

*Univerzita Karlova v Praze*

*Přírodovědecká fakulta*

Studijní program: Chemie

Studijní obor: Chemie a biologie se zaměřením na vzdělávání



*Bakalářská práce*

*Vodivost mezofylu pro CO<sub>2</sub> a její závislost na anatomii listu a podmínkách prostředí*

Mesophyll CO<sub>2</sub> conductance in consequence with the leaf anatomy and environmental factors

*Kateřina Malcová*

Školitel: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.

Konzultant: Doc. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Praha, 2012

***Poděkování:***

Ráda bych poděkovala zejména své školitelce Zuzaně Lhotákové za její nekonečnou trpělivost, vstřícnost a za cenné rady v průběhu psaní této práce. A rovněž bych chtěla za podnětné připomínky poděkovat doc. Janě Albrechtové.

***Prohlášení:***

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Unhošti, 11. 5. 2012

Kateřina Malcová

## Obsah

<b>Obsah</b> .....	<b>2</b>
<b>Abstrakt</b> .....	<b>3</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>3</b>
<b>Seznam použitých zkratek</b> .....	<b>4</b>
<b>1. Úvod</b> .....	<b>5</b>
<b>1. 1. Fotosyntéza</b> .....	<b>5</b>
<b>1. 2. Klimatická změna</b> .....	<b>6</b>
1. 2. 1. Podstata skleníkového efektu .....	6
1. 2. 2. Klimatická změna a reakce rostlin .....	8
<b>1. 3. Anatomie listu</b> .....	<b>9</b>
1. 3. 1. Anatomie listu u dvouděložných C3 rostlin.....	10
1. 3. 2. Modifikace listů .....	12
<b>2. Difuze CO<sub>2</sub> do listu</b> .....	<b>13</b>
<b>2. 1. Stomatární vodivost</b> .....	<b>15</b>
<b>2. 2. Vodivost mezofylu</b> .....	<b>15</b>
<b>3. Vztah mezi vodivostí mezofylu a fotosyntézou</b> .....	<b>16</b>
<b>4. Faktory ovlivňující vodivost mezofylu pro CO<sub>2</sub></b> .....	<b>17</b>
<b>4. 1. Anatomie listu</b> .....	<b>17</b>
<b>4. 2. Stáří listu</b> .....	<b>20</b>
<b>4. 3. Akvaporiny</b> .....	<b>22</b>
<b>4. 4. Teplota</b> .....	<b>25</b>
<b>4. 5. Koncentrace CO<sub>2</sub></b> .....	<b>28</b>
4. 5. 1. Zvýhodnění sklerofytů při zvýšené koncentraci CO <sub>2</sub> ? .....	29
<b>4. 6. Ozáření, slunné a stinné listy</b> .....	<b>31</b>
<b>4. 7. Vodní stres</b> .....	<b>32</b>
<b>5. Závěr</b> .....	<b>34</b>
<b>Seznam zdrojů a použité literatury</b> .....	<b>35</b>

## Abstrakt

Difuzní cesta CO<sub>2</sub> z atmosféry obklopující list do stromatu chloroplastů se skládá z několika částí, z nichž každá klade jeho pohybu určitý odpor. Difuzi CO<sub>2</sub> z podprůduchových dutin do stromatu limituje vodivost mezofylu ( $g_m$ ), která zahrnuje pohyb v plynné, kapalně a lipidické fázi. Vodivost mezofylu je ovlivňována faktory vnitřními (např. anatomie, stáří listu) i vnějšími (např. ozáření, teplota). Vnitřní faktory působí spíše dlouhodobé změny  $g_m$ , kdežto faktory vnější se podílí na změnách rychlých. Za tyto rychlé změny jsou pravděpodobně zodpovědné akvaporiny.  $g_m$  významně ovlivňuje rychlost čisté fotosyntézy, téměř stejnou měrou jako vodivost stomatární. Limitace fotosyntézy daná vodivostí mezofylu není pevná, ale liší se mezi druhy a funkčními skupinami rostlin. To může vést v důsledku zvyšující se koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře ke zvýšení kompetiční zdatnosti některých druhů.

**Klíčová slova:** vodivost mezofylu, stomatární vodivost, C3 rostliny, anatomie listu, fotosyntéza, změny klimatu, akvaporiny

## Abstract

The CO<sub>2</sub> diffusion pathway from the atmosphere surrounding the leaf to the chloroplast stroma is composed of several parts, where each part poses certain resistance to the CO<sub>2</sub> flux. The CO<sub>2</sub> diffusion from the sub-stomatal cavities to the stroma is limited due to mesophyll conductance ( $g_m$ ), which includes CO<sub>2</sub> movement in gas, liquid and lipid phases. The mesophyll conductance is influenced by factors that are both internal (e.g. leaf anatomy and leaf age) and external (e.g. irradiance, temperature). Internal factors exhibit rather long-term responses of  $g_m$ , while external factors are involved in short-term changes. For these rapid changes are probably responsible aquaporins.  $g_m$  significantly influences the rate of net photosynthesis, almost in the same range as a stomatal conductance does. The limitation of photosynthesis given by mesophyll conductance is not fixed and varies among species and plant functional groups. Due to continual increase of CO<sub>2</sub> concentration in the atmosphere, variability in  $g_m$  can lead to enhanced competitive potential of some plant species.

**Key words:** mesophyll conductance, stomatal conductance, C3 plants, leaf anatomy, photosynthesis, climate change, aquaporins

## Seznam použitých zkratek

- $A_N$  - rychlost čisté fotosyntézy
- AS, CAS - rostliny se sníženou expresí akvaporinů a jejich rostliny kontrolní (Flexas et al., 2006)
- $C_a$  - koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře
- $C_c$  - koncentrace  $\text{CO}_2$  ve stromatu chloroplastů
- $C_i$  - koncentrace  $\text{CO}_2$  v podprůduchových dutinách
- $g_m$  - vodivost mezofylu vztážená na jednotku plochy listu
- $g_m^M$  - vodivost mezofylu vztážená na jednotku hmotnosti listu
- $g_s$  - vodivost průduchů
- H1 - rostliny s vysokou hladinou protilátky (Hanba et al., 2004)
- HT - listy, které vyrůstaly při vyšší teplotě (Yamori et al., 2006)
- IPCC - Mezivládní panel pro změnu klimatu (The Intergovernmental Panel on Climate Change)
- L1, L2 - rostliny s nízkou hladinou protilátky - 2 různé linie (Hanba et al., 2004)
- LT - listy, které vyrůstaly při nižší teplotě (Yamori et al., 2006)
- O, CO - rostliny se zvýšenou expresí akvaporinů a jejich rostliny kontrolní (Flexas et al., 2006)
- ppm - jednotka koncentrace; 1 ppm odpovídá  $1 \mu\text{mol mol}^{-1}$  (parts per milion)
- $Q_{10}$  - teplotní koeficient - míra změny daného fyziologického jevu při změně teploty o  $10^\circ\text{C}$
- $S_c$  - povrch chloroplastů vystavený mezibuněčným prostorám listu vztážený na jednotku listové plochy (surface area of chloroplasts facing the intercellular airspaces per unit leaf area)
- SLW - specifická hmotnost listu, tj. hmotnost sušiny listu vztážená na plochu listu (specific leaf weight)
- $S_{mes}$  - povrch mezofylových buněk vystavený mezibuněčným prostorám listu vztážený na jednotku listové plochy (surface area of mesophyll cells exposed to intercellular airspaces per unit leaf area)
- Tr10 - rostliny s 4,2-krát vyšším množstvím akvaporinů (Hanba et al. 2004)
- Tr14 - rostliny s 1,7-krát vyšším množstvím akvaporinů (Hanba et al. 2004)
- WT - divoký typ rostlin
- WUE - účinnost využití vody, (water use efficiency)

## 1. Úvod

Jedním z nejdůležitějších biochemických procesů nezbytných pro vznik života na Zemi tak, jak ho známe, je fotosyntéza. Nejen že se podílela na vzniku kyslíkaté atmosféry, ale organické látky, které při ní vznikají, jsou zdrojem energie pro většinu heterotrofních organismů, včetně člověka. Rychlost fotosyntetické fixace závisí na koncentraci  $\text{CO}_2$  ve stromatu chloroplastů. Ta je oproti koncentraci  $\text{CO}_2$  v ovzduší výrazně nižší, neboť je limitována vodivostí průduchů a mezofylu. Vodivost mezofylu ( $g_m$ ) byla považována za nekonečnou a myslelo se, že se limitace fotosyntézy neúčastní. V posledních letech se ale ukázalo, že fotosyntézu ovlivňuje výrazně, téměř stejnou měrou jako vodivost průduchů.

Cílem této práce je shrnout literární údaje týkající se vodivosti mezofylu se zaměřením na faktory, které ji ovlivňují. Protože od poloviny 19. století dochází k výraznému zvyšování koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře, je zde zdůrazněno i možné ovlivnění kompetiční zdatnosti některých funkčních typů rostlin, v závislosti na jejich  $g_m$ .

V úvodní části práce jsou nejprve představena obecná témata uvádějící do problematiky (fotosyntéza, klimatická změna a anatomie listu). Následující kapitoly jsou věnovány vlastnímu tématu práce. Fotosyntéza i anatomická stavba listu již byly mnohokrát popsány, proto v kapitolách 1.1 a 1.3 nebudu uvádět původní citace, ale poznatky ze souhrnných učebních textů (Evert, 2006; Pavlová, 2006; Pazourek a Votrubová, 1997; Procházka a kol., 1998; Votrubová, 2001; Taiz and Zeiger, 2002).

### **1. 1. Fotosyntéza**

Rostliny patří mezi fotoautotrofní organismy, které mají schopnost absorbovat energii slunečního záření a přeměnit ji v energii chemických vazeb organických látek. Biologický děj, ve kterém k této přeměně dochází, se nazývá fotosyntéza. Ta u rostlin probíhá ve funkčně specializovaných plastidech - chloroplastech. Ve fotosyntéze rostliny využívají energii slunečního záření k oxidaci vody, při které se jako vedlejší produkt fotosyntézy uvolňuje  $\text{O}_2$ , a redukují  $\text{CO}_2$  za vzniku uhlíkatých sloučenin, především sacharidů.

V primární fázi fotosyntézy dochází k absorpci světelné energie fotosyntetickými pigmenty, které jsou součástí fotosystémů I a II umístěných na thylakoidních membránách chloroplastů. Tato energie je využita k tvorbě ATP a k redukci ferredoxinu a  $\text{NADP}^+$ .

ATP a NADPH jsou pak v sekundární fázi fotosyntézy použity k tvorbě organických látek. ATP slouží jako zdroj energie a NADPH jako redukční činidlo.

Sekundární fáze fotosyntézy probíhá ve stromatu chloroplastů, kde dochází k fixaci atmosférického CO<sub>2</sub> navázáním na ribulóza-1,5-bisfosfát za katalýzy enzymem Rubisco (rostliny C<sub>3</sub>). Vzniká nestabilní meziproduct, který hydrolyzuje na 2 molekuly 3-fosfoglycerátu. 3-fosfoglycerát je dále redukován enzymatickými reakcemi poháněnými ATP a NADPH vzniklými v primární fázi fotosyntézy na sacharid glycerinaldehyd-3-fosfát. Glycerinaldehyd-3-fosfát je pak dále přeměňován na složitější sacharidy.

Spolu s regenerací ribulóza-1,5-bisfosfátu, substrátu pro Rubisco, jsou reakce probíhající v sekundární fázi fotosyntézy souhrnně označovány jako Calvinův cyklus. Meziproducty vznikající při regeneraci ribulóza-1,5-bisfosfátu jsou využívány v dalších metabolických cestách vedoucích ke vzniku mnoha jiných důležitých látek.

Energie vazeb organických sloučenin vzniklých při fotosyntéze může být dále využita k asimilaci anorganických sloučenin do sloučenin organických, a tím ke zvětšení množství organické hmoty rostlin, či k tvorbě nových organických sloučenin s vyšším obsahem energie z organických látek již existujících. Tato energie je pak dále využívána jak v životních procesech samotných rostlin, tak pro základní životní procesy všech ostatních heterotrofních organismů. Rostliny stojí na počátku potravního řetězce a energie v nich vázaná je jedinou formou energie využitelnou pro heterotrofní organismy.

Sluneční energie může být v chemických vazbách organických sloučenin uchována po miliony let. Důkazem jsou fosilní energetické zdroje, které vznikly z organických zbytků rostlin, stromových plavuní, přesliček a kapradin v období karbonu (před 360 - 268 miliony let) za omezeného přístupu vzduchu, vysokých teplot a tlaků a složitých geochemických procesů. Mezi fosilní energetické zdroje patří uhlí, ropa a zemní plyn.

## ***1. 2. Klimatická změna***

Od počátků průmyslové revoluce dochází především v důsledku spalování fosilních paliv a změn ve využívání půdy k nárůstu obsahu skleníkových plynů, zejména CO<sub>2</sub>, v atmosféře, a tím k zesílení skleníkového efektu (Kadrnožka, 2008; Nátr, 2000).

