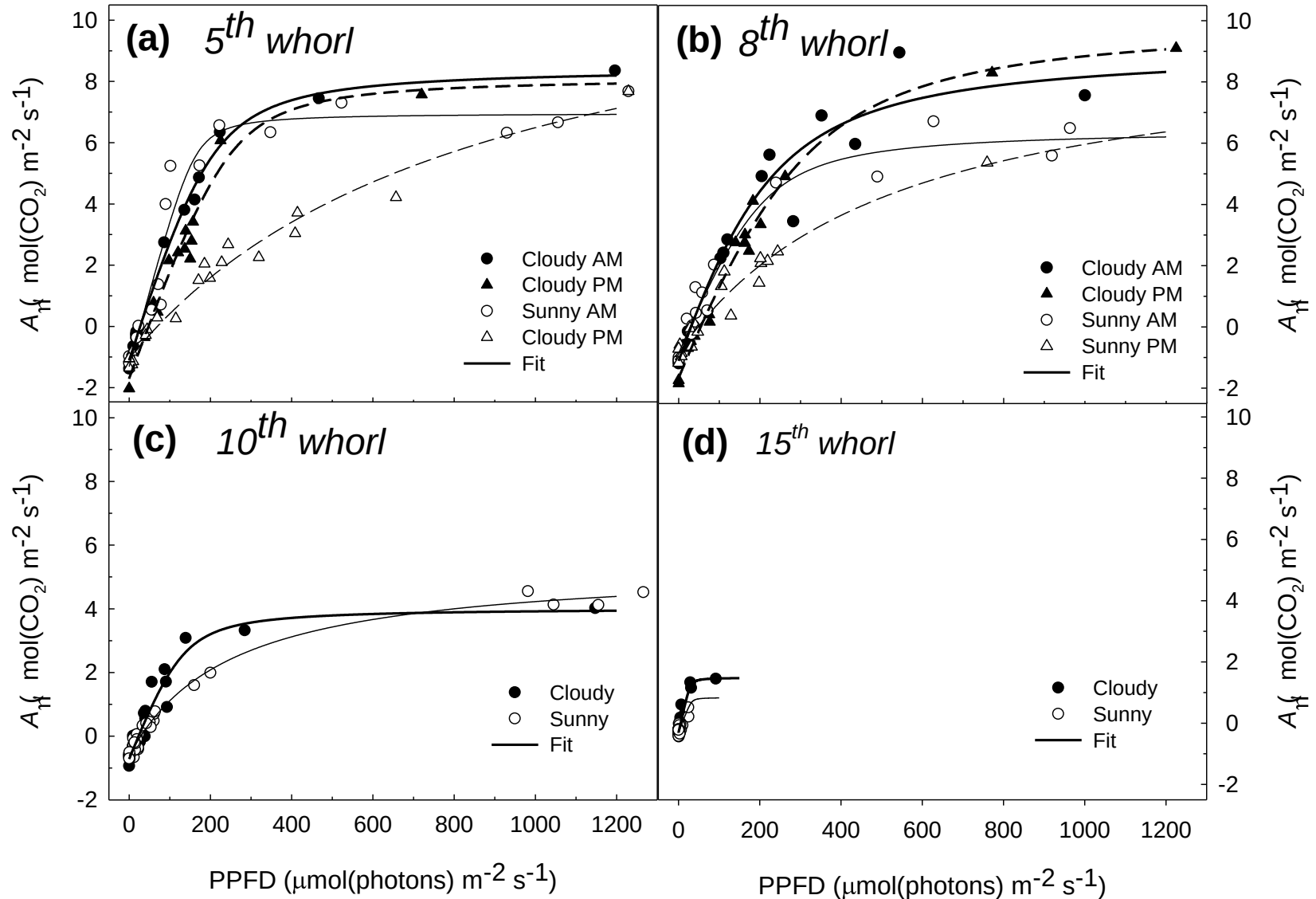
A - Gs Relationship

Wong, S.C., I.R. Cowan and G.D. Farquhar. 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282: 424–426.



