

6. FYZIOLOGICKÉ STRÁNKY FOTOSYNTÉZY.

6.1 ZÁVISLOST RYCHLOSTI FOTOSYNTÉZY NA VNĚJŠÍCH FAKTORECH

Závislost rychlosti fotosyntézy na vnějších faktorech je výslednicí závislosti jednotlivých dílčích pochodů, které jsme ve fotosyntéze rozlišili v Kap. 3. a dále upřesnili v Kap. 4. a 5.

Membránové pochody fotosyntézy začínají zachycením fotonů světlosběrnými anténami a směrováním excitonů (vybuzených stavů chlorofylu vzniklých pohlčením fotonů) do reakčních center. Tam začíná přeměna energie rozdělením nábojů a pokračuje přenosy elektronů, přesuny protonů a syntézou ATP. Přenosy elektronů u oxygenní fotosyntézy navozují oxidaci vody, která je také vázána na membránu.

Zachycování energie anténami se v rozsahu ozáření¹ obvyklých na zemském povrchu uskutečňuje se stálou účinností, tj. počet zachycených fotonů je úměrný ozáření. Okamžitá koncentrace excitonů v anténě je tedy lineární funkcí ozáření.

K pohlčení excitonu reakčním centrem však dojde pouze tehdy, je-li primární donor schopen excitace. To znamená, že jeho chlorofyl (1) je v základním stavu a (2) má ten elektron, který přechází do vybuzeného stavu a přenáší se dále na primární akceptor, takže chlorofyl se oxiduje. Není-li jedna z těchto podmínek splněna, tj. P680 je buď ve stavu P680* nebo ve stavu P680⁺, pohyb excitonu v anténě se prodlužuje. Tím stoupá podíl případů, kdy se energie excitonu mění v teplo, nebo se vyzáří jako fluorescence a účinnost fotochemické přeměny klesá.

K trvalému rozdělení nábojů v reakčním centru dojde tehdy, jestliže je primární donor schopen excitace a současně je primární akceptor (Q_A) schopen elektron přijmout. Pokud je primární akceptor redukovaný, energie excitace se opět ztrácí buď fluorescencí nebo přeměnou v teplo. O způsobu, jak k tomu dochází, se dosud vedou spory. Jedni soudí, že redukovaný primární akceptor, Q_A⁻, způsobí, že se primární donor stane špatnou, často se říká „mělkou“ pastí (anglicky shallow trap) pro excitony a výsledek je týž, jako když je primární donor ve stavu nevhodném pro excitaci (viz předchozí odstavec). Podle jiných autorů sice dojde k rozdělení nábojů mezi primárním donorem a přechodným akceptorem, jímž je feofytin, náboje se však v krátkém čase opět spojí (dojde k rekombinaci nábojů) za vzniku excitovaného primárního donoru. Excitace pak zaniká buď na primárním donoru nebo se ještě přenesse do antény a tam zanikne.

Když nemůže reakční centrum přijmout excitaci (nemůže přejít do vybuzeného stavu) nebo když nemůže excitační energii s trvalým výsledkem přeměnit (tj. přenést elektron na prvý stálější akceptor, Q_A⁻), říkáme, že je zavřené (closed reaction centre). Když jsou splněny obě podmínky pro účinné rozdělení nábojů, mluvíme o otevřeném reakčním centru (open reaction centre).

Q_A⁻ se oxiduje přenosem elektronu na Q_B (nebo Q_B⁻) a Q_B²⁻ se protonuje na Q_BH₂. Q_BH₂ ≡ PQH₂ přejde z kapsy reakčního centra do membrány a tam se oxiduje PQH₂:cyt *c* oxidoreduktasou. Oxidace plastochinolu je nejpomalejší z membránových pochodů. Její charakteristický čas je za optimální teploty několik ms. Podobný je čas nejpomalejší reak-

¹ Při úvahách o fotosyntéze není vhodné používat termínu osvětlení, neboť to se vyjadřuje v jednotkách (lux) definovaných podle spektrální citlivosti lidského oka. Doporučený termín je ozáření.

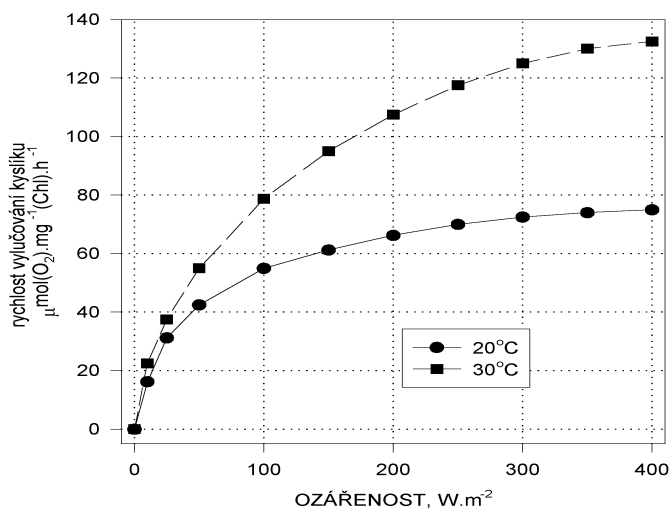
ce v komplexu oxidujícím vodu, která určuje charakteristickou rychlost redukce oxidovaného primárního donoru.

6.1.1 ZÁVISLOST NA OZÁŘENOSTI

Zvyšujeme-li ozáření thylakoidu, stoupá v něm okamžitá koncentrace excitací, ale současně klesá počet otevřených reakčních center, v nichž může být excitace účinně přeměněna. Proto se s rostoucí ozářeností snižuje účinnost přeměny pohlceného záření, tj. snižuje se podíl pohlcených fotonů, jejichž energie se zachová v podobě rozdělených nábojů a zvyšuje se podíl těch, jejichž energie se přemění v teplo nebo ve fluorescenci. Rychlost přeměny záření závisí tedy na ozáření obdobně jako rychlost enzymatické reakce na koncentraci substrátu: přírůstky rychlosti v odezvu na přírůstky ozáření se postupně zmenšují, až se dojde ke stavu, kdy další zvyšování ozáření již pochod prakticky neurychluje. Říká se, že rychlost pochodu je nasycena zářením. Pro matematický popis této závislosti můžeme použít shodné rovnice, jakou pro enzymatické reakce navrhli Michaelis a Mentenová, tj.

$$P = \frac{P_{\max} \times I}{I + K_s} \quad (\text{rov. 6.1-1})$$

kde P je rychlost pochodu, P_{\max} jeho nejvyšší možná rychlost (při vysoké ozáření), I je ozáření a K_s konstanta¹ obdobná konstantě K_m z rovnice Michaelise a Mentenové. K_m



Obr. 6.1-1. Závislost rychlosti přenosu elektronů v thylakoidech izolovaných z listů trávy *Glyceria aquatica*. Konečným akceptorem elektronů byl oxidovaný přenašeč NADP^+ . Elektrony tedy prošly celým řetězcem přenosu elektronů v membráně oxigenní fotosyntézy od H_2O k Fd a byly pak přeneseny Fd:NADP oxidoreduktasou na NADP. Rychlost přenosu se měřila rychlostí uvolňování kyslíku. Reakce, které omezují rychlost celého přenosu, jsou především oxidace PQH_2 , redukce NADP^+ a oxidace vody na kyslík.

je rovna koncentraci substrátu, při níž enzymatická reakce dosahuje poloviny maximální rychlosti. Použijeme-li rovnici 6.1-1, pak K_s je obdobně ozáření, při níž rychlost fotosyntézy P je polovinou nejvyšší možné rychlosti P_{\max} . Všeobecně se však pro popis závislosti rychlosti fotosyntézy na ozáření používá jiných funkcí a také K_s se definuje jinak, jak je uvedeno dále. Obr. 6.1-1. ukazuje závislost rychlosti vylučování kyslíku izolovanými thylakoidy při různých ozářeních a dvou teplotách.

řenostech také soubor stromálních reakcí vazby a redukce CO_2 a rychlost difuze CO_2 z vnějšího prostředí až ke karboxylačnímu enzymu. Kinetická křivka fotosyntézy je pak určena

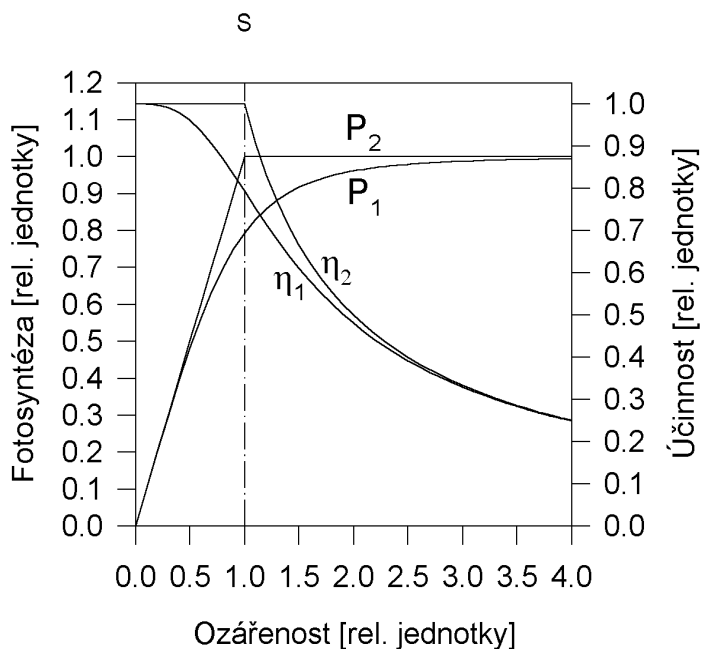
Při úplné fotosyntéze v neporušených chloroplastech, v buňkách fotosyntetických mikroorganismů a ve fotosyntetických pletivech rostlin omezuje maximální rychlost fotosyntézy při vysokých ozářeních

V literatuře najdeme pro tuto konstantu různé jiné symboly, z nich nejčastěji I_K . To je nejméně vhodný symbol, poněvadž se podobá označení kompenzační ozáření I_c (viz dále).

rychlostními konstantami a maximálními rychlostmi všech reakcí, které pochod skládají. Poně-
 vadž rychlost fotosyntézy závisí nejvýrazněji na ozáření, na koncentraci CO_2 a na teplotě,
 rozebírají se nejčastěji křivky závislosti na těchto třech faktorech v různých kombinacích.

Křivky ukazující rychlost fotosyntézy jako funkci ozáření se označují obvykle jako
 křivky P/I nebo PI (I je od anglického irradiance = ozáření). Přestože jejich tvar je výslednicí
 rychlostí mnoha dílčích pochodů, zachovávají si základní společný charakter, jaký má křivka P_1
 na **Obr.6.1-2**. Při nízkých hodnotách ozáření roste rychlost fotosyntézy téměř úměrně ozá-
 řenosti a fotosyntéza probíhá s nejvyšší účinností možnou za daných podmínek. Tato část křiv-
 ky se často nazývá (ne zcela správně) lineární nebo (lépe) světlem limitovaný úsek křivky. Při
 vyšších ozářeních začne být jasně patrné, že závislost není lineární, ale zakřivená, a že účin-
 nost využití zářivé energie fotosyntézou se stoupající ozáření stále klesá. Nakonec přestane
 fotosyntéza stoupat, je „nasyčena“ zářením. V anglické literatuře najdeme nejčastěji výraz
 „light saturated“ a odtud se i v češtině často používají výrazy jako saturace fotosyntézy světlem,
 saturační ozáření, saturační (místo maximální) rychlost fotosyntézy atd. V oblasti nasycení
 klesá účinnost fotosyntézy nepřímo úměrně stoupající ozáření (viz **Obr. 6.1-2**).

Nasycení fotosyntézy tímto způsobem poprvé vyložil Blackman v r. 1905 a tak dokazo-
 val, že fotosyntéza sestává z reakcí dvou typů. Blackman však byl přesvědčen, že se v kinetice
 fotosyntézy uplatňuje „zákon limitujícího faktoru“, který v polovině minulého století pro zá-
 vislost růstu rostlin na minerální výživě vyslovil Liebig. V Blackmanově pojetí tohoto zákona
 měla rychlost fotosyntézy záviset vždy jen na jednom faktoru. Proto si představoval, že její
 rychlost stoupá úměrně ozáření až do bodu, kde narazí na strop daný maximální možnou
 rychlostí chemických reakcí asimilace CO_2 . Tento průběh je v **Obr.6.1-2** znázorněn dvěma
 protínajícími se úsečkami P_2 . V některých výjimečných případech se závislost fotosyntézy na
 ozáření skutečně takovému tvaru blíží, ale ve většině případů je jasně křivočará a podobá

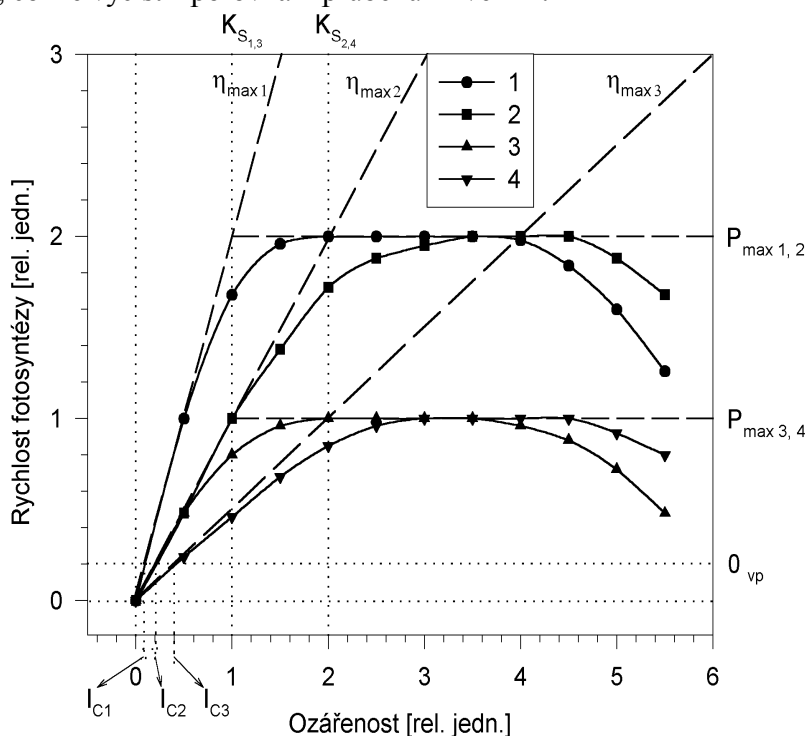


Obr. 6.1-2. Obecný tvar závislosti rychlosti fotosyntézy na ozáření. Dvě pro-
 tínající se přímky označené P_2 a P_2' představují mezní případ, kdy fotosyntéza je
 lineární funkcí ozáření až k dosažení maximální rychlosti. Jsou to asymptoty
 křivky P_1 a jejich průsečík udává na ose ozáření hodnotu K_s . Křivky η_1 a η_2
 znázorňují hodnoty účinnosti přeměny pohlceného záření, pro rychlosti foto-
 syntézy P_1 a P_2 . η_{max} je hodnota maximální účinnosti odpovídající směrnici tečny
 vedené ke křivce rychlosti v počátku, tedy tangens úhlu α .

se křivce P_1 . Neústup-
 ným trváním
 na závislosti dané dvě-
 ma přímkami vyvolal
 Blackman řadu oprávně-
 ných kritik, které po-
 někud zastínilo to, co
 bylo na jeho výkladu
 nové a správné.

Při znázornění
 výměny plynů ve foto-
 syntéze (ať už se měří
 spotřeba CO_2 nebo vý-
 dej O_2) nezačíná křivka
 u nulové hodnoty, ale u
 nějaké záporné hodnoty
 odpovídající rychlosti
 výměny opačného
 smyslu, dané dýchá-
 ním. Osu pořadnic
 protíná při ozáření
 ti, při níž se rychlost
 fotosyntetického po-
 chodu rovná rychlosti

dýchání a výměna plynů s vnějším prostředím je nulová. Tato ozáření se nazývá kompenzační (compensation irradiance, fotosyntéza právě kompenzuje dýchání) a označuje se I_c . V grafickém znázornění se tento průsečík nazývá také často kompenzační bod (compensation point). Rychlost fotosyntézy měřená od úrovně, kde křivka začíná ve tmě, tedy včetně úseku, kde fotosyntéza kompenzuje dýchání, se nazývá úhrnná nebo hrubá fotosyntéza a označuje se symbolem P_g (od anglického názvu gross photosynthesis). Rychlost měřená od nulové výměny plynů se nazývá zjevná nebo čistá fotosyntéza a označuje se symbolem P_n (od anglického net photosynthesis). Všechny tyto veličiny jsou znázorněny na **Obr. 6.1-3**, který ukazuje, co lze vyčíst z porovnání průběhu křivek PI.