### **1. 2. 1. Podstata skleníkového efektu**

Na povrch Země dopadá sluneční záření, které má největší intenzitu v krátkých vlnových délkách (300 - 3000 nm). Část tohoto záření se odráží zpět do vesmíru, část je

absorbována atmosférou, ale většinu záření atmosféra propouští a to dopadá na zemský povrch, který se ohřívá. V důsledku ohřátí zemského povrchu planeta emituje do vesmíru dlouhovlnné infračervené záření. Skleníkové plyny (vodní pára, CO<sub>2</sub>, oxidy dusíku, methan a další) část tohoto záření pohlcují a reemitují zpět k povrchu Země záření o delších vlnových délkách. V důsledku zvyšujícího se obsahu CO<sub>2</sub> a dalších skleníkových plynů v atmosféře se tedy zvyšuje množství dlouhovlnného infračerveného záření, které je skleníkovými plyny absorbováno a následně reemitováno zpět. To přispívá ke zvyšování průměrné teploty na naší planetě (Kadrnožka, 2008; Nátr, 2000).

Skleníkový efekt se na Zemi projevuje od jejího vzniku, neboť skleníkové plyny se v její atmosféře vyskytovaly trvale (Nátr, 2006). Kdyby k němu nedocházelo, průměrná teplota Země by byla o zhruba 30 až 40°C nižší. Intenzita skleníkového efektu se postupně měnila v závislosti na složení atmosféry, což bylo jedním z důvodů kolísání teploty na Zemi a střídání dob ledových a meziledových. Avšak na rozdíl od dnešní doby, teplotní změny a jimi vyvolané změny klimatu, ke kterým v minulosti docházelo, probíhaly pomalu a období dob ledových a meziledových trvala řádově desítky až stovky milionů let. Rychlost teplotních a klimatických změn při přechodu mezi těmito obdobími byla nepřímo úměrná délce jejich trvání. Současné změny vyvolané lidskou aktivitou jsou však o tři řády rychlejší než v posledních 650 tisících letech a to by mohlo vést k rozsáhlým změnám během jednoho až dvou století (Kadrnožka, 2008; Kadrnožka 2010; Nátr, 2000). O rychlosti změn vyvolaných lidskou činností svědčí i fakt, že atmosférická koncentrace CO<sub>2</sub> byla téměř 10000 let stabilní a pohybovala se okolo 280 ppm až do roku 1750 ([www.co2now.org](http://www.co2now.org)). V současnosti je ale koncentrace CO<sub>2</sub> oproti době před nástupem průmyslové revoluce vyšší o téměř 40% (Kadrnožka, 2008) a její hodnoty se pohybují kolem 390 ppm ([www.co2now.org](http://www.co2now.org)).

Mezinárodním orgánem, který posuzuje změny klimatu, jejich potenciální environmentální a socio-ekonomické dopady, a který o nich vydává souhrnné zprávy, je Mezivládní panel pro změnu klimatu (The Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC) ([www.ipcc.ch](http://www.ipcc.ch)). Podle IPCC došlo mezi lety 1906 až 2005 k nárůstu průměrné globální povrchové teploty asi o 0,74°C a o zvyšování průměrné teploty svědčí i fakt, že jedenáct z dvanácti let v letech 1995-2006 patřilo mezi dvanáct nejteplejších roků od doby, kdy se začaly pořizovat záznamy globálních teplot (od roku 1850) ([http://www.ipcc.ch/publications\\_and\\_data/ar4/wg1/en/faq-3-1.html](http://www.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/wg1/en/faq-3-1.html)).



## 1. 2. 2. Klimatická změna a reakce rostlin

Dopady klimatických změn jsou rozsáhlé a způsobují celou řadu jevů, jako jsou častější výskyt extrémního počasí, tání ledovců, migrace rostlinných i živočišných druhů, ztráta biodiverzity, šíření tropických nemocí do mírného pásma, a mnohé další. Celou šíří těchto dopadů zde není možné postihnout, a proto se v následující části s ohledem na téma své práce věnuji pouze vlivu zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub> na rostliny a změnám v biodiverzitě společenstev.

Právě koncentrace CO<sub>2</sub> v ovzduší je jedním z faktorů, na nichž závisí intenzita fotosyntézy. Je dokázáno, že zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> zvyšuje rychlost fotosyntézy, jak při saturační, tak při podsaturační ozáření. Zvýšená intenzita fotosyntézy může při dostatku vody a živin vést ke zvýšení přírůstku biomasy, a tím zvýšit výnosy hospodářských plodin (Kadrnožka, 2010; Nátr, 2000). Např. u kajanu indického (*Cajanus cajan*) došlo při zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> z 370 ppm na 700 ppm k nárůstu biomasy o 91,3%, a výnos se zvýšil o 150,1% (Vanaja et al., 2010). U druhu *Vigna radiata* došlo při zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> o 250 ppm ke zvýšení výnosu o 58% (Ziska and Palowsky, 2007) a u druhu *Thymus vulgaris*, který byl pěstován 6 měsíců při koncentraci CO<sub>2</sub> kolem 500 ppm, se zvýšil výnos esenciálního oleje oproti kontrolním rostlinám pěstovaným při 370 ppm o více než 30% (Vurro et al., 2009). Dlouhodobé zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> může ale za určitých podmínek vést i k poklesu rychlosti fotosyntézy, tzv. aklimační depresi. Příčinou aklimační deprese je pravděpodobně pokles síly sinků rostlin (Kadrnožka, 2008).

V důsledku zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub> dochází také ke zvýšení účinnosti využití vody (WUE) a poklesu transpirace rostlin (Kadrnožka, 2010; Nátr, 2000). Např. u topolů (*Populus x euramericana*) rostoucích pět let při koncentraci CO<sub>2</sub> 550 ppm došlo ke zvýšení WUE o 40% oproti stromům rostoucím při koncentraci CO<sub>2</sub> 350 ppm (Tricker et al., 2005) a u druhů *Solanum curtilobum* a *Solanum tuberosum* došlo při zdvojnásobení koncentrace CO<sub>2</sub> z 360 ppm na 720 ppm ke zvýšení WUE o 80 a 90%. Transpirace u obou druhů lilku poklesla cca o 16% (Olivo and Martinez, 2002). U druhu *Pseudotsuga menziesii* došlo při zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> o 180 ppm ke zvýšení WUE v průměru o 46% a ke snížení transpirace o 12% (Lewis et al., 2002). Zvýšená účinnost využití vody a pokles transpirace dále vedou ke snížení obsahu vody v půdě, ke snížení výdeje energie ve formě latentního tepla a dochází ke zvýšení výdeje tepla vedením do okolního vzduchu. Takovéto oslabení klimatizační role vegetace v krajině může ještě zesílit teplotní účinky změny klimatu (Kadrnožka, 2010; Nátr, 2000).

Se zvyšující se koncentrací CO<sub>2</sub> se dále zvyšuje hodnota poměru koncentrací CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>, čím se snižuje fotorespirace a u většiny rostlin dochází k přivírání průduchů, a tím k modifikaci jejich vodivosti (Kadrnožka, 2010; Nátr, 2000). Např. u semenáčků *Alnus glutinosa* (Poole et al., 2000) bylo po jejich vystavení dvojnásobné koncentraci CO<sub>2</sub> v okolním vzduchu (z 360 na 720 ppm) pozorováno snížení vodivosti průduchů o 25% a u semenáčků *Pinus radiata* (Griffin et al., 2000) rostoucích při atmosférické koncentraci CO<sub>2</sub> 650 ppm bylo pozorováno snížení vodivosti průduchů dokonce o 40% oproti semenáčkům rostoucím při 360 ppm CO<sub>2</sub>. Obdobný pokles ve vodivosti průduchů byl pozorován také u *Fagus sylvatica* (o 40 - 47%) a u *Picea abies* (o 32 - 50%) (Košovancová et al., 2009) vystavených koncentraci CO<sub>2</sub> 700 ppm, oproti jejich vodivosti při 385 ppm.

Protože při fotosyntéze dochází k významné spotřebě vody, sucho a vyčerpání živin před koncem vegetační sezóny mohou vést k odumření rostlin ještě před dozráním semen, což může mít za následek snížení jejich zastoupení v daném ekosystému. Dále v důsledku rozdílných reakcí rostlin na změny koncentrace CO<sub>2</sub> může docházet ke změnám druhového složení společenstev, dochází k přesunům v potravních řetězcích a změnám v mezidruhových vazbách. V pralesích dochází ke snižování lesní biodiverzity, protože zvyšující se koncentrace CO<sub>2</sub> zvýhodňuje rychle rostoucí stromy, které vytěsňují stromy pomalejší a zastiňují sousedy. Vyšší koncentrace CO<sub>2</sub> může také zvýšit agresivitu některých druhů plevelů větším růstem a rozmnožováním oproti kulturním rostlinám. Rostliny se přesouvají do vyšších nadmořských výšek a do severnějších oblastí (Kadrnožka, 2010). Posun do vyšších nadmořských výšek dokládají např. Feeley et al. (2011), kteří pozorovali vertikální stoupání Andských tropických stromů o průměrně 2,5 až 3,5 metru za rok. V důsledku zvyšující se koncentrace CO<sub>2</sub> dochází také k prodloužení doby vegetace, která na jaře začíná až o dva týdny dříve a až o měsíc se prodlužuje (Kadrnožka, 2010).

### ***1. 3. Anatomie listu***

Listy patří mezi morfologicky a funkčně nejvariabilnější vegetativní orgány rostlin. Nejběžnějším typem listů jsou listy asimilační. Ty jsou hlavními fotosyntetickými orgány rostlin a jejich hlavní funkcí je fotosyntéza a transpirace, ke kterým jsou vysoce specializované svou stavbou. Vzhledem k příkladům rostlin zmiňovaným v práci uvedu pouze stavbu listu bifaciálního a zaměřím se na dvouděložné C<sub>3</sub> rostliny.

### 1. 3. 1. Anatomie listu u dvouděložných C3 rostlin

Typický asimilační list (dále jen list) je většinou plochý a tenký orgán, často rozdělený na čepel a řapík. Zploštělá čepel poskytuje velký povrch, který je spolu s postavením listu na stonku vhodný pro zachycení slunečního záření i pro dostatečný přísun  $\text{CO}_2$  z atmosféry. Řapík je úzký a slouží ke spojení listové čepele a stonku. Stejně jako ostatní vegetativní orgány rostlin i list je tvořen třemi systémy pletiv, a to pletivy krycími, základními a vodivými.

Horní i spodní povrch listu je kryt pokožkou, která poskytuje rostlinám ochranu před vysycháním a zprostředkovává regulovanou výměnu plynů (příjem  $\text{CO}_2$  a  $\text{O}_2$  a výdej vodní páry). Její buňky jsou obvykle dlaždicovité a přiléhají k sobě těsně, bez mezibuněčných prostor. Vnější buněčné stěny bývají ztloustlé a obsahují hydrofobní látky (kutin, vosky), které výrazně snižují propustnost stěn pro vodu. Dále se na vnějším povrchu pokožky nachází hydrofobní vrstva tvořená kutinem a vosky, kutikula. Ta je dobře vyvinuta u rostlin adaptovaných na sucho a teplo, naproti tomu u rostlin vodních často chybí. Na povrchu kutikuly mohou být také epikutikulární vosky. Pokožkové buňky mají velké vakuoly a obvykle neobsahují chloroplasty. Vakuoly často obsahují bezbarvé flavonoidy, které jsou schopné pohlcovat UV záření a chránit tak před ním fotosyntetický aparát a další vnitřní struktury listu. Svrchní a spodní pokožka se mohou vlivem působení faktorů prostředí lišit. Na svrchní pokožce je patrně vlivem větší ozářenosti silnější vrstva kutikuly a více vosků a její buňky mají často silnější buněčné stěny. Naopak četnost průduchů je u většiny rostlin vyšší na spodní straně listu (výjimkou jsou listy vodních rostlin splývající na hladině a listy zcela ponořené).

