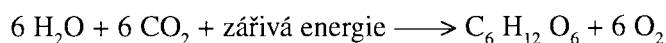


5/ Fotosyntéza

Fotosyntéza je proces, kterým rostliny přeměňují energii světelného záření v energii chemickou a tu využívají k asimilaci oxidu uhličitého (tj. k jeho vazbě na akceptor a následné redukci). Fotosyntéza je tedy fotoasimilací oxidu uhličitého. Získaná chemická energie může být ale využita i jinak, např. k redukci nitrátu a sulfátu při jejich asimilaci. Fotosyntéza probíhá v chloroplastech vyšších a nižších rostlin, v sinicích i ve fotosyntetizujících bakteriích. Hlavním orgánem fotosyntézy vyšších rostlin je list.

Konečnými produkty fotosyntézy jsou sacharidy a kyslík. Za použití těžké vody, obsahující izotop kyslíku ^{18}O , bylo zjištěno, že kyslík vydávaný při fotosyntéze rostlinou pochází z vody, nikoliv z oxidu uhličitého. Souhrnně můžeme fotosyntézu vyjádřit rovnicí, ve které je sacharidový produkt reprezentován hexosou:



Fotosyntéza má dvě fáze. V první, **fotchemické**, (označované také jako primární procesy), probíhá tvorba ATP a NADPH v závislosti na oxidaci vody poháněné zářivou energií a uvolňuje se kyslík. Ve druhé, **syntetické** (označované jako sekundární procesy), probíhá asimilace oxidu uhličitého a syntéza sacharidů za současné spotřeby ATP a NADPH – produktů první fáze.

Fotosyntéza jako primární zdroj organických molekul

Fotosyntéza je primární zdroj organických molekul a metabolické energie na naší planetě. Přímou nebo nepřímou proto na ní závisí existence všech organismů.

Fotosyntéza jako zdroj atmosférického kyslíku

Fotosyntéza je zdroj atmosférického kyslíku, který je nezbytný pro respiraci organismů. Před dvěma miliardami let tomu tak ale nebylo, atmosféra kyslík neobsahovala. Tehdy existovaly jen prokaryotní organismy, které kyslík neprodukovaly, protože při své fotosyntéze nevyužívaly vodu, ale nějaký jiný donor elektronů, například sirovodík (H_2S). Fotosyntetické bakterie fungují takto dodnes.

Bublínky kyslíku a list obarvený jódem, aneb jak můžeme fotosyntézu „vidět“ (podle Prof. S. Práta, upraveno).

(1) V přírodě často pozorujeme, jak řasové chomáče plavou u hladiny nadnášeny množstvím bublinek. To jsou bublinky plynu se zvýšeným obsahem kyslíku, produkovaným fotosyntézou.

*(2) Upevníme-li v nádobě s vodou větévku vodní rostliny, např. vodního moru (*Anacharis canadensis*) čerstvou řeznou plochou vzhůru, můžeme při dobrém osvětlení pozorovat, jak z řezné plochy unikají bublinky. Jejich počet je tím větší, čím větší je „intenzita světla“ (přesněji ozáření). Postavíme-li před nádobku stínítko, pozorujeme, že bublinek uniká méně. Produkce bublinek je přibližnou mírou fotosyntézy. Jen přibližnou proto, že obsah kyslíku (např. 35 %) se v nich může měnit.*

(3) Jestliže část listové čepele zatěmníme alobalem, bude se v osvětlené, nezatěmněné části tvořit škrob. O tom se přesvědčíme, když list povaříme v ethylalkoholu a poté ponoříme do roztoku jodu. Místa se škrobem se zbarví temně, zatímco plocha, jež byla zatěmněná, zůstane světlá, protože zde neprobíhala fotosyntéza a buňky škrob nevytvořily.

5.1 Fotosynteticky účinné záření (PAR)

Ve fyziologii a ekologii rostlin je fyziologicky účinné elektromagnetické záření obvykle označováno a definováno dvěma způsoby: **1)** jako **fotosynteticky účinné záření (PAR – photosynthetic active radiation)** o rozsahu vlnových délek 400–700 nm a **2)** jako „světlo“ nebo **fyziologicky účinné záření**, zahrnující blízkou oblast ultrafialového záření, viditelné záření a blízkou oblast infračerveného záření o rozsahu vlnových délek 320–800 nm. Toto druhé pojetí se uplatňuje hlavně ve fyziologii vývoje. Světlo viditelné lidským okem je oblast elektromagnetického záření vymezená vlnovými délkami asi 360 a 760 nm. Vztahy různých druhů elektromagnetického záření jsou znázorněny na **obr. 37**.

Elektromagnetické záření má povahu vln a současně i povahu částic, označovaných jako kvanta záření neboli fotony. Frekvence či kmitočet záření (ν , ν) je počet vlnových délek prošlých pozorovaným bodem za sekundu. Vztah mezi vlnovou délkou, frekvencí a rychlostí vln je dán vztahem

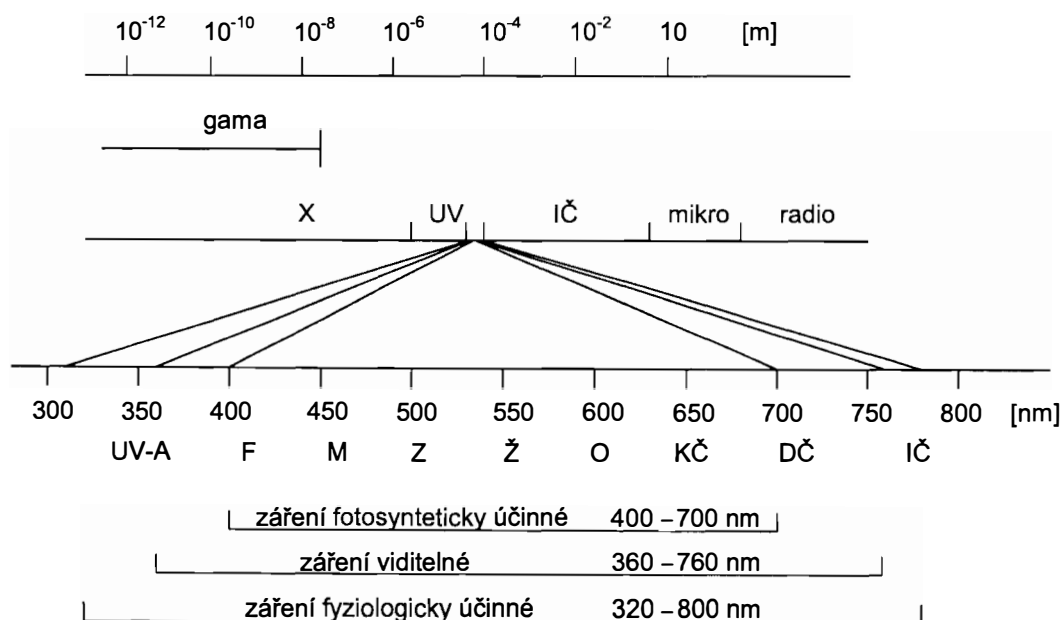
$$c = \lambda \nu$$

kde c je rychlost vln ($3,0 \times 10^8 \text{ m s}^{-1}$), a λ je vlnová délka. Energie fotonu (E) závisí na frekvenci (resp. vlnové délce) záření podle vztahu známého jako Planckův zákon:

$$E = h \nu$$

kde h je Planckova konstanta ($6,626 \times 10^{-34} \text{ J s}$). Energie fotonu se vyjadřuje v kilojoulech [kJ] na mol kvant. Čím je vlnová délka kratší (a frekvence vyšší), tím je energie kvanta větší.

Přirozeným zdrojem fotosynteticky účinného záření je slunce. Sluneční záření obsahuje všechny druhy elektromagnetického záření, od záření γ až po radiové vlny. Asi 48 % vyzařované sluneční energie připadá na viditelnou oblast spektra a méně než 7 % na záření ultrafialové.



Obr. 37. Spektrum elektromagnetického záření. UV-A = ultrafialové záření A, F = fialové, M = modré, Z = zelené, Ž = žluté, O = oranžové, KČ = krátkovlnné červené, DČ = dlouhovlnné červené, IČ = infračervené.

Měření světla (resp. PAR)

Množství světla dopadajícího na určitý povrch za jednotku času, můžeme vyjadřovat (a měřit) jako: (1) **ozáření** nebo (2) **hustotu toku fotonů**.

Jednotkou ozáření je joule na metr čtvereční za sekundu [$\text{J m}^{-2} \text{s}^{-1}$] nebo [W m^{-2}], ($1 \text{ W} = 1 \text{ J s}^{-1}$). Když se jedná o záření určité vlnové délky, je nutné vlnovou délku specifikovat.

Hustota toku fotonů je počet kvant (fotonů) dopadajících na určitý povrch za jednotku času, přičemž jejich počet je vyjádřen jako moly kvant. Tato jednotka se odvozuje od fotochemického principu, podle kterého absorbce jednoho kvanta aktivuje jednu molekulu. Jelikož jeden mol jakékoli látky obsahuje stejný počet částic (Avogadrovo číslo, 6,023 krát 10^{23}), je mol kvant pevně stanovený počet kvant. Hustota toku fotonů je vyjadřována jako moly (resp. mikromoly) kvant $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [$\mu\text{mol (foton) m}^{-2} \text{s}^{-1}$]. Podobně jako v předchozím případě, i zde je nutné specifikovat vlnovou délku, pokud se nejedná o fotosynteticky účinné záření (400–700 nm).

5.2 List jako hlavní orgán fotosyntézy vyšších rostlin

List je plochý útvar, vývojově uzpůsobený k maximální absorpci slunečního záření a k maximálnímu zkrácení transportních drah pro výměnu plynů mezi vnitřním prostorem a okolní atmosférou (viz také Vnější faktory fotosyntézy).

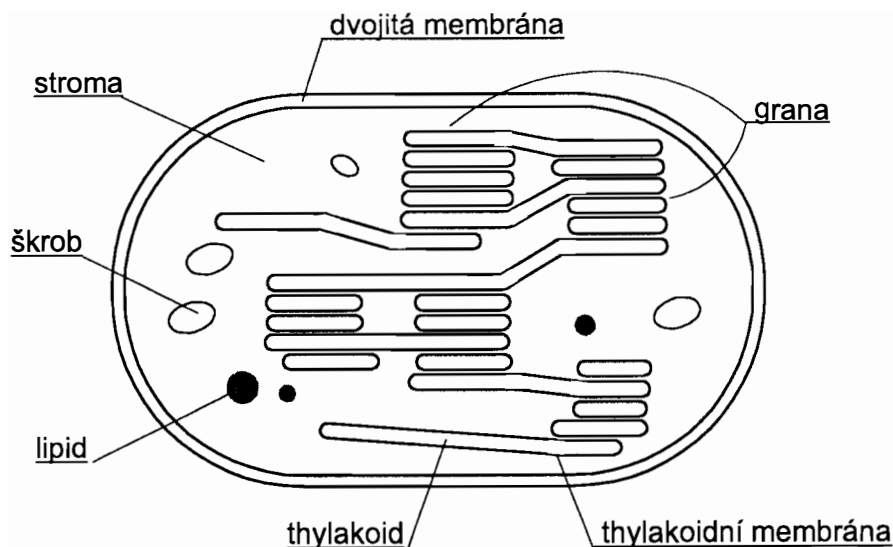
Vnější a vnitřní povrch listu. Zatímco koule o objemu 1 cm^3 má poměr povrchu k objemu 4,85, tak u krychle se tento poměr rovná 6. U listu ve tvaru hranolu o rozměrech $5 \times 10 \text{ cm}$ s typickou tloušťkou 0,02 cm a objemem 1 cm^3 pak jeho povrch měří asi $2 \times 50 \text{ cm}^2$ a poměr povrchu ku objemu je 100! Zvýšení poměru mezi povrchem a objemem listu není ovšem dosaženo jen vnějším tvarem, tj. plochostí orgánu. Významně se uplatňuje i jeho vnitřní povrch, jímž se rozumí povrch buněk mezofylu hraničící s mezibuněčnými prostory (intercelulárami). Vnitřní povrch listu je 10–20 krát větší než jeho povrch vnější. Tím se značně zvětšuje plocha, na níž probíhá výměna plynů mezi buňkami mezofylu a vzduchem v intercelulárách. Interceluláry zaujímají asi 25 až 50 % celkového objemu listu. Větší část povrchu buněk mesofylu (houbového i palisádového parenchymu) ohraničuje interceluláry. Povrch mesofylových buněk přiléhající k povrchu sousedních buněk je podstatně menší než povrch tvořící stěny intercelulár. To má zásadní význam pro difuzi oxidu uhličitého do fotosyntetizujících listových buněk i pro transpiraci.

Jakou část fotosynteticky účinného záření dopadajícího na list rostlina využívá? Část tohoto záření dopadajícího na povrch listů je odrazena, část je pohlcena a část listem prochází. Podíl odraženého, pohlceného a procházejícího záření závisí na anatomické stavbě listu, na obsahu pigmentů a sklonu listu ke směru dopadajícího záření. Např. list může 20 % záření propouštět, 25 % odrážet a 55 % absorbovat. Listy absorbují nejvíce v modré, červené a žluté oblasti spektra. Nejvíce odrážejí a propouštějí záření zelené a krátkovlnné infračervené. Asi 90–95 % absorbované zářivé energie se ztrácí v podobě tepla. Zbytek se využívá ve fotochemické reakci.