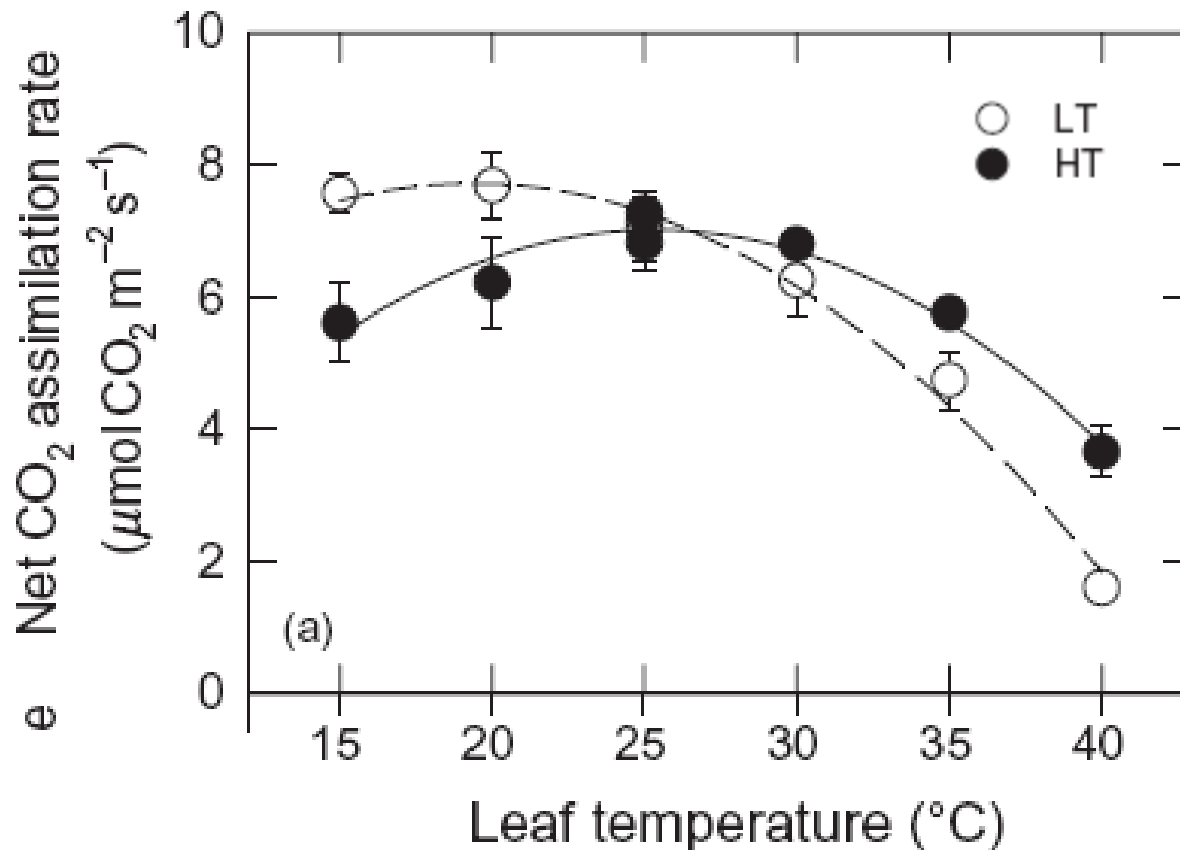
Lichtenthaler et al. *Plant Physiology et Biochemistry* 45: 577-588, 2007.

Asimilace v korunové vrstvě



Teplota

Teplotní optimum pro asimilaci CO_2



Picea mariana

22/14 $^{\circ}\text{C}$ = LT

30/22 $^{\circ}\text{C}$ = HT

DANIELLE A. WAY & ROWAN F. SAGE: *Plant, Cell and Environment* (2008) **31**, 1250–1262

DANIELLE A. WAY & ROWAN F. SAGE *Global Change Biology* (2008) 14, 624–636

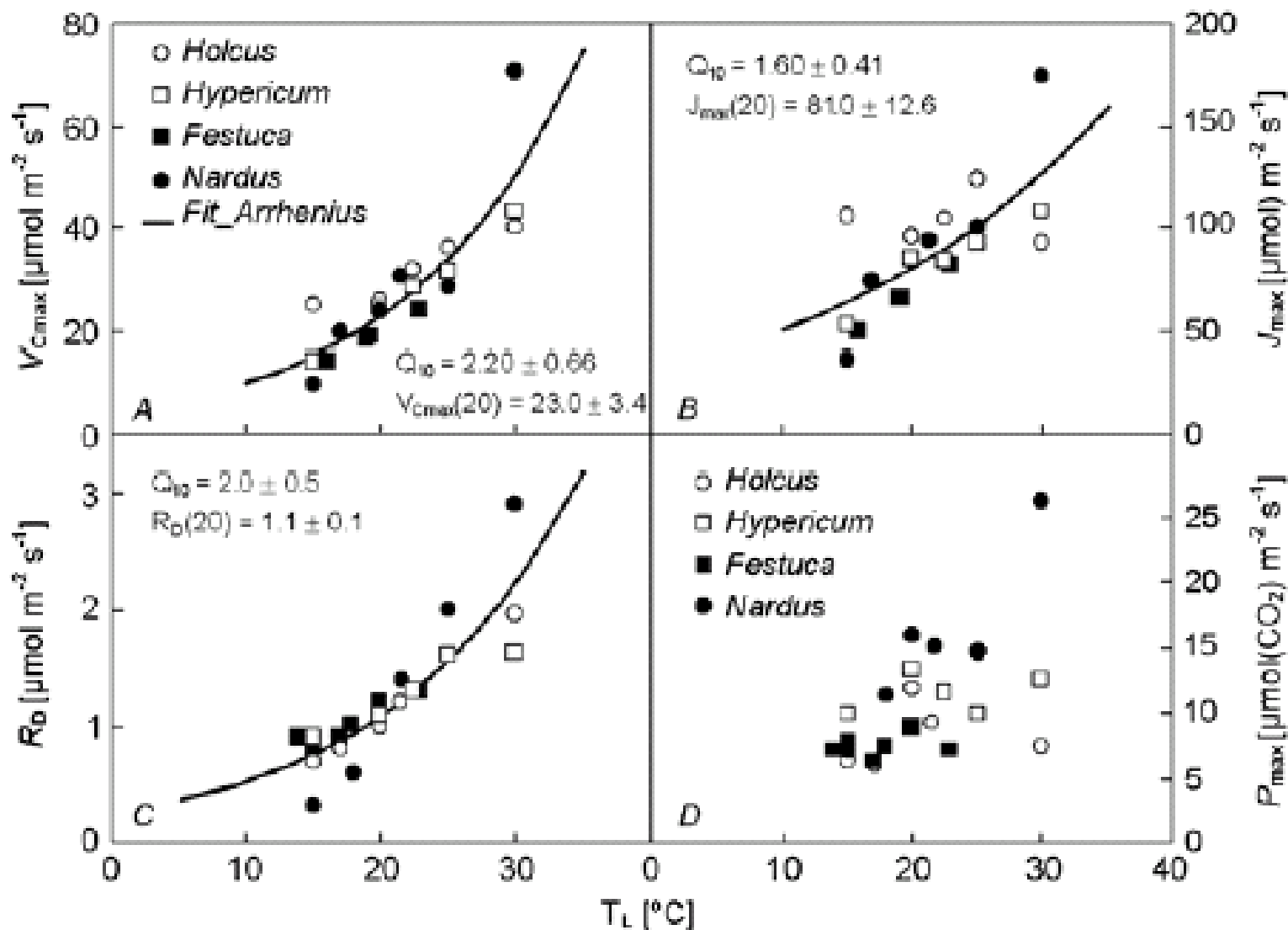
Modelling of temperature responses

- Arrhenius exponential function involving the temperature coefficient Q_{10} .