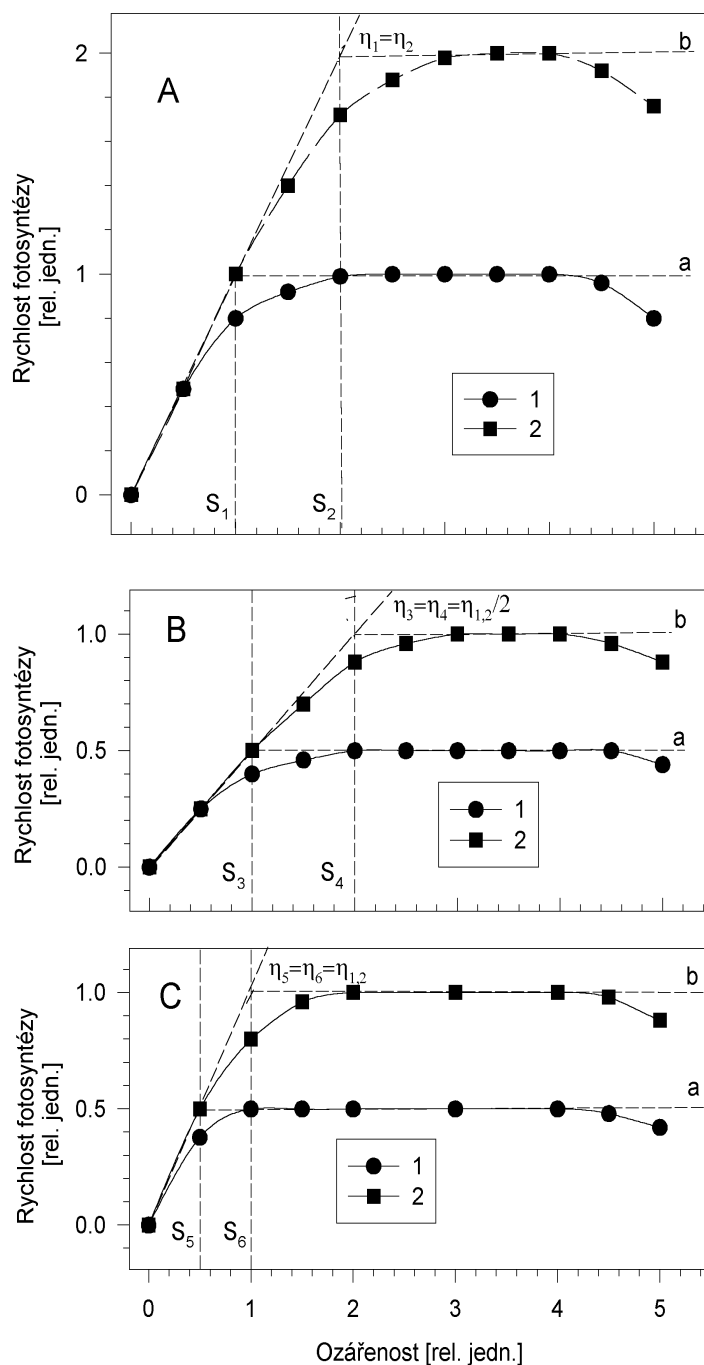
Obr. 6.1-3. Zjednodušené znázornění závislosti rychlosti fotosyntézy na ozáření pro různé vlastnosti fotochemického ústrojí thylakoidů. Předpokládá se, že maximální rychlost fotosyntézy (P_{max}) určuje fotochemický aparát, že tedy karboxylační reakce jsou nasyceny CO_2 . Rychlost fotosyntézy je udána v relativních jednotkách vztahených na jednotku ozářené plochy. V takovém zobrazení může různý sklon tečen křivek v jejich počátku (η_{max}) znamenat různou účinnost pohlcení nebo různou účinnost přeměny záření. Zde se předpokládá prvá možnost. P_n a P_g jsou vyznačeny jen pro křivky fotosyntetických soustav 1 a 2. Čára 0_{vp} označuje nulu výměny plynů, pod níž fotosyntéza kompenzuje dýchání.

Charakteristiku fotochemického aparátu odpovídajícího jednotlivým tvarům křivek podává následující tabulka. V tabulce jsou všechny údaje v poměrných jednotkách a všechny hodnoty mají buď základní hodnotu nebo její dvojnásobek, proto jsou charakterizovány jen číslicemi 1 a 2, η má ještě hodnotu 0,5:

křivka	$\text{RC} \cdot \text{P}^{-1}$	ϕA	K_s	η_{max}	P_{max}
1	2	2	1	2	2
2	2	1	2	1	2
3	1	2	1	1	1
4	1	1	2	0.5	1

$\text{RC} \cdot \text{P}^{-1}$ je počet reakčních center na jednotku ozářené plochy; ϕA je optický průřez antény pro jedno reakční centrum, K_s , η_{max} , P_{max} , P_g a P_n mají významy uvedené výše. Dolní indexy udávají příslušnost jednotlivých hodnot ke křivkám. R je rychlost dýchání a I_c jsou kompenzační ozáření pro jednotlivé křivky. Při vysokých ozářeních rychlosti fotosyntézy opět klesají v důsledku fotoinhibice; poněvadž jde o poškození, které se jen pomalu opravuje, mění se zde rychlost fotosyntézy s časem.

Fotosyntetická soustava (ať je to list nebo suspenze řas) FS_1 , které patří křivka 1 v obr. 6.1-3, pracuje s dvojnásobnou maximální účinností (μ_{max}) oproti FS_2 , již patří křivka 2, ale obě soustavy mají stejnou maximální rychlost fotosyntézy P_{max} . Z toho plyne, že obě soustavy mají stejný počet stejně aktivních reakčních center na jednotku ozářené plochy, ale FS_1 má dvojnásobný optický průřez antény (ϕA) na jedno RC. FS_3 má stejnou η_{max} jako FS_2 , ale poloviční P_{max} . Má tedy poloviční počet RC na jednotku plochy, ale dvojnásobný ϕA na jedno RC. FS_4 má stejnou strukturu fotosystémů (tj. ϕA na jedno RC) jako FS_2 , ale na jednotce ozářené plochy je pouze poloviční počet RC.



Obr. 6.1-4. Křivky závislosti $P = f(I)_{T,CO_2}$ pro P vztažené na jednotkové množství chlorofylu. **A** - pro čtyři fotosyntetické soustavy popsané u obr. 6.1-3. Soustavy, které mají stejnou strukturu fotosystémů (stejně hodnoty ϕA) mají shodné křivky. Poněvadž jsou RC všech soustav stejně účinná, mají všechny stejné η_{max} . **B** - soustavy, které mají tytéž dvě struktury jako v (A), ale jejich RC mají poloviční účinnost v polapení excitonu z antény. **C** - soustavy, které mají tytéž dvě struktury jako v (A), ale jejich RC mají poloviční maximální rychlost obratu ve srovnání s centry, která se uvažují v části (A).

Dosud jsme uvažovali, že aktivita reakčních center (tj. jejich účinnost v pohlcování excitonů a jejich maximální rychlost obratu) je ve všech případech stejná. V obr. 6.1-3 se může FS_3 od FS_2 lišit také tak, že struktura fotosystémů je v obou případech stejná, ale RC FS_3 mají jen poloviční maximální rychlost obratu než RC FS_2 . Při nízkých ozářenostech rozhoduje o rychlosti fotosyntézy rozsah antény a maximální účinnost obou systémů bude stejná; P_{max} však bude poloviční pro FS_3 , která má poloviční rychlost obratu RC. Po-

dobně FS_1 a FS_3 nebo FS_2 a FS_4 se mohou lišit jen tím, že RC FS_4 mají poloviční účinnost v pohlcování excitonů z antény.

Zda v uvedených dvojnásobných případech jde o jednu či druhou možnost, lze většinou rozhodnout, pokud hodnoty rychlosti fotosyntézy vztáhneme na jednotkové množství chlorofylu ve fotosyntetické soustavě obsažené. Křivky ukazující závislost rychlosti fotosyntézy, vztažené na jednotkové množství chlorofylu, na ozáření, $^{chl}P(I)$, pro některé fotosyntetické soustavy z **obr. 6.1-3** a pro další varianty jsou na **Obr. 6.1-4**.

Z **Obr. 6.1-4** je zřejmé, že v tomto znázornění všechny soustavy, které mají stejně účinná RC, mají stejnou hodnotu η_{max} , bez ohledu na poměrnou velikost antény, ϕ_A . Soustavy s menšími anténami dosahují při nasycení vyšší rychlosti P_{max} na jednotku množství chlorofylu. Pokud při stejné struktuře fotosyntetické soustavy je účinnost RC poloviční, poklesnou všechny hodnoty na polovinu. Pokud je poloviční maximální rychlost obratu RC, zachovají se stejné hodnoty η_{max} , ale hodnoty P_{max} se sníží na polovinu.

Obrázek není ještě hotov

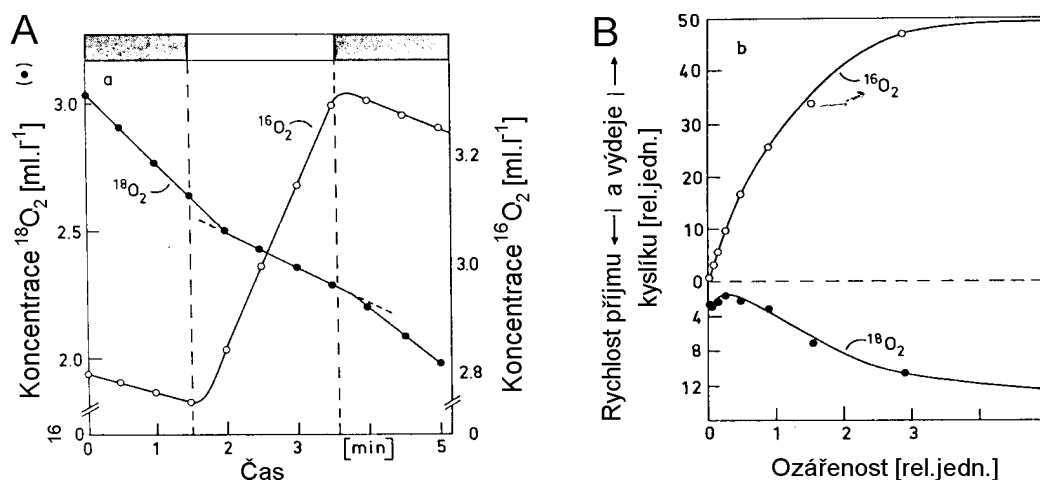
Obr. 6.1-5. Křivky znázorňující rychlost výměny kyslíku v populaci jednobuněčné zelené řasy *Chlorella* jako funkci ozáření. Křivky **a**, **b** a **c** patří populacím buněk v různých fázích buněčného cyklu. Liší se jednak výrazností Kokova jevu (produkty fotosyntézy brzdí dýchání v různých fázích cyklu s různou účinností) jednak sklonem křivky nad kompenzačním bodem (v průběhu buněčného cyklu se mění velikost antény příslušející jednomu reakčnímu centru). U křivky **c** je vyznačena hodnota kompenzační ozáření, I_k , a hodnoty úhrnné (P_g) a čisté (P_n) fotosyntézy.

Všechny tyto úvahy o tvaru kinetických křivek platí bez úprav pouze tehdy, jestliže jsou všechny prvky fotosyntetické soustavy vystaveny stejné ozáření. Tato podmínka je splněna jen, když uvažujeme soustavy s malou koncentrací chlorofylu pod jednotkou ozáření plochy. Neměla by přesáhnout $50 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$, což je množství, které v maximech absorpce chlorofylu pohltí 50 % dopadajícího záření. Střední absorpce pro bílé světlo tedy bude menší než 20 %. $50 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$ je desetkrát menší plošná koncentrace chlorofylu než jaká je průměrně v listech. Pro listy by se tedy základní vztahy (a rovnice uvedené dále) neměly používat bez úprav, které berou v úvahu částečné zastínění někte-

rych prvků soustavy. Přesto se často používají s tím, že hodnoty ozáření nejsou pak rovny hodnotám na povrchu listu, ale průměrné hodnotě v listu.

V mnoha případech se zjišťuje, že začátek křivky až ke kompenzačnímu bodu má větší sklon než její část nad kompenzačním bodem, že tedy v tomto úseku probíhá fotosyntéza s větší účinností. Tento závěr je jen částečně správný: nejde o vyšší účinnost vlastní fotosyntetické přeměny energie. Produkty fotochemické reakce fotosyntézy, zejména ATP, brzdí mitochondriální dýchání a tím činí fotosyntézu zdánlivě účinnější. Na tento jev poprvé upozornil B. Kok a proto se často nazývá Kokův jev nebo efekt. Na Obr. 6.1-6A jsou uvedeny výsledky měření, na nichž je Kokův jev patrný.

Brzdivý účinek záření na dýchání fotosyntetizujících buněk byl dokázán také přímo měřeními s pomocí izotopů kyslíku. Příklad je uveden na Obr. 6.1-6B.



Obr. 6.1-6. Snížení rychlosti dýchání při osvětlení buněk sinice *Anacystis nidulans*. Suspenze buněk byla umístěna v komůrce, z níž se přes membránu, propustnou pro plyny, odváděly vzorky plynu do hmotového spektrometru. Buňky byly suspendovány v roztoku připraveném z vody s obvyklým obsahem izotopů kyslíku, takže při fotosyntéze se vylučoval $^{16}\text{O}_2$. Suspenze se probublávala vzduchem se zvýšeným obsahem $^{18}\text{O}_2$, který se spotřebovával při dýchání. **A** - Záznam koncentrací $^{16}\text{O}_2$ a $^{18}\text{O}_2$ v komůrce ukazuje, že spotřeba kyslíku se během osvětlení zpomalila. **B** - rychlosti fotosyntézy a dýchání při různých ozářeních měřené hmotovým spektrometrem. Záření potlačuje dýchání jen při velmi nízkých ozářeních. Při vyšších ozářeních naopak dýchání stimuluje.

6.1.2 MATEMATICKÉ MODEL Y

Pro závislost rychlosti fotosyntézy na ozáření byla navržena celá řada matematických vyjádření (modelů), z nichž některé jsou dosti složité. Nejsou to většinou modely funkce, ale jen modely chování, které dávají nejlepší shodu s experimentálními výsledky. Na omezeních, která vedou k zakřivení saturační křivky fotosyntézy, se podílí tolik faktorů daných povahou rostliny a podmínkami, v nichž měříme, že žádná obecná rovnice nemůže existovat. Bude jiná pro jednobuněčnou řasu ve vodě, pro list vyšší rostliny ve vodě a pro list vyšší rostliny ve vzduchu. Pro list ve vzduchu se dále bude lišit podle anatomické struktury listu, podle povahy a uspořádání chloroplastů, ale také podle charakteru proudění vzduchu při povrchu listu. Spory o to, které matematické vyjádření vztahu mezi ozářeními a rychlostí fotosyntézy je nejvhodnější, mají smysl pouze tehdy, když se řeší jasně definovaná otázka na zcela určitém objektu.

Všechny dále uvedené rovnice také neberou v úvahu Kokův jev, který má na celkový vzhled a produkční význam křivky čisté fotosyntézy velmi malý vliv. Rovnice tedy popisují křivky, u nichž se účinnost fotosyntézy plynule snižuje již od nejmenších

hodnot ozáření. Pro srovnávání různých matematických modelů i pro zobrazení experimentálních výsledků je užitečné uvažovat hodnoty ozáření jako bezrozměrné. Toho se dosáhne jejich vydělením tzv. saturační konstantou, K_s , která má rozměr ozáření. Představu o její velikosti dává tato grafická operace (platí pouze pro rovnice uvedené dále): směrnici křivky v počátku protáhneme, až protne přímkou rovnoběžnou s osou ozáření, která udává strop nasycení (viz **Obr. 6.1-2**). Je to vlastně průsečík „Blackmanovských“ přímek. Hodnota ozáření, nad níž tento průsečík leží, je rovna K_s . Takto si můžeme udělat přibližnou představu o velikosti konstanty K_s z naměřených výsledků vyneseny do grafu. K přesnějšímu určení hodnoty této konstanty a také hodnoty maximální účinnosti, se kterou fotosyntéza pracuje při nízkých ozářeních, slouží grafické postupy. Různé počítačové programy dovolují dnes provést tento odhad pro zvolenou funkci a zadaná experimentální data velmi přesně.

Bezrozměrné hodnoty I/S , tedy ozáření dělené hodnotou saturační konstanty, budeme nazývat relativní ozáření a označovat symbolem φ . Je-li rychlost fotosyntézy znázorněna jako funkce φ , budou mít křivky aproximované touto funkcí vždy stejný tvar a to, s jakou účinností pracuje fotosyntéza při nízkých a při vysokých ozářeních, budou vyjadřovat jen hodnoty konstant P_{\max} a S .

Budeme tedy uvažovat obecně rychlost fotosyntézy jako nějakou funkci tohoto tvaru

$$P = P_{\max} \cdot f(\varphi) \quad (\text{rov. 6.1-2})$$

kde P je rychlost fotosyntézy, P_{\max} její maximální hodnota daná stropem nasycení za daných podmínek teploty a koncentrace CO_2 , a φ je relativní ozáření v jednotkách I/S . Nejčastěji užívané funkce pro $f(\varphi)$ jsou tyto:

$$f(\varphi) = \frac{\varphi}{1 + \varphi} \quad (\text{rov. 6.1-3})$$

odpovídá rovnici 6.1-1 a její použití může být zdůvodněno stejně jako v enzymové kinetice. Výhodou je tento racionální podklad a jednoduchost. Jejím zobrazením je křivka, která se někdy nazývá rovnoosá hyperbola. Ta však obvykle tvarově nesouhlasí s experimentálními křivkami. Tam je více faktorů omezujících maximální rychlost a proto křivky obvykle dospívají do nasycení rychleji nežli rovnoramenná hyperbola.

$$f(\varphi) = \frac{\varphi}{\sqrt[3]{1 + \varphi^3}} \quad (\text{rov. 6.1-4})$$

je modifikace rovnoosé hyperboly, která dovoluje upravovat rychlost přechodu od lineární části křivky k nasycení změnou parametru a . S jeho stoupající hodnotou se přechod stává rychlejší, až při vysokých hodnotách a se křivka podobá protínajícím se křivkám, jak ukazuje **Obr. 6.1-7**.