5.3 Chloroplasty

Obecné vlastnosti a struktura

Chloroplasty jsou orgány, ve kterých probíhá fotosyntéza. Ve světelném mikroskopu se jeví jako zelená tělíska o průměru nejčastěji 5–10 μm , různého, zpravidla bočníčkovitého nebo vřetenovitého tvaru. Buňka jich v cytoplasmě obsahuje několik desítek až několik set. Na povrchu mají dvojitou membránu, která obklopuje stroma, základní plasmatickou hmotu plastidu (**obr. 38**). Vnější membrána je relativně propustná, vnitřní je propustná jen selektivně. Stroma obsahuje enzymy Calvinova cyklu, plastidovou DNA, mRNA, ribosomy, škrobová zrna, kapénky lipidů a další látky. Probíhají v něm sekundární procesy i translace a transkripce (viz 2.1.1.6).



Obr. 38. Stylizovaná struktura chloroplastů na řezu (s dvojitou, vnitřní a vnější obalovou membránou)

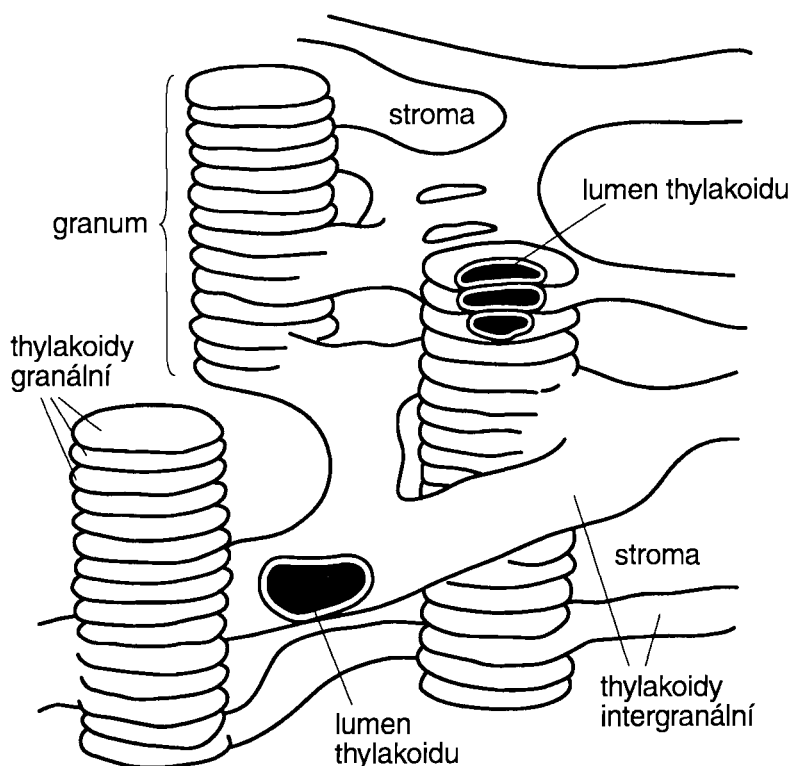
Ve stromatu je lokalizován membránový **thylakoidní systém**, tvořený dvěma typy thylakoidů, které ontogeneticky vznikají přeměnou tzv. prolamelárního tělíska (**obr. 39**). Jsou to: (1) Thylakoidy granální, ve tvaru kruhových, silně zploštělých měchýřků, které k sobě těsně přiléhají a vytvářejí agregáty – grana. (2) Thylakoidy intergranální, které v podobě jakýchsi zploštělých trubek probíhají stromatem, většinou jako spojnice mezi grany. V lipidické dvojvrstvě thylakoidní membrány jsou přítomné bílkovinné molekuly a jejich komplexy s dalšími látkami, zejména s chlorofyly. Vnitřní prostor thylakoidů, zvaný lumen, je převážně vyplněn vodným roztokem solí. V thylakoidech probíhají primární reakce fotosyntézy.

Chloroplastová barviva

V thylakoidní membráně je přítomno několik druhů barviv: (1) **zelené chlorofyly**, tj. chlorofyl *a* + chlorofyl *b*, (2) **žluté až oranžové karotenoidy**, které jsou dvojího druhu: čisté uhlovodíky **karoteny** (z nich hlavně β -karoten) a **xanthofyly** obsahující v uhlovodíkovém řetězci také kyslík (z nich hlavně lutein a violaxanthin). Všechna tato barviva jsou vázána na bílkoviny. Samotné barvivo nazýváme **chromofor** (z řečtiny, „nosič barvy“) a jeho komplex s bílkovinou **pigment**.

Absorpce záření. Část slunečního záření dopadajícího na chloroplast je absorbována chlorofyly, slaběji také karotenoidy. Roztoky čistých (z listů extrahovaných) chlorofylů absorbují záření o vlnových délkách 370–500 nm (fialové až modré) a 550–700 nm (oranžové až červené), **obr. 40**. Roztoky karotenoidů absorbují v modré až fialové oblasti spektra. Jak ukazuje obrázek, zelené světlo (500–550 nm) není chlorofylovým roztokem absorbováno. Akční spektrum fotosyntézy, jakož i absorpční spektrum listů (**obr. 41**) však svědčí o tom, že také zelené záření je absorbováno, ovšem méně než záření červené a modré. Rozdíl mezi absorpcí zeleného záření v roztoku chlorofylu (v kyvetě spektrofotometru) a v listech si vysvětlujeme tak, že toto záření se v buňkách odráží od jednoho chloroplastu k druhému a při každém dopadu na chloroplast se jeho malé množství absorbuje. Přesto se víc zeleného záření od listů odráží nebo jimi prochází, což je příčinou toho, že se nám jeví zelené.

Struktura chlorofylů. Základem molekulární struktury chlorofylů je **kruhový porfyrinový systém**, sestávající ze čtyř pyrolů. Uprostřed kruhu je dvojmocný hořčík, vázaný k dusíkovým atomům pyrolových jader. Kruhovým systémem prochází řada konjugovaných dvojných vazeb, které způsobují barevnost molekuly. Porfyrinový skelet je doplněn různými substituenty. Pro chlorofyly je charakteristickým



Obr. 39. Thylakoidní systém.

substituentem alkohol fytol s dvaceti atomy uhlíku. Tento hydrofobní uhlovodíkový řetězec přispívá k zakotvení chlorofylů v lipidické membráně (obr. 42).

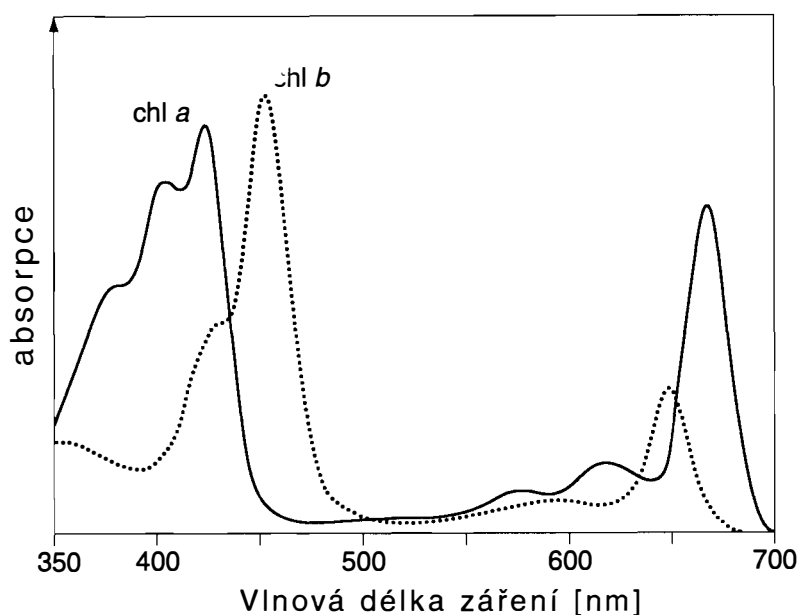
Látky příbuzné chlorofylům

Je zajímavé, že struktura chlorofylů, vzniklá před miliardami let, se během celé evoluce téměř nezměnila. Tetrapyrolový kruh však získal různé funkce: s kobaltem místo hořčíku tvoří **kobalamin** (vitamin B12), se železem **hemy**, které na jedné straně v podobě cytochromů fungují jako redoxní přenašeče elektronů, na druhé straně v podobě myoglobinu a hemoglobinu skladují nebo přenášejí kyslík v aerobních organismech. Funkční rozmanitost těchto sloučenin je do značné míry určována bílkovinami, na které jsou vázány, a různými substituenty.

5.4 Fotochemická fáze fotosyntézy

Fotochemická fáze je tvořena řadou kroků, které jsou vázány na různé thylakoidní struktury uvedené v zjednodušeném schématu na obr. 43 a v následujícím zjednodušeném přehledu:

1. Dvě oddělená fotochemická centra, **fotosystém I (PS I)** a **fotosystém II (PS II)**, obsahující, mimo jiné, bílkovinné komplexy chlorofylu *a*, chlorofylu *b* a karotenoidů. Většina těchto pigmentů v obou fotosystémech je soustředěna do tzv. světlosběrných komplexů **LHC** (light harvesting complex), které zářivou energii absorbují a na principu molekulární resonance ji svádějí do centrální části fotosystémů, do tzv. reakčního centra. **Reakční centrum** fotosystému I je tvořeno pigmentem chlorofylu *a*, který využívá fotosynteticky účinné záření až do vlnových délek 700 nm a je označován **P700**. Pigment reakčního centra PS II může využívat světlo až do 680 nm a je označován **P680**. Ve fotosystému II je lokalizován i bílkovinný komplex obsahující mangan, který štěpí molekuly vody, **OEC** (oxygen evolving complex).



Obr. 40. Absorpční spektrum chlorofylů v acetonovém roztoku.

2. Přenašeč vodíku (elektronů a protonů) **plastochinon (PQ)**.
3. Přenašeče elektronů mezi PS II a PS I: **cytochromový komplex b_6f (Cyt)** a **plastocyanin (PC)** - bílkovina obsahující měď.
4. Přenašeč elektronů **ferredoxin (Fd)**.
5. **Feredoxin-NADP reductasa**.
6. **ATP syntasa**.

Fotochemická fáze fotosyntézy má dvě varianty. První a základní variantou (A) je **necyklický transport elektronů**, kterého se účastní oba fotosystémy. Druhou variantou (B) je **cyklický transport elektronů**, kterého se účastní jen jeden fotosystém – PS I.

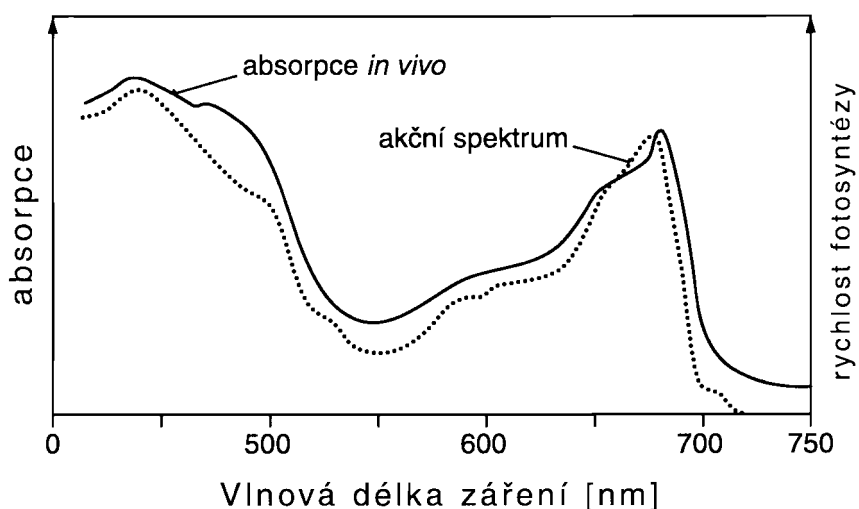
5.4.1 Procesy vedoucí k tvorbě ATP a NADPH, zahrnující necyklický transport elektronů

Světlosběrný proces

Energie kvant záření je absorbována pigmenty světlosběrného komplexu ve fotosystému II a odtud přenesena na molekulu (resp. molekulový pár) chlorofylu *a* (P680) v reakčním centru fotosystému.

Vysvětlení: Molekula pigmentu může v jednom časovém okamžiku absorbovat jen jeden foton a každý absorbovaný foton může vyvolat fotochemickou reakci. Například při slabší ozáření absorbuje jedna molekula pigmentu jen jeden foton za sekundu, zatímco biochemický mechanismus napojený na pigment je schopen za stejnou dobu zpracovat stovky absorbovaných fotonů. Tato disproporce je vyřešena světlosběrným komplexem (LHC), ze kterého je energie, absorbovaná 50–1000 molekulami chlorofylů a přídatných pigmentů sváděna do jednoho místa, reakčního centra, ve kterém další proces, fotochemický, probíhá již plynule.