$$k = k_r Q_{10}^{\frac{T-T_r}{10}}$$

- where k is the reaction rate, k_r is the rate constant of physiological process at the reference temperature T_r (e.g. 20°C), and Q_{10} is the factor by which the rate constant increases for a 10 °C temperature increment
- models with temperature optimum: k is the function of E_a , variation of the enthalpy, ΔH , and the entropy, ΔS)
- Johnson, I.R., Thornley, J.H.M.: Temperature dependence of plant and crop processes. – Ann. Bot. **55**: 1-24, 1985.

Q₁₀ parameter



Temperature impact on V_{Cmax}

- exponential increase within the range $T_{Leaf} = 15 - 30\text{ }^{\circ}\text{C}$
- $T_{Leaf} \geq 35^{\circ}\text{C} \rightarrow$ Rubisco deactivation $\rightarrow V_{Cmax}$ decrease
- mechanisms of Rubisco deactivation
- (I) *Bernacchi et al. (2001)*
 - $\uparrow T_{Leaf} \rightarrow \uparrow$ mesophyll conductance $\rightarrow$ facilitate CO_2 diffusion into chloroplasts
 - $T_{Leaf} \geq 40^{\circ}\text{C}$ strong $\downarrow$ mesophyll conductance $\rightarrow$ insufficient CO_2 supply $\rightarrow \downarrow \text{CO}_2$ assimilation (CRC)
- (II) *Crafts-Brandner et Salvucci (2000, 2004)*
 - $T_{Leaf} \geq 35\text{ }^{\circ}\text{C} \rightarrow \downarrow$ portion of Rubisco active forms $\rightarrow \downarrow$ Rubisco specific activity
 - main reasons:
 - $\downarrow$ activity of Rubisco-activase
 - $\uparrow$ synthesis of xylulose-1,5-bisphosphate (daily inhibitor)

Critical temperatures for PS II stability

Quercus robur	47.6
Q. petraea	46.7
A pseudopiantanus	47.5
B verrucosa	47.3
F excelsior	47.0
F sylvatica	46.3

Hikosaka et al. (2006) J. exp. Bot.
57: 291-302.

↑T_{growth} → ↑thermostability

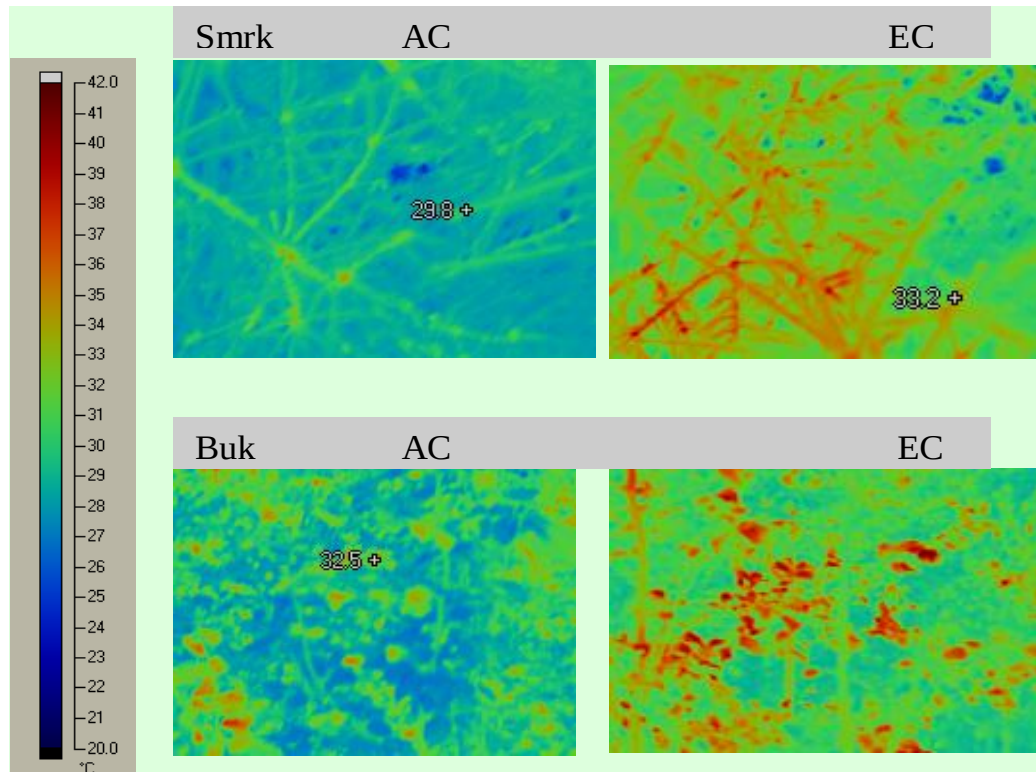
1. Calvin cycle enzymes
2. PSII (photosystem 2).