Pro tuto přizpůsobivost se rovnice hojně používá a parametru a se velmi často přisuzuje hodnota 2. Rovnice pak vypadá takto

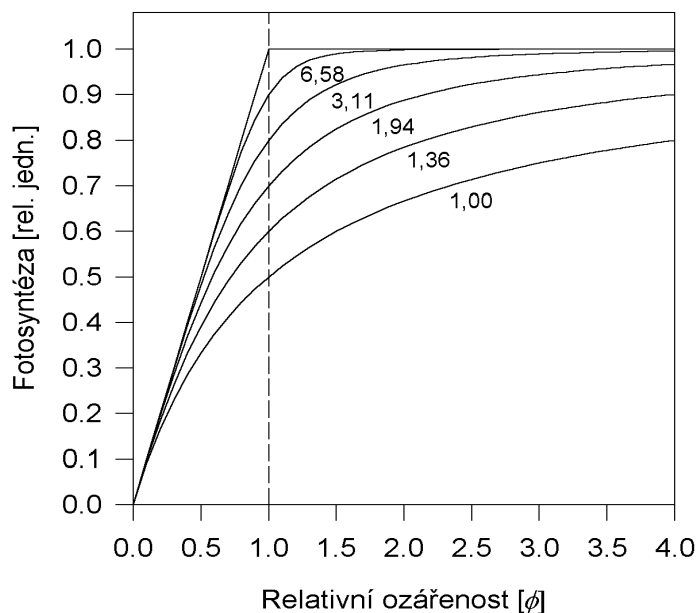
$$f(\varphi) = \frac{\varphi}{\sqrt{1 + \varphi^2}} \quad (\text{rov. 6.1-5})$$

a tvar křivky, kterou určuje, souhlasí obvykle dobře s výsledky měření.

Tvarově téměř shodné křivky jako předchozí model dává exponenciála,

$$f(\varphi) = 1 - e^{-\varphi} \quad (\text{rov. 6.1-6});$$

obvykle se nedá rozhodnout, která ze dvou předcházejících rovnic lépe vyhovuje pokusným výsledkům.



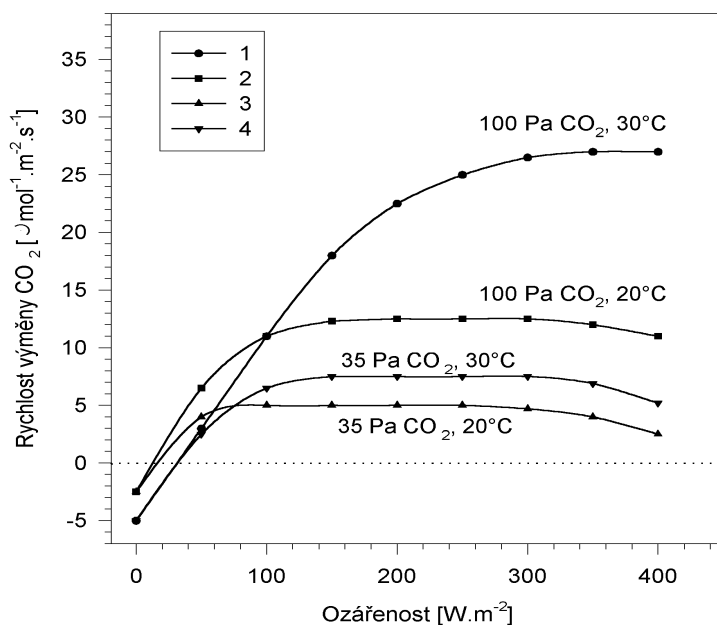
Obr. 6.1-7. Změna tvaru křivky znázorňující rov. 6.1-4 se změnou hodnoty parametru a . Nejčastěji pokusně zjištěné hodnoty nejlépe vystihuje rovnice, v níž a má hodnotu okolo 2. Takový tvar mají např. křivky závislosti P na ϕ u fotosyntetických mikroorganismů v řídké suspensi, je-li kultura dobře zásobena CO_2 a měříme-li blízko optimální teploty. Tam, kde rychlost fotosyntézy výrazně omezují difuzní pochody, např. v listech při nízké koncentraci CO_2 v okolní atmosféře mají křivky rychlejší přechod z „lineární“ do „nasyčené“ větve a popisují je rovnice s vyššími hodnotami a .

Jemné úpravy tvaru křivky pomocí parametru q dovoluje rovnice

$$f(\varphi) = \frac{\varphi + 1 - \sqrt{(\varphi + 1)^2 - 4q\varphi}}{2q} \quad (\text{rov. 6.1-7})$$

ale většinou jsou výsledky víceméně shodné s předchozími dvěma modely. q je empirický parametr, jehož hodnota vyplyne z měření, obvykle je blízka 0,85.

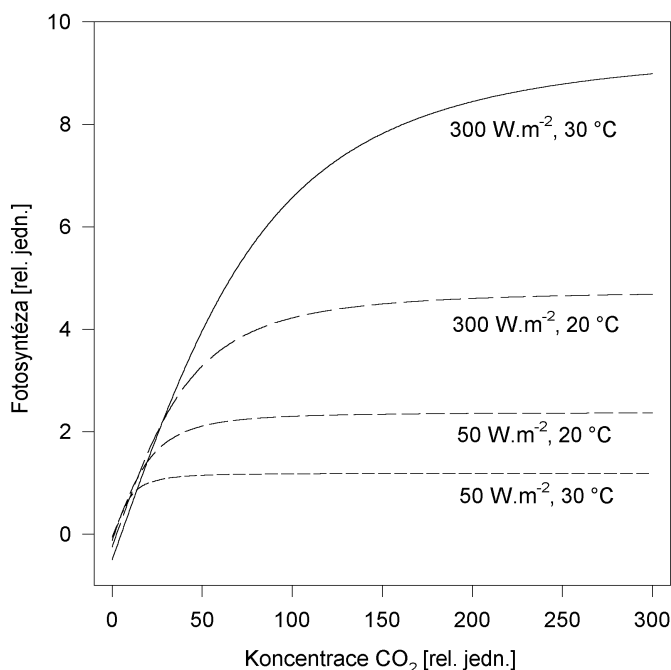
Maximální rychlost fotosyntézy je dána na jedné straně charakteristickými časy práce membránových přenašečů elektronů a enzymů obstarávajících asimilaci CO_2 a na druhé straně rychlostí přísunu konečného substrátu, tj. CO_2 . Proto se strop, k němuž se světelná křivka blíží při vysokých ozářenítech, zvyšuje s teplotou a s obsahem CO_2 v prostředí, jak je znázorněno na **Obr. 6.1-8** pro dvě teploty a dvě koncentrace CO_2 .



Obr. 6.1-8. Křivky závislosti $P = f(I)_{T, \text{CO}_2}$ pro dvě hodnoty $p\text{CO}_2$ a dvě teploty. Předpokládá se, že jde o list rostliny C3 (rozdíly charakterizující rostliny C4, viz v **Obr. 6.1-11**) Při 30 °C je dýchání vyšší, nežli při 20 °C, proto křivka začíná níže. Také η_{max} této křivky je o něco nižší, poněvadž η stejně jako P_{max} snižuje fotorespirace, která je při vyšší teplotě větším podílem z celkové aktivity enzymu RUBISCO. Vyšší dýchání a fotorespirace způsobují, že P_{max} při 30 °C je pro 35 Pa CO_2 jen o málo vyšší než při 20 °C. Při 100 Pa CO_2 tomu tak není, fotorespirace je menším podílem P .

6.1.3 ZÁVISLOST NA KONCENTRACI OXIDU UHLIČITÉHO

Obdobně můžeme měřit závislost P na $[CO_2]$ při různých ozářenostech a teplotách a dostaneme křivky podobné jako jsou na **Obr. 6.1-8**. Rychlost fotosyntézy jako funkce koncentrace oxidu uhličitého je také křivočará závislost s nasycením. Pro její matematický popis se používá nejčastěji některé modifikace rovnice Michaelise a Mentenové (např. rov. 6.1-5). Její tvar určují opět hodnota P_{max} , tedy „strop“, ke kterému se křivka asymptoticky blíží, a hodnota K_c , koncentrace oxidu uhličitého, při níž rychlost fotosyntézy dosahuje jistého zlomku hodnoty P_{max} .



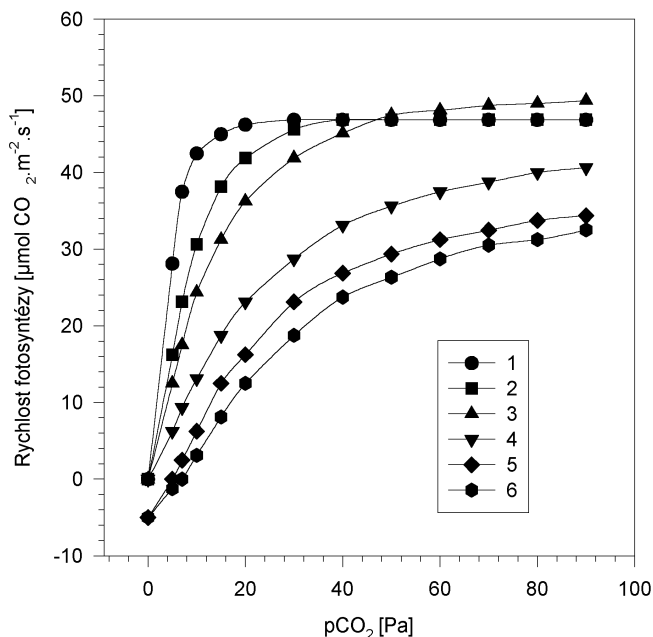
Obr. 6.1-9. Křivky závislosti $P = f(pCO_2)_{T,I}$ pro dvě hodnoty ozářenosti a dvě teploty. Data byla vzata z měření na populaci zelené řasy *Chlorella* pěstované v laboratoři, podobné výsledky by se získaly s listem rostliny C3. Rozdíly charakterizující rostliny C4 viz **Obr. 6.1-11**. Při 30 °C jsou dýchání i fotorespirace rychlejší, než při 20 °C a proto při nízké ozářenosti (když je fotosyntéza omezena příkonem záření) je její rychlost i při nasycení CO_2 nižší než při 20 °C.

Na **Obr. 6.1-9** je znázorněna závislost fotosyntézy na koncentraci CO_2 tak, že osa x je položena do nulové hodnoty výměny plynů. Při takovém zobrazení můžeme na křivkách $P = f(c_{CO_2})_{I,T}$ podobně jako na křivce $P = f(I)_{c,T}$ nalézt

bod, v němž je výměna CO_2 s prostředím nulová, tj. kde fotosyntetická spotřeba CO_2 právě kompenzuje jeho výdej dýcháním. Tato koncentrace CO_2 se nazývá kompenzační a obvykle se označuje Γ . U křivek $P = f(c_{CO_2})_{I,T}$ a u hodnot Γ , které se týkají listů, je třeba vždy rozlišovat, zda se uvažují hodnoty koncentrace CO_2 v intercelulárních prostorech uvnitř listu, nebo v atmosféře obklopující list.

Hodnota Γ a tvar křivek $P = f(c_{CO_2})_{I,T}$ se významně liší u C3 a C4 rostlin (**Obr. 6.1-10**). Je to dáno téměř úplným potlačením fotorespirace a vysokou afinitou PEP-karboxylasy k CO_2 (viz Kap. 5.). Velmi nízká hodnota K_M karboxylačního enzymu má za následek, že křivky $P = f(c_{CO_2})_{I,T}$ vynášené proti koncentraci CO_2 uvnitř listu začínají stoupat od nulové koncentrace CO_2 , neboť veškerý dýcháním uvolňovaný CO_2 se i při slabém osvětlení ihned fotosyntézou pohltí. Γ je tedy blízké 0, jde-li o c_{CO_2} uvnitř listu a asi 5 Pa pro c_{CO_2} v atmosféře. Vysoká karboxylační účinnost se projeví strmým stoupáním počáteční části křivky a jejím přechodem k nasycení při velmi nízkých hodnotách c_{CO_2} . Vzhledem k poměrně vysoké hodnotě K_M RUBISCO začíná křivka pro C3 rostliny u hodnot dýchání a stoupá s významně menším sklonem. Hodnoty Γ pro C3 rostliny se pohybují mezi 30 a 70 Pa ve vnější atmosféře. Fotorespirace se u C3 rostlin projevuje snížením rychlosti fotosyntézy, které je výraznější (je větším podílem potenciální rychlosti fotosyntézy) při nižších koncentracích CO_2 , než při vyšších; při pCO_2 , které nasytí karboxylační reakci, snižuje PR fotosyntézu asi o 1/3. To mů-

žeme posoudit, jestliže pro týž list naměříme rychlosti fotosyntézy při velmi nízkém parciálním tlaku kyslíku (1 kPa), kdy je fotorespirace téměř úplně potlačena.



Obr. 6.1-10. Křivky závislosti $P = f(p\text{CO}_2)_{T,I}$ pro C3 a C4 rostlinu. Předpokládá se teplota optimální pro C3 rostlinu, maximum fotosyntézy pro C4 rostlinu může být o 10 °C výše. Pro křivky 1, 3, 4 a 5 udává stupnice hodnoty $p\text{CO}_2$ v mezibuněčných prostorech listu; pro křivky 2 a 3 jsou to hodnoty $p\text{CO}_2$ v atmosféře kolem listu. 1 a 2 - křivky pro list C4 rostliny; jejich tvar nezávisí na koncentraci kyslíku. 3 - závislost pro list C3 rostliny při 1 kPa O_2 , kdy je fotorespirace potlačena. 4 - P_g pro list C3 rostliny při 21 kPa O_2 ; rozdíl mezi 3 a 4 je rychlost fotorespirace. 5 - táž křivka jako 4 ve stupnici, kde osa souřadnic je položena v nule výměny plynů. Směrnice křivek $P = f(c\text{CO}_2)_{I,T}$ v počátku se nazývá karboxylační účinnost; je pro C3 rostliny okolo 1, pro C4 okolo 6 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}(\text{CO}_2)$.

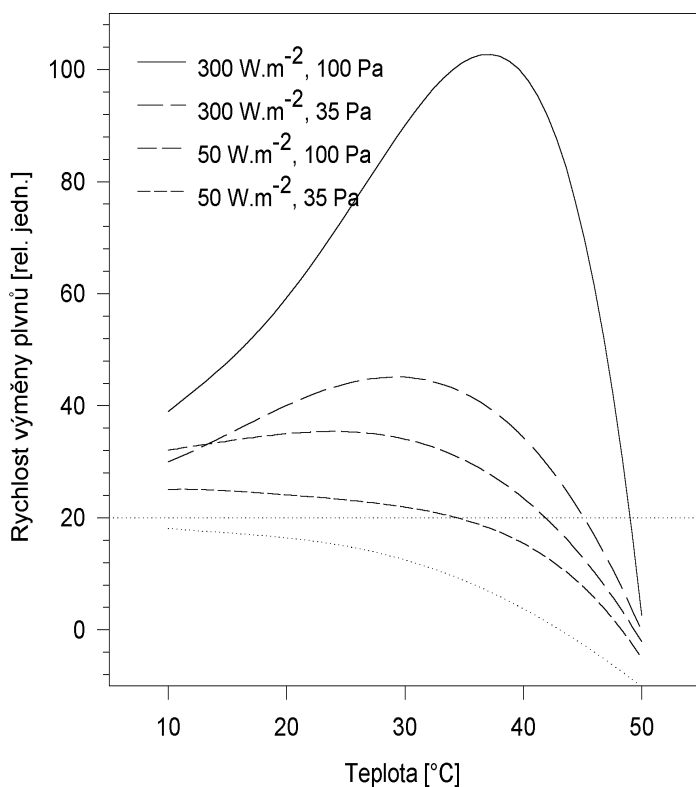
Rozdíly mezi C3 a C4 rostlinami se projevují také v charakteru křivek, zobrazujících závislost rychlosti fotosyntézy na ozáření (viz **Obr. 6.1-11**). Jsou důsledkem těchto skutečností, které způsobují rozdíly mezi křivkami $P = f(c\text{CO}_2)_{I,T}$. Také zde rychlost fotosyntézy je u C3 rostliny při všech ozářeních vyšší, jestliže je list v atmosféře s velmi nízkým $p\text{O}_2$ nebo sytícím $p\text{CO}_2$.

Obrázek není zatím dokončen

Obr. 6.1-11. Schéma ukazující rozdíl v závislosti rychlosti fotosyntézy na ozáření pro list C3 a C4 rostliny. List C4 rostliny má menší η_{max} než list C3 rostliny a jeho křivka má v počátku menší sklon, tedy také vyšší hodnotu kompenzační ozáření. Při vysokých ozářeních však dosahuje C4 list vyšších rychlostí fotosyntézy než C3 list, jehož fotorespirace je při vyšších ozářeních větším podílem fotosyntézy, neboť parciální tlak CO_2 uvnitř listu se snižuje s rostoucí rychlostí fotosyntézy.