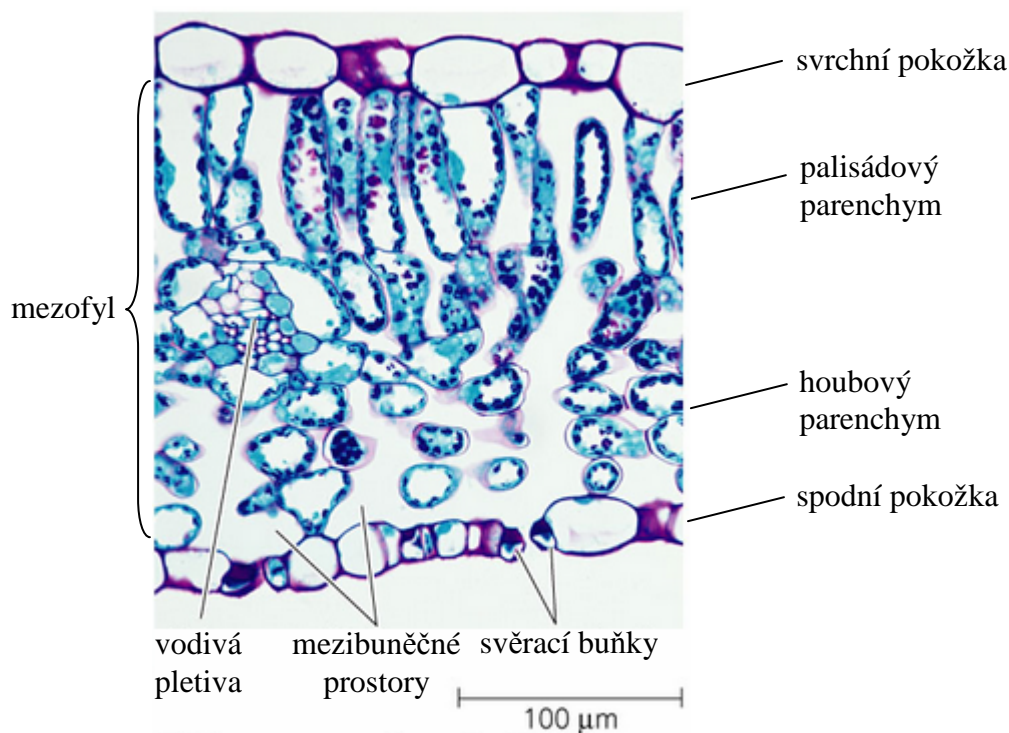
Průduchy zprostředkovávají regulovatelnou výměnu plynů mezi rostlinou a vnější atmosférou. Jsou tvořeny dvěma svěracími buňkami, mezi kterými se nachází průduchová štěrbinu. Velikost průduchové štěrbinu je regulována v závislosti na turgoru svěracích buněk. Svěrací buňky obsahují chloroplasty, mohou tedy fotosyntetizovat. Mají nerovnoměrně ztloustlé buněčné stěny a specificky uspořádané celulózoové mikrofibrily umožňující jejich pohyb, nutný pro regulaci velikosti průduchové štěrbinu. Pod každou průduchovou štěrbinou se nachází podprůduchová dutina, propojená se systémem mezibuněčných prostor listu.

Mezi svrchní a spodní pokožkou se nachází základní pletivo listu, listový mezofyl. Mezofyl je hlavním místem v rostlině, kde probíhá fotosyntéza. Je tvořen

parenchymatickými buňkami, charakteristickým vysokým obsahem chloroplastů a systémem dobře vyvinutých mezibuněčných prostor, sloužících pro transport plynů, zejména CO<sub>2</sub>. Díky tvaru a uspořádání mezofylových buněk je většina jejich povrchu vystavena mezibuněčným prostorům vyplněným vzduchem, kdežto se sousedními buňkami se stýkají plochou podstatně menší. To je důvodem velkého vnitřního povrchu listu, tedy součtu povrchů všech mezofylových buněk, které jsou v kontaktu s mezibuněčnými prostory listu. Takovéto uspořádání je výhodné jak z hlediska transportu CO<sub>2</sub> listem, tak jeho vstupu do mezofylových buněk.

Mezofyl může být homogenní, tvořený buňkami podobného tvaru, častěji ale bývá rozlišen na dva odlišné typy - palisádový a houbový parenchym. Palisádový parenchym je tvořen protaženými, válcovitými buňkami, uloženými kolmo k povrchu listu a nachází se obvykle pod svrchní pokožkou listu. Počet vrstev palisádového parenchymu je závislý především na světelných podmínkách. Buňky mají na paradermálním řezu téměř kruhový průřez, díky němuž spolu sousedí jen malou plochou a tím tvoří velký vnitřní povrch listu vystavený intercelulárám. Buňky houbového parenchymu vytvářejí trojrozměrnou síť s velkými mezibuněčnými prostory, jsou laločnaté a mají nepravidelný tvar. Vyskytují se obvykle mezi palisádovým parenchymem a spodní pokožkou. Uspořádání houbového parenchymu je výhodné pro transport CO<sub>2</sub> uvnitř listu, i pro efektivní využití světla, kterého sem projde málo, ale odráží se na povrchu buněk, a tak se zvýší pravděpodobnost, že se dostane až do chloroplastů. Mezibuněčné prostory mezofylu jsou propojeny a komunikují s atmosférou prostřednictvím průduchů.

Vodivá pletiva listu jsou tvořena cévní svazky, které se nazývají listová žilnatina. Vstupují do listu listovými stopami a tvoří propojený systém ležící ve střední rovině laminy, paralelně s povrchem listu. Hlavní funkcí listové žilnatiny je přivádět do listu vodu a živiny a odvádět asimiláty vzniklé v mezofylu do ostatních částí rostliny. Díky přítomnosti buněk se sekundárními a lignifikovanými stěnami má listová žilnatina i funkci mechanickou a napomáhá udržet tvar listu. Vodivá pletiva jsou vždy obklopena jednou nebo více vrstvami těsně přiléhajících buněk vytvářejících pochvy cévních svazků, a nikdy tedy nejsou v kontaktu s mezibuněčnými prostory. Buňky pochev jsou obvykle parenchymatické, ale mohou být i sklerenchymatické nebo kombinované. Příčný řez bifaciálním listem dvouděložné C<sub>3</sub> rostliny (*Syringa sp.*) je znázorněn na **Obr. 1. 1**.



**Obr. 1. 1:** Příčný řez bifaciálním mezofytním listem šeřku (*Syringa sp.*).

([http://vizonline.visitationacademy.org/upperSchool/essig/A\\_plants.htm](http://vizonline.visitationacademy.org/upperSchool/essig/A_plants.htm); upraveno)

### 1. 3. 2. Modifikace listů

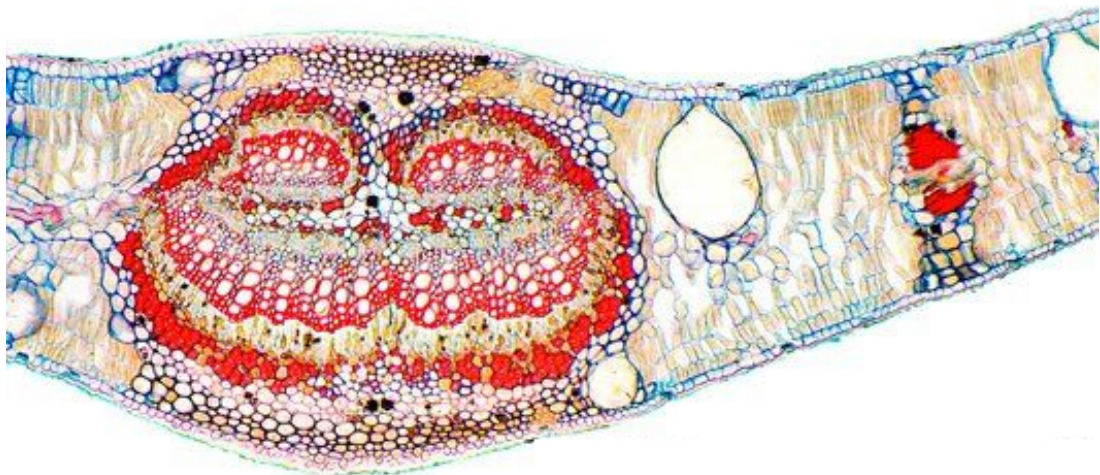
Struktura listu bývá často modifikována, protože rostliny mohou na mikroklíma, ve kterém žijí, reagovat aklimacemi (např. slunné a stinné listy), nebo jsou k podmínkám prostředí adaptovány. Důležitá je adaptace listů na dostupnost vody v prostředí, podle které můžeme rostliny dělit na mezofyty, xerofyty a hydrofyty. Dále zmíním, vzhledem k rostlinám uváděným v práci, jen první dva typy.

Rostliny s mezofytními listy jsou adaptovány na běžné, průměrné podmínky a vyžadují tedy stanoviště, která nejsou ani příliš suchá, ani příliš vlhká (Evert, 2006). Proti ztrátám vody slouží kutikula a pokožkové chlupy. Anatomii tohoto listu odpovídá popis výše. Příčný řez mezofytním listem je zobrazen na **Obr. 1. 1**. Mezi mezofyty patří většina rostlin.

Xerofyty jsou adaptovány na suché oblasti. Mají obvykle malé tlusté listy s vysokou hodnotou podílu objemu listu ku velikosti jeho povrchu. Listy jsou bohaté na sklerenchym a častá je přítomnost hypodermis. Typická je několikavrstevná epidermis, silná vrstva kutikuly bránící ztrátám vody z povrchu a četné trichomy. Průduchy jsou malé, často s vyšší denzitou, a bývají zanořené. Uvnitř listu je vysoký poměr palisádového parenchymu na úkor parenchymu houbového. Listy bývají často izolaterální

s palisádovým parenchymem přiléhajícím ke svrchní i spodní epidermis a houbovým parenchymem tvořícím jen malou oblast uprostřed listu, nebo zcela chybějícím. Buňky mezofylu jsou menší, a nižší je i objem mezibuněčných prostor.

Ke xerofytům můžeme zařadit sklerofyty, které mají se xerofyty mnoho společných vlastností. Termín sklerofyty je často užíván k popisu vlastností listů stálezelených keřů a stromů rostoucích zejména na xerických stanovištích (Balsamo et al., 2003). Jsou rozšířeny po celém světě a zejména v oblastech s mediteránním klimatem, jako jsou jižní Afrika, centrální Chile, jižní Austrálie, Kalifornie a Středomoří (Edwards et al., 2000; Mooney, 1970). Pro sklerofyty jsou charakteristické tvrdé, tlusté, kožovité a obvykle vždyzelené listy s vysokým obsahem sklerenchymatických vláken. Stejně jako xerofyty mají vyvinutější palisádový parenchym, menší objem mezibuněčných prostor, nižší podíl plochy listu ku jeho objemu a často je přítomna hypodermis (Turner, 1994). Příčný řez sklerofytním listem je zobrazen na **Obr. 1. 2**.

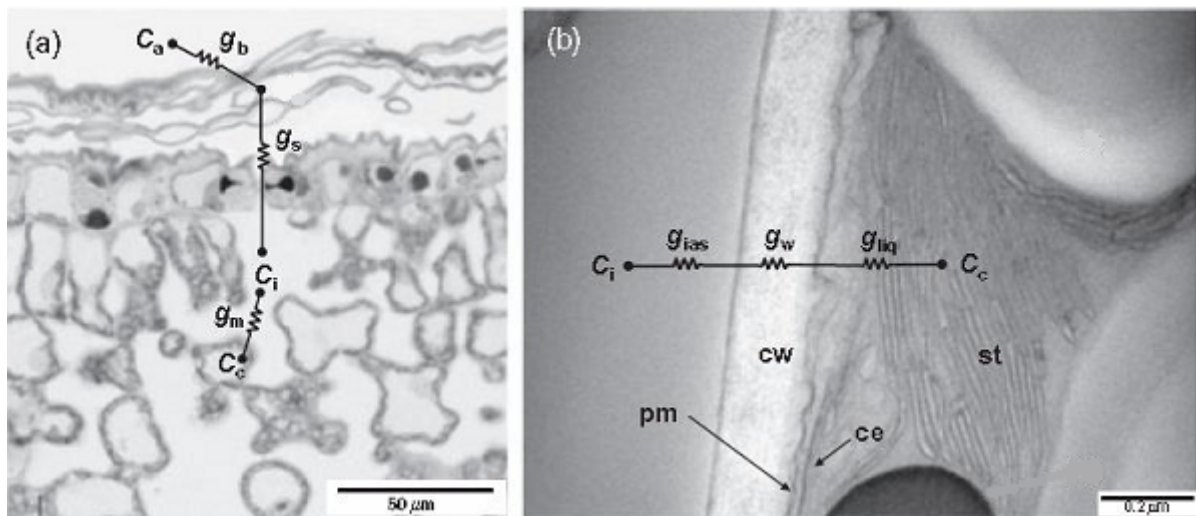


**Obr. 1. 2:** Příčný řez sklerofytním listem eukalyptu (*Eucalyptus globulus*). Zeleně je označena silná vrstva kutikuly se zanořenými průduchy, červeně dřevní část cévních svazků a světle růžově lýková část cévních svazků. (<http://www.sciencephoto.com/media/98433/enlarge>)

## 2. Difuze CO<sub>2</sub> do listu

Pro průběh fotosyntetické fixace CO<sub>2</sub> je potřebný stálý a dostatečný přísun CO<sub>2</sub> do listu difuzí z vnější atmosféry. Rozhodující je koncentrace molekul CO<sub>2</sub> ve stromatu chloroplastů, kde dochází k jejich zapojení do Calvinova cyklu (C<sub>3</sub> rostliny) navázáním na vazebné místo na enzymu Rubisco. Difuzní dráha CO<sub>2</sub> z atmosféry do stromatu chloroplastů, znázorněná na **Obr. 2. 1**, zahrnuje plynnou (mezibuněčné prostory), kapalnou (buněčná stěna, cytosol a stroma chloroplastu) a lipidickou fázi (plasmatická

membrána a membrány chloroplastu). Každá z částí této difuzní dráhy klade transportu CO<sub>2</sub> určitý odpor (Niinemets et al., 2011).