3. JAK ELEVATED CO₂??

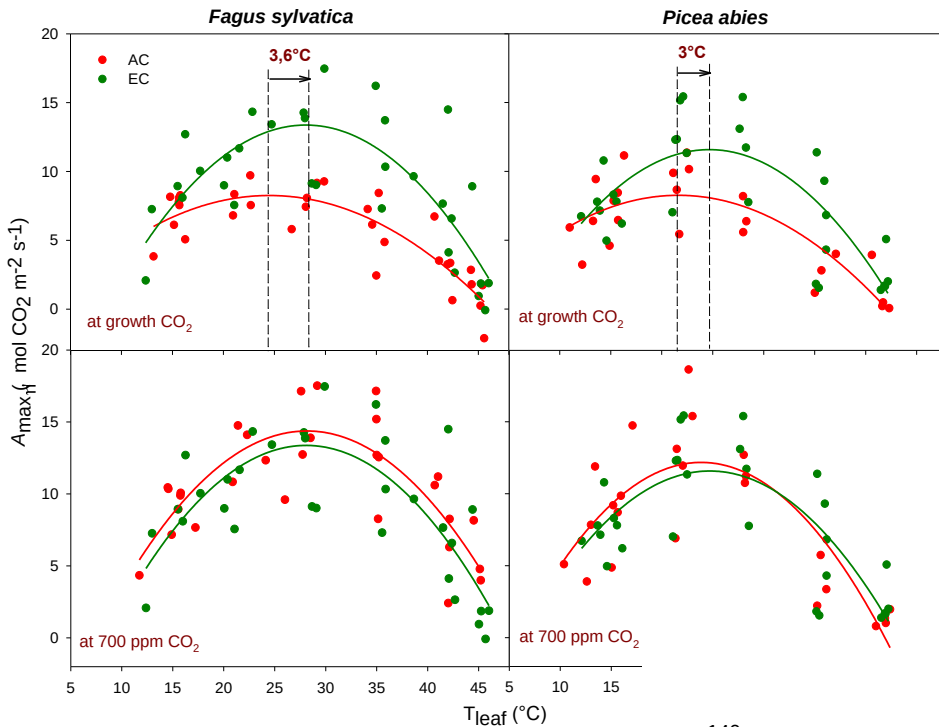
1. Bjorkman, O. 1980. *Plants and their atmospheric environment*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp.273-301.
2. Dreyer et al. 2001. *Tree Physiology* 21, 223-232.

Elevated CO₂ and temperature

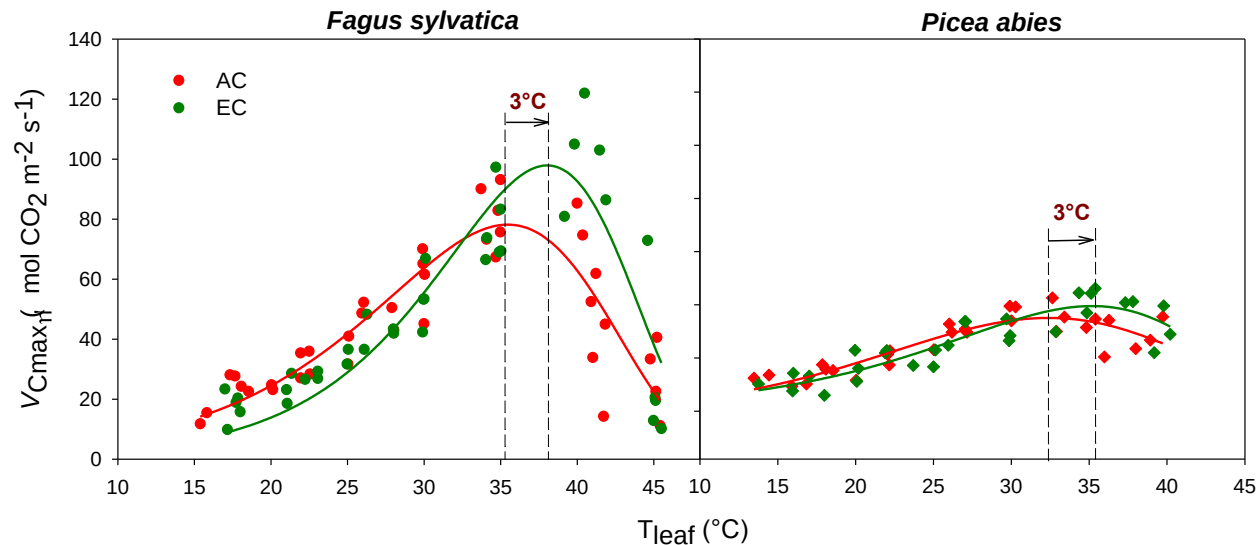
- **Hypothesis:** Growth of tree species under elevated CO₂ concentration leads to an acclimation of photosynthetic apparatus to higher temperature (a shift of temperature optima of the carbon assimilation processes)
- **Presumptions:** elevated CO₂ → decrease in stomatal conductance → decrease in transpiration (decline in output of latent heat) → increase in leaf temperature