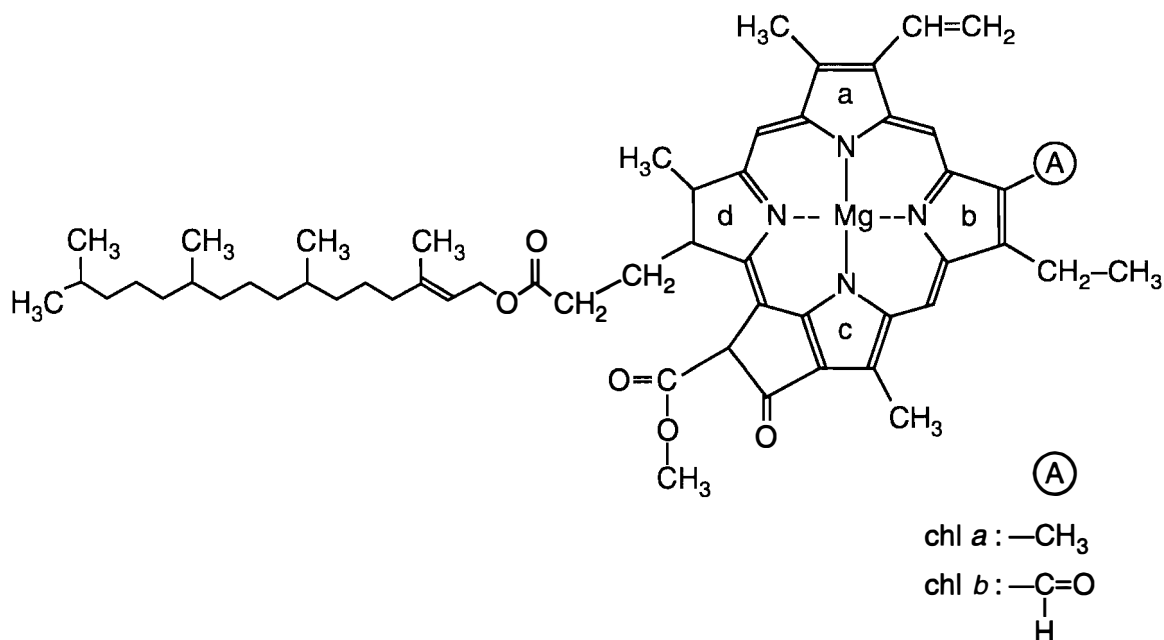
Abychom pochopili, jak tento „energetický trychýř“ funguje, musíme si ujasnit, co se děje, když je foton absorbován. Elektrony v atomech a molekulách mohou existovat v řadě „diskrétních“ energetických stavů nebo hladin. Normální hladina s nejnižší energií se nazývá základní stav. Absorpce fotonu molekulou chlorofylu excituje elektron tím, že ho vypudí ze základního stavu do excitovaného stavu (obr. 44).



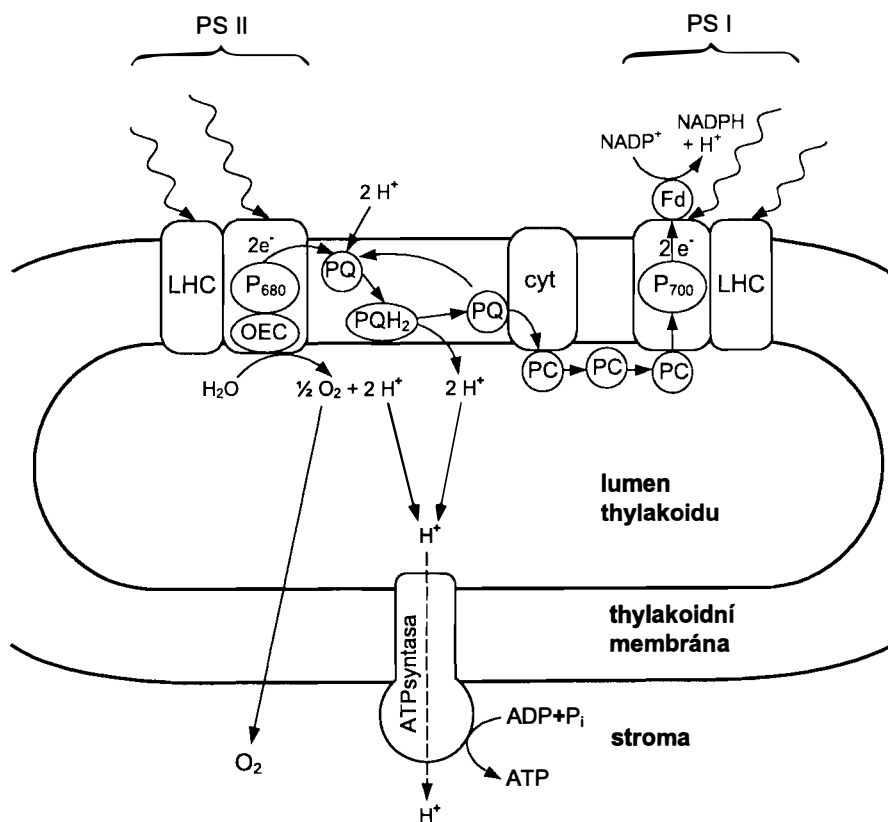
Obr. 41. Akční spektrum fotosyntézy a absorpční spektrum thalusu zelené řasy *Ulva taeniata*.

Co se děje dále? Excitovaný elektron relaxuje (poklesne) do nejnižšího z excitovaných stavů za současné emise infračerveného záření. Odtud se vrací do základního stavu buď ztrátou tepla, emisí fotonu (fluorescencí), anebo (a to je nejdůležitější) přenosem energie na sousední molekulu chlorofylu vázanou na membráně. V sousední molekule chlorofylu se resonancí excituje jiný elektron. Tímto mechanismem se energie sbírá desítkami a stovkami molekul pigmentu světlosběrného komplexu a svádí se do jednoho místa.

(Přesto, že modré záření excituje elektrony na vyšší hladinu než záření červené, všechny elektrony relaxují na přibližně stejné hladině dřív, než dojde k resonančnímu přenosu).



Obr. 42. Molekulární struktura chlorofylů.



Obr. 43. Zjednodušené schéma funkčních složek thylakoidní membrány a procesů, které na nich probíhají. V thylakoidních membránách jsou tyto složky zmnožené.

Poznámka: Konjugované dvojné vazby v chromoforech a excitace elektronů

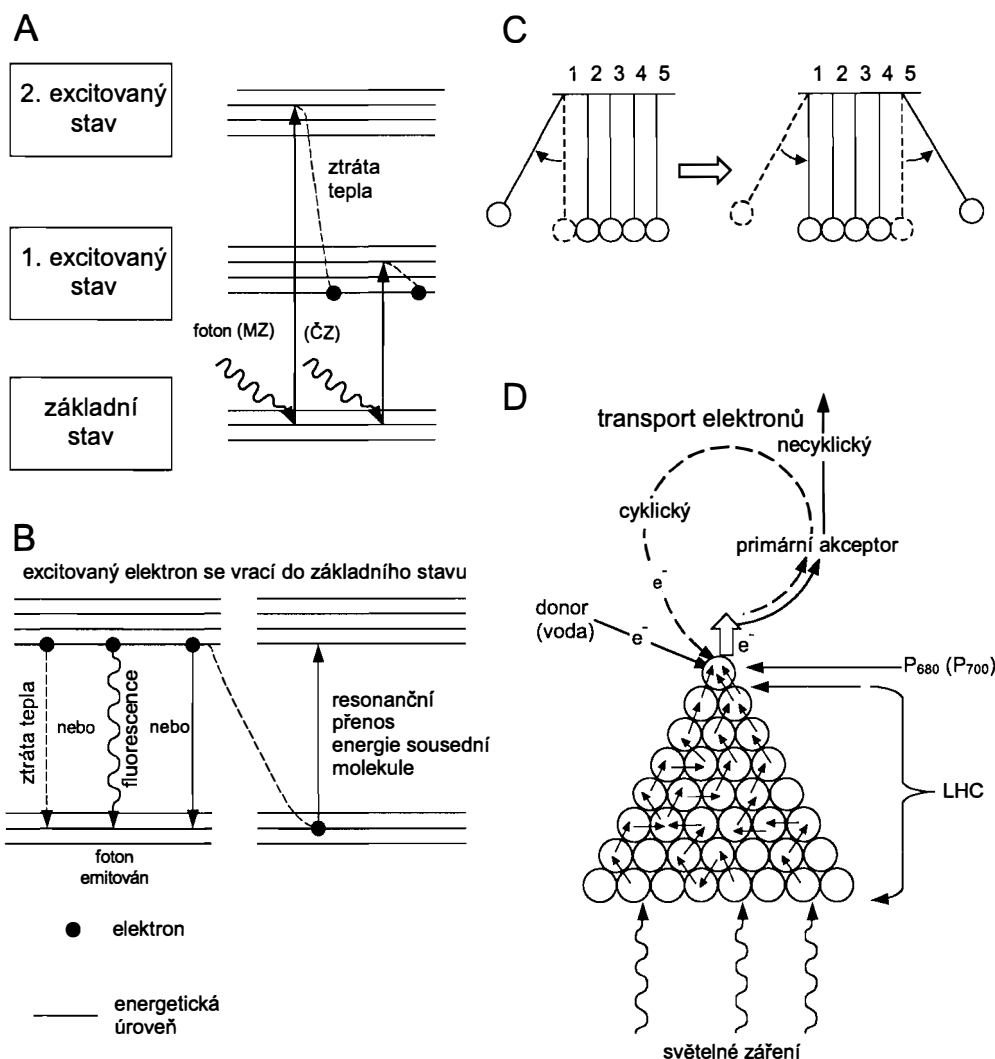
Obecnou vlastností chromoforů je to, že obsahují řadu konjugovaných dvojných vazeb, 10 v případě tetrapyrrolového kruhu chlorofylu *a*. Jeden elektron konjugovaného systému se po absorbování světelného kvanta dostává na vyšší orbital. Jelikož na tomto vyšším orbitalu je přítomen jen jeden elektron, označuje se tento excitovaný stav jako singlet. Čím vyšší je počet dvojných vazeb v konjugovaném stavu, tím méně energie je zapotřebí k tomu, aby vznikl první singletový stav. Pro excitaci chlorofylu stačí tmavočervené záření, zatímco butadien (který má jen dvě konjugované dvojné vazby) vyžaduje pro excitaci ultrafialové záření. Spektra chlorofylů *a*, *b* mají dvě hlavní absorpční maxima odpovídající dvěma excitačním stavům. Označují se jako první a druhý singlet.

Fotochemická reakce

V reakčním centru fotosystému II tj. v P680 proběhne fotochemická reakce spočívající v tom, že excitovaný elektron se přenesse z molekuly pigmentu na přilehlý nepigmentový akceptor. Tím je elektrický náboj od pigmentu oddělen. Následuje přenos elektronu s vysokým energetickým potenciálem na další oxidoredukční přenašeče. Molekula pigmentu (chlorofylu *a*) je ionizována, stává se kladně nabitou.

Oxidační štěpení vody

Kladně nabitá molekula chlorofylu *a* (P680) k sobě přitáhne elektron z přilehlé bílkoviny obsahující mangan (OEC). Komplex Mn-bílkovina se zoxiduje a přitáhne elektron z molekuly vody. Každá molekula vody uvolní dva elektrony, z nichž každý pochází z jedné kovalentní vazby, kterou je vodík poután ke kyslíku. Molekula vody se rozloží na jeden atom kyslíku ($1/2 \text{ O}_2$) a 2 H^+ , které jsou uvolněny do vnitřního thylakoidního prostoru. Molekulární kyslík (O_2) pocházející ze dvou molekul vody uniká z chloroplastů do atmosféry.



Obr. 44. Světlosběrný proces. (A) Absorpce fotonu modrého (MZ) a červeného (CZ) záření a excitace elektronu ve fotosyntetickém pigmentu. (B) Excitovaný elektron se vrací do základního stavu a energie se ztrácí jako teplo nebo záření (fluorescence), nebo je rezonancí přenesena na přilehlou molekulu. (C) Spřažená kyvadla, znázorňující princip rezonančního přenosu. (D) Absorpce světelných kvant molekulami chlorofylu (ve světlosběrném komplexu – LHC), které přecházejí do singletového excitovaného stavu. Kvanta záření v podobě singletové excitační energie migrují na základě rezonance z jedné molekuly do druhé. Výsledkem je excitace P680 nebo P700 (další vysvětlení v textu).

Transport elektronů z PS II na PS I a s ním spojené pumpování protonů

Z P680 jsou dva elektrony přeneseny prostřednictvím přenašečů (jež nejsou v obr. 42 uvedeny) na plastochinon, **PQ** (viz Sekundární metabolismus – Fenolické látky). Ten poté na stromární straně thylakoidní membrány přijme dva protony ze stromatu. S navázanými protony se pohybuje napříč membránou, z vnější strany k vnitřní, kde elektrony předá cytochromovému komplexu (**Cyt**) a vodíkové ionty uvolní do thylakoidního prostoru (protony jsou takto do lumenu „pumpovány“). Elektrony jsou pak z cytochromového komplexu přeneseny na plastocyanin (**PC**), bílkovinu obsahující měď. Ta se pohybuje po krátké dráze na povrchu membrány a elektrony předá do reakčního centra (**P700**) ve fotosystému I.