**Obr. 2. 1:** (a) Abaxiální povrch olivového listu - difuzní cesta CO<sub>2</sub> z atmosféry ( $C_a$ ) přes podprůduchové dutiny ( $C_i$ ) do stromatu chloroplastů ( $C_c$ ). Vyznačeny jsou: vodivost hraniční vrstvy ( $g_b$ ), stomatární vodivost ( $g_s$ ) a vodivost mezofylu ( $g_m$ ). (b) List vinné révy - difuzní cesta CO<sub>2</sub> z podprůduchových dutin do stromatu chloroplastů. Vyznačeny jsou: plasmatická membrána (pm), buněčná stěna (cw), membrána chloroplastu (ce), stromální thylakoidy (st) a dále vodivost v mezibuněčných prostorech ( $g_{ias}$ ), v kapalné fázi uvnitř buňky ( $g_{lix}$ ) a vodivost skrze buněčnou stěnu ( $g_w$ ). (Flexas et al., 2008; upraveno)

Nejprve se molekuly CO<sub>2</sub> musí dostat vířivou difuzí z okolní atmosféry k povrchu listu (Parkhurst, 1994). Těsně při povrchu listu se nachází tenká vrstva téměř nehybného vzduchu, tzv. vrstva hraniční. Její tloušťka a tedy i vodivost pro CO<sub>2</sub> závisí na vlastnostech listu, zejména na tvaru a velikosti listu, charakteru jeho povrchu, umístění průduchů a proudění vzduchu kolem listu. Síla hraniční vrstvy nabývá hodnot řádově desetiny mm. Difuzí přes hraniční vrstvu se molekuly CO<sub>2</sub> dostávají k průduchům umístěným na povrchu listu, a pak dále skrze průduchy do podprůduchové dutiny. Odtud difundují složitými mezibuněčnými prostory mezofylu, dokud nedorazí k povrchu buněčných stěn mezofylových buněk. Tím končí pohyb CO<sub>2</sub> v plynném prostředí a následuje pohyb v prostředí vodném (Parkhurst, 1994). Rychlost difuze ve vodném prostředí je oproti prostředí plynnému pomalejší řádově o více než 10<sup>4</sup> cm<sup>2</sup> s<sup>-1</sup> (Niinemets et al., 2011).

Ve vodou naplněných pórech buněčných stěn se molekuly CO<sub>2</sub> rozpouští (Evans et al., 1994) a mohou difundovat dále buď ve formě CO<sub>2</sub>, nebo disociují za vzniku bikarbonátu HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> (Parkhurst, 1994). Vzájemnou přeměnu mezi HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> a CO<sub>2</sub> katalyzuje enzym karbonátdehydrogenáza (Gutknecht et al., 1977).

Difuze CO<sub>2</sub> přes plasmatickou membránu do cytosolu může probíhat dvěma cestami. Buď skrze samotnou membránu, nebo přes specializované akvaporiny propustné pro CO<sub>2</sub>, takzvané cooporiny (Terashima et al., 2006). Po průchodu cytosolem se molekuly CO<sub>2</sub> dostávají až k chloroplastu, jehož membrány překonávají, stejně jako v případě plasmatické membrány, skrze membránu nebo přes cooporiny (Evans et al., 2009). Stromatem chloroplastu pak molekuly CO<sub>2</sub> difundují, dokud nedosáhnou hlavního karboxylačního enzymu Rubisco.

## **2. 1. Stomatární vodivost**

Během difuze CO<sub>2</sub> z okolní atmosféry (koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře =  $C_a$ ) do podprůduchových dutin (koncentrace CO<sub>2</sub> v podprůduchových dutinách =  $C_i$ ) a dále do stromatu chloroplastů (koncentrace CO<sub>2</sub> ve stromatu chloroplastů =  $C_c$ ) jeho koncentrace klesá. Důsledkem poklesu koncentrace CO<sub>2</sub>, fotosyntetického substrátu, je realizovaná fotosyntéza nižší, než potenciální fotosyntéza daná biochemickými charakteristikami listu. Míra poklesu koncentrace CO<sub>2</sub> závisí na fotosyntetické aktivitě ( $A_N$ ), na stomatární vodivosti a na vodivosti mezofylu (Niinemets et al., 2011).

Stomatární vodivost ( $g_s$ ) odráží schopnost difuze CO<sub>2</sub> přes průduchy z atmosféry obklopující listy do podprůduchových dutin. Závisí na velikosti a hustotě průduchů a také na otevřenosti jednotlivých průduchů. V závislosti na stomatární vodivosti dochází k poklesu koncentrace CO<sub>2</sub> v podprůduchových dutinách oproti okolní atmosféře o  $(C_a - C_i)$ . Matematicky lze vodivost průduchů vyjádřit jako:  $g_s = \frac{A_N}{C_a - C_i}$  (Niinemets et al., 2011). Často je ve studiích používána také převrácená hodnota vodivosti průduchů, stomatární odpor.

## **2. 2. Vodivost mezofylu**

Vodivost mezofylu ( $g_m$ ) vyjadřuje míru schopnosti difuze CO<sub>2</sub> uvnitř listu, z podprůduchových dutin do místa karboxylace v chloroplastech. V důsledku omezené difuze uvnitř listu dochází k poklesu koncentrace CO<sub>2</sub> ve stromatu chloroplastů oproti jeho koncentraci v podprůduchových dutinách o hodnotu  $(C_i - C_c)$ . Vnitřní difuzní dráha zahrnuje plynnou, kapalnou a lipidickou fázi, které jsou společně považovány za složky vodivosti mezofylu. Matematicky lze vodivost mezofylu podle prvního Fickova zákona vyjádřit jako:  $g_m = \frac{A_N}{C_i - C_c}$  (Niinemets et al., 2011). Tato matematická definice



předpokládá uniformitu vnitřní struktury listu. Ve skutečnosti je ale mezofyl komplexní strukturou, která se výrazně liší jednak mezi rostlinnými druhy a také se změnami podmínek prostředí, např. s nárůstem ozáření. Difuzní dráha mezibuněčnými vzdušnými prostory může být ovlivněna tloušťkou listu, tvarem buněk i jejich uložením vzhledem k poloze průduchů (Evans et al., 2009).

Vodivost mezofylu bývá označována také jako vnitřní vodivost listu, či vodivost přenosová. Často je ve studiích používána také její převrácená hodnota, odpor mezofylu.

### **3. Vztah mezi vodivostí mezofylu a fotosyntézou**

Jak již bylo zmíněno výše, pro průběh fotosyntézy je rozhodující koncentrace molekul  $\text{CO}_2$  ve stomatu chloroplastů, kde dochází k jejich zapojení do Calvinova cyklu za pomoci enzymu Rubisco. Jak velká tato koncentrace bude, závisí na stomatární vodivosti a na vodivosti mezofylu pro  $\text{CO}_2$ .

Do nedávné doby se předpokládalo, že vodivost mezofylu je nekonečná, tedy že  $C_i \approx C_c$  (Farquhar and Caemmerer, 1980), a fotosyntéza je limitována zejména vodivostí průduchů. V posledních letech ale mnoho studií potvrdilo, že vodivost mezofylu je konečná, a její hodnoty mohou být natolik malé, že dochází k výraznému snížení  $C_c$  oproti  $C_i$ . Díky tomuto snížení v koncentraci  $\text{CO}_2$  vodivost mezofylu fotosyntézu značně limituje (Epron et al., 1995; Evans et al., 1986; Lloyd et al., 1992; Warren et al., 2003; Warren, 2008). Ve studiích Warrena et al. (2003) i Yamoriho et al. (2006) se relativní limitace fotosyntézy v důsledku stomatární vodivosti i vodivosti mezofylu pohybovaly mezi 20 a 40%. Vodivost mezofylu se tedy ukázala jako velmi podstatný faktor limitující rychlost fotosyntézy, který navíc k této limitaci přispívá téměř stejným dílem jako vodivost průduchů.

Vztahem mezi vodivostí mezofylu a mírou fotosyntézy se zabývalo mnoho studií a ve většině z nich byla mezi  $g_m$  a  $A_N$  prokázána pozitivní korelace. Např. u *Arabidopsis thaliana* (Flexas et al., 2007) došlo při snížení  $g_m$  o 67% k poklesu  $A_N$  o 40% a u sedmi druhů *Banksia* (Hassiotou et al., 2009) pokles  $g_m$  o 22% odpovídal snížení  $A_N$  o 27%. Pokles v  $g_m$  o 25% u *Pinus pinaster* (Warren, 2005) odpovídal snížení  $A_N$  o 65%, přičemž relativní limitace daná vodivostí mezofylu byla odhadnuta na 24 - 35% a limitace daná vodivostí průduchů na 13 - 19%. Obdobně u *Fagus sylvatica* (Warren et al., 2007) došlo při snížení  $g_m$  o 50% ke snížení  $A_N$  o 64%, limitace daná vodivostí mezofylu se pohybovala mezi 19 a 27% a limitace daná vodivostí průduchů mezi 24 a 39%.

Naproti tomu pozitivní korelace mezi  $g_m$  a  $A_N$  nebyla pozorována ve studiích zaměřených na vliv zvýšené koncentrace  $\text{CO}_2$  na  $g_m$  a  $A_N$ . Tomuto se dále věnuji v kapitole 4. 5.

Závislost mezi  $g_m$  a  $A_N$  není tedy, jak je patrné i ze zmíněných studií, pevně stanovena, mezi druhy se výrazně liší a může být různě silná. To je důvodem, proč se relativní limitace fotosyntézy způsobená vodivostí mezofylu mezi jednotlivými druhy značně liší (Warren, 2008).

#### **4. Faktory ovlivňující vodivost mezofylu pro $\text{CO}_2$**

Následující kapitola je věnována faktorům, které se podílejí na ovlivňování vodivosti mezofylu. Tyto faktory lze z hlediska působení na  $g_m$  rozdělit na vnitřní a vnější. Mezi vnitřní faktory patří anatomie listů, jejich stáří a množství akvaporinů v membránách, a mezi faktory vnější patří teplota, ozáření, koncentrace  $\text{CO}_2$  a vodní stres. Přitom některé z faktorů, jako je anatomie listů či jejich stáří se podílí spíše na dlouhodobé regulaci  $g_m$ , kdežto teplota, vodní stres i krátkodobé změny v koncentraci  $\text{CO}_2$  se podílí na regulaci rychlé. Za tyto rychlé změny jsou pravděpodobně zodpovědné akvaporiny.

Ve většině studií je vodivost mezofylu vztažena na jednotku listové plochy, dále  $g_m$ , a v některých z prací i na jednotku hmotnosti listu, dále  $g_m^M$ . Pro odhad vodivosti mezofylu se používá několika odlišných metod. Princip těchto metod v práci neuvádím a pro případný zájem odkazuji na příslušné studie.

##### **4. 1. Anatomie listu**

Hanba et al. (1999) zkoumali na stálezelených dřevinách temperátních lesů Japonska, konkrétně na druzích *Quercus glauca*, *Castanopsis sieboldii*, *Quercus phillyraeoides*, *Cinnamomum camphora*, *Ligustrum lucidum* a *Camellia japonica*, jaké efekty má tloušťka listu na vodivost mezofylu. Jejich výsledky ukazují, že vodivost mezofylu, jejíž hodnoty se pohybovaly mezi 0,04 a 0,14 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, pozitivně koreluje s hodnotami specifické hmotnosti listu (SLW), která se pohybovala mezi cca 75 a 200 g m<sup>-2</sup>. Stejně tak byla pozitivní korelace prokázána také u křížence *Juglans nigra x regia*, kde u listů s o 46% nižšími hodnotami SLW byla  $g_m$  o 55% nižší (Piel, 2002) a u druhu *Fagus sylvatica*, kde s dvojnásobným zvýšením SLW došlo k dvojnásobnému nárůstu  $g_m$  (Warren et al., 2007).