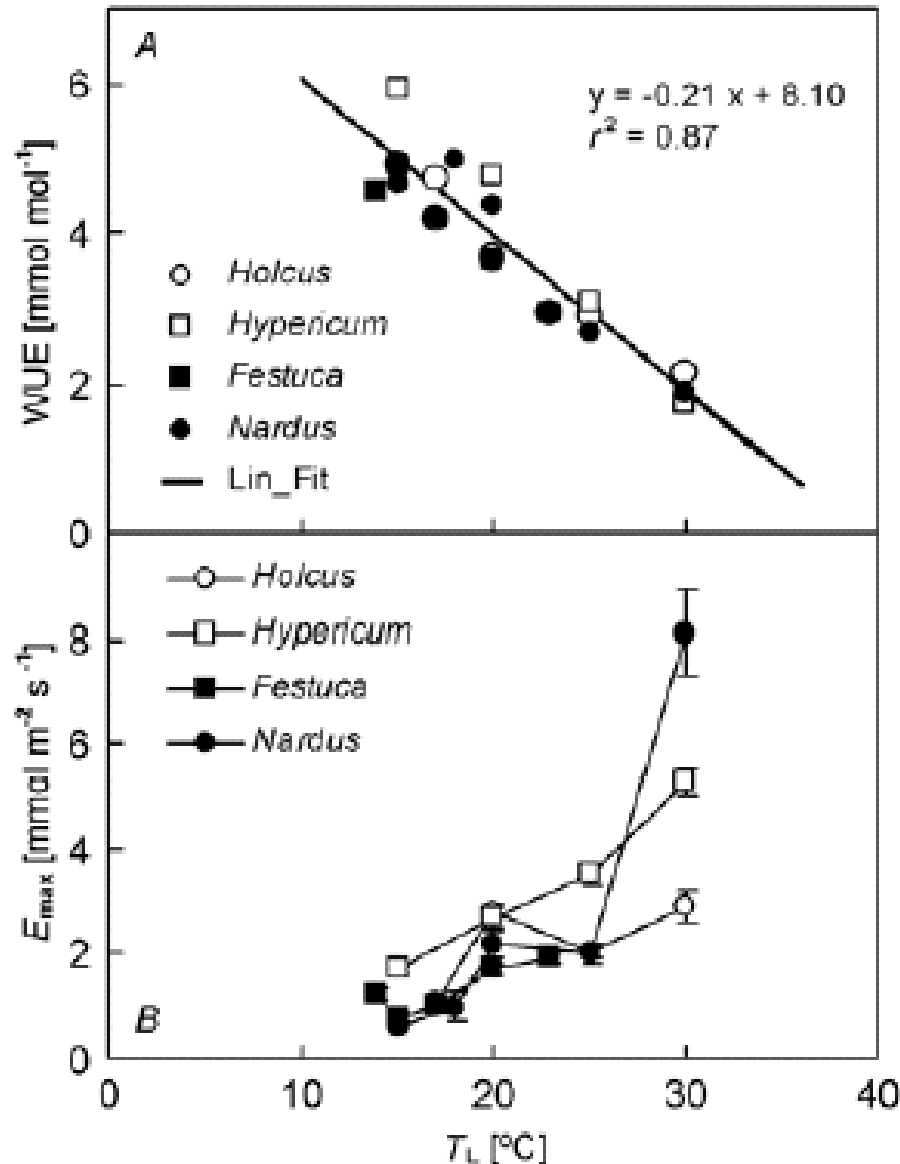
Temperature response curves



- stimulation of A_{max} by EC at low temperatures (below 14°C) is negligible
- temperature optima of A_{max} were shifted by 3.6 and 3°C in beech and spruce, respectively
- temperature optima of V_{Cmax} maximum carboxylation rate increased by ca 3°C in EC plants