Poznámky: 1) Fotosystém, ve kterém transport elektronů začíná, se označuje číslem dvě (a nikoliv číslem jedna), protože byl objeven jako druhý. 2) Proč jsou elektrony při fotosyntéze transportovány? To je vysvětleno dále.

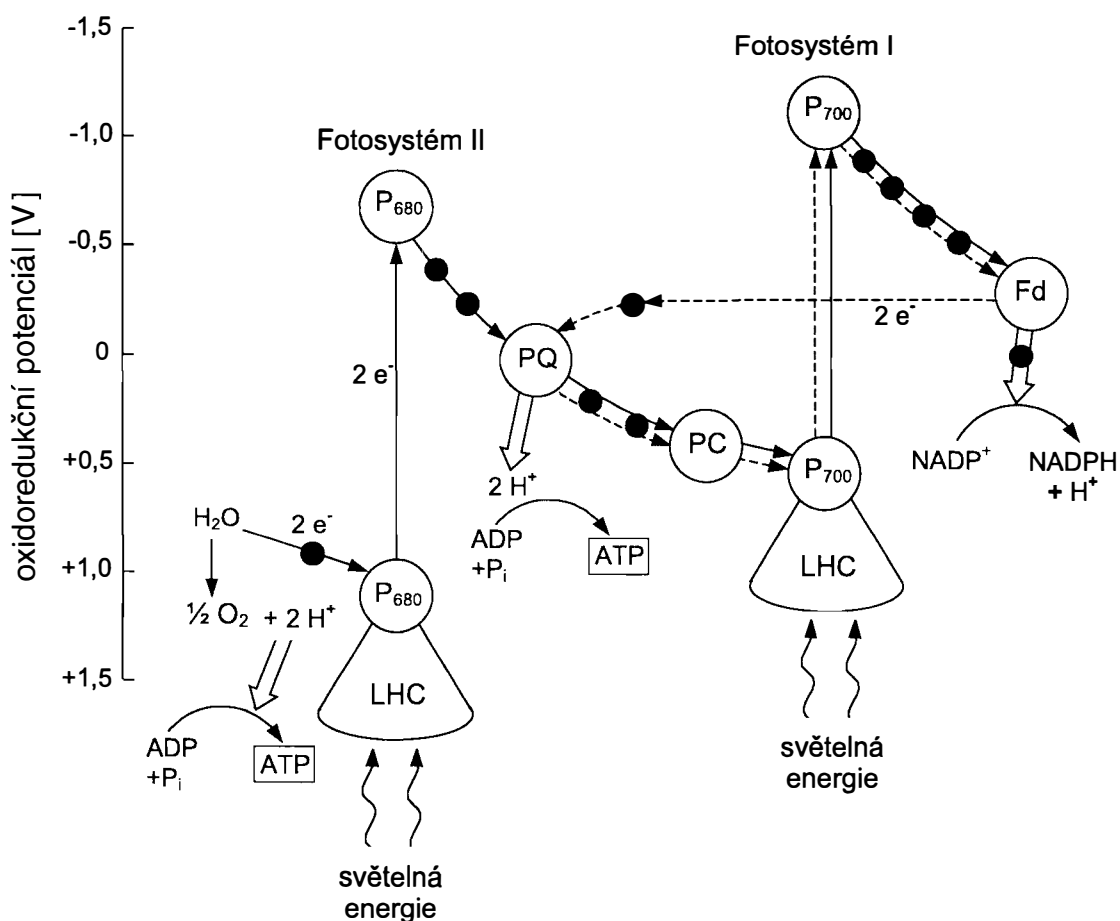
Transport elektronů z PS I na NADP⁺

Molekula pigmentu **P700** v reakčním centru fotosystému I (**PS I**) absorbuje prostřednictvím přidruženého světlosběrného komplexu (**LHC**) zářivou energii, uvolňuje elektron a současně přijímá elektron od **PC**. Elektrony jsou přeneseny na ferredoxin (**Fd**) lokalizovaný na stromální straně membrány. Z ferredoxinu jsou působením enzymu ferredoxin-NADP-reduktasy přeneseny spolu s protonem ze stromatu na NADP⁺ za vzniku **NADPH + H⁺** (obr. 43).

5.4.2 Cyklický transport elektronů

Při cyklickém transportu elektronů působí zářivá energie zachycená světlosběrným komplexem ve fotosystému I (**PS I**) jako hnací síla toku elektronů z **P700** přes **Fd** na **PQ** (v obr. 43 není tato část cyklického transportu elektronů pro přehlednost znázorněna) a odtud přes **Cyt** a **PC** zpět na **P700** (obr. 43, 44D, 45). Pomocí **PQ** se tak protony transportují ze stromatu do thylakoidního prostoru, podobně jako při necyklickém elektronovém transportu. Tím se vytváří transmembránový gradient protonů umožňující tvorbu ATP. Protože cyklický transport není napojen na žádný externí donor elektronů (jakým je voda v případě necyklického transportu), nemůže při něm vznikat NADPH. Jeho produktem je **jen ATP**.

Skutečný význam tohoto typu světelné fáze fotosyntézy pro většinu rostlin není dosud jasný. Předpokládá se však, že má důležitou úlohu u rostlin s fotosyntézou C₄ (kde pravděpodobně slouží k produkci ATP v buňkách pochvy cévních svazků – viz rostliny C₄).



Obr. 45. Transport elektronů při fotosyntéze (schéma Z). Cyklický transport je vyznačen přerušovanými čarami. Černé puntíky reprezentují přenašeče elektronů.

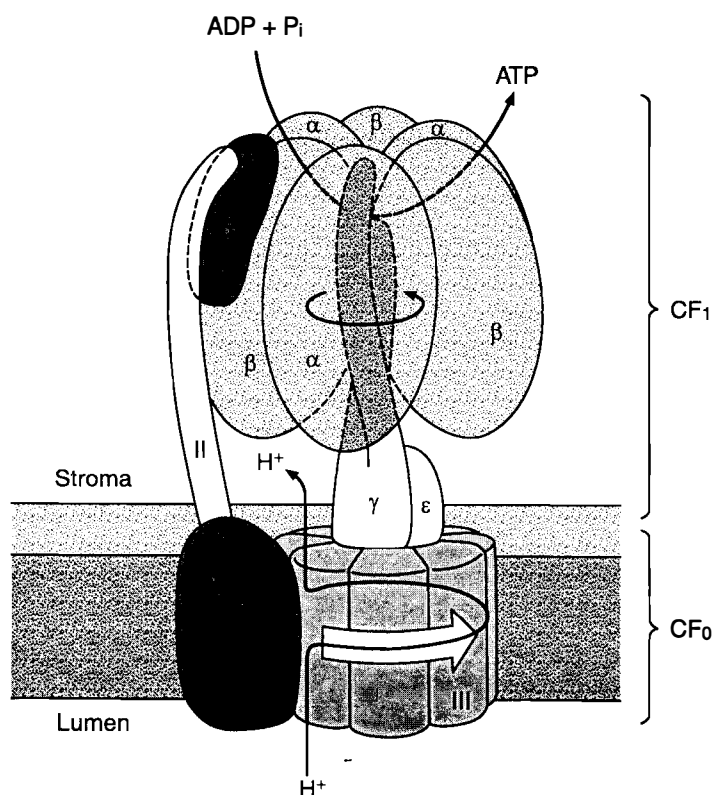
Proč jsou elektrony ve fotochemické fázi fotosyntézy transportovány

Princip elektronového transportu (toku) spočívá v tom, že elektrony jsou přenášeny ze substrátů s nižší afinitou k elektronům na substráty s afinitou vyšší. Čím je hodnota oxidačnického potenciálu substrátu (přenašeče) pozitivnější, tím je jeho afinita k elektronům vyšší. Při fotosyntéze jsou elektrony s vysokým obsahem energie v reakčním centru vypuzeny z molekuly chlorofylu na nepigmentovou molekulu s nízkou afinitou k elektronům a dále transportovány soustavou redoxních přenašečů s hodnotami elektrického potenciálu odstupňovanými od hodnot elektronegativních k elektropozitivním. Tento elektronový transport bývá znázorňován pomocí tzv. schématu Z (obr. 45), ze kterého je zřejmý vztah mezi elektronovou afinitou přenašečů a energií elektronů. Schéma ukazuje, že elektrony se pohybují „do kopce“ dvěma fotochemickými reakcemi a „s kopce“ prostřednictvím elektronových přenašečů. Při pohybu „s kopce“ je část jejich energie převedena do makroergických meziatomových vazeb ATP.

Fotofosforylace

Oxidační štěpení vody a transport elektronů při fotosyntéze vedou ke vzniku gradientu protonů napříč thylakoidní membránou. Zpětný tok protonů (z lumeny do stromatu) pohání enzymatickou syntézu ATP (z ADP a anorganického fosfátu) zvanou fotofosforylace. Gradient protonů napříč thylakoidní membránou (protonmotorická síla) se vytváří třemi (resp. čtyřmi) pochody:

- 1) Uvolněním protonů do thylakoidního prostoru při oxidačním rozkladu vody.
- 2a) Pumpováním protonů do thylakoidního prostoru, spojeným s transportem elektronů z PS II na PS I.
- 2b) Pumpováním protonů spojeným s cyklickým transportem elektronů.
- 3) Vazbou protonů na NADP^+ při jeho redukci ve stromatu.



Obr. 46. Model komplexu ATPsyntasy F_0 je integrální membránový protein fungující jako kanál pro průchod protonů membránou. Vnější složka (CF_1) obsahuje oblast, která katalyzuje syntézu ATP. Složka CF_1 je tvořena pěti podjednotkami (α , β , γ , δ , ϵ), zatímco CF_0 obsahuje nejméně čtyři různé podjednotky (I, II, III a IV). Podjednotka III je zmnožená.

ATP je při fotofosforilaci syntetizován chloroplastovou ATPsyntasou (**obr. 46**). Tento enzym je tvořen velkým bílkovinným komplexem (400 kDa) částečně připomínajícím vakuolární H⁺-ATPasu (**obr. 6**). Podobá se ATPase mitochondriální. Sestává ze dvou částí: (1) Z hydrofobního komplexu bílkovin CF₀, který prostupuje membránu a vytváří kanál pro pohyb protonů z lumenu thylakoidů do stromatu, (2) z komplexu CF₁, což je seskupení bílkovin na povrchu membrány obsahující vazebná místa pro ADP. Tok H⁺ skrz CF₀ vyvolává konformační změny v CF₁, jejichž výsledkem je syntéza ATP. (Syntéza má charakter tzv. rotační katalýzy).

Produkty fotochemické fáze jsou:

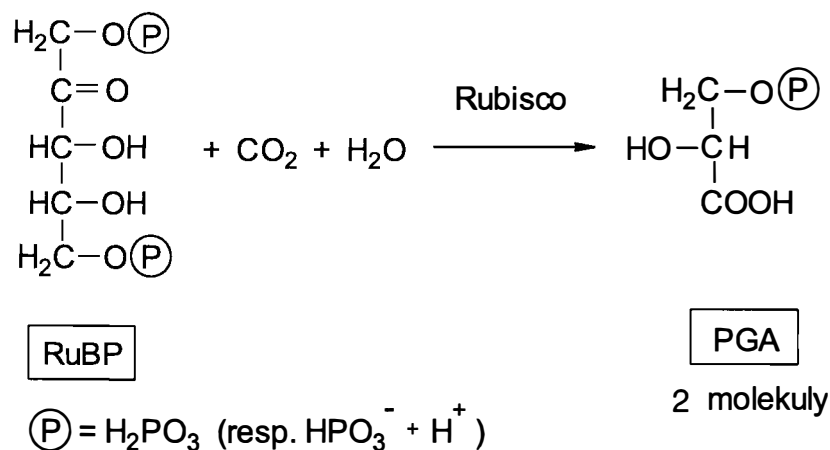
- (1) ATP, NADPH + H⁺ a O₂ (produkty procesů, zahrnujících necyklický transport elektronů)
- (2) ATP (produkt cyklického transportu elektronů).