Naproti tomu výsledky Kogamiho et al. (2001), kteří prováděli výzkum na dvoudomé vytrvalé bylině *Polygonum cuspidatum* (nížinná populace - 10 m n. m. a horská populace - 2500 m n. m.), ukazují, že průměrná vodivost mezofylu pro CO<sub>2</sub> vyšla 2,5 krát vyšší u listů nížinné populace oproti listům populace horské, kdežto SLW s rostoucí nadmořskou výškou rostla (od 35,7 do 108,1 g m<sup>-2</sup>). Je zde tedy korelace negativní (Kogami et al., 2001). Negativní korelace mezi  $g_m$  a SLW byla prokázána také u druhů *Laurus nobilis*, *Olea europea* a *Quercus ilex* (Niinemets et al., 2005), kde se hodnoty SLW pohybovaly mezi 125 a 250 g m<sup>-2</sup> a hodnoty  $g_m$  mezi 0,01 a 0,09 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, a stejně tak byla dokázána i u druhu *Pseudotsuga menziesii* (Ethier et al., 2006). Niinemets et al. (2009) kvantifikovali listové struktury a vodivost mezofylu u 35 širokolistých australských sklerofytů (2 cykasy, 33 krytosemenných rostlin), rostoucích na stanovištích, která se lišila množstvím srážek a úrodností půdy. SLW se mezi všemi druhy lišila 4,7x (66 - 313 g m<sup>-2</sup>), vodivost mezofylu vztažená na jednotku listové plochy ( $g_m$ ) 6x a vodivost mezofylu vztažená na jednotku hmotnosti listu ( $g_m^M$ ) se lišila 12x. Mezi  $g_m^M$  a SLW byla pozorována negativní závislost, kdežto závislost mezi  $g_m$  a SLW byla mnohem slabší (Niinemets et al., 2009). Ke slabšímu poklesu závislosti  $g_m$  a SLW (5 - 7 krát) oproti  $g_m^M$  a SLW (7 - 10 krát) došlo také u druhů *L. nobilis*, *O. europea* a *Q. ilex* (Niinemets et al., 2005). Díky slabší závislosti u  $g_m$  jsou Niinemets et al. (2009) toho názoru, že pro výzkum vztahů mezi vodivostí mezofylu a strukturálními parametry listu je vhodnější vztahovat vodivost mezofylu na jednotku hmotnosti, tedy vyjadřovat ji jako  $g_m^M$ .

Na rozdíl od studií Hanby et al. (1999), Kogamiho et al. (2001) a Niinemets et al. (2005), které definovaly závislost  $g_m$  na SLW lineárním vztahem, Niinemets et al. (2009) popisují, že tato závislost je při snížení  $g_m$  při vyšších hodnotách SLW asymptotická. Myslím si, že důvodem, proč nebyla nelineární závislost v předešlých studiích zjištěna, by mohl být fakt, že tyto studie nebyly prováděny na druzích s takto vysokými hodnotami SLW a pro proložení vhodné funkce bylo dostupných málo hodnot. Rozdíl by rozdíl mohl být i ve vynesení veličinách, protože u studií, kde vyšla závislost lineární, tak byla vynášena závislost  $g_m$  na SLW, kdežto ve studii Niinemets et al. (2009) byla vynášena závislost  $g_m^M$  na SLW.

U stálezelených temperátních dřevin Japonska (Hanba et al., 1999)  $g_m$  pozitivně korelovala také s tloušťkou mezofylu, a protože poměr mezi objemem mezibuněčných prostor mezofylu vůči objemu celého mezofylu (pórovitost mezofylu) se v závislosti

na zvyšující se tloušťce mezofylu snižoval, je tedy patrné, že se vrůstající pórovitostí vodivost mezofylu klesala (Hanba et al., 1999). Naproti tomu u *Polygonum cuspidatum* byla  $g_m$  s tloušťkou mezofylu korelována negativně a s pórovitostí listů pozitivně (Kogami et al., 2001). U 35 australských sklerofytů (Niinemets et al., 2009) byla mezi  $g_m^M$  a hustotou i tloušťkou listu pozorována, stejně jak u Kogamiho et al. (2001), negativní závislost. Specifická hmotnost listu vztahená na jeho tloušťku (hustota listu) se mezi danými druhy lišila 2x (0,29 - 0,56 g cm<sup>-3</sup>), stejně jako tloušťka listu (274 - 594 μm) (Niinemets et al., 2009).

Hanba et al. (1999) porovnávali výsledky svých měření s výsledky několika předcházejících studií, konkrétně s daty pro grapefruit (*Citrus paradisi*), citrónovník (*Citrus limon*), broskvoň (*Prunus persica*) a makadámii (*Macadamia integrifolia*) od Syvertseny et al. (1995), pro kaštanovník (*Castanea sativa*) od Lauteriho et al. (1997) a pro tabák (*Nicotiana tabacum*) od Evanse et al. (1994), přičemž vyhodnocením těchto dat zjistili, že vztah mezi tloušťkou listu a vodivostí mezofylu se liší v závislosti na funkčním typu listu, tedy mezi stálezelenými dřevinami, opadavými dřevinami a jednoletkami. U listů tabáku a broskvoně byla vodivost mezofylu větší (až 0,5 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) než u listů stálezelených druhů (nejvyšší kolem 0,2 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Hodnoty SLW se u listů tabáku a broskvoně pohybovaly mezi cca 25 a 60 g m<sup>-2</sup>, zatímco u stálezelených druhů mezi zhruba 75 a 200 g m<sup>-2</sup> (Hanba et al., 1999).

U druhu *P. cuspidatum* (Kogami et al., 2001) došlo také k poklesu ve vodivosti mezofylu s rostoucí tloušťkou buněčné stěny, která představuje významnou součást difuzní cesty CO<sub>2</sub> v kapalně fázi. Stejně tak pokles v  $g_m$  s rostoucí tloušťkou buněčné stěny pozorovali také Scafaro et al. (2011), kteří se zabývali anatomickými vlastnostmi listů u kulturní rýže (*Oryza sativa*) a u dvou druhů planých (*O. australiensis* a *O. meridionalis*). Hodnoty  $g_m$  se pohybovaly mezi 0,42 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> bar<sup>-1</sup> (u *O. australiensis*) a 0,82 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> bar<sup>-1</sup> (u *O. sativa*) a tloušťka buněčných stěn mezi 146 a 248 nm (Scafaro et al., 2011).

Velikost povrchu mezofylových buněk vystaveného vzdušným mezibuněčným prostorám vztahového na jednotku listové plochy ( $S_{mes}$ ) u temperátních dřevin (Hanba et al., 1999) koreluje s vodivostí mezofylu pozitivně, kdežto u *P. cuspidatum* (Kogami et al., 2001) negativně. U rýží (Scafaro et al., 2011) nevykazovala  $g_m$  na  $S_{mes}$  žádnou závislost. Mezi velikostí povrchu chloroplastů vystaveného mezibuněčným prostorám ( $S_c$ )

a vodivosti mezofylu nebyla závislost patrná ani u *P. cuspidatum* (Kogami et al., 2001), ani u rýží (Scafaro et al., 2011).

Podle Parkhursta (1994) je vodivost CO<sub>2</sub> v plynné fázi přímo úměrná pórovitosti listu a nepřímo úměrná tloušťce mezofylu. A pokud je tedy vodivost CO<sub>2</sub> v plynné fázi hlavním faktorem, který determinuje  $g_m$ , pak by  $g_m$  měla s pórovitostí korelovat pozitivně a s tloušťkou mezofylu negativně. Tak tomu bylo u *P. cuspidatum* (Kogami et al., 2001). U stálezelených dřevin ve studii Hanby et al. (1999) byl vztah mezi  $g_m$  a pórovitostí listu negativní a mezi  $g_m$  a tloušťkou mezofylu pozitivní. U listů těchto rostlin tedy vodivost CO<sub>2</sub> v mezibuněčných prostorách není hlavním faktorem determinujícím  $g_m$  (Hanba et al., 1999). Difuze CO<sub>2</sub> v kapalně fázi závisí na tloušťce buněčných stěn a na povrchu chloroplastů vystaveném mezibuněčným prostorám vztaženém na jednotku listové plochy ( $S_c$ ). Podle Evanse et al. (1994), pokud je hlavním determinujícím faktorem  $g_m$  difuze v kapalně fázi, pak by (za předpokladu konstantní vodivosti přes buněčné stěny a chloroplast na jednotku listové plochy) měla  $g_m$  s  $S_c$  korelovat pozitivně. Zvyšující se tloušťka buněčných stěn by měla naopak s  $g_m$  korelovat negativně. U druhů ve studii Hanby et al. (1999) byly stěny mezofylových buněk směřujících do mezibuněčných prostor převážně chloroplasty pokryty, takže  $S_{mes}$  a  $S_c$  spolu úzce souvisely. A pozitivní závislost mezi  $S_{mes}$  a  $g_m$  tedy naznačuje, že hlavním faktorem určujícím vodivost mezofylu je v tomto případě difuze v kapalně fázi (Hanba et al., 1999).

Vztahy mezi  $g_m$  a anatomickými vlastnostmi listu nejsou jednoznačné. Liší se mezi druhy i v závislosti na podmínkách prostředí, které anatomii listů významně ovlivňují. Proto je podle mého názoru nelze zobecnit. Navíc se v poslední době ukazuje, že změny v  $g_m$  mohou být rychlejší, než změny v anatomii, a že kromě odlišné vodivosti pro CO<sub>2</sub> v plynné a kapalně fázi se na změnách v  $g_m$  podílí i faktory biochemické (viz dále kapitola 4. 3).

#### **4. 2. Stáří listu**

Dalším vnitřním faktorem, který ovlivňuje vodivost mezofylu pro CO<sub>2</sub> a je velmi úzce spjatý s anatomii listů, je jejich stáří.

Niinemets et al. (2005) zkoumali závislost mezi vodivostí mezofylu a věkem u stálezelených širokolistých dřevin *Laurus nobilis* a *Olea europea*, kde průměrná životnost listu byla 3 roky, a u *Quercus ilex*, kde byla průměrná životnost listu 6 let.

U všech tří druhů došlo s rostoucím stářím k poklesu v  $g_m$  o 0,015 - 0,04 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a současně došlo i k nárůstu SLW.  $g_m^M$  se dokonce mezi nejmladšími a nejstaršími listy lišila 5 - 7 krát, což zdůrazňuje silný efekt stáří listů na vodivost mezofylu. Negativní korelace mezi  $g_m$  a SLW nasvědčuje, že věk a anatomie listu jsou spolu úzce spjaty (Niinemets et al., 2005). Mírný pokles  $g_m$  s věkem a zároveň nárůst SLW byly pozorovány také u druhu *Pinus pinaster* (Warren et al., 2006). Během tří let zde hodnoty  $g_m$  poklesly o 25%, a nárůst SLW činil 15%.

U australských širokolistých sklerofytů (Niinemets et al., 2009), u nichž se pohybuje průměrná životnost listů v rozmezí 0,52 - 4,4 roku s věkem negativně korelovala  $g_m$  i  $g_m^M$ . Závislosti mezi  $g_m$  a životností listu byla ale mnohem slabší. Pokles  $g_m$  i  $g_m^M$  v závislosti na věku sledovali také Niinemets et al. (2006), opět u druhu *Quercus ilex*. Hodnoty  $g_m$  klesly během čtyř let o 55%, a hodnoty  $g_m^M$  o 60%. Došlo také stejně jako v předchozích studiích ke zvýšení SLW, a to z cca 150 na 170 g m<sup>-2</sup>. Hodnoty  $g_m$  s hodnotami SLW nekorelovaly, kdežto mezi  $g_m^M$  a SLW byla korelace negativní, což odpovídá výsledkům studií Niinemets et al. (2005) i Niinemets et al. (2009).

Ethier et al. (2006) stanovovali hodnoty  $g_m$  i  $g_m^M$  v závislosti na věku u douglasky tisolisté (*Pseudotsuga menziesii*) a použili jak slunné, tak i stinné větve.  $g_m$  i  $g_m^M$  s věkem klesaly. Hodnoty  $g_m$  během čtyř let klesly cca o 0,08 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (pokles o přibližně 72%) a byly u slunných jehlic vyšší, než u stinných. Hodnoty SLW s rostoucím věkem rostly a mezi stinnými a slunnými jehlicemi se lišily přibližně o 40 g m<sup>-2</sup>. Při zohlednění hodnot SLW, tedy vyjádření  $g_m^M$ , rozdíly mezi stinnými a slunnými jehlicemi zmizely a hodnoty  $g_m^M$  se v závislosti na ozáření již nelišily. To nasvědčuje, že v každé věkové třídě jehlic je odpověď  $g_m$  na světelné podmínky prostředí určena změnami v listové anatomii (Ethier et al., 2006). Zde spolu stejně jako ve výše zmíněných studiích Kogamiho et al. (2001), Niinemets et al. (2005), Niinemets et al. (2006) a Niinemets et al. (2009) hodnoty  $g_m^M$  a SLW korelovaly negativně.