6.1.4 ZÁVISLOST NA TEPLOTĚ

Naměřená data můžeme také vynášet tak, že dostaneme křivky závislosti rychlosti fotosyntézy na teplotě při stálé ozáření a koncentraci CO_2 . Příklad je uveden na **Obr. 6.1-12**. Se stoupající teplotou rychlost fotosyntézy roste, při vyšších teplotách se však přírůstky rychlosti zmenšují, křivka vytvoří maximum a nakonec začne rychlost fotosyntézy klesat. Pokles začne již při teplotách, které ještě nepoškozují fotosyntetický aparát, ale při ještě vyšších teplotách je významnou složkou poklesu také narušení normálního uspořádání fotosyntetického aparátu včetně denaturace bílkovin. Při těchto teplotách se rychlost fotosyntézy snižuje s časem tou měrou, jak postupuje narušení fotosyntetického aparátu. Tvar křivky se tedy také mění s časem, po něž je fotosyntetická soustava vystavena vysoké teplotě. Všeobecně bylo interpretaci a matematickému popisu teplotních křivek věnováno méně úsilí než rozboru závislosti fotosyntézy na ozáření a na koncentraci CO_2 . U všech částí křivky jsou otázky, které dosud nebyly uspokojivě nebo jednoznačně vysvětleny.



Obr. 6.1-12. Křivky závislosti $P = f(T)_{I, \text{CO}_2}$ pro dvě úrovně ozáření a dvě hodnoty $p\text{CO}_2$. Předpokládá se zde opět rostlina C3, rozdíl v závislosti mezi rostlinou C3 a C4 je na **Obr. 6.1-15**. Je-li rychlost fotosyntézy omezena nízkou ozářeností a nízkým $p\text{CO}_2$ je celý průběh křivky určován hlavně rychlostí dýchání, která s teplotou roste (nejdolejší tečkovaná křivka). Exponenciální vzestup alespoň části křivky se projevuje jen při nasycení fotosyntézy zářením a CO_2 . Při teplotách nad 40°C se na poklesu fotosyntézy podílí i pochody, které narušují strukturu a tím i funkci membránových struktur a bílkovinných molekul enzymů.

Rychlost chemických reakcí, včetně biochemických reakcí katalyzovaných enzymy, je exponenciální funkcí teploty. Je to dáno tím, že s teplotou exponenciálně roste

podíl molekul v Maxwell-Boltzmanově rozdělení, jejichž kinetická energie překračuje hodnotu aktivační energie reakce. Původně empirické pravidlo, které formuloval van't Hoff rovnicí

$$v = A \times e^{kT} \quad (\text{rov. 6.1-8})$$

kde v je rychlost reakce [$\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$], A a k jsou konstanty a T je absolutní teplota [K], změnil Arrhenius na vztah, který dává lepší shodu s experimentálními výsledky a to

$$v = A \times e^{-\frac{E_a}{RT}} \quad (\text{rov. 6.1-9})$$

častěji používanou v logaritmované formě

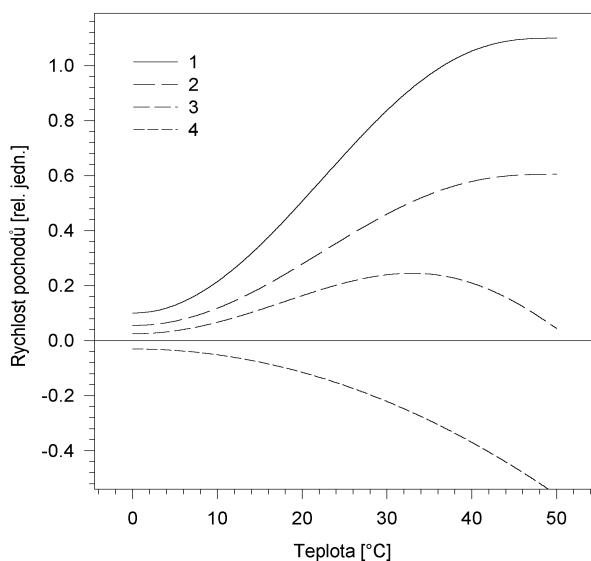
$$\ln v = \ln A - \frac{E_a}{RT} \quad (\text{rov. 6.1-10})$$

V této rovnici má obvykle v význam rychlostní konstanty, a E_a [$\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}$] je hodnota aktivační energie reakce, kterou lze z měření teplotní závislosti reakce spočítat.

Vzestupné rameno teplotní křivky by tedy měla být exponenciála, jak tomu také někdy skutečně je. Velmi často se však křivka od tohoto průběhu odchyľuje již při nižších teplotách (jak je tomu na **Obr. 6.1-12**) a vždy se začne odchyľovat při vyšších teplotách, když vytváří maximum. Formálně toto vypřimování znamená, že se v Arrheniově rovnici zmenšuje hodnota aktivační energie, která je v maximu nulová. Ve skutečnosti je tento průběh ale způsoben dvěma okolnostmi:

(1) Se stoupající teplotou začne být fotosyntéza limitována pochody, které jsou méně závislé na teplotě než biochemické reakce. Takovým pochodem je např. difuze. Mezi dílčími pochody fotosyntézy jsou rychlosti difuze omezeny nejprve pohyby membránových přenašečů elektronů: chinonů uvnitř membrány, cytochromu c nebo plastocyaninu v roztoku při jednom povrchu membrány a feredoxinu při druhém povrchu. Difuze zprostředkuje dále spojení mezi membránou a Calvinovým cyklem, pokud jde o dodávku $\text{NADPH} + \text{H}^+$ a ATP . Difuzí se do chloroplastu dostává konečně také CO_2 , jenž může být při vyšších teplotách hlavním činitelem omezujícím rychlost celého souboru reakcí.

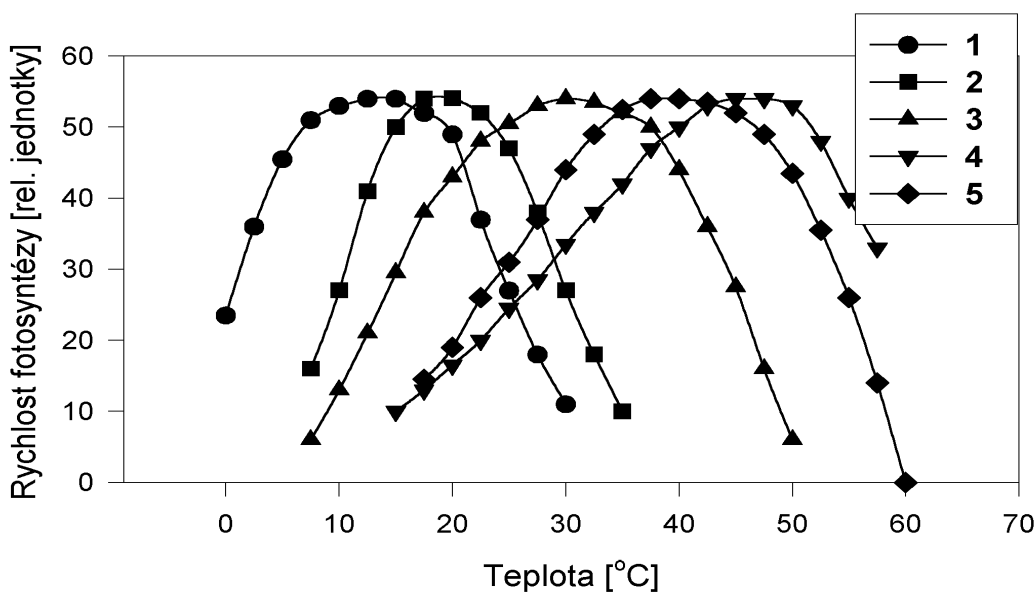
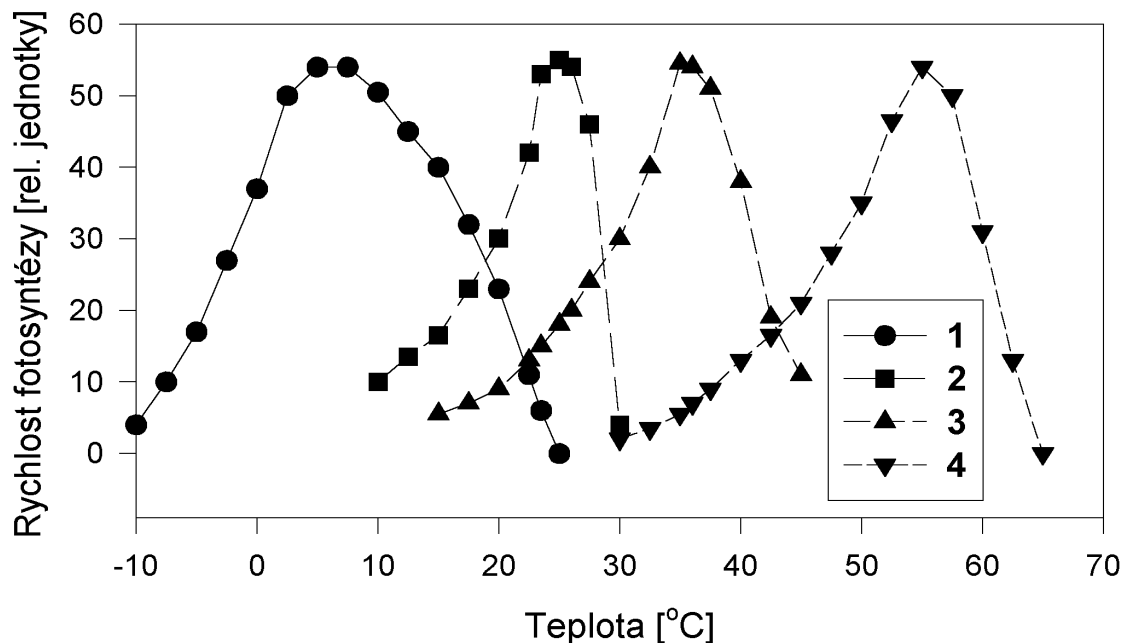
(2) Se stoupající teplotou se urychlují pochody vedoucí k výměně plynů opačného směru. U C_3 rostlin se tak silně uplatňuje fotorespirace, jelikož poměr oxygenasové aktivity RUBISCO k aktivitě karboxylační roste s teplotou (viz Kap. 5.). S teplotou ale také roste rychlost mitochondriálního dýchání a ten podíl fotosyntézou přeměněné energie, který se spolu s dýcháním využije na syntetické udržovací a opravné pochody. Rychlost těchto pochodů stoupá s teplotou i poté, co fotosyntéza narazí na difuzní omezení.



Obr. 6.1-13. Schématické znázornění teplotní závislosti rychlostí hlavních pochodů, které určují rychlost čisté fotosyntézy. Rychlost všech zářením poháněných pochodů (1) stoupá nejprve exponenciálně, ale při vyšších teplotách ji omezují difuzní pochody a křivka se sklápí do směru souběžného s osou x . Rychlost fotorespirace (PR , rozdíl mezi 1 a 2) se stává se stoupající teplotou větším podílem z (1) a určuje průběh hrubé fotosyntézy P_g . Rychlost mitochondriálního dýchání, R , roste exponenciálně do vyšších teplot než rychlost fotosyntézy. Odečtením R od P_g se dostává P_n . Při nejvyšších teplotách se dále projevuje brzdící účinek způsobený poškozením membrán a bílko-

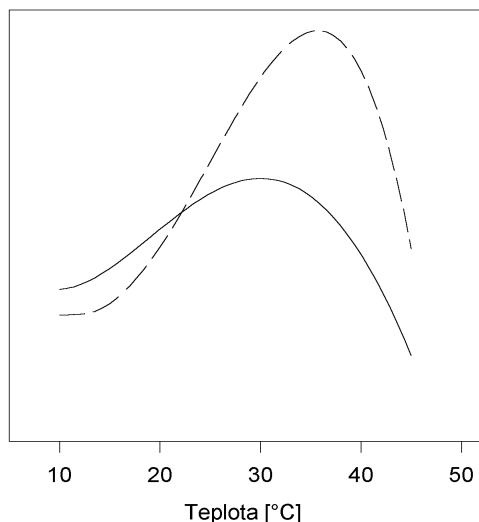
vin.

Na Obr. 6.1-13 je velmi zjednodušeně znázorněno, jak si lze představovat vznik tvaru teplotních křivek s maximem u C3 rostliny. Je na něm vidět, jak odečítáním fotorespirace a dýchání (jejichž rychlosti rostou s teplotou) od P_g , se ztrácí exponenciální charakter stoupajícího ramena teplotní křivky pro P_n . Tak také vzniká pro P_n široké maximum, jehož střední teplota je nižší než maximální teplota dosahovaná úhrnem všech fotosyntetických pochodů (křivka 1).



Obr. 6.1-14. Teplotní závislosti rychlosti čisté fotosyntézy pro různé rostliny. **A** - Fotosyntetické mikroorganismy, lišejníky a mechory: 1 - tundrový mech *Rhacomitrium lanuginosum*; 2 - arkticko- alpský lišejník *Centraria nivalis*; 3 - zelená jednobuněčná řasa *Chlorella*, kmen s optimem kolem 25 °C; 4 - zelená jednobuněčná řasa *Chlorella*, kmen s optimem kolem 40 °C; 5 - termofilní sinice *Synechococcus elongatus*. **B** - vyšší cévnaté rostliny: 1 - arkticko-alpská rostlina *Oxyria digyna*; 2 - brambor, velmi podobnou křivku se stejným optimem, ale trochu širší (protíná úroveň 50 % P_{max} při 5 °C a při 35 °C) má pšenice; 3 - rýže; 4 - čirok (*Sorghum vulgare*); 5 - pouštní C4 rostlina *Tidestromia oblongifolia*. Rychlosti fotosyntézy jsou uvedeny v procentech P_{max} , sama maxima se s teplotou výrazně mění, přibližně tak, jak ukazuje čárkovaná křivka procházející všemi teplotami. Ta není zcela exponenciální, poněvadž maximální rychlosti u různých rostlin se přizpůsobují podmínkám stanoviště.

V **Obr. 6.1-14** se odráží charakteristické rozdíly ve tvaru teplotních křivek mezi rostlinami typu C3 a C4. Ty jsou schématicky vyčteny v **Obr. 6.1-15** a vyplývají z nepřítomnosti fotorespirace a vysoké karboxylační účinnosti u C4 rostlin. Tyto vlastnosti umožňují C4 rostlinám asimilovat CO₂ s dobrou účinností při vyšších teplotách. Dávají jim výhodu pro růst na silně osluněných suchých stanovištích také nepřímo: vysoká karboxylační účinnost dovoluje účinnou fotosyntézu i při nízkých koncentracích CO₂ v mezibuněčných prostorách listu, tedy i při částečně přivřených průduších. Tím se omezuje výpar vody transpirací a tak usnadňuje existence na horkých slunných stanovištích. Ve stepích a (polo)pouštích často dominují C4 rostliny.



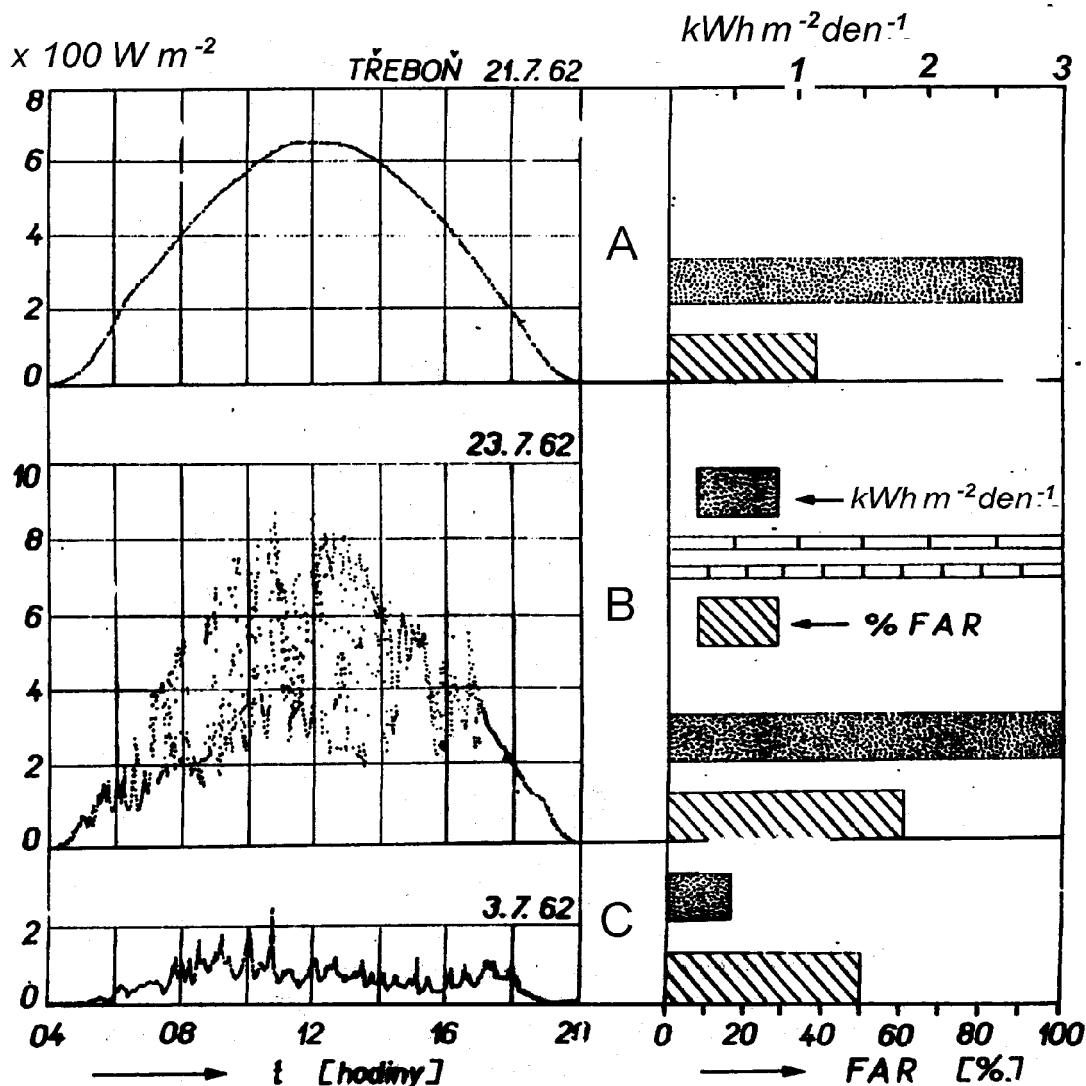
Obr. 6.1-15. Křivky ukazující obecný rozdíl tvaru závislosti $P = f(T)_{I,CO_2}$ u listů C3 a C4 rostliny, které asimilují CO₂ z atmosféry s 35 Pa CO₂. U C3 rostliny snižuje při vyšších teplotách fotorespirace výrazně rychlost čisté fotosyntézy a spolu s mitochondriálním dýcháním se podílí na jejím poklesu. Maximum křivky proto leží asi 10 °C níže než maximum u C4 rostlin a je nižší. U C4 rostlin je fotorespirace potlačena a také všechno dýcháním uvolněný CO₂ se účinně znovu svazuje. Proto fotosyntéza klesá, až když se dosáhne teplot porušujících fotosyntetický aparát. Při nižších teplotách jsou C3 rostliny často výkonnější, neboť C4 fotosyntéza je energeticky náročnější (2 ATP navíc na redukci 1 molekuly CO₂) a tedy méně účinná. C4 rostliny jsou také obvykle celkově přizpůsobeny vyšším teplotám a jejich enzymy jsou při nižších teplotách méně aktivní.