5.5 Syntetická fáze fotosyntézy

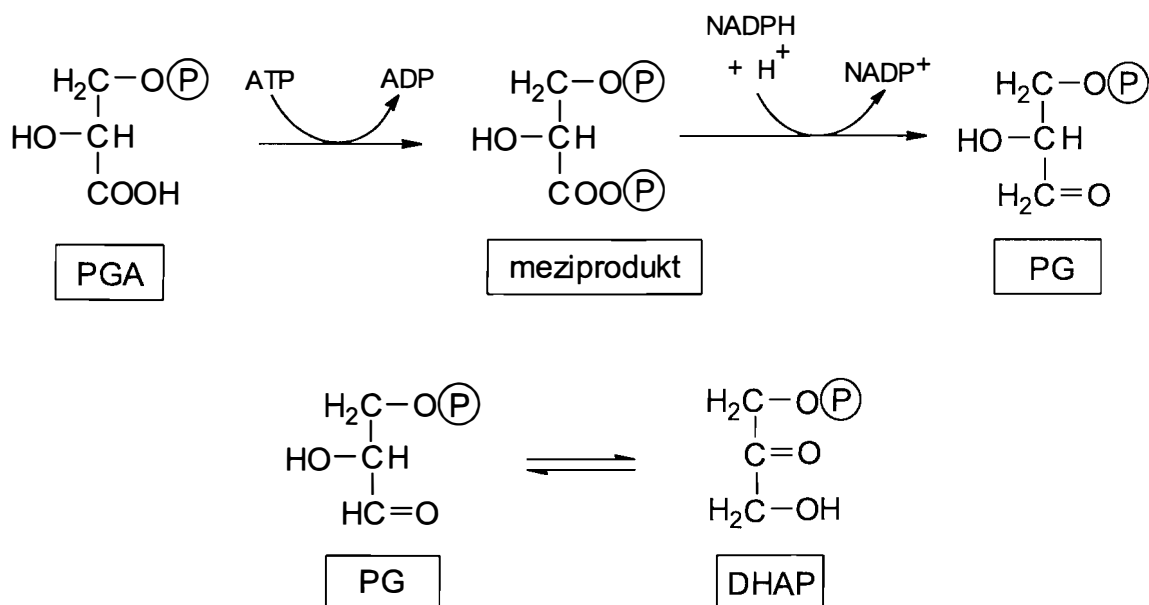
ATP a NADPH vzniklé ve fotochemické fázi se spotřebovávají ve fázi syntetické při asimilaci oxidu uhličitého. Existují 3 způsoby asimilace CO₂. Jim odpovídají 3 typy rostlin označované jako C₃, C₄ a CAM.

5.5.1 Rostliny C₃

Asimilace oxidu uhličitého (jeho fixace a redukce) se u rostlin C₃ uskutečňuje výhradně reakcemi **Calvinova cyklu**, probíhajícími ve stromatu chloroplastů (**obr. 47, 48, 49**). První reakcí Calvinova cyklu je vazba CO₂ na akceptor, pětiuhlíkatý fosforylovaný cukr, ribulosa-1,5-bisfosfát (RuBP) a následná tvorba dvou molekul kyseliny 3-fosfoglycerové (PGA). Reakce je katalyzována enzymem ribulosa-1,5-bisfosfátkarboxylasou, často označovanou jako **rubisko** (Rubisco). Kyselina fosfoglycerová je prvním stálým produktem fotosyntetické fixace oxidu uhličitého u rostlin C₃. Má tři atomy uhlíku, proto označení C₃. (Toto označení se vztahuje jak na rostliny, tak na fotosyntézu.)



Dalším krokem je redukce PGA za vzniku nejjednodušších fosforylovaných cukrů, 3-fosfoglyceraldehydu (PG) a dihydroxyacetonfosfátu (DHAP). Tyto triosafosfáty se v cyklu dále metabolisují nebo se z chloroplastu exportují do cytosolu (**obr. 48, 49**).



Při redukci PGA na 3-fosfoglyceraldehyd se spotřebovává NADPH + H⁺. Podstatou této redukce je enzymatická přeměna karboxylové skupiny na skupinu aldehydickou. Reakce neprobíhá přímo, nýbrž přes meziprodukt kyselinu 1,3-bisfosfoglycerovou. K tvorbě tohoto meziproduktu je zapotřebí jedna molekula ATP. Další molekula ATP se v cyklu spotřebovává při fosforylaci ribulosa-5-fosfátu na RuBP. Základní meziprodukty Calvinova cyklu jsou: PGA, triasafosfáty a RuBP, který se v cyklu regeneruje a může sloužit k další fixaci CO₂. Tyto a další fosforylované metabolity cyklu se vyskytují také v prvních etapách respiračního metabolismu, tj. v glykolyse a (nebo) pentosovém cyklu.

K objevu Calvinova cyklu na přelomu čtyřicátých a padesátých let vedla identifikace jeho fosforylovaných meziproduktů za použití **papírové chromatografie** a **radioizotopu uhlíku**, resp. ¹⁴CO₂. Melvin Calvin za tento objev obdržel v r. 1951 Nobelovu cenu.

5.5.1.1 Fotosyntetické asimiláty: distribuce v buňce, metabolismus a translokace

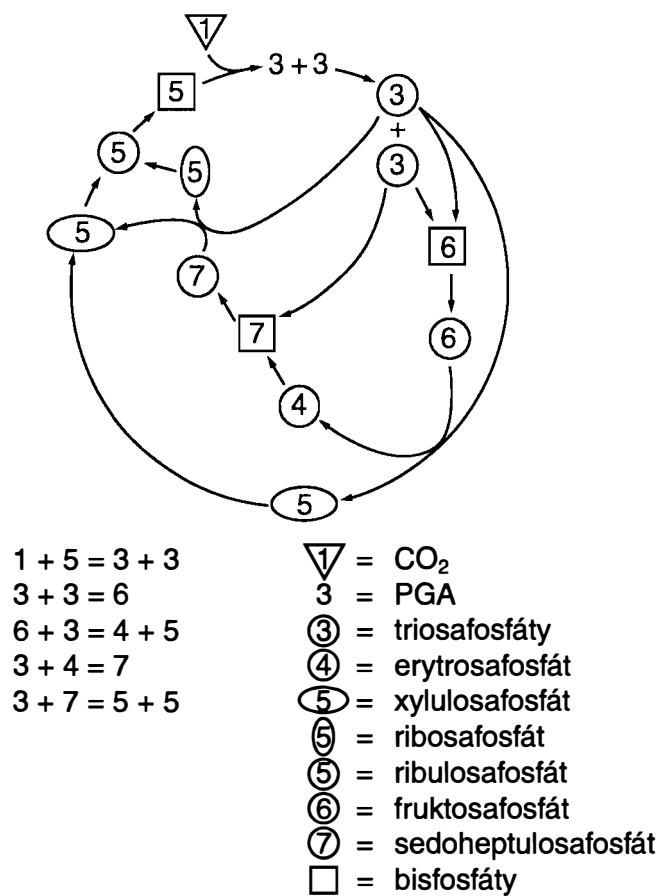
Z Calvinova cyklu mohou některé metabolity vystoupit a v chloroplastech se z nich mohou syntetizovat sacharidy, bílkoviny a lipidy (**obr. 49, 50**). Do cytoplasmy se produkty fotosyntézy transportují převážně v podobě dihydroxyacetonfosfátu (DHAP) nebo jako glukosa-6-fosfát. Transportovány jsou na základě výměny za fosfát zvláštními přenašeči ve vnitřní chloroplastové membráně.

Distribuce produktů Calvinova cyklu v buňce se reguluje koncentrací P_i v cytosolu. Je-li tato koncentrace vysoká, potom jeho rychlá výměna za triasafosfát umožňuje export většiny produktů Calvinova cyklu z chloroplastů do cytosolu. Když jeho koncentrace poklesne, rychlost výměny se sníží a v chloroplastech vzroste koncentrace triasafosfátu, z něhož se tvoří škrob.

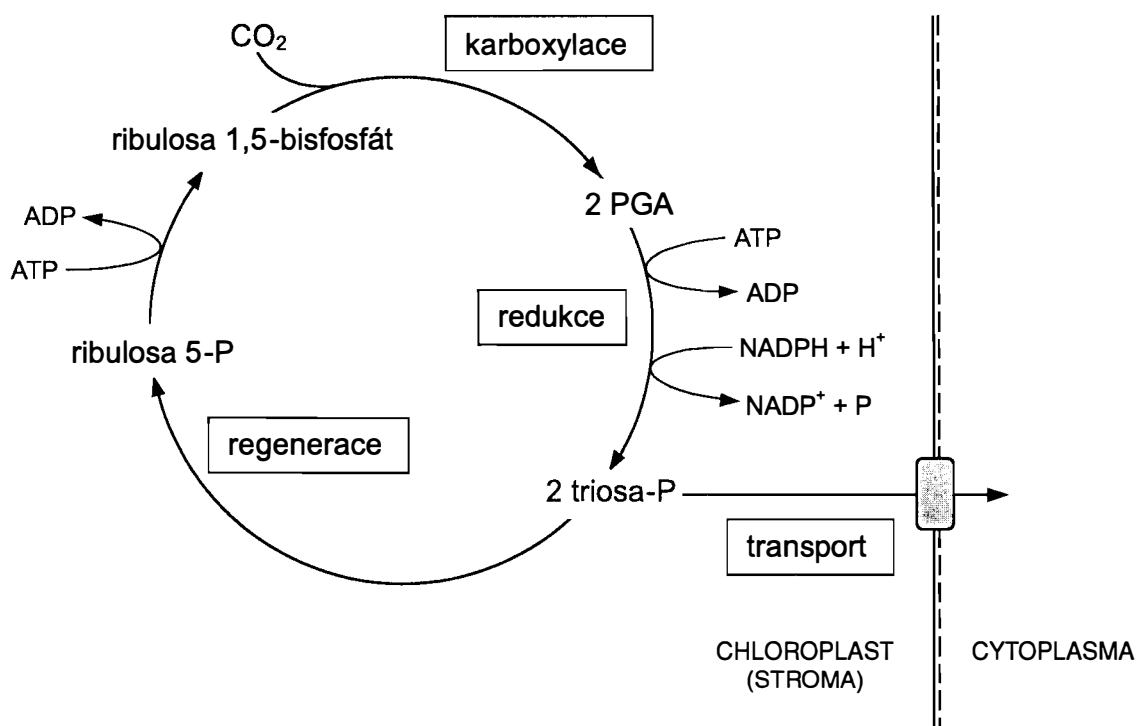
DHAP se vně plastidů zpracovává na sacharosu nebo se metabolisuje za vzniku ATP a NAD(P)H. Z plastidů se také translokuje glykolát – produkt oxygenasové aktivity rubiska (viz Fotorespirace), některé aminokyseliny a mastné kyseliny.

5.5.1.2 Syntéza sacharosy

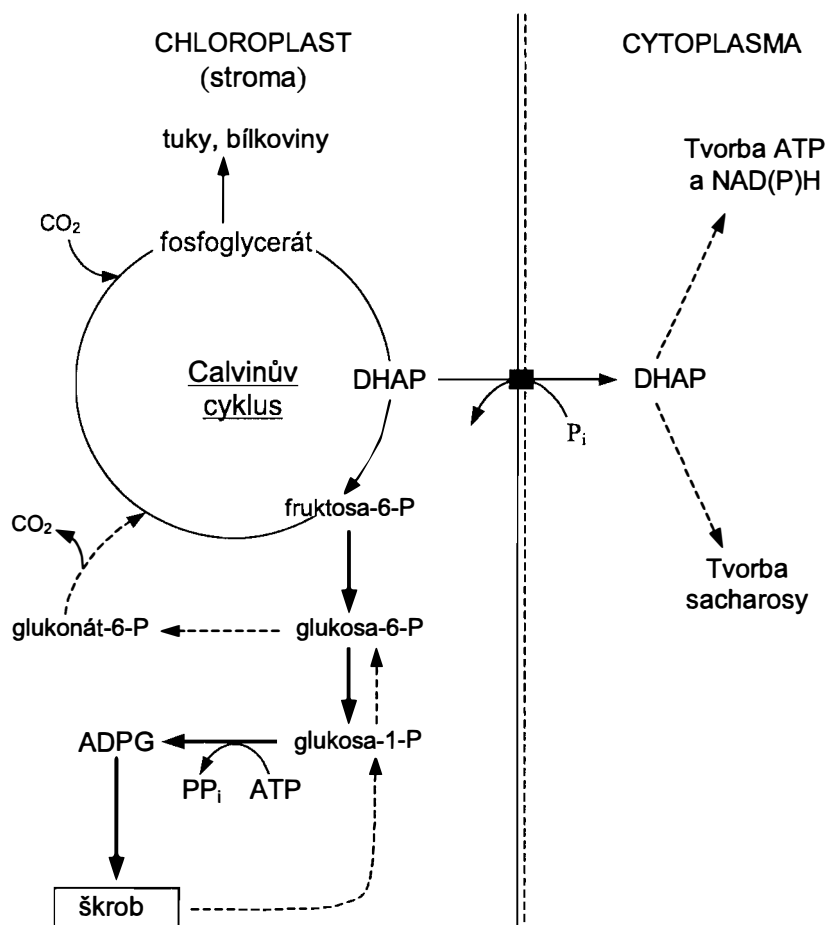
Sacharosa je hlavní transportní formou fotosyntetických asimilátů u většiny rostlin (viz Dálkový transport asimilátů). Syntetizuje se v cytoplasmě z dihydroxyacetonfosfátu řetězem reakcí, který je shodný s počá-



Obr. 47. Cesty uhlíku v Calvinově cyklu. Čísla značí počet uhlíkových atomů v molekulách metabolitů.



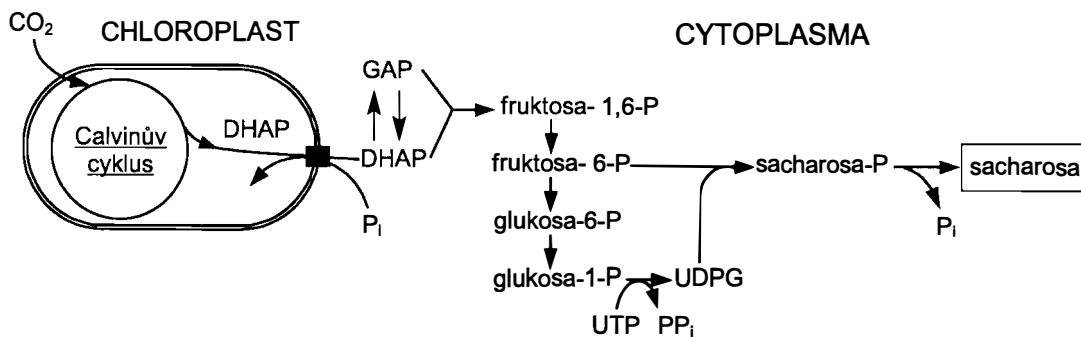
Obr. 48. Schéma Calvinova cyklu. PGA = kyselina 3-fosfoglycerová.