U druhu *Arabidopsis thaliana* došlo mezi starými (cca 44 dní) a mladými (cca 29 dní) rostlinami s plně vyvinutými listy ke snížení v  $g_m$  o 67%. Hodnoty SLW byly jen 18 g m<sup>-2</sup> a s věkem se nelišily (Flexas et al., 2007). Snížení  $g_m$  bylo pravděpodobně způsobeno poklesem fotosyntetické fixace listu, ke kterému 34 dní po vyklíčení došlo. Na mechanismu snížení vodivosti mezofylu se nejspíš, vzhledem k nezměněným hodnotám

SLW, podílely jiné faktory než u předešlých druhů. Myslím si, že vhodnými kandidáty by mohly být akvaporiny propustné pro CO<sub>2</sub>, jejichž vliv na  $g_m$  bude probírán v kapitole 4. 3.

Na rozdíl od výše zmíněných studií, které se zabývaly vodivostí mezofylu u listů již vyvinutých, Miyazawa et al. (2001) studovali vodivost mezofylu listů širokolisté stálezelené dřeviny *Castanopsis sieboldii*, které se teprve vyvíjely. Hodnoty  $g_m$  postupně s vývojem listu stoupaly, a mírný nárůst pokračoval ještě 10 dní po dosažení 100% listové plochy. Poté hodnoty  $g_m$  začaly klesat. Po úplném rozvoji listu začala u *C. sieboldii* (Miyazawa et al., 2001) vzrůstat tloušťka buněčných stěn u mezofylových buněk, což je patrně, v důsledku snížení vodivosti pro CO<sub>2</sub> v kapalně fázi, jednou z příčin, proč hodnoty  $g_m$  začaly klesat. K nárůstu  $g_m$  v průběhu rozvoje listu docházelo i u druhu *Populus tremula* (Tosens et al., 2011). Pozitivní závislost byla pozorována nezávisle na ozáření a dostupnosti vody, ale při nízké ozáření a při nedostatku vody byly hodnoty  $g_m$  značně sníženy (Tosens et al., 2011), což je v souladu s výsledky prací zmíněných v kapitolách 4. 6 a 4. 7.

V průběhu vývoje listu dochází nejprve ke zvyšování  $g_m$ , po dosažení 100% listové plochy ale její hodnoty klesají. Pokles je spojen, především u dlouhověkových listů, s nárůstem SLW. SLW se zvyšuje díky ukládání strukturních látek (celulóza, lignin, atd.) do buněčných stěn. U krátkověkových bylin je pokles  $g_m$  spojen pravděpodobně s jinými faktory a myslím si, že by se ho mohly účastnit akvaporiny.

### **4. 3. Akvaporiny**

Akvaporiny byly poprvé identifikovány v buňkách živočichů (Preston et al., 1992). Jsou to membránové proteiny, které byly původně charakterizovány jako vodní kanály, přes které mohou po gradientu vodního potenciálu biologickými membránami pronikat molekuly vody (Tyerman et al., 1999). Hojně se vyskytují na plasmatických a vakuolárních membránách a jejich výskyt byl zjištěn i na vnitřní membráně chloroplastů. V posledních letech se ukazuje, že přes ně mohou pronikat i molekuly CO<sub>2</sub>, a akvaporiny se tedy zdají být jedním z faktorů ovlivňujících difuzi CO<sub>2</sub> přes plasmatickou a vnitřní chloroplastovou membránu, jak již bylo zmíněno v kapitole 2.

Možnou roli akvaporinů v difuzi CO<sub>2</sub> u rostlin poprvé zkoumali Terashima a Ono (2002). Pokus prováděli na druhu *Vicia faba* s použitím HgCl<sub>2</sub>, inhibitoru většiny akvaporinů. Nejprve použitím HgCl<sub>2</sub> zjistili, že opravdu došlo k silné inhibici ve vedení

vody v mezofylových buňkách, a poté zkoumali efekt  $\text{HgCl}_2$  na vodivost mezofylu pro  $\text{CO}_2$ . Zjistili, že efekty  $\text{HgCl}_2$  na  $g_m$  byly značné a patrně byly i závislé na koncentraci  $\text{HgCl}_2$ . Při použití 0,3 mM  $\text{HgCl}_2$  klesly hodnoty  $g_m$  o téměř 60% oproti hodnotám kontrolním a při použití 1,2 mM  $\text{HgCl}_2$  o více než 70%. Z výsledků studie je tedy zřejmé, že v plasmatické membráně mezofylových buněk jsou skutečně přítomné akvaporiny propustné pro molekuly  $\text{CO}_2$ , které mohou usnadnit jejich difuzi do buněk (Terashima and Ono, 2002).

Protože většina akvaporinů může být inhibována  $\text{HgCl}_2$ , respektive  $\text{Hg}^{2+}$  ionty, nabízí se otázka, zda by na územích, která jsou rtuť kontaminována, mohlo docházet ke snížení vodivosti mezofylu pro  $\text{CO}_2$ , a tím ke snížení účinnosti fotosyntézy. Tato možnost by se podle mě měla vzít v úvahu a měly by být provedeny studie, které se otázkou vlivu těžkých kovů na vodivost mezofylu budou zabírat. I když rtuť se do rostlin dostává převážně kořeny a rostliny mají mnoho mechanismů, jak se s těžkými kovy vyrovnat, a tak pravděpodobnost ovlivnění  $g_m$  inhibicí akvaporinů je nejspíše malá.

Zda hladina akvaporinů je jedním z faktorů určujících difuzi  $\text{CO}_2$  uvnitř listu, zkoumali i Hanba et al. (2004). Pokusy prováděli na rostlinách transgenní rýže (*Oryza sativa* var. Kinuhikari) se zvýšenou expresí akvaporinu ječmene (HvPIP2;1). Hladina těchto akvaporinů v listech byla detekována pomocí protilátky k HvPIP2;1. Rostliny rýže byly podle hladiny protilátky v listech rozděleny do čtyř skupin: divoký typ (dále značen WT), rostliny s vysokou hladinou protilátky (dále značeny H1) a rostliny s hladinou nízkou (byly použity 2 různé linie - dále značeny L1 a L2). Průměrné množství akvaporinů v listech bylo ve srovnání s WT o 135% vyšší u H1, o 33% nižší u L1 a o 12% u L2. U rostlin H1 byla  $g_m$  ve srovnání s WT o 40% vyšší, zatímco u rostlin L1 o 15% a u rostlin L2 o 26% nižší. Obdobný efekt mělo množství akvaporinů i na míru asimilace  $\text{CO}_2$ , kdy u rostlin H1 došlo ve srovnání s WT k jejímu zvýšení o 14% a u rostlin L1 a L2 o 9%, respektive 16%. Pozitivní korelace mezi  $g_m$  a množstvím akvaporinů dokazuje, že množství akvaporinů má na vodivost mezofylu v listech značný vliv a akvaporiny tedy v difuzi  $\text{CO}_2$  uvnitř listů hrají významnou roli (Hanba et al., 2004).

K obdobným závěrům došli také Flexas et al. (2006), kteří se zabývali vodivostí mezofylu u transgenních rostlin tabáku (*Nicotiana tabacum*) lišících se v expresi akvaporinu Nt AQP1. Rostliny se sníženou expresí akvaporinů (AS) a rostliny s jejich zvýšenou expresí (O) byly získány z odlišných linií. Z každé linie byly jako kontroly (CAS a CO) použity rostliny s normální expresí akvaporinu. U rostlin AS byla  $g_m$  o 20 -



40% nižší než u kontrolních CAS a u rostlin O o 20 - 50% vyšší než u CO. Vodivost mezofylu rostlin O byla tedy dvakrát větší v porovnání s rostlinami AS (Flexas et al., 2006).

Navíc u transgenní rýže (Hanba et al., 2004) byly porovnávány změny v anatomických vlastnostech mezi WT a mezi dvěma variantami rostlin se zvýšenou expresí akvaporinů (1,7 krát vyšší množství akvaporinů - dále Tr14 a 4,2 krát vyšší - dále Tr10). Ačkoli rostliny Tr10 měly nejvíce akvaporinů ze všech zkoumaných rostlin, hodnoty  $g_m$  byly srovnatelné s ostatními H1 rostlinami. Navíc varianta Tr10 měla oproti Tr14 a WT tlustší buněčné stěny mezofylových buněk (Hanba et al., 2004). Jak již bylo zmíněno ve studiích Kogamiho et al. (2001) a Scafara et al. (2011), rostoucí tloušťka buněčné stěny snižuje  $g_m$ , a tyto výsledky tedy naznačují, že pokud množství akvaporinů převyší určitou mez, může to vést ke změnám v anatomii listu, které budou zvýšení  $g_m$  kompenzovat (Hanba et al., 2004). Rostliny Tr10 měly oproti ostatním variantám značně vyšší  $g_s$  a došlo u nich k výraznému nárůstu transpirace. Změny v anatomii listu, které vedly ke snížení  $g_m$ , by tedy mohly být mechanismem zabraňujícím ztrátám vody, ke kterým při výrazném zvýšení obsahu akvaporinů v membránách dochází.

Lokalizaci akvaporinů Nt AQP1 ve vnitřní obalové membráně chloroplastů u tabáku (*Nicotiana tabacum*) dokázali Uehlein et al. (2008). U rostlin se sníženou expresí akvaporinů došlo ke zvýšení odporu chloroplastové membrány pro přenos  $\text{CO}_2$  o 56%, což se in vivo projevilo poklesem  $g_m$  o 21%. Dále u rostlin se sníženou expresí akvaporinů prokázali, že u plasmatické membrány došlo ke snížení propustnosti pro vodu, ale propustnost pro  $\text{CO}_2$  nebyla významně ovlivněna, zatímco u membrán chloroplastů propustnost vody klesala mírně, kdežto propustnost pro  $\text{CO}_2$  značně. A tak se zdá, že Nt AQP1 mění funkci z kanálu usnadňujícího transport vody na kanál usnadňující transport  $\text{CO}_2$  v závislosti na lokalizaci uvnitř buňky nebo na vnitřní propustnosti membrány, na které je umístěn (Uehlein et al., 2008). Srovnávací analýzy dále prokázaly, že plasmatická membrána je pro  $\text{CO}_2$  pětkrát propustnější, než membrána chloroplastu (Uehlein et al., 2008). Vzhledem k prokázání transportní funkce akvaporinů kromě molekul vody i pro molekuly  $\text{CO}_2$ , pro ně Terashima et al. (2006) navrhuje příhodnější název „COOporiny“, který byl již zmíněn v kapitole 2.

#### 4. 4. Teplota

Dalším faktorem vnějšího prostředí, který ovlivňuje vodivost mezofylu pro CO<sub>2</sub> je teplota. Sledovat vliv teploty je důležité zejména v souvislosti se změnami klimatu (viz kapitola 1. 2).

Bernacchi et al. (2002) zjišťovali, jak se mění velikost vodivosti mezofylu na teplotě u tabáku (*Nicotiana tabacum*), v rozmezí teplot od 10 do 40°C.  $g_m$  s rostoucí teplotou exponenciálně rostla až do teploty 35°C. Mezi teplotami 35 a 37,5°C dosáhla maxima a při vyšších teplotách již klesala (Bernacchi et al., 2002).

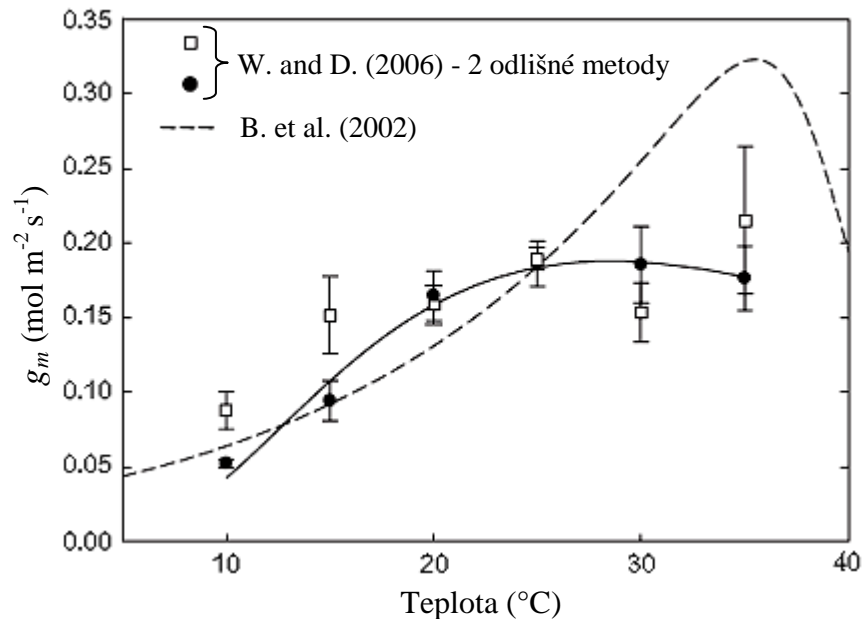
Odlišné výsledky získali Warren a Dreyer (2006), kteří se zabývali teplotní odezvou vodivosti mezofylu mezi 10 a 35°C u dubu alžírského (*Quercus canariensis*), s mediteránním rozšířením. Měření byla prováděna v rozmezí teplot listů 10 - 35°C. Byly použity dva nezávislé odhady a oba ukázaly, že vodivost mezofylu těchto plně vyvinutých dubových listů se mezi 10 a 20°C zdvoj-, až ztrojnásobila, ale od 20 do 35°C byla téměř teplotně nezávislá (Warren and Dreyer, 2006). Ač zde také došlo mezi 10 a 20°C ke zvýšení vodivosti mezofylu, tato teplotní odpověď  $g_m$  se velmi lišila od studie provedené na *N. tabacum* (Bernacchi et al., 2002), kde  $g_m$  při teplotách nad 37,5°C klesala. Warren a Dreyer (2006) zdůvodňují absenci poklesu  $g_m$  tím, že nejvyšší měřená teplota (35°C) byla příliš nízká, aby způsobila snížení v  $g_m$  u tohoto mediteránního druhu dubu. Nicméně konstatují, že nemají vysvětlení, proč  $g_m$  byla u *Q. canariensis* mezi 20 a 35°C teplotně nezávislá (Warren and Dreyer, 2006), ale u *N. tabacum* (Bernacchi et al., 2002) mezi 10 a 35°C stále rostla. Myslím si, že odlišné výsledky by mohly být dány rozdílností mezi rostlinnými druhy i v jejich růstových podmínkách. Na rozdíl od vytrvalé byliny *N. tabacum*, je *Q. canariensis* dřevina rostoucí v mediteránním klimatu a je tedy adaptována na dlouhá období suchého a horkého léta.