6.2 PRŮMĚRNÉ ÚČINNOSTI A RYCHLOSTI FOTOSYNTÉZY

6.2.1 SLUNEČNÍ ZÁŘENÍ

Sluneční záření dopadající na jednotku zemského povrchu za jednotku času je velmi proměnlivá hodnota. Poněvadž se Země otáčí kolem své osy s denní periodou a obíhá kolem slunce s roční periodou, osciluje ozáření zemského povrchu na kterémkoli místě s oběma těmito periodami (**Obr. 6.2-1** a **Obr. 6.2-2**). Proto denní úhrny ozáření v daném ročním období nebo za celý rok můžeme charakterizovat jen průměrnými čísly, která mnohdy nemají skutečný význam a lépe je doplnit je údajem o mezích, v nichž tyto hodnoty kolísají. K pravidelným oscilacím, daným pohyby Země, přistupují ještě vlivy proměnlivé oblačnosti, kterou můžeme v obecných úvahách opět posuzovat podle průměrných hodnot, ale pro jakýkoli konkrétní případ ji nelze s jistotou předpovědět. Výrazný vliv oblačnosti ukazuje **Obr. 6.2-1**.

Pro další obecné úvahy budeme uvažovat průměrné hodnoty denního ozáření a denního chodu ozáření (informační hodnoty viz **Obr. 6.2-1** a **Obr. 6.2-2**), které lze najít v různých publikacích. Maximální hodnoty i roční průměry denního ozáření se mění podle polohy místa na zemské kouli pravidelně se zeměpisnou šířkou a k tomu nepravidelně podle klimatických podmínek, především oblačnosti. Existují také podrobné mapy těchto hodnot pro celý zemský povrch.

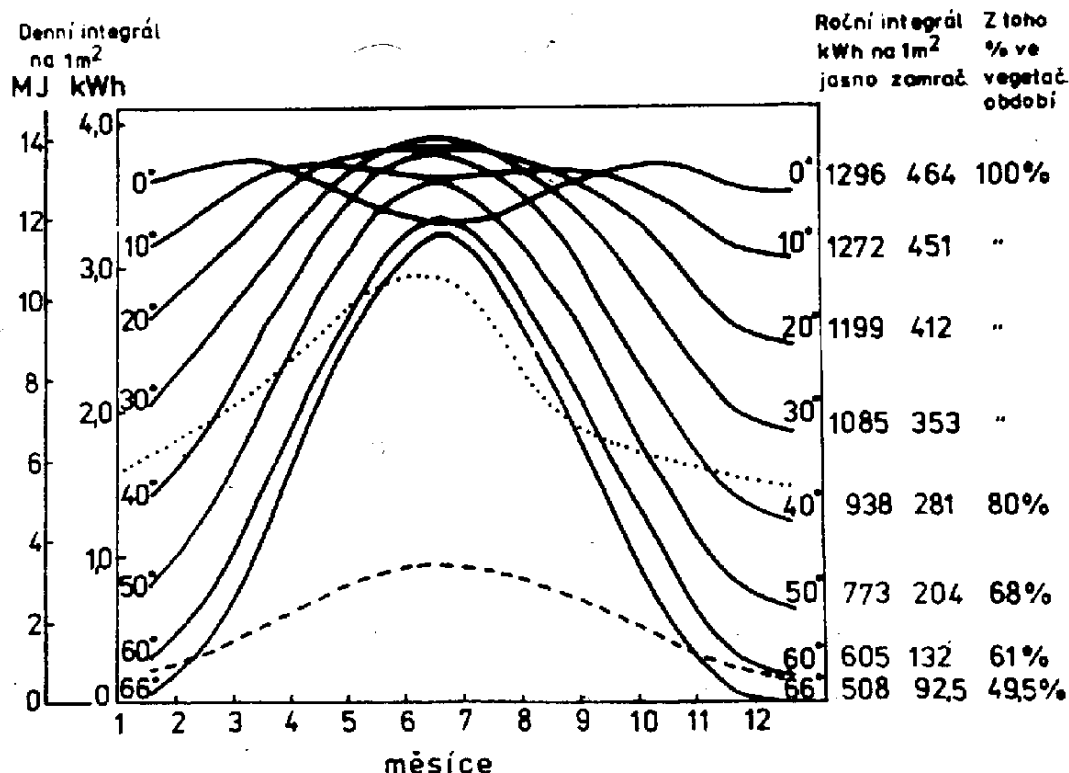


Obr. 6.2-1. Denní průběhy dopadajícího záření ve $W \cdot m^{-2}$ za jasného letního dne (A), oblačného letního dne (B) a zataženého dne (C). Při roztroušené oblačnosti přesahují maximální hodnoty dopadajícího záření hodnoty pozorované při jasné obloze, protože se v některých okamžicích sčítá tok přímého slunečního záření se zářením odraženým od mraků. Na pravé straně jsou denní úhrny dopadlého záření a podíl fotosynteticky účinné části v něm. Tento podíl je největší při rozptýlené oblačnosti.

6.2.2 MAXIMÁLNÍ ÚČINNOSTI FOTOSYNTÉZY A RŮSTU

Z toho, co je dnes známo o mechanismu fotosyntézy a z měření účinnosti jednotlivých dílčích reakcí přenosu elektronů i biochemických, vyplývá tato úvaha o nejvyšší možné účinnosti fotosyntézy:

Uvažujeme děje, které vedou k uvolnění jedné molekuly kyslíku a přeměně jedné molekuly CO_2 . Teoretický nejmenší počet kvant pro tyto děje potřebný je 8, při měřeních se však nejčastěji nalézají skutečné hodnoty 10 až 12 kvant a tak zde budeme počítat s hodnotou o 50 % vyšší než nezbytné minimum (tedy 12 kvant), jako s hodnotou obvyklou. Stechiometrie počtu potřebných vodíků na redukci CO_2 se ovšem nemění, ale může se měnit počet e^- , potřebných na přesun jednoho protonu přes membránu a počet H^+ , které se spotřebují na syntézu jednoho ATP.



Obr. 6.2-2. Roční průběhy hodnot průměrného denního příkonu fotosynteticky účinného záření na jednotku zemského povrchu v různých zeměpisných šířkách severní polokoule. Stupnice vlevo jsou obě pro dny s jasnou oblohou. Vpravo jsou uvedeny roční úhrny záření při jasné a zatažené obloze. Čárkovaná čára - hodnoty dopadajícího záření pro 50° s.š. při zatažené obloze. Tečkované čára protíná jednotlivé křivky v bodech označujících hranice vegetačního období. Hodnoty vypočetl Dr. J.Simmer.

Produkty membránových pochodů potřebné pro redukci jedné molekuly CO₂ a pro uvolnění jedné molekuly kyslíku jsou 2 NADPH + H⁺ a 3 ATP. Mezi normálním oxidoredukčním potenciálem oxidace vody 2H₂O / O₂ + 4H⁺ + 4e, který je E' = + 0,82 V a potenciálem E' = -0,32 V pro oxidoredukční pár NADPH + H⁺ / NADP⁺ je rozpětí 1,14 V. Tomu pro jeden mol přenesených elektronů odpovídá rozdíl volné energie ΔG' = 96,5 x 1,14 kJ a rozpětí překonají čtyři elektrony. Celkem se tedy nahromadí 96,5 x 1,14 x 4 = 440 kJ. K tomu je třeba ještě přičíst energii uloženou ve třech molech ATP a to je přibližně 3 x 50 kJ.mol⁻¹, takže úhrnem se v těchto membránových pochodech nahromadí asi 590 kJ. Energie obsažená v prvním stálém produktu fotosyntézy, tj. sacharidu je 470 kJ na jednouhlíkový článek sacharidu {CH₂O}. Dále můžeme uvažovat, že se pro reakci využije červené světlo s vlnovou délkou 680 nm (která je ještě velmi účinně absorbována). Jeho fotony nesou 176 kJ.E⁻¹ (kJ.mol⁻¹ kvant) nebo světlo bílé, jehož energii na Einstein odhadneme podle energie světla zeleného s vlnovou délkou 520 nm, tj. 230 kJ.E⁻¹. Účinnosti přeměny pro různé varianty jsou pak uvedeny v **Tabulce 6.2-1**.

Pro měřeními dobře podložený průměrný počet kvant, tj. 12, a zelené světlo tedy docházíme k hodnotě pro nejvyšší možnou účinnost přeměny energie v základním fotosyntetickém pochodu okolo 17 %. Takové hodnoty (i o něco vyšší) se naměřily vyjimečně a vždy za podmínek, kdy fotosyntéza byla omezena jen příkonem záření (tj. ozářenost byla velmi nízká) a všechny ostatní podmínky (především koncentrace CO₂) byly optimální. Jakmile se přejde k vyšším ozářenostem, začne se projevovat pokles účinnosti daný "světelným nasycením" fotosyntézy.

Tabulka 6.2-1. Nejvyšší možné účinnosti přeměny zářivé energie v chemickou za různých podmínek pro průběh fotochemických reakcí. Vypočtené hodnoty jsou zaokrouhleny na celá čísla.

Počet kvant	Vlnová délka	Energie kvant	Účinnost přeměny v % pro produkt	
			2(NADPH+H ⁺) + 3ATP	{HCOH}
8	680	1408	43	33
8	520	1840	33	25
12	680	2112	28	22
12	520	2760	22	17

U listů vyšších rostlin provozujících fotosyntézu ve vzduchu se začíná nasycení projevovat při poměrně nízkých ozářeních (okolo $500 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), poněvadž koncentrace CO_2 ve vzduchu zdaleka nepostačuje pro plnou rychlost karboxylačních reakcí. Proto je fotosyntéza listů při průměrných ozářeních vždy souběžně limitována také koncentrací CO_2 . O kolik se sníží účinnost využití zářivé energie, to je (zhruba řečeno) přímo úměrné tomu, kolikrát je překročeno nasycení fotosyntézy. V jednoduchém Blackmanově modelu je prostě všechno záření pohlcené nad prahem nasycení ztraceno. V průměru za vegetační sezonu dopadne asi polovina z úhrnu záření v hustotách toku fotonů převyšujících nasycení fotosyntézy světlem a maximální hodnoty ozáření dosahují čtyřnásobku až pětinašobku saturační hodnoty. Z celkového rozdělení dopadlých hustot toku fotonů fotosynteticky účinných vlnových délek plyne, že průměrné snížení účinnosti bude odpovídat faktoru 0,5 a maximální hodnoty účinnosti fotosyntézy v reálných podmínkách budou tedy $17\% \times 0,5$, tedy přibližně 8 %.

Tyto hodnoty se obvykle označují jako hrubá fotosyntéza (gross photosynthesis). Jako čistá fotosyntéza (net photosynthesis) se označují hodnoty rychlosti fotosyntézy zmenšené o hodnotu rychlosti souběžně s fotosyntézou probíhajícího dýchání fotosyntetického pletiva, která obvykle činí okolo 10 % z rychlosti fotosyntézy. Tato korekce ovšem silně závisí na typu listu, o nějž jde, a na jeho vývojovém stadiu. U rostoucích listů a těch, které ještě dotvářejí svůj fotosyntetický aparát je vyšší. Měříme-li rychlost fotosyntézy suspense jednobuněčných řas musíme obvykle počítat s tím, že u nich během měření probíhají pochody růstu, které spotřebovávají energii a korekce pro nalezení čisté fotosyntézy bude ještě větší. Totéž platí, když měříme fotosyntetickou produkci sušiny u vyšší rostliny za delší období, např. několik dnů. Musíme pak uvažovat růst rostliny, na který se produkty fotosyntézy používají, přetvářejí se s účinností asi 50 %. Tímto faktorem budou tedy sníženy hodnoty fotosyntetické produkce.

U jednobuněčných řas je celý organismus fotosyntetickým orgánem. U vyšších rostlin vztahujeme fotosyntetickou produkci obvykle na jednotku plochy listu. Hodnoty produkce fotosyntézy za delší období udáváme jako čistý výkon fotosyntézy (net assimilation rate, symbol NAR). Je to počet gramů sušiny vytvořené 1 m^2 listové plochy za den, tedy hodnoty s rozměrem $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$.

6.2.3 SKUTEČNÉ RYCHLOSTI FOTOSYNTÉZY A HODNOTY FOTOSYNTÉZY. SPECIFICKÁ RYCHLOST RŮSTU

K základním hodnotám průměrných rychlostí fotosyntézy, vztaženým na různé základy, vedou tyto úvahy:

Zvolíme za průměrnou hodnotu ozáření $1000 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($= 200 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$) a účinnost přeměny záření 5 %. Obsah energie v jednouhlíkovém článku sacharidu $\{\text{CH}_2\text{O}\}$ je $470 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$ (nebo $15,6 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ sacharidu). Rychlost fotosyntézy bude

$$200 [\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}] \times 0,05 : 470000 [\text{J mol}^{-1}] = 21,3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$$

přičemž μmol platí jak pro CO_2 pohlcený, tak pro $\{\text{CH}_2\text{O}\}$ vzniklý. Rychlost můžeme také vyjádřit v jiných jednotkách, např. v $\text{g}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, což bude

$$21,3 [\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}] \times [44 [\mu\text{g} \cdot \mu\text{mol}^{-1}] \times 3600 [\text{s} \cdot \text{h}^{-1}]] = 3,37 \text{ g}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$$

Počítáme-li průměrnou hodnotu molekulové hmotnosti sušiny na jeden uhlík 30, pak produkce sušiny při této rychlosti bude $2,3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Tyto hodnoty odpovídají průměrným hodnotám z nejrůznějších měření. Zhruba také dobře souhlasí s údaji o fotochemické aktivitě izolovaných thylakoidů. Velmi dobré rychlosti naměřené pro Hillovu reakci nebo pro reakce fotosystému I jsou

$$400 \mu\text{mol}(e^-) \cdot \text{mg}^{-1}(\text{Chl}) \cdot \text{h}^{-1} \text{ nebo, vyjádřeno v jiných jednotkách}$$

$$100 \text{ nmol}(e^-) \cdot \mu\text{mol}^{-1}(\text{Chl}) \cdot \text{s}^{-1}$$

přičemž maximální vyjíměčně naměřené hodnoty jsou asi 2,5 krát vyšší. Protože průměrný list uvažovaný výše má 500 mg Chl na 1 m^2 , odpovídá

$$400 \mu\text{mol}(e^-) \cdot \text{mg}^{-1}(\text{Chl}) \cdot \text{h}^{-1} \text{ hodnotě}$$

$$200 \text{ mmol}(e^-) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$$

Počítáme-li, že se musí přenést čtyři elektrony na redukci 1 molekuly CO_2 , pak to odpovídá rychlosti $200 : 4 = 50 \text{ mmol CO}_2$ čili $50 \times 44 = 2200 \text{ mg}$ tj. $2,2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. To je hodnota o něco nižší než k jaké jsme dospěli v předchozím odstavci, lze to ovšem pochopit, poněvadž jsme vycházeli z měření na izolovaných thylakoidech, jejichž účinnost je izolací poněkud snížena.