Obr. 49. Metabolismus asimilačního škrobu.

tečným úsekem glykolýzy probíhající v obráceném směru (obr. 50). Zahnuje tvorbu glyceraldehydfosfátu, fruktosa-1,6-P, fruktosa-6-P, glukosa-6-P, glukosa-1-P a **uridindifosfoglukosy (UDPG)**. Tento nukleotid vzniká z glukosa-6-P interakcí s UTP (analogicky vzniká ADPG, prekursor škrobu, viz dále).

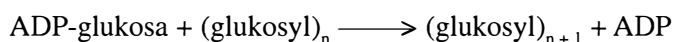
Sacharosa se z fotosyntetizujících buněk exportuje do jiných částí rostliny floemem. Některé rostlinné druhy však exportují místo sacharosy převážně oligosacharidy nebo cukerné alkoholy (viz Dálkový transport asimilátů).



Obr. 50. Syntéza sacharosy.

5.5.1.3 Tvorba a mobilizace asimilačního škrobu

Část fotosyntetických asimilátů se ukládá v chloroplastech v podobě zrněk škrobu (srovnej: zásobní škrob, Tvorba zásob. látek). Jeho syntéza vychází z fruktosa-6-fosfátu (meziproduktu Calvinova cyklu), který se přeměňuje v glukosa-6-P a dále v glukosa-1-P. Ten spolu s ATP poskytuje **ADPglukosu** (obr. 49). Glukosová jednotka ADPglukosy se enzymem škrobsyntasou připojí vazbami α -1,4 k řetězci glukosového polymeru za vzniku škrobových makromolekul:



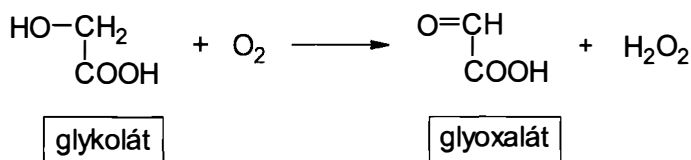
Větvící enzym (branching enzyme) vytváří analogicky vazby α -1,6 amylopektinu (frakce škrobu s rozvětvenými makromolekulami).

Asimilační škrob nahromaděný ve dne v plastidech se v noci mobilizuje (tj. převede v rozpustné metabolity): **1)** Působením fosforylasy je štěpen v glukosa-1-P. Z něho vzniká glukosa-6-P, který se oxiduje dehydrogenasou glukosa-6-fosfátu v glukonát-6-P a ten se nakonec přemění v triosafosfát (který se z chloroplastů exportuje). Tyto disimilační reakce mohou být v chloroplastech katalyzovány řadou enzymů Calvinova cyklu, působících v opačném směru než při fotosyntéze. Soutěžení mezi základní asimilační cestou (Calvinovým cyklem) a disimilační cestou je vyloučena díky působením světla nebo tmy. Rozhodující enzymy Calvinova cyklu jsou totiž aktivní jen na světle a při přechodu do tmy se během několika minut inaktivují. Naproti tomu plastidová glukosa-6-P dehydrogenasa je aktivní jen ve tmě. Alternativně mohou být hexosafosfáty přeměněny na triosafosfáty glykolytickými enzymy přítomnými v chloroplastech. **2)** Škrob může být rozštěpen amylolytickými enzymy na glukosu, která se pak zvláštním translokátorem transportuje do cytoplasmy.

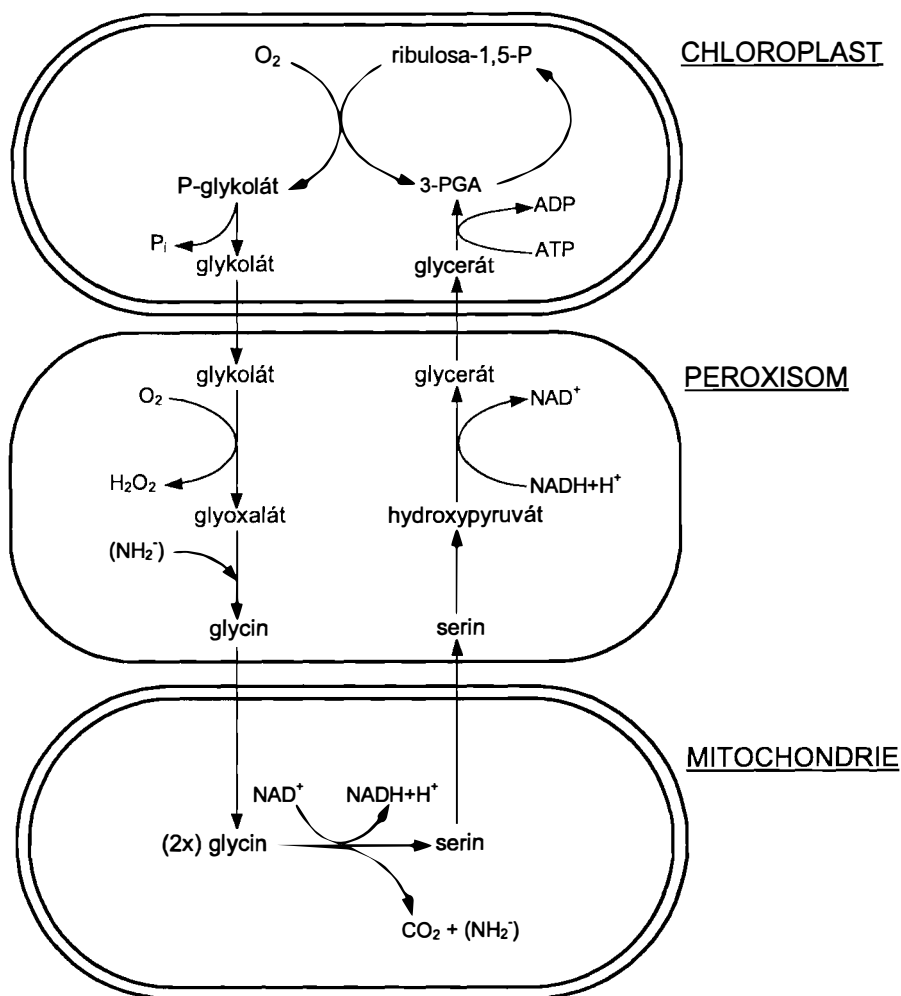
5.5.1.4 Problém rostlin C_3 : fotorespirace

Bylo zjištěno, že **rubisko funguje nejen jako karboxylasa, ale současně jako oxygenasa**. (Oxygenasy jsou enzymy katalyzující slučování substrátu s kyslíkem.) Oxygenasová aktivita rubiska se projevuje tím, že fotosyntéza je inhibována kyslíkem. Na světle se spotřebovává kyslík a uvolňuje se oxid uhličitý. Tento paradoxní jev není ovšem projevem jen oxygenasové aktivity rubiska, ale i dalších procesů, které na aktivitu rubiska navazují. Celý děj se označuje jako fotorespirace. S normální respirací nemá ovšem nic společného, kromě již uvedené výměny O_2 a CO_2 . ATP se při ní netvoří, ale dokonce spotřebovává. Zatímco dýchání probíhá v cytosolu a mitochondriích, fotorespirace probíhá v chloroplastech, peroxisomech a mitochondriích (obr. 51).

Oxygenasovou aktivitou rubiska se RuBP štěpí na kyselinu fosfoglykolovou a 3-fosfoglycerovou. PGA vstupuje do Calvinova cyklu a fosfoglykolát se defosforyluje na glykolát, který se transportuje do peroxisomů a tam se oxiduje na glyoxalát. Glyoxalát se transaminuje na glycin a ten vstupuje do mitochondrií. Ze dvou molekul glycinu vzniká serin a uvolňuje se CO_2 a NH_3 . Serin se může deaminovat a redukovat na glycerát, který se v chloroplastu fosforyluje za vzniku PGA. Ta může vstoupit do Calvinova cyklu.

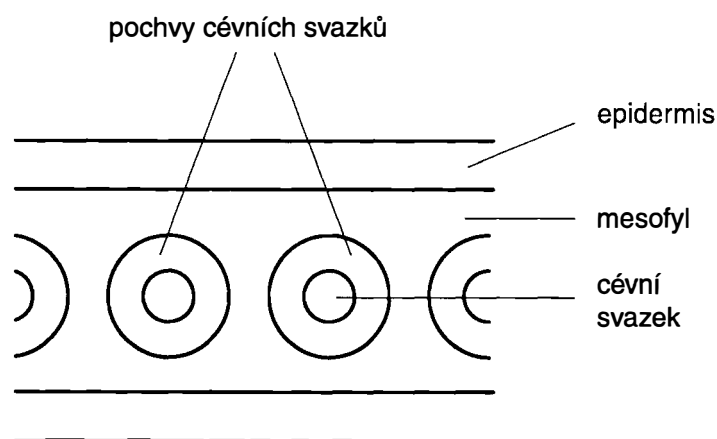


Rubisco tedy při fotosyntéze váže CO_2 na RuBP a současně tento substrát štěpí. Poměr mezi oxygenasovou a karboxylasovou aktivitou rubiska vyplývá z **kompetice molekul O_2 a CO_2 o rubisko**. Afinita rubiska k CO_2 je mnohem vyšší než k O_2 , avšak kyslíku je v atmosféře 21 objemových procent, zatím-



Obr. 51. Zjednodušené schéma fotorespirace.

co oxidu uhličitého jen asi 0,036 % ($360 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$). Při tomto poměru obou plynů v atmosféře je poměr karboxylasové a oxygenasové aktivity rubiska asi 3:1. Při zvýšení teploty a ozáření listů se může oxygenasová aktivita ještě poměrně zvýšit. Za těchto podmínek se totiž může značně snížit koncentrace CO_2 v chloroplastech činností fotosyntézy.



Obr. 52. Schéma věnčité anatomie listů C_4 .

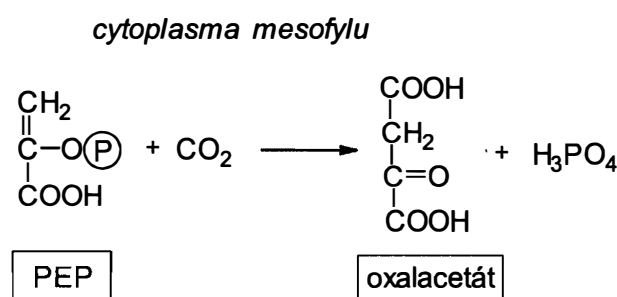
Energeticky a látkově je fotorespirace procesem ztrátovým. Při teplotách 30–35 °C může snižovat čistou fotosyntézu (viz dále) o 50–60 %. Má tedy pro rostlinu vůbec nějaký význam? Zřejmě má, zejména v dusíkatém metabolismu. Je také možné, že se chloroplasty prostřednictvím fotorespirace zbavují přebytečné chemické energie (ATP a NADPH + H⁺), když pro nedostatek CO₂ nemůže být využita k syntéze sacharidů.

Rostlinné druhy s fotosyntézou C₃

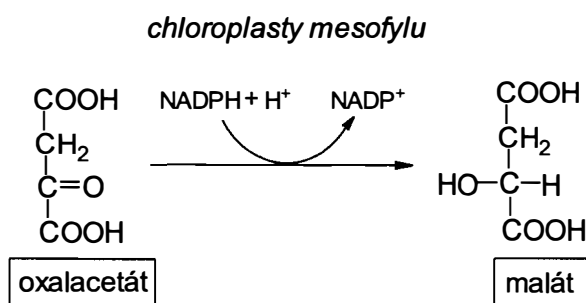
Tento typ fotosyntézy má velká většina rostlin mírného pásma, z kulturních plodin např.: cukrovka, pšenice, ječmen, oves, špenát, ředkev, tykev, tabák, aj.

5.5.2 Rostliny C₄

V rostlinách C₄ je oxid uhličitý primárně fixován na fosfoenolpyruvát (PEP). Proces fixace je katalyzován enzymem PEP karboxylasou a probíhá v cytosolu mesofylových buněk (viz Věčtitá anatomie listů C₄). PEP má ve své molekule 3 atomy uhlíku a navázáním oxidu uhličitého z něho vzniká čtyřuhlíkatá ketokyselina – oxalacetát. Proto označení C₄.



Oxalacetát se z cytoplasmy transportuje do chloroplastů, kde se redukuje enzymem malátdehydrogenasou na malát (kys. jablečnou) nebo v cytosolu na aspartát (kys. asparagovou, podle druhu rostlin). Z chloroplastů malát difunduje zpět do cytosolu a jeho další osud je těsně spjat se zvláštní anatomickou strukturou listů rostlin C₄ (**obr. 52**).