Influence of WUE by temperature

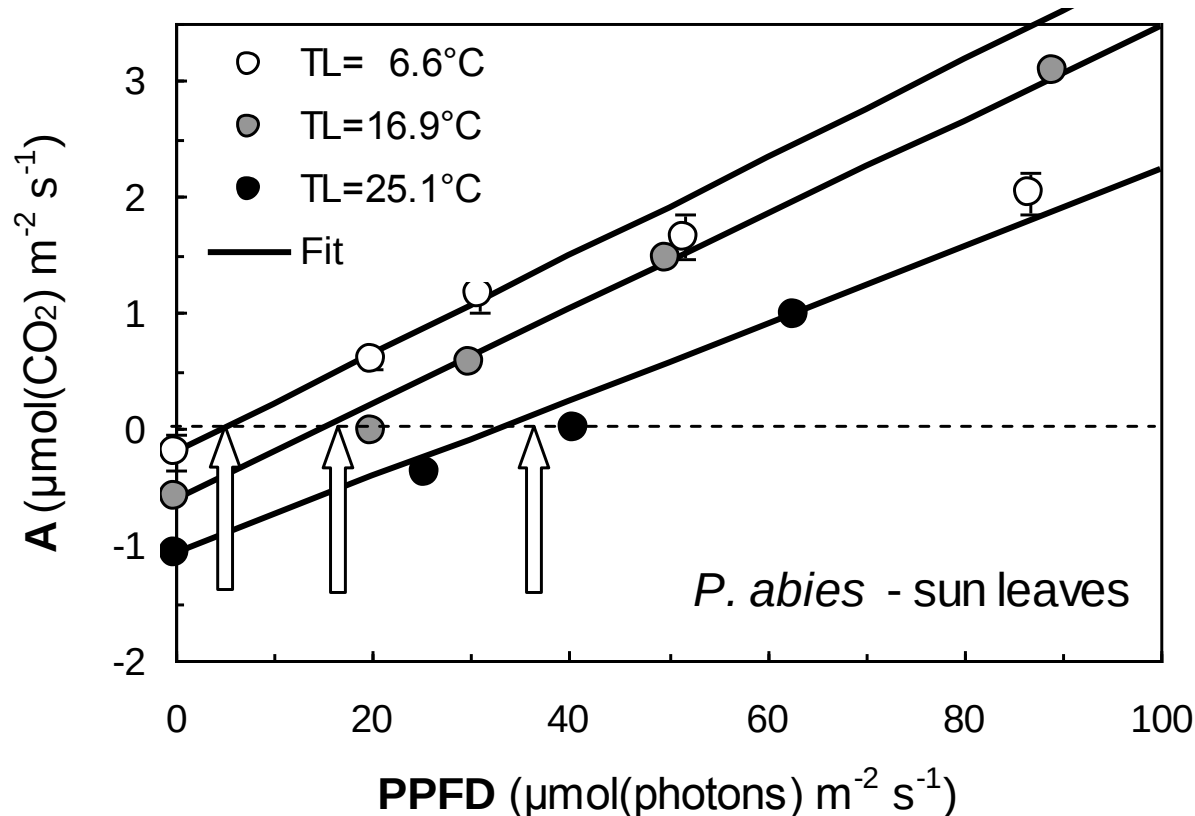


- water use efficiency (WUE)
- $\text{WUE} = A/E$
 - A = photosynthesis
 - E = transpiration
- $\text{mmol}(\text{CO}_2) \text{ mol}(\text{H}_2\text{O})^{-1}$
- linear decrease with increasing temperature
 - transpiration significantly increases with leaf temperature

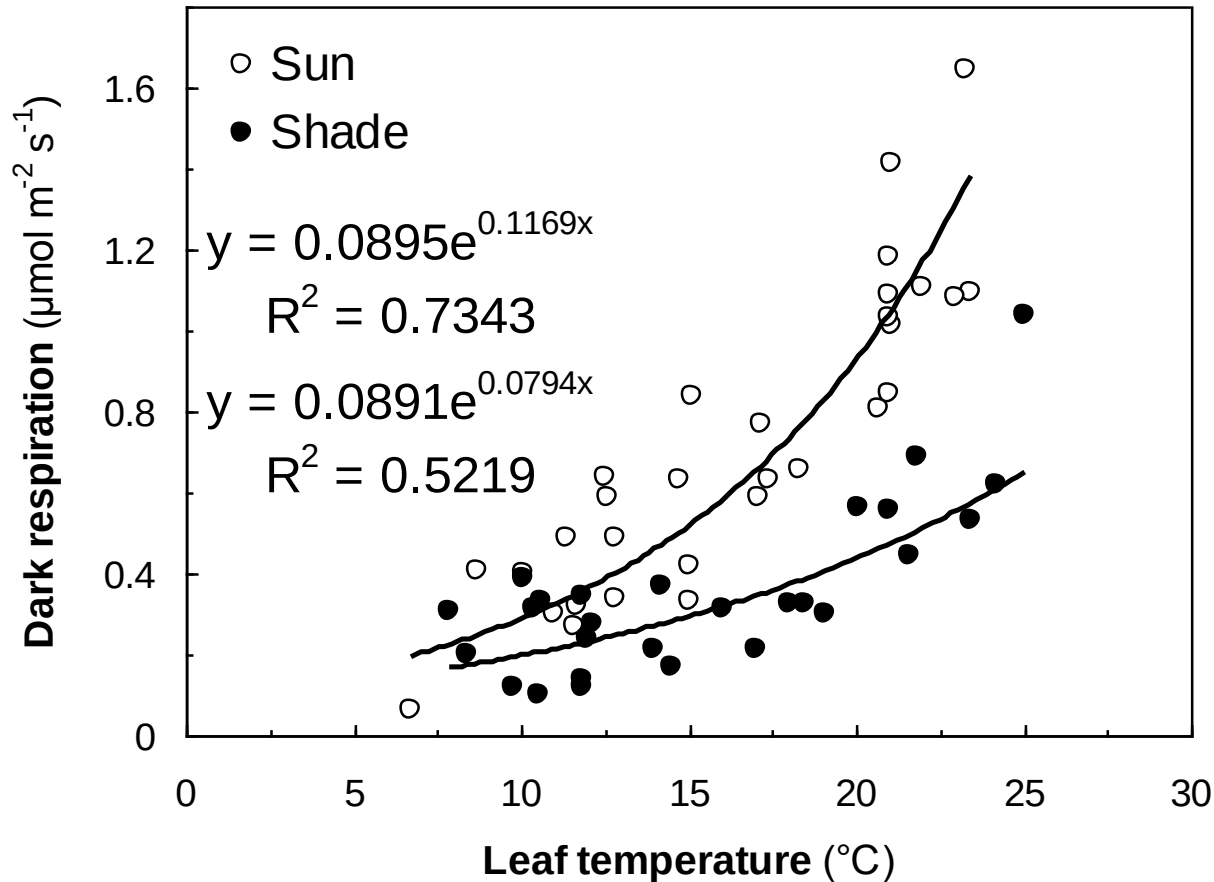
Urban et al. *Photosynthetica* 45: 392-399, 2007.