Z výše uvedených hodnot je ještě významné vyjádření rychlosti fotosyntézy vztažené na jednotku množství chlorofylu, to je

$$100 \mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{mg}^{-1}(\text{Chl}) \cdot \text{h}^{-1} \text{ nebo}$$

$$25 \text{ nmol}(\text{CO}_2) \cdot \mu\text{mol}^{-1}(\text{Chl}) \cdot \text{s}^{-1}$$

To dobře souhlasí s průměrnými hodnotami, naměřenými pro velké rychlosti fotosyntézy, tj. okolo

$$40 \text{ nmol}(\text{CO}_2) \cdot \mu\text{mol}^{-1}(\text{Chl}) \cdot \text{s}^{-1} \text{ a}$$

$$6 \text{ mg}(\text{CO}_2) \cdot \mu\text{mol}^{-1}(\text{Chl}) \cdot \text{h}^{-1}$$

Další údaj, který lze z hodnot rychlosti fotosyntézy vztažených na jednotkové množství chlorofylu vypočítat, je rychlost obratu pro jedno reakční centrum. Protože jak ve fotosystému I tak ve fotosystému II připadá na jedno reakční centrum asi 300 molekul chlorofylu, úhrnem na jedno z nich připadá molekul 600. Proto

$$100 \text{ nmol}(e^-) \cdot \mu\text{mol}^{-1}(\text{Chl}) \cdot \text{s}^{-1} \times 600 \text{ dává } 6 \times 10^4 \text{ nmol čili}$$

$$60 \mu\text{mol}(e^-) \cdot \mu\text{mol}^{-1}(\text{RC}) \cdot \text{s}^{-1}$$

To znamená, že při těchto průměrných velkých rychlostech fotosyntézy má reakční centrum průměrnou rychlost obratu 15 ms. Z jiných měření se ví, že omezující reakce pro rychlost membránových pochodů je reoxidace plastochinolu cyt b_6/f komplexem, jejíž charakteristický čas je asi 2 ms. Při průměrných velkých rychlostech fotosyntézy tedy reakční centra zdaleka neběží na plnou rychlost možnou u membránových pochodů.

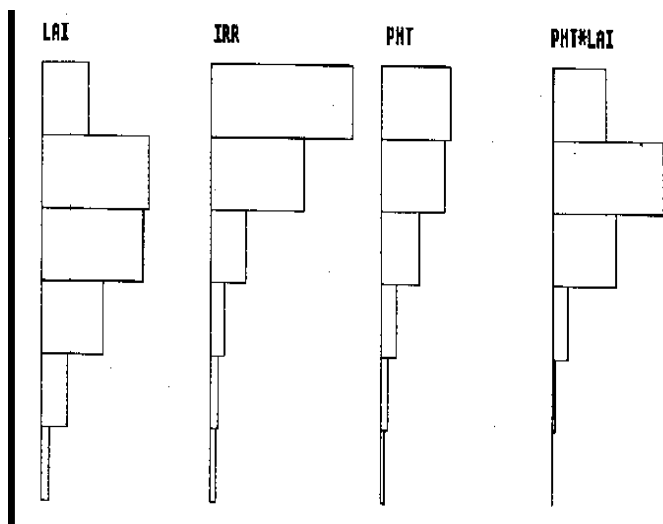
Nakonec můžeme přejít k denním hodnotám produkce sušiny čili k hodnotám čistého výkonu fotosyntézy. Ty se můžeme pokusit odhadnout z dále uvedených veličin (zde již neuvádím jen jednu charakteristickou hodnotu, ale jisté rozpětí, neboť ve skutečnosti jsou tyto hodnoty velmi proměnlivé:

(a) průměrný denní úhrn dopadlého fotosynteticky účinného záření na plochu 1 m^2 ve středních měsících vegetačního období, se v mírném pásmu pohybuje, podle klimatických a meteorologických podmínek, mezi 5 a $10 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$;

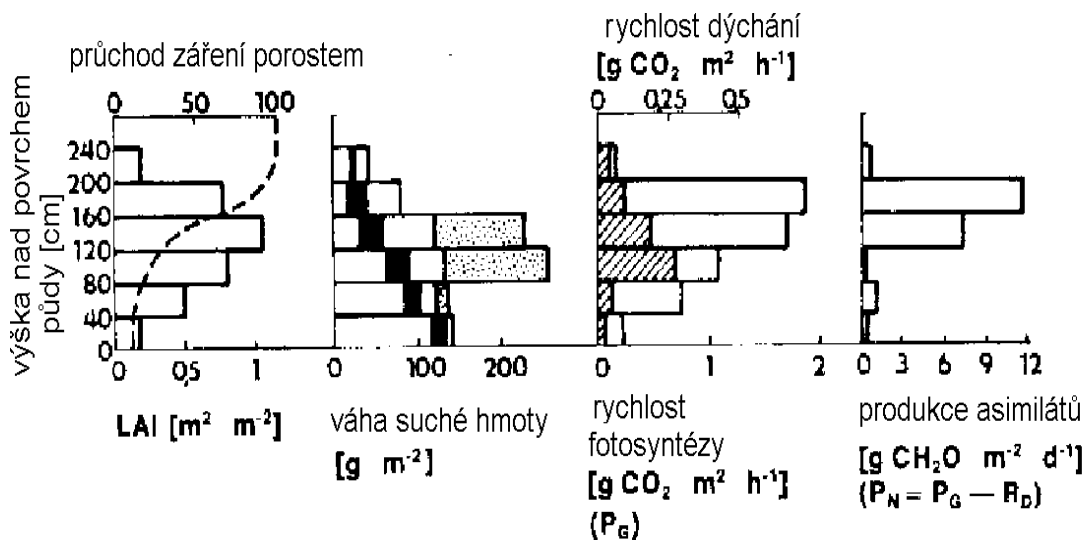
(b) průměrná účinnost fotosyntetického růstu (přeměny energie záření ve hmotu, z níž sestává tělo rostlin), která se podle druhu rostliny a průměrné ozáření pohybuje mezi 1,5 a 2,5 %;

(c) střední obsah energie v suché hmotě rostliny, pro nějž se nejčastěji bere hodnota 17,5 kJ.g⁻¹.

Z toho vycházejí pro kombinace nižších ozáření a vyšších účinností a naopak, hodnoty čistého výkonu fotosyntézy (NAR) mezi 5 a 10 g.m⁻².d⁻¹. Toto rozpětí potvrzují také výsledky růstové analýzy pro rostliny rostoucí za dobrých podmínek.



Obr. 6.2-3. Grafické znázornění výsledků získaných z matematického modelu Dr. J. Simmera, které ukazuje výškový profil struktury a funkce fotosyntetického aparátu v porostu rákosu. Pro každou ze šesti výškových vrstev listovní jsou vypočteny tyto hodnoty:
LAI - poměrná pokrývnost listovní [m² (listové plochy)/ m² (půdy)]
IRR - množství pohlceného záření W.m⁻² (listové plochy)
PHT - rychlost fotosyntézy na jednotku plochy listů [μmol (CO₂).m⁻².s⁻¹]
PHT*LAI - rychlost fotosyntézy v celé vrstvě listovní nad 1 m²



Obr. 6.2-4. Produkční charakteristiky porostu kukuřice v době mléčné zralosti (srpen). 1 - LAI a transmise záření porostem; 2 - suchá hmota: osy (bílé sloupečky při ose Y), pochvy listů (černé úseky), listové čepele (bílé úseky), klasy (tečkovaně); 3 - rychlost fotosyntézy (bílé sloupečky) a dýchání (šrafované) v jednotlivých vrstvách porostu nad 1 m² půdy; 4 - množství asimilátů vytvořených za den v jednotlivých vrstvách porostu. Údaje v částech 1 až 3 se vztahují na polední hodiny při přímém slunečním záření; údaje v části 4 na produkci za celý jasný den.

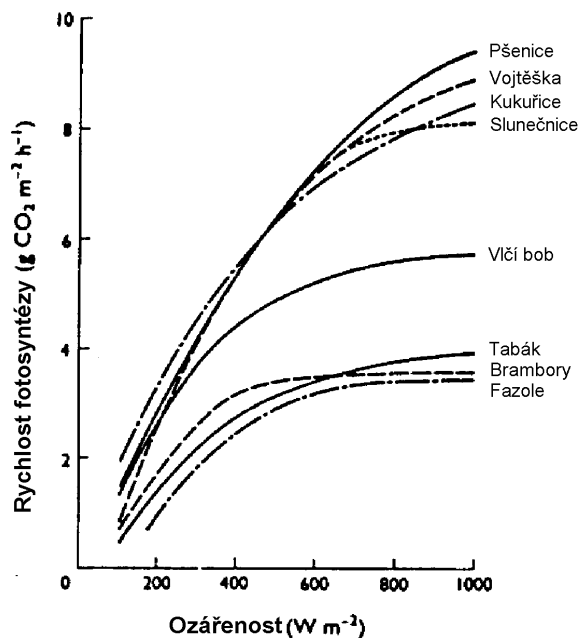
Z NAR můžeme dále odvodit pravděpodobné hodnoty RGR, specifické (relativní) rychlosti růstu, které mají ve skutečnosti opět velké rozpětí, na němž se podílí povaha rostliny, hodnoty NAR jichž dosahuje a její poměrné olistění (leaf area ratio, LAR, rozloha listové plochy na jednotku hmotnosti sušiny celé rostliny). Budeme zde uvažovat, že

LAR se pohybuje mezi 3 a 8 m².kg⁻¹ a

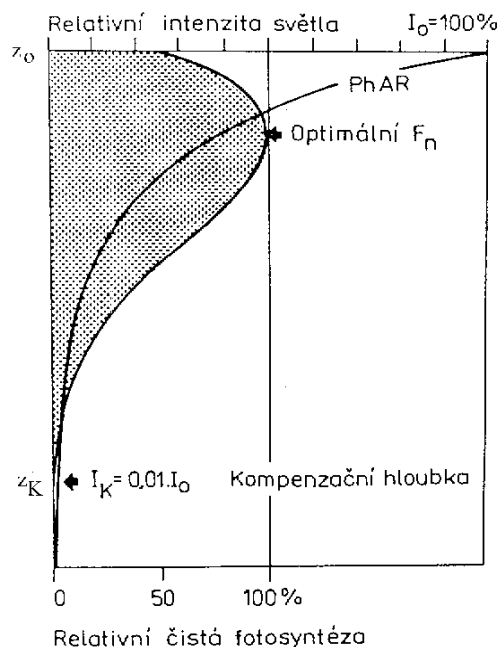
NAR se pohybuje mezi 5 a 15 g.m⁻².d⁻¹.

Specifická rychlost růstu se při různých kombinacích těchto hodnot bude pohybovat mezi 0,015 a 0,12 d⁻¹ (g.g⁻¹, tj. gramů přírůstku na gram sušiny rostliny se z rozměru veličiny vynechává).

Když rostliny vytvoří porost a jejich listy souvislý zápoj listoví, bývá úhrnná plocha listů nad 1 m² půdy větší než 1 m². Poměrový index listové plochy, LAI (leaf area index), bezrozměrné číslo, které udává, kolik m² listové plochy porost vytvořil nad 1 m² půdy, dosahuje hodnot 3 až 9, nejčastěji se v době plného rozvoje listového zápoje pohybuje mezi 4 a 6. Fotosyntetický výkon jednotlivých vrstev listů se sčítá. Vertikální profil rozložení listoví, množství absorbovaného záření a fotosyntetické produkce v jednotlivých vrstvách má v takových porostech charakteristický průběh (obr. 6.2-3 a 6.2-4). Ten má některé znaky obecné, ale v podrobnostech je významně spoluurčován povahou rostliny, tvarem a postavením jejích listů a v neposlední řadě také hustotou porostu.



Obr. 6.2-5. Rychlost fotosyntézy zapojeného porostu různých polních plodin jako funkce ozáření. Fotosyntéza se měřila v polních asimilačních komorách na porostech dobře zásobených vodou a živinami.



Obr. 6.2-6. Absorpce záření ve vodní nádrži a rychlost fotosyntézy fytoplanktonu v různých hloubkách. U hladiny je záření nadbytek a fotosyntetická produkce snižena.

Závislost rychlosti fotosyntézy na ozáření pro takový porost je dána integrálem rychlostí v jednotlivých vrstvách s ohledem na snižující se ozáření. Taková křivka má podstatně vyšší práh nasycení než fotosyntéza jednoho listu (obr. 6.2-5). Úhrnná rychlost fotosyntézy pro takový porost dosahuje často

$$6 \text{ až } 8 \text{ g(CO}_2\text{).m}^{-2}\text{.h}^{-1}$$

(rychlost se zde vztahuje na 1 m² půdy zaujaté porostem) a denní úhrny se pohybují za dobrých podmínek

$$\text{od } 15 \text{ g(CO}_2\text{).m}^{-2}\text{.d}^{-1} \text{ výše a mohou dosahovat až } 70 \text{ g.m}^{-2}\text{.d}^{-1}.$$

U kultur řas, jejichž tloušťka vrstvy suspence a její hustota jsou kombinovány tak, že na 1 m² plochy kultury připadá 100 g jejich sušiny a asi 3 g Chl, činí denní přírůstky v našich klimatických podmínkách

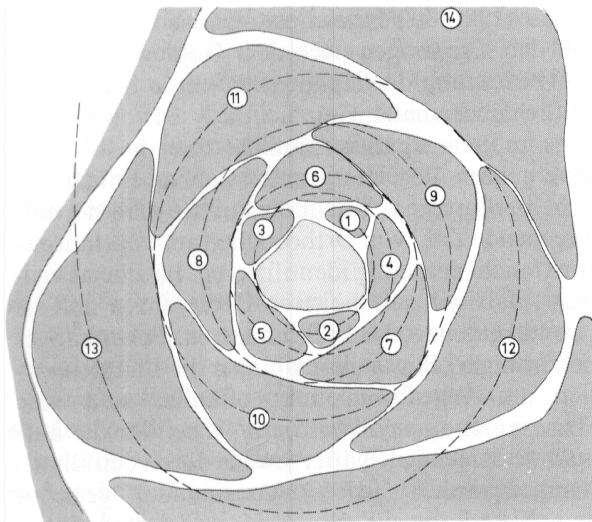
průměrně 15 g.m⁻².d⁻¹ a mohou dosahovat až 40 g.m⁻².d⁻¹.

Také v přírodních populacích řas bývá závislost absorpce záření a fotosyntetické produkce obdobnou funkcí hloubky (vzdálenosti od hladiny), jako je u porostů vyšších rostlin funkcí vzdálenosti od povrchu porostu. Obecný příklad takových křivek je na Obr.6.2-6.

6.3 RŮST A VÝVOJ ÚSTROJÍ PRO FOTOSYNTÉZU

6.3.1 ČASOVÝ A PROSTOROVÝ ROZVRH ZAKLÁDÁNÍ LISTŮ

Na vegetačním vrcholu se tvoří zárodky listů s velkou pravidelností (Obr. 6.3-1). Se stejnou pravidelností se dále vyvíjejí. Zakládání listů lze proto použít jako fyziologické hodiny. Časový úsek mezi založením dvou následujících listů se nazývá plastochron. Při příznivých podmínkách vývoje klíčící rostliny trvá obvykle něco mezi jedním

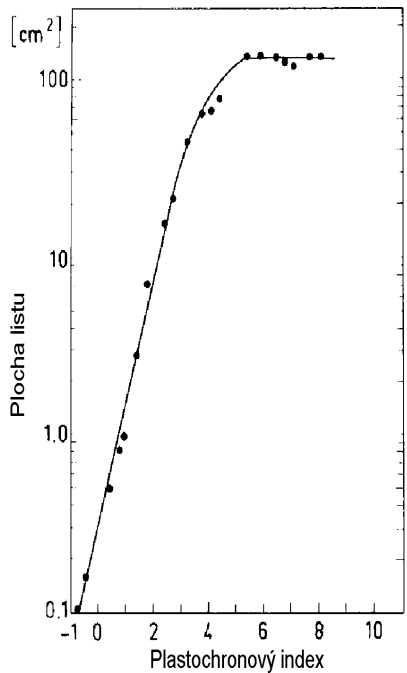


Obr. 6.3-1. Průřez vegetačním vrcholem lomikamene (*Saxifraga spec*), ukazující polohu listových základů na genetické spirále (pořadí označeno číslicemi).

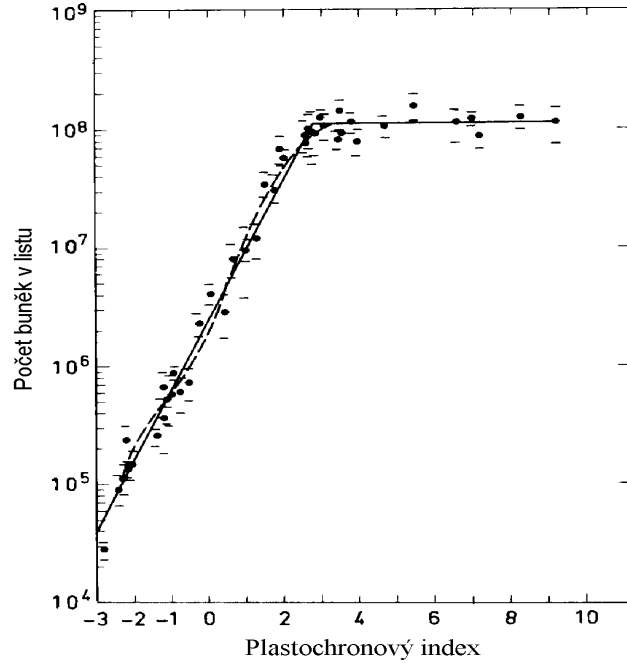
a několika málo dny. Jako rychlost růstu obecně, závisí i trvání plastochronu na teplotě. Při kolísání teploty kolísá i plastochron, ale vztáhneme-li jiný růstový pochod, např. růst listu do délky či do plochy, na plastochronový čas, dostaneme i při kolísající teplotě hladké křivky (Obr. 6.3-2 a 6.3-3).