Věčtitá anatomie listů C₄

Listy rostlin C₄ se vyznačují tzv. věčtitou anatomií (**obr. 52**). Jejím charakteristickým znakem je věnec buněk obklopujících na příčném řezu listem cévní svazek a tvořících jeho pochvu. **Buňky pochvy cévních svazků** k sobě těsně přiléhají a od buněk **mesofylových** jsou odděleny stěnami impregnovanými suberinem, kterými procházejí četné plasmodesmy. Jejich chloroplasty mívají nápadná škrobová zrna, zatímco v chloroplastech mezofylových buněk se škrob v podstatě netvoří. **Thylakoidy mesofylových chloroplastů jsou granální** (obsahují thylakoidní grana), zatímco chloroplasty buněk pochvy cévních

svazků jsou v podstatě agranální. Jelikož fotosystém II je vázán na thylakoidní grana, dochází k tvorbě $\text{NADPH} + \text{H}^+$ (a k uvolňování O_2) především v chloroplastech mesofylových.

Další metabolické přeměny uhlíku v rostlinách C_4

Malát se difuzí dostává plasmodesmovými kanály z buněk mesofylových do buněk pochvy cévních svazků, kde se transportuje do chloroplastů a v nich se dekarboxyluje. Uvolněný CO_2 se refixuje rubiskem Calvinova cyklu. Zbylý pyruvát se transportuje zpět do mesofylových buněk, kde se fosforyluje na PEP. Ten může opět fungovat jako akceptor CO_2 (obr. 53).

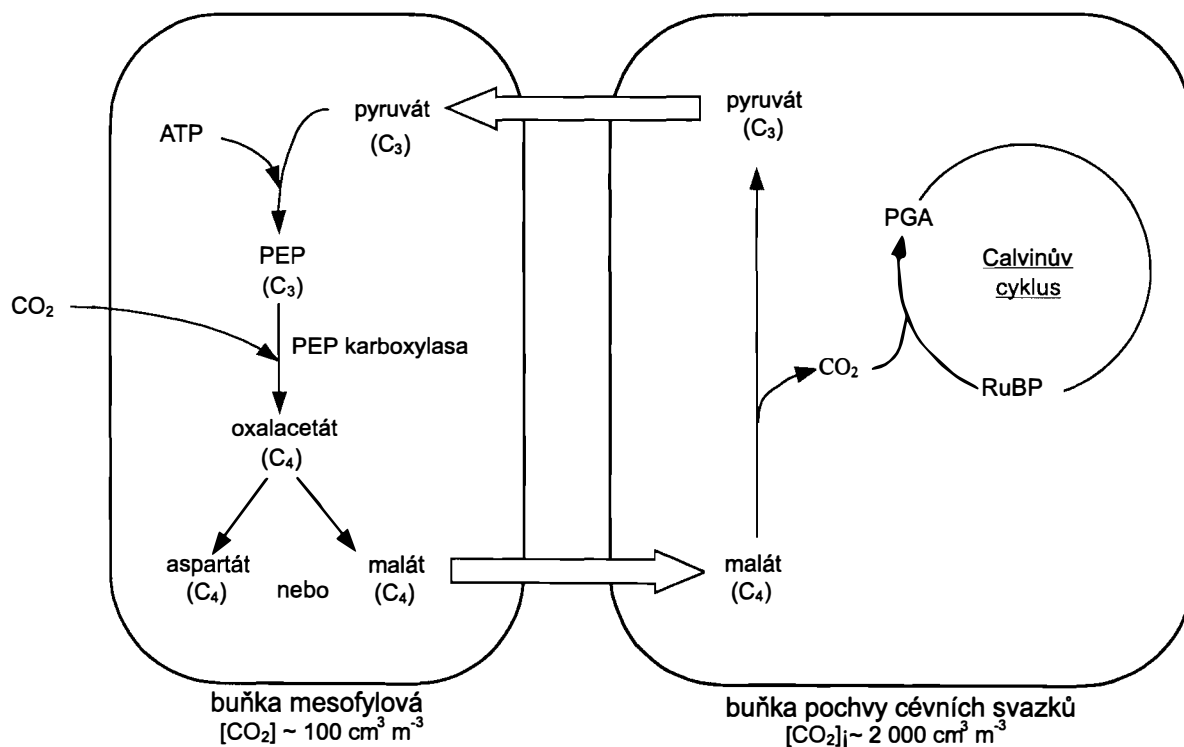
Výhody a nevýhody fotosyntézy C_4

Přeměna pyruvátu na PEP vyžaduje energii ATP a cesta C_4 je proto energeticky náročná. Tím můžeme vysvětlit skutečnost, že rostliny C_4 jsou málo výkonné, je-li příkon zářivé energie limitujícím faktorem fotosyntézy. Naopak, při vysoké ozářenosti i teplotě je tato energetická náročnost více než vyvážena výhodami mechanismu C_4 .

1. Velmi účinná fixace CO_2 PEP karboxylasou v cytoplasmě.
2. Zkoncentrování oxidu uhličitého v buňkách pochvy cévních svazků (jeho zpětné difuzi do mezofylu brání suberinová vrstva buněčných stěn). Při zvýšené koncentraci oxidu uhličitého je fotorespirace potlačena a rychlost fotosyntézy zvýšena. Pokud je fotorespirací nějaký CO_2 uvolněn a pronikne do mezofylu, je ihned refixován PEP karboxylasou (viz také Vnější faktory fotosyntézy → Oxid uhličitý).

Dvě fixace CO_2 a jejich prostorové oddělení

Fotosyntéza C_4 se vyznačuje dvěma prostorově oddělenými fixacemi oxidu uhličitého. První fixace CO_2 probíhá v cytoplasmě mesofylových buněk, druhá v chloroplastech buněk pochvy cévních



Obr. 53. Schéma fotosyntézy C_4 .

svazků. Analogicky je oddělena i tvorba NADPH v granálních chloroplastech mesofylových buněk od jeho spotřeby v chloroplastech agranálních. Redukční potenciál NADPH se zde ve skutečnosti transportuje z místa tvorby do místa spotřeby v podobě malátu, neboť při redukci oxalacetátu na malát se NADPH spotřebovává a při dekarboxylaci malátu se tvoří. ATP v chloroplastech buněk pochvy cévních svazků vzniká při cyklickém transportu elektronů.

Rostlinné druhy s fotosyntézou C_4

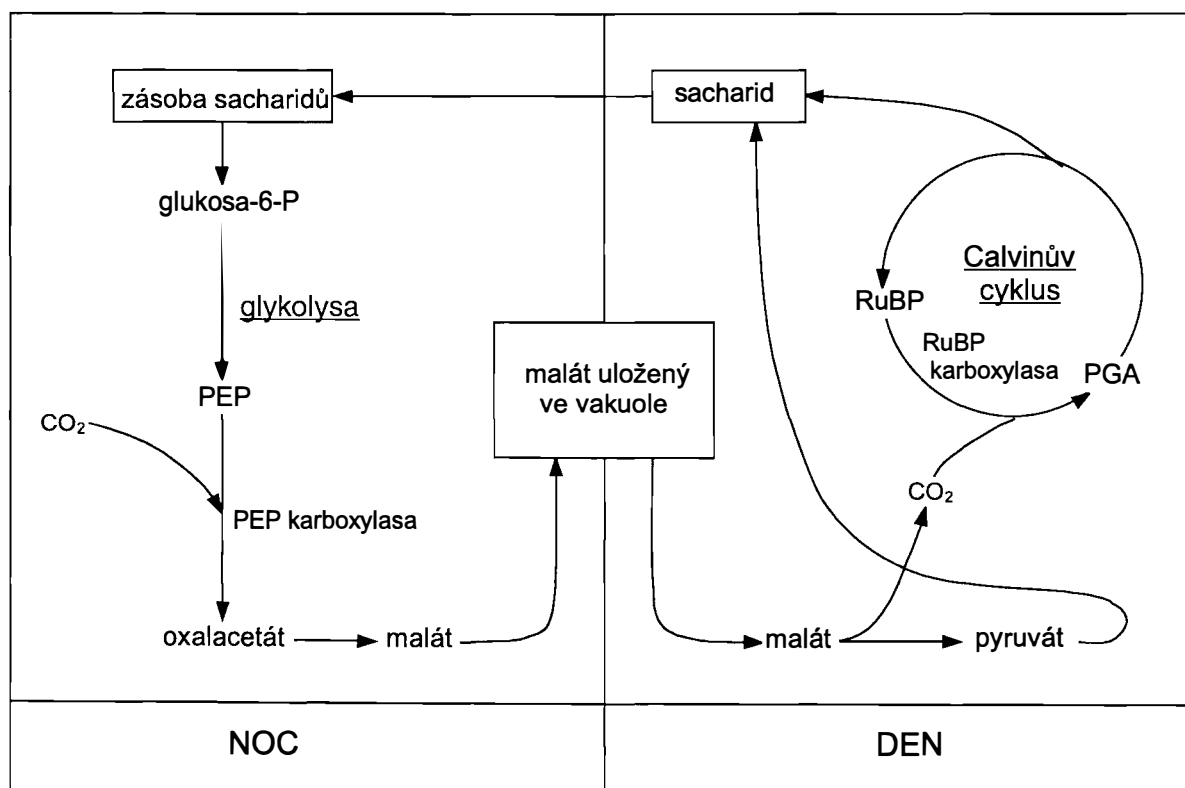
Asi 5 % všech druhů rostlin jsou druhy C_4 . Patří mezi ně nejrozšířenější tropické trávy a některé hospodářsky důležité plodiny, známé svou vysokou produktivitou, především kukuřice a třtina cukrová, dále lebeda, šáchor, proso, aj. Rostliny C_4 jsou přizpůsobeny k životu v suchém teplém prostředí. Ztrátám vody se v těchto podmínkách brání částečným nebo úplným uzavřením průduchů. To ovšem snižuje difuzi CO_2 do listů. Rostliny C_4 to kompenzují dokonalým využitím všeho dostupného CO_2 (díky vysoké afinitě PEP karboxylasy k CO_2 a dvojí fixaci CO_2).

5.5.3 Rostliny CAM

K životu v prostředí s nedostatkem vody jsou zvlášť dobře přizpůsobeny rostliny CAM. Jsou to sukulenty, mezi něž patří tlusticovité, *Crassulaceae*. (Zkratka CAM je odvozena od Crassulacean Acid Metabolism.)

Dvě fixace CO_2 a jejich časové oddělení

Fotosyntéza CAM se vyznačuje dvojí fixací CO_2 , podobně jako fotosyntéza C_4 , ale zatímco u rostlin C_4 jsou první a druhá fixace CO_2 odděleny prostorově, u rostlin CAM jsou odděleny časově (**obr. 54**).



Obr. 54. Schéma fotosyntézy CAM.

Rostliny CAM přijímají CO₂ hlavně v noci, kdy jsou průduchy otevřené. PEP-karboxylasa jej váže na PEP, který je řetězem glykolytických reakcí produkován ze škrobu (vytvořeného ve dne). Tvorba oxalacetátu i malátu probíhá v cytoplasmě. Malát se zvláštními kanály v tonoplastu transportuje do vakuoly, kde se během noci hromadí. Ve dne se transportuje zpět do cytoplasmy. Dekarboxyluje se a uvolněný CO₂ v chloroplastech vstupuje do Calvinova cyklu. **Ve dne jsou průduchy zavřené**. Transport malátu do vakuoly závisí na transmembránovém gradientu protonů přes tonoplast a je spojen se spotřebou ATP (viz Minerální výživa → Kanály). Fotosyntéza CAM je tedy energeticky ještě náročnější než fotosyntéza C₄: ATP se spotřebovává při přeměně pyruvátu v PEP a při transportu malátu do vakuoly.

Rostlinné druhy s fotosyntézou CAM

Druhy CAM tvoří asi 8 % všech krytosemenných. Patří mezi ně *Cactaceae*, *Euphorbiaceae*, mnohé *Orchidaceae*, *Bromeliaceae*, *Liliaceae*, kakost luční (*Geranium pratense*), aj. Metabolismus CAM je možné pokládat za zvláštní strategii šetření s vodou v suchém životním prostředí.

Mechanismus rytmické fixace CO₂ u rostlin CAM

Rytmická fixace CO₂ má charakter cirkadiálního biorytmu, který zahrnuje rytmické změny v aktivitě PEP karboxylasy a v transportu kyseliny jablečné do vakuoly (viz Biorytmy). Množství tohoto enzymu je v noci a ve dne stejné, avšak jeho citlivost k inhibici konečným produktem – malátem je 10 krát nižší v noci než ve dne. Tento rozdíl citlivosti vyplývá z **fosforylace PEP karboxylasy v noci** a z **její defosforylace ve dne**. Rytmus fosforylace závisí na cirkadiálním rytmu *de novo* syntézy fosforylačního enzymu – kinasy PEPkarboxylasy. Rytmus otvírání a zavírání průduchů může být odvozen od rytmu v aktivitě PEP karboxylasy: koncentrace CO₂ v cytoplasmě svěracích buněk průduchů je ve dne vyšší, v noci nižší. Změny v cytoplasmatické koncentraci CO₂ mohou vyvolávat otevření a zavření průduchů (viz Transpirace).