Vzájemné porovnání odlišných teplotních odpovědí  $g_m$  mezi *N. tabacum* (Bernacchi et al., 2002) a *Q. canariensis* (Warren and Dreyer, 2006) je znázorněno na **Obr. 4. 1**.

Yamori et al. (2006) stanovovali závislost mezi  $g_m$  a teplotou u listů špenátu setého (*Spinacia oleracea*). Část listů vyrůstala při teplotě 35/25°C (denní/noční teplota) a část při teplotě nižší, 15/10°C. Podle toho, při které teplotě listy vyrůstaly, jsou dále označovány jako HT (high temperature) a LT (low temperature). Rozmezí zjišťovaných teplot bylo od 10 do 35°C. Výsledky měření ukázaly, že při nižších teplotách je vliv teploty na  $g_m$  velmi podobný u LT i HT listů, a že se vzrůstající teplotou hodnoty  $g_m$  vzrůstají. Při vyšších teplotách se odpověď mezi LT a HT listy lišila. U LT listů došlo při

vyšších teplotách, stejně jako u *N. tabacum* (Bernacchi et al., 2002) k poklesu v  $g_m$ , kdežto u HT listů nebyl, stejně jako u *Q. canariensis* (Warren and Dreyer, 2006) tento efekt patrný. Nicméně tvar teplotní závislosti se ve zmíněných pracích lišil (Yamori et al., 2006).

Teplotní odpověď  $g_m$  u *S. oleracea* (Yamori et al., 2006) byla velmi podobná teplotní odpovědi  $A_N$ , a  $g_m$  vykazovala s  $A_N$  pozitivní korelaci. Stejně tak byl podobný teplotní průběh  $g_m$  a  $A_N$  zjištěn i u *Q. canariensis* (Warren and Dreyer, 2006). Tyto výsledky opět dokazují významný podíl  $g_m$  na limitaci fotosyntézy.



**Obr. 4. 1:** Porovnání teplotní odpovědi vodivosti mezofylu pro CO<sub>2</sub> ( $g_m$ ) u *Q. canariensis* (Warren and Dreyer, 2006) a *N. tabacum* (Bernacchi et al., 2002). Poz:  $g_m$  u *N. tabacum* byla při 25°C cca o 50% nižší než u *Q. canariensis*, ale pro snazší srovnání byla funkce Bernacchiho a kol. (2002) normalizována na stejnou hodnotu  $g_m$  při 25°C jako *Q. canariensis*. (Warren and Dreyer, 2006; upraveno)

Warren et al. (2008) zkoumali závislost mezi teplotou a vnitřní vodivostí u šestiměsíčních semenáčků stálezelené dřeviny *Eucalyptus regnans*. Semenáčky nechali po dobu šesti týdnů před vlastním měřeními aklimatizovat na 15 a na 30°C. Při vlastním měření byly listy vystavovány teplotám 10, 15, 20, 25, 30 a 35°C, a to v náhodném pořadí. Semenáčky měly před měřeními vždy jednu hodinu pro aklimatizaci na novou teplotu. Z výsledků měření bylo patrné, že vodivost mezofylu není ovlivněna aklimatizační teplotou a s rostoucí teplotou stoupala. Vodivost mezofylu byla počítána dvěma různými způsoby, kdy při prvním z nich vycházely její hodnoty vyšší. Avšak bez ohledu na to, jak byla  $g_m$  vypočítána, vždy vykazovala pozitivní korelaci s teplotou a její hodnota se mezi teplotami 10 a 35°C třikrát zvýšila. Vzhledem ke způsobu výpočtu  $g_m$  se teplotní odpovědi tvarem

lišily. V prvním případě  $g_m$  dosahovala okolo 30 nebo 35°C maxima, zatímco v druhém po celou dobu exponenciálně rostla. Při výpočtu  $g_m$  druhým způsobem byla teplotní odpověď stejná s odpovědí pozorovanou u *N. tabacum* (Bernacchi et al., 2002). U *N. tabacum* při teplotách nad 37,5°C docházelo k poklesu vodivosti (viz výše). Zda k poklesu v  $g_m$  při teplotách nad 37°C dochází i u *E. regnans*, ale Warren et al. (2008) nezjišťovali.

Exponenciální nárůst  $g_m$  s teplotou byl pozorován také u druhů *O. sativa*, *O. australiensis* a *O. meridionalis* (Scafarro et al., 2011). Na rozdíl od předešlých studií zde byl nárůst  $g_m$  nepřetržitý až do nejvyšší měřené teploty, 40°C. Nejcitlivější závislost vykazovala *O. sativa*, která měla v důsledku nejtenčích buněčných stěn mezofylových buněk nejvyšší hodnoty  $g_m$ . Rychlost čisté fotosyntézy v závislosti na teplotě se u všech tří druhů rýže měnila jen mírně, přičemž míra čisté fotosyntézy byla při všech měřených teplotách vyšší u *O. sativa* (Scafarro et al., 2011).

Bernacchi et al. (2002) i Yamori et al. (2006) stanovovali mimo teplotní závislosti vodivosti mezofylu také hodnoty teplotního koeficientu  $Q_{10}$  (= míra změny daného fyziologického jevu při změně teploty o 10 °C). Ve studii Bernacchiho et al. (2002) měl teplotní koeficient  $Q_{10}$  mezi teplotami 10 a 35°C hodnotu 2,2. Tato zjištěná hodnota  $Q_{10}$  ukazuje, že hodnoty  $g_m$  nejsou v souladu s mechanismem přenosu CO<sub>2</sub>, u kterého převládá prostá difuze, neboť  $Q_{10}$  pro difuzi CO<sub>2</sub> ve vodě odhadnutá z Wilke-Changovy rovnice má při 25°C hodnotu 1,25 a v biologickém rozsahu teplot se liší jen velmi málo. Takto vysoká zjištěná hodnota  $Q_{10}$  tedy naznačuje, že přenos CO<sub>2</sub> z mezibuněčných prostor listu do chloroplastu zahrnuje i procesy řízené enzymy či další proteiny usnadněné procesy, např. usnadněnou difuzi přes membrány pomocí kanálů. Bernacchi et al. (2002) za kandidáty považují karbonátdehydrogenázu a cooporiny, neboť vzájemný vztah mezi aktivitou karbonátdehydrogenázy i množstvím cooporinů a příjmem CO<sub>2</sub> je dokázán v mnoha studiích. Warren a Dreyer (2006) ovšem konstatují, že relativní stálost  $g_m$  mezi 10 a 35°C u *Q. canariensis* argumentuje proti výše zmíněným představám Bernacchiho et al. (2002) a soudí, že je pravděpodobnější, že  $g_m$  je určena několika procesy, které jsou různě citlivé k teplotě, což se pak odráží v komplexní teplotní odpovědi (Warren and Dreyer, 2006). Naopak Yamori et al. (2006) dochází ke stejnému závěru jako Bernacchi et al. (2002), tedy, že určujícím faktorem vodivosti mezofylu není jen prostá difuze, ale že přenos CO<sub>2</sub> z mezibuněčných prostor listu do chloroplastu by měl být řízen proteiny usnadněnými procesy. Teplotní koeficient  $Q_{10}$  pro  $g_m$  mezi 10 a 20°C měl pro *S. oleracea* u LT listů hodnotu 1,84 a u HT listů 1,99 (Yamori et al., 2006). Účast proteinů v difuzi CO<sub>2</sub> podle

názoru Yamoriho et al. (2006) dokazuje i fakt, že teplotní odpověď vodivosti mezofylu byla ovlivněna rostoucí teplotou. Protože pokud se proteiny difuze CO<sub>2</sub> účastní, tak rozdíl v poklesu  $g_m$  při vyšších teplotách lze přičíst rozdílu v teplotní stabilitě a/nebo potlačení aktivity enzymů zahrnutých v difuzi CO<sub>2</sub>.

Myslím si, že vzhledem k výsledkům uvedených studií by se dalo konstatovat, že minimálně při nižších teplotách je mezi zvyšující se teplotou a  $g_m$  pozitivní závislost. Ta se při vyšších teplotách liší, pravděpodobně v závislosti na druhu rostliny, případně na její adaptaci či aklimaci k podmínkám prostředí. Ale aby se dal vztah mezi teplotou a vodivostí mezofylu zobecnit, budou potřebné další studie provedené na širším spektru rostlinných druhů. Dále souhlasím s představami Bernacchiho et al. (2002) a Yamoriho et al. (2006), že na transportu CO<sub>2</sub> do chloroplastu se v určité míře podílejí proteiny. Jak množství cooportunů ovlivňuje vodivost mezofylu, bylo zmíněno v kapitole 4. 3.

#### **4. 5. Koncentrace CO<sub>2</sub>**

V kapitole 2. 1 již bylo řečeno, že zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> zvyšuje rychlost fotosyntézy, jak při saturační, tak při podsaturační ozáření. Také byla v mnohých studiích dokázána pozitivní korelace mezi  $g_m$  a  $A_N$  (viz kapitola 3) a dalo by se tedy předpokládat, že zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> bude  $g_m$  ovlivňovat pozitivně. Ve studiích, které se změnami  $g_m$  v závislosti na koncentraci CO<sub>2</sub> zabývaly,  $A_N$  vždy stoupala se zvyšující se koncentrací CO<sub>2</sub>, zatímco korelace mezi  $g_m$  a koncentrací CO<sub>2</sub> byla negativní. Je ale třeba brát na vědomí, že rostliny byly ve všech těchto studiích vystaveny pouze krátkodobému zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub>.

Flexas et al. (2007) studovali závislost mezi  $g_m$  a  $C_i$  v rozsahu 50 až 1500  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$  vzduchu u šesti rozdílných rostlinných druhů, *Olea europaea* var. *europaea*, *Cucumis sativus*, *Arabidopsis thaliana*, *Limonium gibertii*, *Nicotiana tabacum* a křížence *Vitis berlandieri x rupestris*. U každého z nich  $g_m$  s rostoucí koncentrací CO<sub>2</sub> v podprůduchových dutinách klesala. Při vysokých  $C_i$  činil pokles  $g_m$  70 až 95% a v závislosti na změnách  $C_i$  mezi 50 a 1200  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  se její hodnoty lišily pět až devětkrát (Flexas et al., 2007). Obdobný pokles byl pozorován také u druhů *Glycine max* a *Phaseolus vulgaris* (Bunce, 2010). U měření prováděných při vysoké ozáření došlo u *G. max* s  $C_i$  rostoucí od 100 do 300  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  k poklesu  $g_m$  o 15% a u *P. vulgaris* o 60%, a při ozáření nízkých bylo toto snížení 35%, respektive 80%.

Nárůst koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře z 500 na 750 μmol mol<sup>-1</sup> způsobil snížení  $g_m$  o 10% u *Phaseolus vulgaris*, o 15% u *Spinacia oleracea* a o 55% u *Cucumis sativus* (Singsaas and Ort, 2004) a u druhu *Vitis vinifera* došlo s nárůstem  $C_a$  z 340 na 1000 μmol mol<sup>-1</sup> ke snížení  $g_m$  o 92% (Düring, 2003). Obdobně při zvýšení  $C_a$  z 50 na 800 μmol mol<sup>-1</sup> došlo u sedmi druhů *Banksia* (Hassiotou et al., 2009) ke snížení  $g_m$  o 35 - 60%. U druhu *Olea europaea* (Centritto and Loreto, 2003) došlo při snížení  $C_a$  z 350 na 50 μmol mol<sup>-1</sup> ke zvýšení vodivosti mezofylu v rozsahu 30 - 40%. U rostlin vystavených stresu ze zasolení byl nárůst ještě výraznější a pohyboval se mezi 70 - 80%.