Vliv teploty na počáteční fázi LRC

- increase of R_D (origin) with T_{leaf} increase
- decrease of AQE (slope) with T_{leaf} increase
- significant shift of compensation irradiance



Sun x shade leaves #1 - R_D



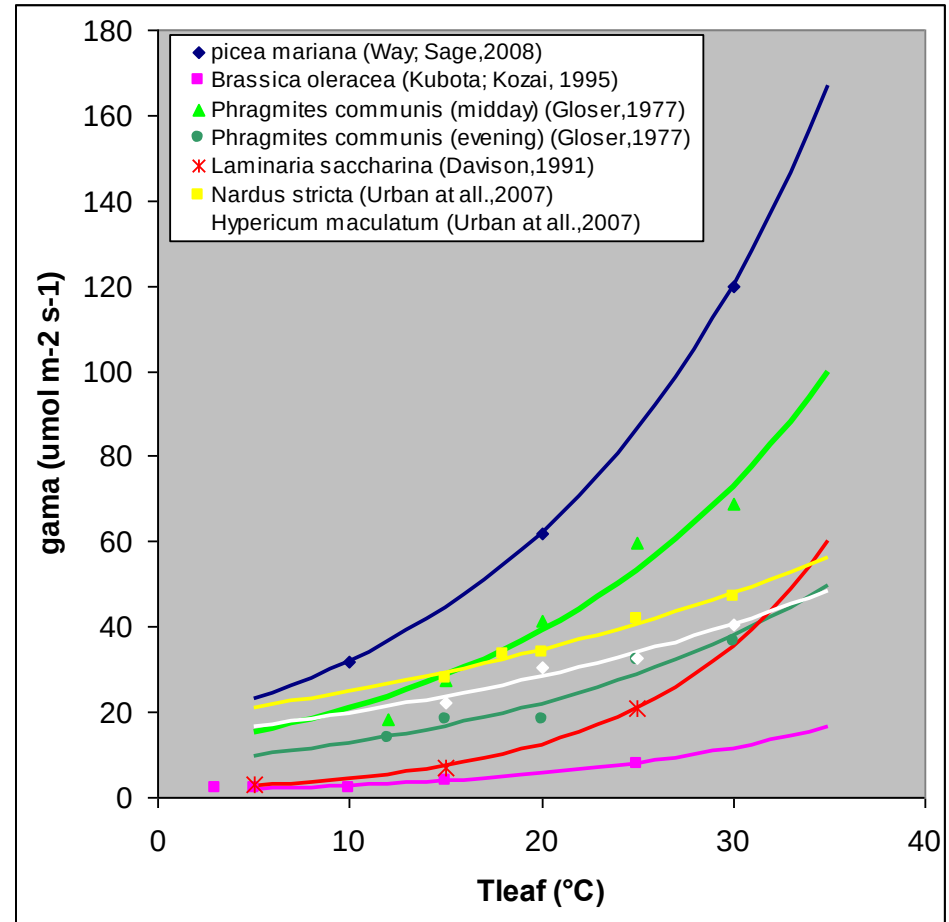
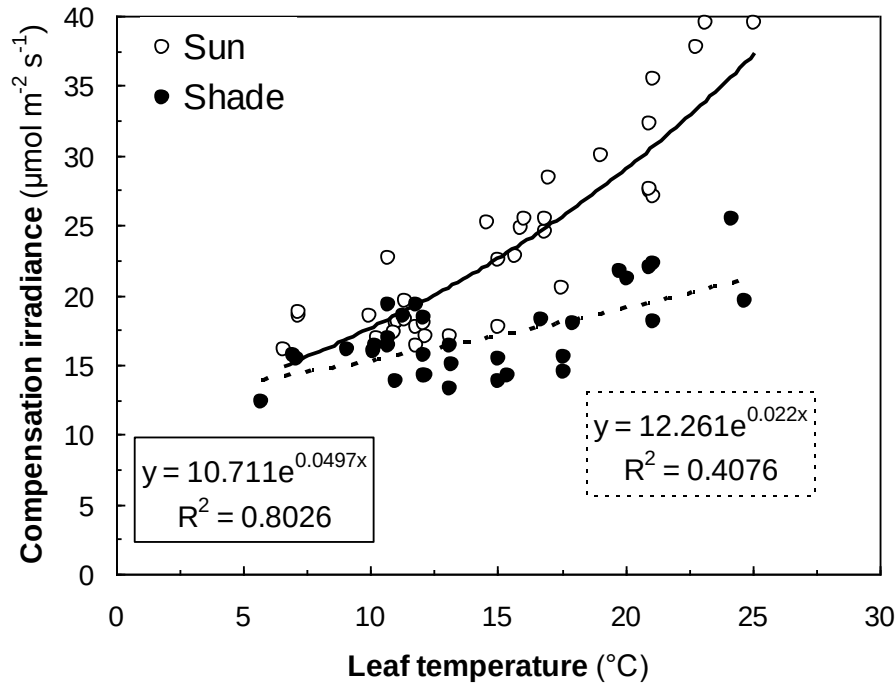
limited by enzyme activity