5.6 Celková a čistá fotosyntéza

Celkové množství energie vázané při fotosyntéze nebo celkové množství vázaného CO₂, označujeme termínem **celková** (gross) **fotosyntéza** (GP). Energie i oxid uhličitý jsou všemi živými částmi rostlin neustále uvolňovány. Celkové množství uvolněné energie nebo CO₂ je vyjádřením **respirace** (RS). Poměr mezi celkovou fotosyntézou a respirací, např. u listů vojtěšky, může být v celodenním průměru 7:1, v poledne na plném slunci 9:1 a pro celou rostlinu za celé vegetační období 2,5:1. Energii vyjadřujeme v joulech a příjem CO₂ v μmolech na jednotku listové plochy za jednotku času. GP je mnohem větší než RS a během doby měření se mění.

Růst rostlin a výnos plodin závisejí hlavně na rozdílu mezi GP a RS označovaném jako **čistá** (net) **fotosyntéza** (NP).

$$NP = GP - RS \text{ a } GP = NP + RS$$

Vzhledem k tomu a také z důvodů metodických (které budou uvedeny dále) bývá fotosyntéza kvantitativně stanovována spíše jako NP než GP. Velkým problémem přitom může být fotorespirace (viz Měření rychlosti fotosyntézy).

Jestliže NP klesne na nulu (když je rychlost respirace velmi vysoká, nebo když je velmi nízká GP), potom GP = RS. To je stav, který nastává při **kompenzační koncentraci CO₂**: fotosyntéza právě kompenzuje (vyrovnává) respiraci. Jestliže tato rovnováha nastává v závislosti na ozáření, mluvíme o kompenzační ozáření (viz dále).

Kvantový výtěžek fotosyntézy

Kvantový výtěžek fotosyntézy vyjadřuje počet molů uvolněného O_2 nebo fixovaného CO_2 na jeden spotřebovaný mol fotonů. Pro fotosyntézu v atmosféře o současné koncentraci oxidu uhličitého je hodnota kvantového výtěžku fotosyntézy asi 0,08. (Někdy se používá převrácená hodnota uvedeného poměru, tzv. kvantový požadavek, vyjadřující počet molů fotonů potřebných k fixaci jednoho molu CO_2 nebo k uvolnění jednoho molu O_2 .)

5.7 Vnější faktory fotosyntézy

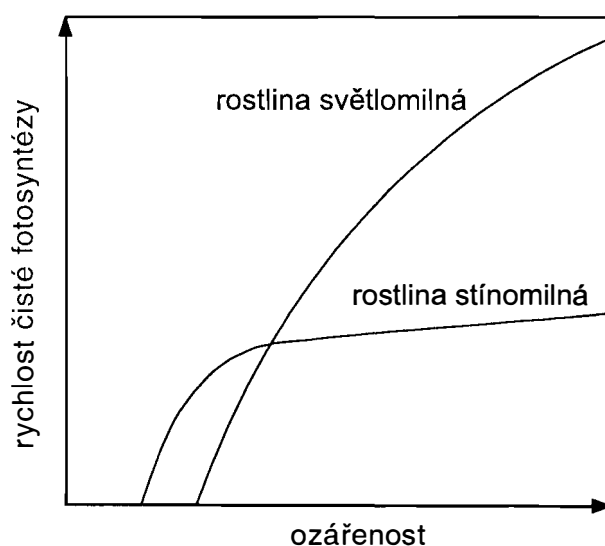
Vnější faktory, které nejvíce ovlivňují rychlost fotosyntézy, jsou: ozáření, voda, oxid uhličitý a teplota.

Ozáření

Ozáření rostliny můžeme vyjádřit v jednotkách ozáření [$W\ m^{-2}$] nebo v jednotkách hustoty toku fotonů [$moly\ kvant\ m^{-2}\ s^{-1}$]. Rychlost fotosyntézy stoupá se vzrůstající ozářeností až k určité hranici, nad kterou se již dál nezvyšuje. Touto hranicí je tzv. **saturační ozáření**. Mezi saturační ozářeností a tmou existuje ozáření, při které je fotosyntéza v rovnováze s respirací. To znamená, že množství oxidu uhličitého spotřebovaného fotosyntézou je stejné jako množství uvolněné respirací. Tato úroveň ozáření se označuje jako **ozáření kompenzační**.

Rostliny stínomilné a světlomilné

Závislost rychlosti čisté fotosyntézy na ozáření je u různých typů rostlin různá, jak ukazuje srovnání rostlin světlomilných a stínomilných (**obr. 55**). Při nízkých ozářenostech mají stínomilné rostliny vyšší rychlost čisté fotosyntézy než rostliny světlomilné, zatímco při vyšších ozářenostech je to obráceně. Stínomilné rostliny dosahují saturační ozáření při nižší ozářenosti. Mají také nižší kompenzační ozáření, a to ze dvou důvodů: Za prvé, rychlost jejich respirace je nízká. Za druhé, všechny zářivou energii, které na ně dopadá, absorbují s velkou účinností. Toho dosahují zvýšeným množstvím thylakoidů v chloroplastech a množstvím světlosběrných komplexů. Podobné rozdíly jsou i mezi rostlinami téhož druhu rostoucími ve stínu a na slunci nebo mezi horními a spodními listy téže rostliny.



Obr. 55. Závislost rychlosti čisté fotosyntézy rostliny světlomilné a stínomilné na ozáření.

U **obligátně stínomilých druhů**, které se nikdy nevyskytují na slunných stanovištích, jsou uvedené charakteristiky **geneticky** fixovány a tyto rostliny se nikdy neadaptují na vysokou ozářenost. Naproti tomu mnohé rostliny, kterým svědčí slunná stanoviště, jsou schopny se adaptovat na stín, jestliže se v něm vyvíjejí. Při vysoké ozářenosti pak mají nízkou rychlost čisté fotosyntézy, avšak relativně vysokou rychlost při nízké ozářenosti. Takováto adaptace k prostředí v průběhu života rostliny je **aklimatizací**. I listy téhož stromu se mohou aklimatizovat na různou ozářenost: uprostřed koruny mohou mít charakter stínomilný, na její periferii světlo milný.

Absorpci zářivé energie mohou rostliny do značné míry regulovat, mimo jiné změnou polohy chloroplastů v buňkách a orientací listových čepelí kolmo ke směru záření nebo ve směru rovnoběžném (viz Pohyby rostlin a Fyziologie stresu).

Vysoká ozářenost

Přebytek absorbované zářivé energie může na fotosyntetický aparát působit destruktivně, ale rostliny se škodlivému vlivu této nadbytečné energie brání (viz 15.8).

Voda

Voda je jednou ze základních surovin fotosyntézy. Její deficit ale ovlivňuje fotosyntézu především nepřímo: v důsledku zavírání průduchů dochází k poklesu koncentrace CO_2 v intercelulárních. Silný deficit též inhibuje fotochemické a biochemické reakce v chloroplastech.

Oxid uhličitý

Koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře ($360 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-3}$) je vzhledem ke kapacitě fotosyntetického aparátu nízká a obvykle fotosyntézu limituje. Tato skutečnost se nejvíc projevuje při optimální ozářenosti a v bezvětří, zatímco při slabé ozářenosti a v proudícím vzduchu se projevuje minimálně. Např. fotosyntéza listů cukrovky je na plném slunečním světle nasycena oxidem uhličitým až při koncentraci, která je asi čtyřikrát vyšší než ve vzduchu.

Transport oxidu uhličitého z vnější atmosféry do chloroplastů listového mesofylu se děje převážně difúzí. Rychlost této difuze závisí 1) na koncentračních gradientech a 2) na odporech difuzní cesty, podobně jako difuze vodní páry při transpiraci listu. Molekuly CO_2 ze vzduchu obklopujícího list procházejí nejprve hraniční vrstvou vzduchu (viz 3.3.1.4) a překonávají **odpor této hraniční vrstvy**. Pak difundují štěrbinou průduchu a překonávají **odpor stomatální** a **odpor intercelulárního prostoru**. Až sem probíhá difuzní cesta plynnou fází. Dále vede kapalnou fází: Nejprve vrstvou vody pokrývající buněčné stěny mesofylových buněk a poté buněčnou stěnou, plasmalemou, cytosolem, membránami chloroplastu a jeho stromatem až do míst karboxylace. Při difuzi kapalnou fází překonávají molekuly CO_2 řadu odporů, které souhrnně označujeme jako **odpor mesofylový**. Velikost tohoto odporu odpovídá asi jedné desetíně spojených odporů hraniční vrstvy a odporu stomatálního (při plném otevření průduchů). Nízká hodnota mesofylového odporu vyplývá z velkého povrchu mesofylových buněk ohraničujících interceluláry.

Příjem oxidu uhličitého a transpirace

Jak bylo uvedeno (viz Rostlina a voda), potřeba získávat oxid uhličitý je v rozporu s potřebou zachovat v rostlině vodu. Toto dilema se projevuje v působení různých regulačních faktorů na úrovni průduchů. Např. průduchy rostlin C_3 a C_4 jsou otevřené jen na světle, kdy může probíhat fotosyntéza. Vliv světla na otevřenost průduchů bude však zrušen působením ABA při určitém vodním deficitu nebo přímo dehydratací svěracích buněk. Rostliny CAM rostoucí v aridním (polopouštním) prostředí mají průduchy otevřené jen v noci, kdy přijímají a hromadí CO_2 . Fotosyntéza u nich probíhá ve dne, aniž by – díky uzavřeným průduchům – docházelo přitom k podstatným ztrátám vody.

Fotosyntéza a skleníkový efekt na Zemi

Od 2. poloviny 19. století se **koncentrace** CO_2 v zemské atmosféře zvýšila **z asi 270 $\text{cm}^3 \text{m}^{-3}$** na dnešních asi **360 $\text{cm}^3 \text{m}^{-3}$** a dále stoupá. Spolu s ostatními tzv. **skleníkovými plyny** (methanem, oxidy dusíku, vodní párou, ozonem a freony) vyvolává tzv. skleníkový efekt. Ten spočívá ve zvyšování teploty atmosféry v důsledku toho, že oxid uhličitý a další skleníkové plyny silně absorbují dlouhovlnné infračervené záření vydávané zemským povrchem. Od poloviny minulého století se průměrná teplota atmosféry zvýšila o 2 až 5 °C. Klimatické důsledky skleníkového efektu (zvýšení teploty, změna distribuce vodních srážek a pod.) jsou stále předmětem diskusí. Nesporné je však zvyšování koncentrace CO_2 a ostatních skleníkových plynů. Důsledky toho se z hlediska fotosyntézy mohou jevit jako příznivé, neboť dnešní koncentrace oxidu uhličitého je pro rostliny stále ještě podsaturační.

Teplota

Fotosyntéza může probíhat **ve velmi širokém teplotním rozpětí**. Některé sinice a řasy fotosyntetizují ještě při 70 °C, zatímco jehličnany mohou fotosyntetizovat, sice extrémně pomalu ale zřetelně, až do teploty –6 °C. Teplotní optimum fotosyntézy se pohybuje u rostlin C_3 kolem 30 °C, u rostlin C_4 a CAM kolem 40 °C.

5.8 Měření rychlosti fotosyntézy

Metody gazometrické

Rychlost fotosyntézy a dýchání nejčastěji měříme pomocí gazometrických metod. Fotosyntézu můžeme měřit jen na světle, jako spotřebu CO_2 nebo jako výdej O_2 . Spotřebu CO_2 obvykle monitorujeme pomocí infračerveného analyzátoru CO_2 , výdej kyslíku pomocí kyslíkové elektrody.

Spotřeba CO_2 nebo výdej O_2 na světle je vyjádřením rychlosti čisté fotosyntézy. Je ale možné stanovit také GP na základě měření výměny těchto plynů? Bylo by to možné, kdybychom byli schopni současně změřit intenzitu respirace na světle. Respiraci můžeme ovšem měřit jen ve tmě, kdy neprobíhá fotosyntéza. Předpoklad, že rychlosti respirace na světle a ve tmě jsou stejné ovšem vždy neplatí (viz Respirace). Mimo to, v mnohých rostlinách probíhá **fotorespirace**, která má za následek velký příjem kyslíku a velký výdej oxidu uhličitého. Měření respirace na světle je proto nespolehlivé, ne-li nemožné.

Pro ty případy, kdy se na světle výrazně uplatňuje fotorespirace (RS_p), musíme shora uvedený vztah mezi GP a NP upravit takto:

$$\text{NP} = \text{GP} - \text{RS} - \text{RS}_p$$

Metoda gravimetrická (váhová)

Přírůstek suché hmotnosti pletiva, orgánu nebo celé rostliny za určitou dobu může sloužit jako míra čisté fotosyntézy. Materiálem vhodným pro takovéto měření jsou terčíky vykrojené z listových čepelí a exponované za standardních podmínek na světle.

5.9 Některé vztahy fotosyntézy k jiným procesům

K respiraci: Celková a čistá fotosyntéza. Vztah mezi rychlostí fotosyntézy a respirace. Vliv fotosyntézy na respiraci fotoautotrofního pletiva (viz také Respirace).

K vodnímu provozu: Transpirace a příjem oxidu uhličitého.

K minerální výživě: Asimilace nitrátů a sulfátů. Aktivní příjem minerálních iontů.

K růstu: Zdroj energie a základních metabolických surovin.