V morfologii se lze poučit o tom, že zakládání listů je také prostorově přesně řízené (Obr. 6.3-4). Vznikají tak vzory rozmístění listů kolem osy, které lze vyjádřit matematickými vzorci. Velmi dobře jsou známé např. ze šišek jehličnanů. Zde jen připomeňme, že v

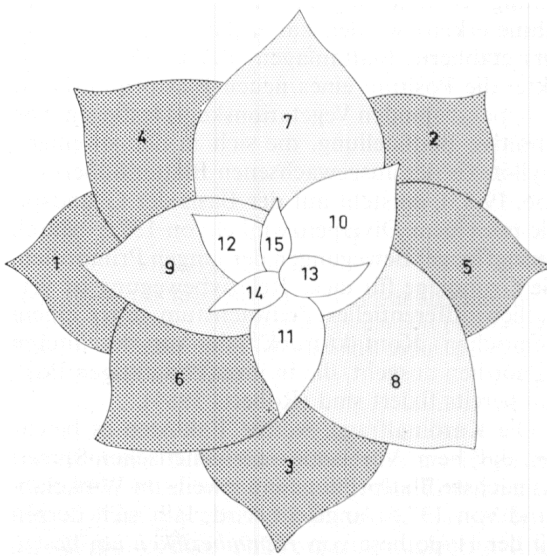
úvahách o příčinách této pravidelnosti se jako jedna možnost předpokládají brzdivé zóny kolem každého základu listu. Nové základy pak vznikají tam, kde mezi brzdivými zónami předchozích listů vznikne mezera (Obr. 6.3-5).
Pozoruhodné je, že v prvních fázích vývoje rostliny plastochron nezávisí na osvětlení (pokud má rostlinka z čeho růst). Ve tmě klíčící prýt bramboru vytváří základy listů ve stejných časových odstupech jako na světle (obr. 6.3-6). Ve tmě se ale dále nevyvíjejí, celý prýt má vytáhlý charakter a není zelený, říkáme, že je etiolovaný. Změna tvaru i nepřítomnost chlorofylu jsou důsledkem toho, že se neuplatní morfogenetické účinky světla. Podobné průběhy zakládání listů nezávislé na světle lze pozorovat i u jiných rostlin. Po určité době vývoje rostliny ve tmě se však zakládání listů zastavuje (obr. 6.3-7 a 6.3-8).



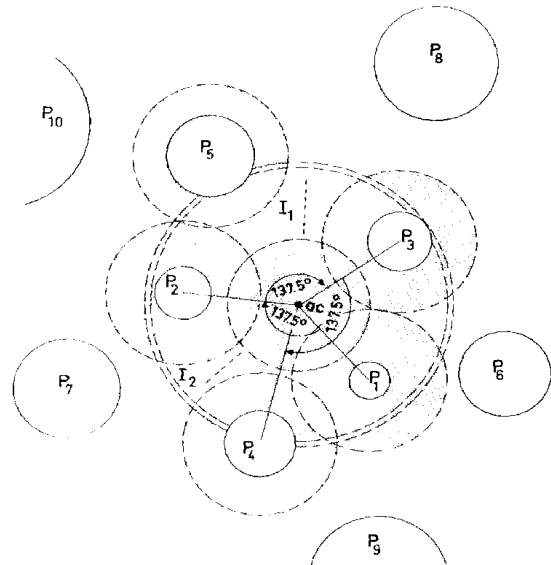
Obr. 6.3-2. Růst plochy listu řepně (*Xanthium strumarium*) jako funkce plastochronového indexu. Růst je (přibližně) do $PI = 3$ exponenciální, pak se zpomaluje a při $PI = 6$ ustává.



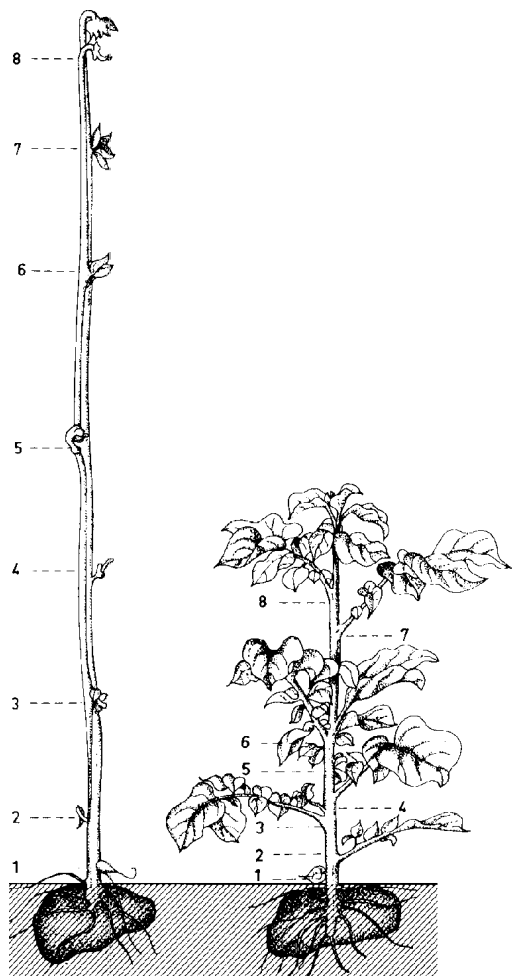
Obr. 6.3-3. Nárůst počtu buněk v listu řepně jako funkce plastochronového indexu. Růst je exponenciální až do hodnoty $PI \approx 3$ a pak náhle ustává. 0 na ose PI označuje okamžik, kdy se listová čepel uvolní z pupenu. Body jsou průměry z více měření na téže rostlině; rozptyl udán krátkými úsečkami.



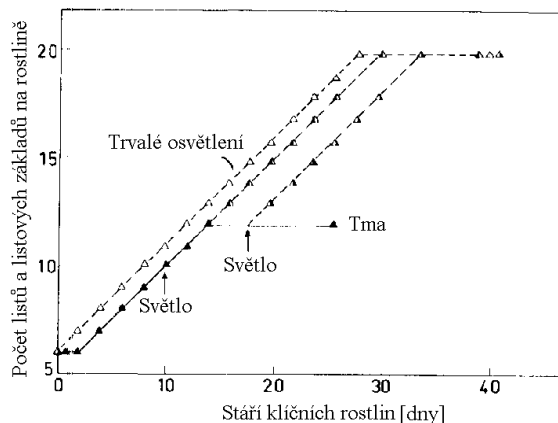
Obr. 6.3-4. Přizemní růžice listů jitrocele širokolistého (*Plantago major*), jejíž fylotaxe se řídí divergenčním zlomkem $3/8$.



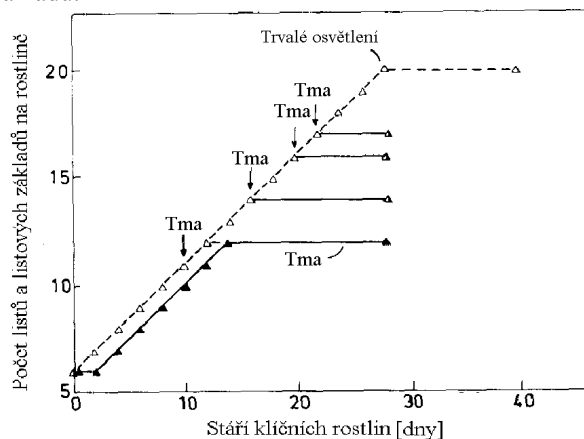
Obr. 6.3-5. Fylotaxe na vegetačním vrcholu kapradiny *Dryopteris sp.* Obrázek ukazuje výklad opírající se o brzdící okruhy. P_1, P_2 atd. poloha listových základů, číslice označují pořadí. Dvojitá čárkovaná kružnice označuje hranici vlastního vegetačního vrcholu. I_1, I_2 označují mezery mezi brzdícími zónami, kde vzniknou další základy listů.



Obr. 6.3-6. Etiolovaná (vlevo) a na světle rostoucí rostlina bramboru jsou stejně staré. Založily také stejný počet listů, které se u etiolované rostliny nevyvinuly. Plastochron má však u obou tutéž délku.



Obr. 6.3-7. Tvorba listových základů u hrachu (*Pisum sativum*) na světle, ve tmě a při přenosu ze tmy do světla po 10 a 17 dnech. Hrách má již v semeni šest listových základů.



Obr. 6.3-8. Tvorba listových základů u hrachu ve tmě, na světle a při přenosu ze světla do tmy po 10, 16, 20 a 22 dnech.

6.3.2 VLIV SVĚTLA NA VÝVOJ CHLOROPLASTŮ

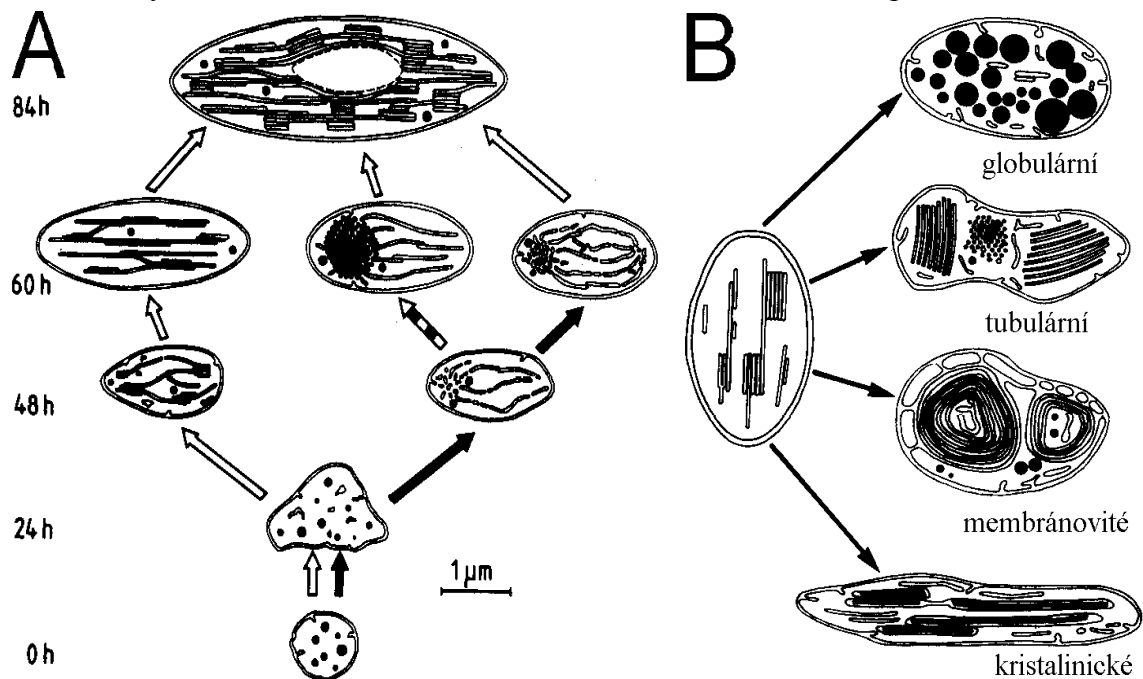
Vliv světla na vývoj rostlin (fotomorfogeneze) se podrobně probírá v kapitolách 2 a 10. Zde jde jen o pochody zásadního významu pro vznik chloroplastů.

Krytosemenné rostliny, které klíčily bez přístupu světla, nemají chlorofyl, a nazýváme je etiolované. Je tomu tak proto, že (před)poslední krok syntézy chlorofylu je vázán na světlo. Tímto krokem je redukce (proto)chlorofylidové molekuly na (proto)chlorofyl. Je to redukce dvojně vazby na pyrolovém kruhu 4, k níž dochází v komplexu barviva s bílkovinou a to právě jen, když je ve světlem excitovaném stavu.

Fotochemická reakce je jedinou cestou pro vznik funkčního chlorofylu jen u krytosemenných rostlin. Bakterie, sinice, řasy, mechorosty a kapradiny redukují (proto)chlorofylid bez účasti světla a vytvářejí tedy ve tmě normální fotosyntetický aparát. U nahosemenných může klíčící rostlina ve tmě vytvořit zelené dělohy a prvé jehlice, k zeleňání dalších částí rostliny už potřebuje světlo.

Schopnost redukovat (proto)chlorofylid ve tmě je zřejmě vázána na jinou formu bílkovinného nosiče a tato bílkovina se ztrácí jednoduchou mutací. Svědčí o tom skutečnost, že existují mutanti různých řas (*Chlamydomonas*, *Scenedesmus* aj.), kteří také ve tmě netvoří chlorofyl. Ti se stali velmi cenným nástrojem pro studium posledních

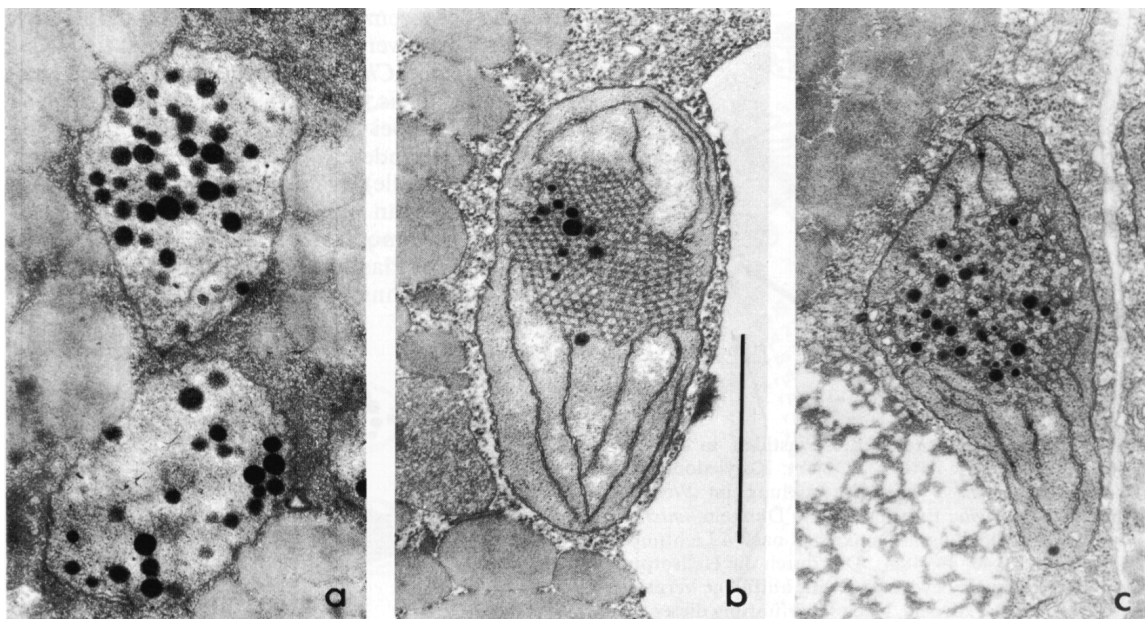
kroků biosyntézy chlorofylu, ale ještě více pro vztahy různých pochodů při vzniku normálních chloroplastů z proplastidů. Na proplastidy se u nich zredukuje chloroplasty, pěstujeme-li jejich populace ve tmě na organickém substrátu. Proplastidy jsou velmi drobné, obsahují jen několik droboučkových thylakoidů, ale stále si zachovávají plnou genetickou výbavu a jsou schopny začít tvořit plně funkční chloroplasty, jakmile se buňky dostanou na světlo. Podobně se chovají také normální populace různých druhů rodu *Euglena*. Pěstujeme-li je ve tmě na organické živné půdě, jejich chloroplasty zakrní a buňky jsou zcela bezbarvé. Když se pak populace bezbarvých buněk vystaví na světlo, navodí se synchronní zelenání buněk a diferenciace funkčních chloroplastů.



Obr. 6.3-9. (A) Vývoj chloroplastu z proplastidu v listech vyšší rostliny na světle (levá větev, bílé šipky). Ve tmě (pravá větev, černé šipky) se vytváří bezchlorofylový etioplast s malým množstvím thylakoidních membrán a s mohutným prolamelárním tělískem. Po osvětlení (60 h) přechází v chloroplast. Střední větev (pruhovaná šipka): Po 36, 40, 44 a 48 hodinách dostaly rostliny krátký puls červeného světla. Aktivovaný fytochrom navozuje vývoj mohutných etioplastů, které se v trvalém osvětlení velmi rychle mění v chloroplasty. — (B) Různé typy chromoplastů výrazně zbarvených karotenoidy, v něž se chloroplasty mění v květech a ve stárnoucích listech na podzim.

U vyšších rostlin vývoj chloroplastů začíná při normálním vývoji klíční rostliny také z drobných proplastidů (**obr. 6.3-9 a 6.3-10**). Ty jsou přítomny v buňkách embrya a pak v meristémích klíční rostliny, kde se množí dělením. Chloroplast, jako semiautonomní organela s vlastní DNA, vzniká vždy jen z chloroplastu. Vyvíjí se z proplastidu růstem za intenzivní tvorby thylakoidních membrán a enzymových soustav stromatu.

Mnohem výraznější než proplastidy jsou etioplasty, které se vyvíjejí v etiolovaných, tedy ve tmě rostoucích rostlinách (**obr. 6.3-9 a 6.3-10**). Jsou větší a vytvoří se v nich složité membránové struktury, tzv. prolamelární tělísko, v němž jsou nahromaděny lipidní materiály na stavbu membrán. Obsahují značné množství karotenoidů a některé membránové komplexy v malém množství. Když se etiolované rostliny dostanou na světlo, přeměňují se etioplasty velmi rychle v chloroplasty. Již během několika desítek minut se u nich objevují první fotochemické aktivity. Přeměna etioplastů na chloroplasty se použila ve stovkách prací, studujících morfogenezi chloroplastů, které přinesly mnoho významných poznatků. Je však třeba pamatovat na to, že není totožná s normálním vývojem chloroplastů ve vegetačním vrcholu rostoucím na světle.