limited by substrate (glucose) input

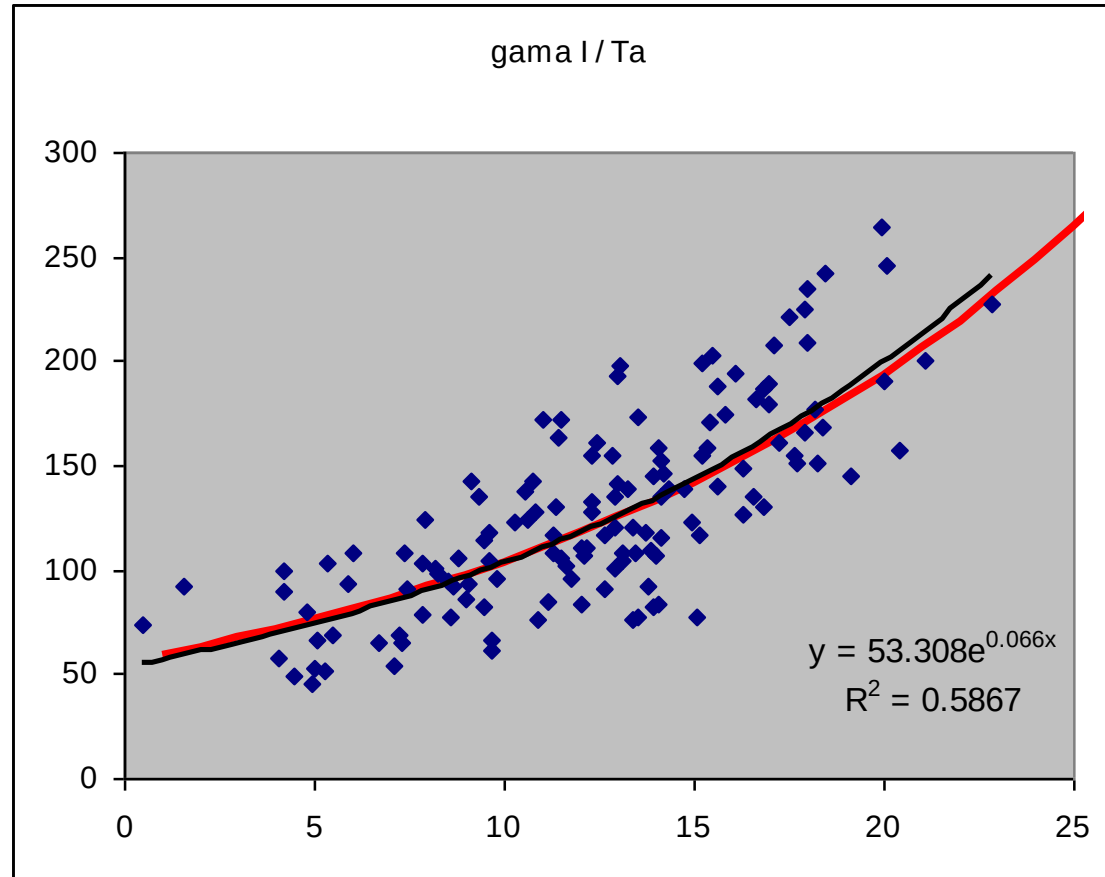


Sun x shade leaves #2 - Γ_I



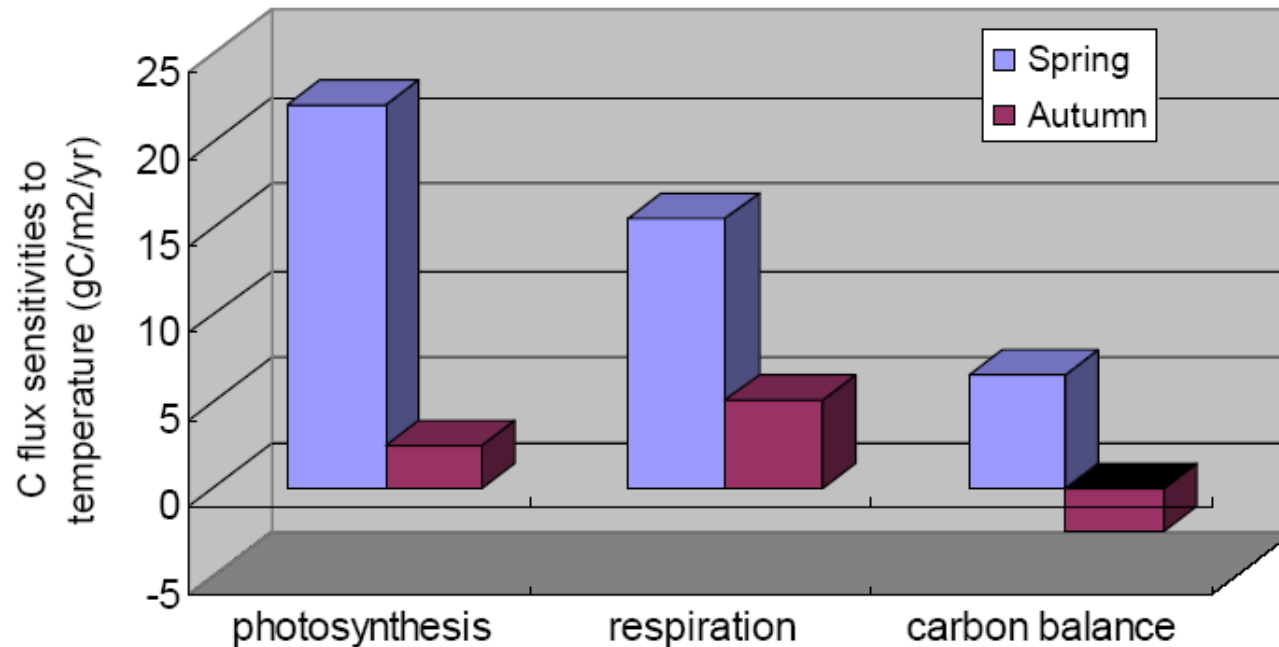
- Γ_I – irradiance when the processes of CO_2 uptake and release are in the balance
- Γ_I increases with increasing leaf temperature (exponential increase)
- different responses for sun and shade leaves (following R_D changes)

Response of Γ_I to temperature - Ecosystem level



- eddy-covariance technique
- **conclusion**: more light is required under hot days to have positive carbon uptake

Temperature vs. gross C Fluxes in NH ($>25^{\circ}$ N)



Spring: Warm temperatures accelerate growth more than soil decomposition. The annual relationship of NEP to temperature is positive

=> Warming enhances carbon uptake

Autumn: Warm autumn accelerate growth less than soil decomposition. The annual relationship of flux to temperature is negative.

=> Warming reduces carbon uptake



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost

INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Děkuji za pozornost!

urban.o@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.