Obr.6.3-10. (A) Proplastidy z děloh právě vyklíčené rostliny hořčice (*Sinapis alba*). Jsou v nich vidět hojně plastoglobuly obsahující karotenoidy. (B) Etioplasty z těchto klíčících rostlin po třech dnech vývoje ve tmě. Je vidět výrazné prolamelární tělísko, parakrystalický útvar z lipidních trubic; v nich je vysoká koncentrace protochlorofylidu vázaného na protochlorofylidreduktasu. (C) Již po krátkém osvětlení se struktura prolamelárního tělíska rozrušuje a trubice (tubuli) přecházejí v thylakoidní membrány. Všechny tři fotografie při stejném zvětšení; úsečka v (B) vyznačuje 1 μm .

6.3.3 CHLOROPLAST JAKO SEMIAUTONOMNÍ ORGANELA

Chloroplasty jsou semiautonomní organely s vlastní DNA, která je kruhová a dvoupramenná. V dalším pro ni používám zkratku clpDNA jako nejvhodnější, často se označuje také cpDNA, původně se psalo cDNA, ale to se dnes užívá pro klonovanou DNA. U většiny rostlin obsahuje clpDNA 120 až 160 kbp, ale krajní hodnoty jsou u řas 89 kbp (*Codium fragile*) a 292 kbp (*Chlamydomonas moewusii*). Odpovídající hodnoty molekulové hmoty pro svrhuuvedené nejčastější velikosti clpDNA jsou 82 až 96 MDa a délky kruhu jsou 40 až 50 μm . Jedním z charakteristických znaků clpDNA jsou dvě opakující se, ale protiběžně postavené sekvence (inverted repeats), kodující především rRNA a několik tRNA (**obr. 6.3-11**). Jejich obvyklá délka je mezi 20 a 30 kbp, ale i v této hodnotě jsou velké rozdíly mezi různými druhy sahající od 5 kbp do 76 kbp. Některým vyšším rostlinám jedna z těchto sekvencí chybí, *Euglena gracilis* má tři.

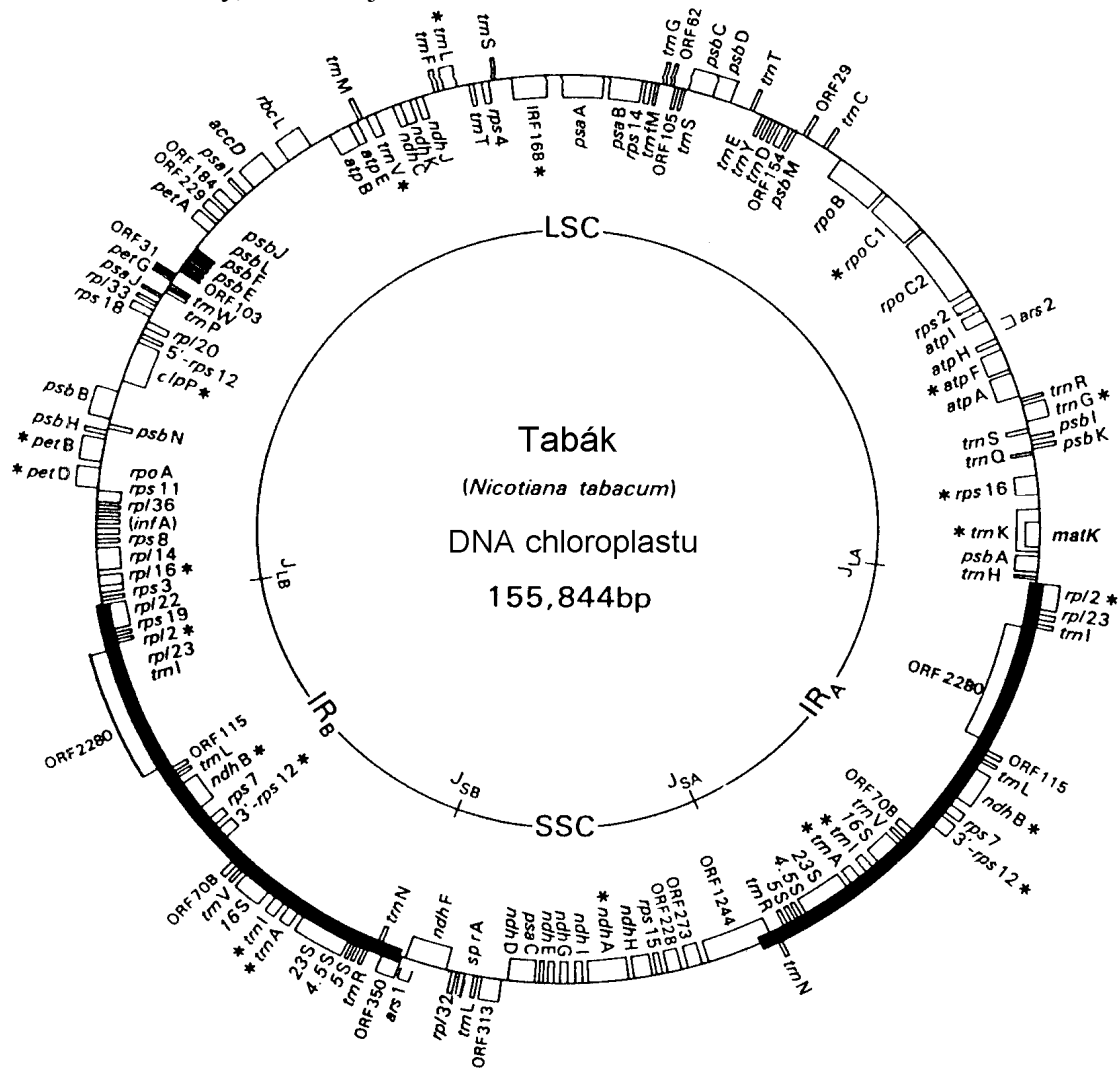
Úplná sekvence clpDNA byla nejdříve známa u játrovky *Marchantia polymorpha* a u tabáku (*Nicotiana tabacum*). Dnes je již stanovena pro více než deset druhů rostlin (a řas). Jsou v ní zakódovány chloroplastové rRNA, většina tRNA a pak okolo sta bílkovin chloroplastu, z čehož je přibližně 80 enzymů stromatu, 20 membránových bílkovin thylakoidu a několik bílkovin z obalové membrány. Také replikace a přepis clpDNA má některé zvláštnosti upomínající na prokaryonta.

Chloroplastové ribosomy jsou prokaryotické povahy, mají velikost 70S a jsou složeny z podjednotky 30S obsahující 16S rRNA a podjednotky 50S obsahující 23S a 5S rRNA. Jsou ještě další zvláštnosti chloroplastové rRNA, které zde nerozvádím. Chloroplastové ribosomy obsahují okolo 60 různých bílkovin, z nichž přibližně jedna třetina je kodována v chloroplastu.

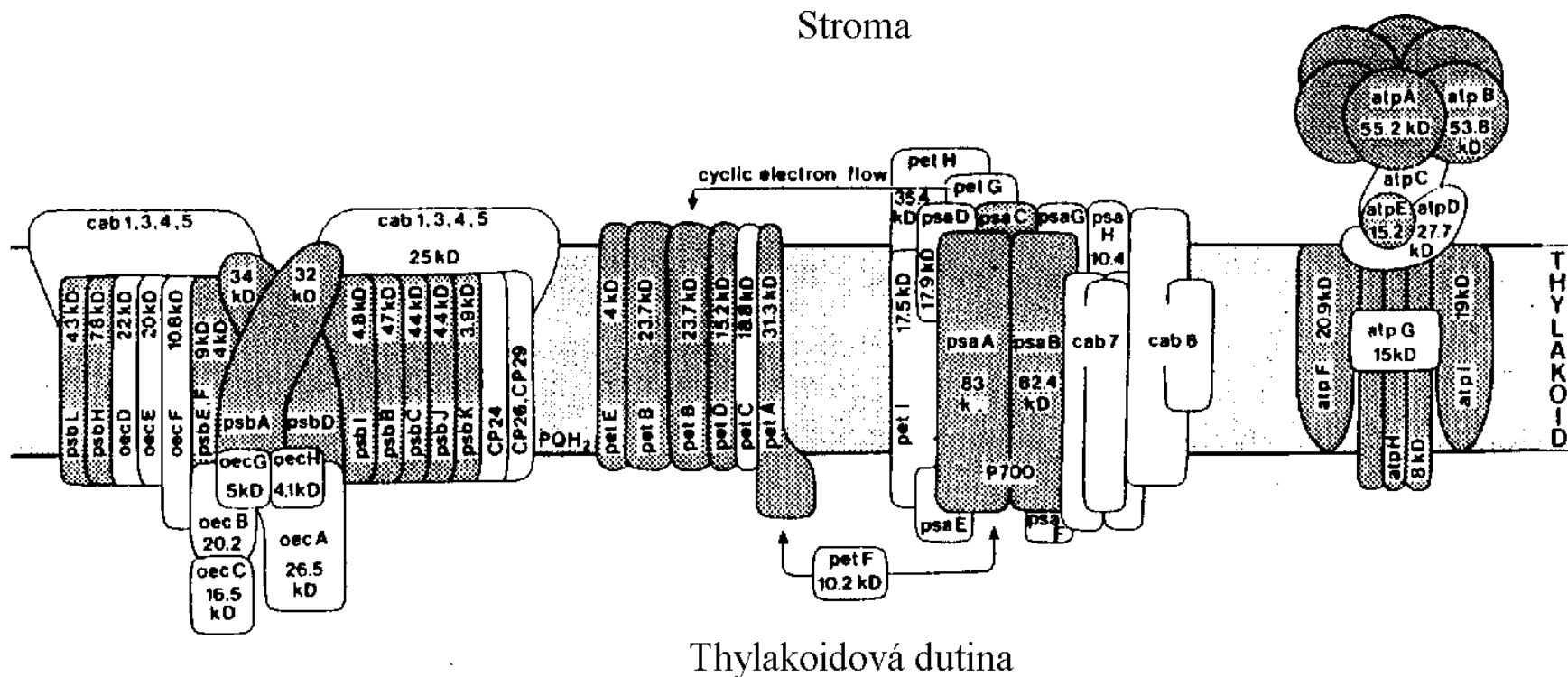
V chloroplastu je velmi mnoho kopií DNA, nejčastěji okolo 200. Jsou rozděleny do 10 až 20 shluků, zvaných nukleoidy. DNA se ne vždy replikuje synchronně s dělením

chloroplastu a proto se počet kopií v chloroplastu mění. Není vyjímečný případ, že listová buňka má 20 chloroplastů a v každém je 20 nukleoidů s 20 kopiemi clpDNA v každém. Pak je v buňce 8000 kopií clpDNA. To ukazuje, proč je tak obtížné získat mutanty mutované v clpDNA. Pro práci s mutacemi se raději používají sinice, které mají ve svém genomu jen jednu sadu většiny fotosyntetických genů.

Téměř dvakrát tolik bílkovin, co je jich zakódováno v chloroplastu, se jich musí ke stavbě chloroplastu ještě přijmout z cytoplasmy. Proto se chloroplast může vyvíjet pouze za dokonalé součinnosti vlastního syntetického aparátu a proteosyntetického aparátu ostatní buňky, řízeného jádrem.



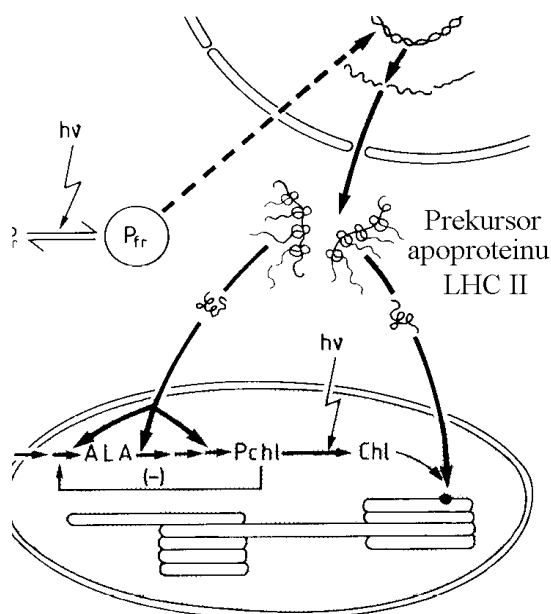
Obr. 6.3-11. Genová mapa chloroplastového genomu (plastomu) tabáku (*Nicotiana tabacum*). Na vnitřní kružnici je vyznačeno odkud a kam sahají protiběžné opakované sekvence (IR_A a IR_B, inverted repeat) a kde jsou velká a malá neopakující se část řetězce (LSC large single copy a SSC short single copy). Na vnější kružnici jsou protiběžné sekvence vyznačeny tučnou čarou. Geny, které jsou vyznačeny na vnitřní straně kružnice, se přepisují ve směru pohybu hodinových ručiček, geny s označením na vnější straně se přepisují v opačném směru. Geny pro rRNA jsou označeny sedimentačními konstantami jejich produktu, geny pro tRNA jsou označeny zkratkou trn, za níž následuje jednopísmenový kod aminokyseliny. Geny, jejichž produkt je znám, jsou označeny zkratkou produktu, např.: *atp* složky ATPasy, *psa* složky PS1, *psb* složky PS2, *pet* složky cyt *b₆/f* komplexu, *rbcL* velké podjednotky RUBISCO, *rps* a *rpl* ribosomální bílkoviny, *rpo* RNA polymerasa. Geny, které obsahují introny, jsou označeny hvězdičkou.



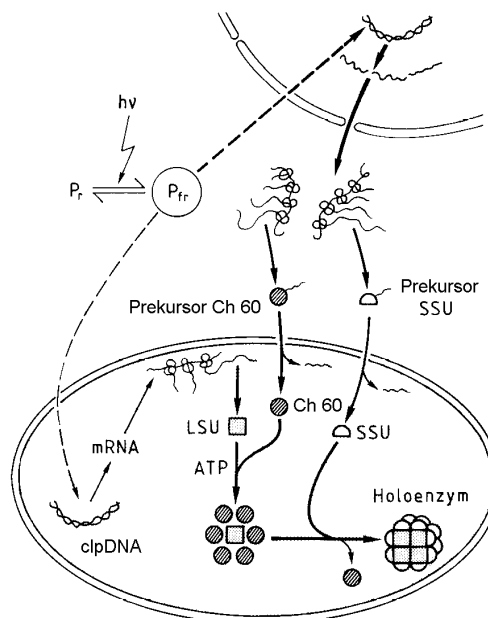
Obr. 6.3-12. Schéma thylakoidní membrány ukazující původ (genetické zakódování) jednotlivých bílkovin, které skládají membránové komplexy. Výrazným stínováním (tečkovaně) jsou označeny bílkoviny kódované v chloroplastové DNA. Prázdné obrysy mají bílkoviny kódované v jádře a syntetizované v cytoplasmě. Bílkoviny jsou označeny názvy svých genů a pokud je známa jejich molekulová hmotnost, je uvedena

Všechny významné funkční komplexy chloroplastu (fotosystémy, cytochrom b_6/f komplex, ATPasa, RUBISCO) jsou konstruovány z komponent obojího původu. O ústředním enzymu asimilace CO_2 , RUBISCO, je všeobecně známo, že jeho velké podjednotky (viz Kap. 5.1) jsou kódovány v chloroplastové DNA, kdežto malé, kódované v jaderné DNA, se překládají v cytoplasmě a do chloroplastu musí proniknout. O tom, které součásti komplexů v thylakoidní membráně jsou produkty proteosyntézy v chloroplastu a které vznikají v cytoplasmě informuje přehledně **Obr. 6.3-12**.

Rychlost syntézy složek chloroplastového a nukleocytoplasmatického původu musí být sladěna tak, aby byly k dispozici ve správném poměru pro skladbu komplexů. To zajišťuje několik regulačních mechanismů, mezi nimiž přísluší význačné místo fytochromovému systému. Zvláště podrobně se tak studovaly skladba světlosběrného komplexu LHCP a skladba RUBISCO. Stručná informace o hlavních principech těchto biogenetických regulací je shrnuta v **Obr. 6.3-13** a **6.3-14**.



Obr. 6.3-13. Dvojitá regulace světlem při tvorbě chlorofylproteinových komplexů světlosběrné antény LHC2. Bílkoviny tohoto komplexu se překládají v cytoplasmě z mRNA, jejíž přepis v jádře se spouští přechodem fytochromu z inaktivní formy (P_r) na formu aktivní (P_{fr}). Prekursory apoproteinů LHC2 se musí dopravit do chloroplastu, k čemuž jsou opatřeny směrovacími adresami. P_{fr} současně spouští také přepis genů pro enzymy syntetické dráhy chlorofylu (levá větev). Světlem řízená je konečně také samotná syntéza chlorofylu. Její poslední stupeň, je enzymatická redukce, k níž dochází jen na chlorofylové molekule, která je excitována pochlacením kvanta záření.



Obr. 6.3-14. Při vzniku ribulosobisfosfátkarboxylasy-oxygenasy spouští aktivní forma fytochromu přepis jak jaderných genů pro malou podjednotku (small subunit, SSU) tak chloroplastových genů pro velkou podjednotku (large subunit, LSU). Skladbě holoenzymu napomáhá vazebný protein nazývaný chaperon 60 (Ch60), který je také kódován v jádře, syntetizuje se v cytoplasmě a prostupuje do chloroplastu veden transitní sekvencí, která se v chloroplastu odštěpí.