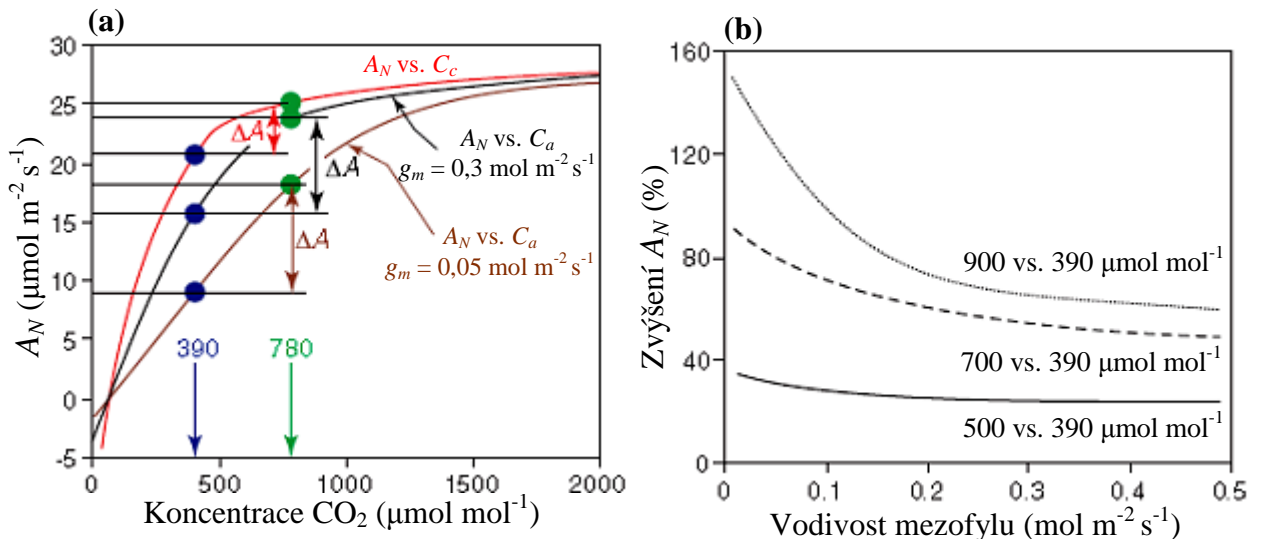
Jak bylo zmíněno v úvodu této kapitoly,  $A_N$  ve všech uvedených studiích s rostoucí koncentrací CO<sub>2</sub> stoupala. Dá se tedy usuzovat, že pokud je koncentrace CO<sub>2</sub> vysoká, není potřeba vysoké  $g_m$ , neboť fotosyntéza nebude limitována nedostatkem CO<sub>2</sub>. Limitací fotosyntézy bude pravděpodobně rychlost regenerace ribulóza-1,5-bisfosfátu či rychlost využití glycerinaldehyd-3-fosfátu. V případě limitace fotosyntézy nedostatkem CO<sub>2</sub> je pak zřejmé, že  $A_N$  a  $g_m$  budou korelovat pozitivně (viz kapitola 3).

Nízká ozářenost u *G. max* a *P. vulgaris* (Bunce, 2010) a stres ze zasolení u *O. europaea* (Centritto and Loreto, 2003) vedly, jak je patrné z výsledků výše, k ještě výraznějšímu poklesu  $g_m$ . U všech tří druhů došlo navíc také k zeslabení odpovědi  $A_N$  na  $C_i$ . Myslím si, že mezi tímto snížením a výraznějším poklesem  $g_m$ , je souvislost. A že tedy ve stresových podmínkách může  $g_m$  fotosyntézu do jisté míry limitovat i při vysokých koncentracích CO<sub>2</sub>.

#### 4. 5. 1. Zvýhodnění sklerofytů při zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub>?

V následující části bych ráda zmínila studii Niinemetse et al. (2011), která se zabývá otázkou, zda odlišné hodnoty  $g_m$  mohou vést ke zvýhodnění či znevýhodnění rostlinných druhů v podmínkách klimatických změn, resp. při nárůstu koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře.

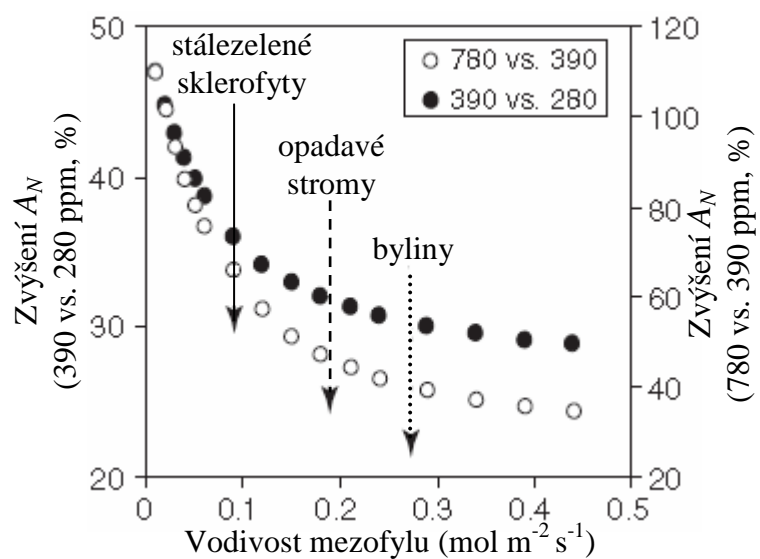
Limitace fotosyntézy daná vodivostí mezofylu se silně liší v závislosti na struktuře listů. Zvláště významná je u stálezelených sklerofytů, kteří mají robustní listy v důsledku adaptace na nedostatek vody (viz kapitola 1. 3. 2). Jak je vidět na saturační křivce (**Obr. 4. 2** (a)), nárůst rychlosti čisté fotosyntézy ( $\Delta A$ ) u listů s nižšími  $g_m$  je v závislosti na zvyšující se  $C_a$  výraznější (znázorněno hnědě), protože fotosyntéza je silněji limitována dostupností CO<sub>2</sub>. Vzhledem k vyšší difuzní limitaci je  $A_N$  také nižší a saturace dosahuje až při vyšších  $C_a$ . To znamená, že rozdíly v odpovědi fotosyntézy na rostoucí  $C_a$  se budou mezi rostlinami s odlišnými  $g_m$  zvětšovat (**Obr. 4. 2** (b)).



**Obr. 4. 2:** (a) Závislost rychlosti čisté fotosyntézy ( $A_N$ ) na koncentraci  $\text{CO}_2$  v atmosféře ( $C_a$ ) a ve stromatu chloroplastů ( $C_c$ ). Modré tečky značí  $A_N$  při 390 ppm, zelené tečky značí  $A_N$  při 780 ppm.  $\Delta A$  značí nárůst rychlosti čisté fotosyntézy. (b) Zvýšení rychlosti čisté fotosyntézy v závislosti na zvýšení koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře u rostlin s rozdílnou vodivostí mezofylu. (Niinemets et al., 2011; upraveno)

Výsledky analýzy Niinemetse et al. (2011) (**Obr. 4. 3**) předpovídají, že zvýšení  $C_a$  z preindustriální hodnoty na současnou (z 280 ppm na 390 ppm) vedlo u stálezelených sklerofytů oproti opadavým stromům ke zvýšení rychlosti čisté fotosyntézy o 12%, a že zdvojnásobení  $C_a$  (z 390 ppm na 780 ppm) u nich ve srovnání s opadavými stromy povede ke zvýšení  $A_N$  až o 25%. V porovnání s bylinami, které mají nejméně robustní listy, autor předpokládá zvýšení ještě mnohem větší.

**Obr. 4. 3:** Zvýšení rychlosti čisté fotosyntézy v závislosti na zvýšení koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře u rostlin s rozdílnou vodivostí mezofylu. Plné tečky odpovídají zvýšení  $C_a$  z 280 na 390 ppm a prázdné tečky odpovídají zvýšení z 390 na 780 ppm. Šipky znázorňují průměrné hodnoty  $g_m$  pro dané funkční typy rostlin. (Niinemets et al., 2011; upraveno)



V důsledku vyššího příspěvku mezofylu k celkové difuzní limitaci mají tedy sklerofyty vyšší citlivost fotosyntézy na zvyšující se koncentraci CO<sub>2</sub> v atmosféře, a to jim oproti ostatním rostlinám poskytuje vyšší kompetiční potenciál. Niinemets et al. (2011) si myslí, že tento zvýšený kompetiční potenciál sklerofytů může vysvětlit rozšíření dřevin během několika posledních desetiletí do savan, pouští, arktických oblastí a do nadmořských výšek a zeměpisných šířek, které je přičítáno globálnímu oteplování.

#### **4. 6. Ozáření, slunné a stinné listy**

Vliv na vodivost mezofylu má také ozáření listu. Vliv ozáření se odráží ve změnách anatomie listu, v reakci na sníženou intenzitu světla dochází ke snížení SLW a tloušťky listu, což je obecnou aklimační odpovědí vedoucí k investování biomasy do stavby větší listové plochy pro zvýšení příjmu světla. Při ozáření zvýšené naopak, především v důsledku zvýšení tloušťky listu a jeho hustoty, SLW roste.

Piel et al. (2002) se zabývali proměnlivostí vodivosti mezofylu v závislosti na lokální ozáření mezi slunnými a stinnými listy tříletého křížence *Juglans nigra x regia*. Pro srovnání byl pokus proveden i na volně rostoucím dvacetiletém *Juglans regia*. U tříletých jedinců měly stinné listy o 46% nižší SLW, o 33% nižší tloušťku listu a o 27% vyšší pórovitost, než listy slunné. Vodivost mezofylu byla u stinných listů o 55% nižší než u listů slunných a pohybovala se v rozmezí od  $0,086 \pm 0,010 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  u listů stinných do  $0,192 \pm 0,027 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  u listů slunných. U dospělého jedince měly stinné listy o 39% nižší SLW a o 64% nižší  $g_m$  než listy slunné. Hodnoty  $g_m$  se pohybovaly v rozmezí od  $0,077 \pm 0,032 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  u listů stinných do  $0,219 \pm 0,048 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  u listů slunných. U jedinců tříletých i u dospělého stromu byla tedy  $g_m$  s SLW i s tloušťkou listu korelována pozitivně a s pórovitostí listu negativně (Piel et al., 2002), což odpovídá závislostem zjištěným ve studii Hanby et al. (1999). Stejně tak byla pozitivní korelace mezi  $g_m$  a SLW i ozáření prokázána také u šedesátiletého buku, *Fagus sylvatica* (Warren et al., 2007). Hodnoty SLW u slunných listů byly více jak dvakrát vyšší než u listů stinných, a stejně tak vodivost mezofylu byla přibližně dvakrát větší u listů slunných ve srovnání s listy stinnými (Warren et al., 2007). V souladu s těmito studiemi jsou i výsledky studie Tosense et al. (2011) zabývající se druhem *Populus trumula*. SLW v rostoucí ozáření rostla, a rostla také vodivost mezofylu, přičemž nárůst byl výraznější u listů rostlin, které měly dostatek vody.



Flexas et al. (2007) sledovali, jaký vliv bude mít ozáření na hodnoty  $g_m$  u druhů *Olea europaea* var. *europaea*, *Cucumis sativus*, *Arabidopsis thaliana*, *Limonium gibertii*, *Nicotiana tabacum* a křížence *Vitis berlandieri* x *rupestris*, při současné zvyšující se koncentraci atmosférického CO<sub>2</sub>. Stejně jako v předchozích studiích i zde se zvyšující se ozáření došlo k nárůstu v hodnotách  $g_m$ , a tedy i závislosti mezi  $g_m$  a  $C_i$  byly větší. Vždy ale s rostoucí  $C_i$  docházelo k poklesu  $g_m$  (viz kapitola 4. 5).

Loreto et al. (2009) sledovali, zda vodivost mezofylu může být ovlivněna modrým světlem. Použili jednak dvouletý *Platanus orientalis*, zástupce rostlin s nízkými hodnotami vodivosti mezofylu, a dále 40 - 60 denní *Nicotiana tabacum*, zástupce bylin s vysokými hodnotami vodivosti mezofylu. Při vlastním měření byl podíl modrého světla měněn od 0 do 80%. Zvyšující se podíl modrého světla u obou druhů silně snižoval vypočítanou hodnotu vodivosti mezofylu. Ale metoda, kterou byla vodivost mezofylu vypočítána, závisí na řadě předpokladů a některé z nich nemusí být při ozáření modrým světlem splněny. Po použití dalších metod, porovnání výsledků a zavedení korekčních faktorů Loreto et al. (2009) došli k závěru, že takto korigovaná  $g_m$  byla výrazně vyšší, než  $g_m$  vypočtená původně, ale i tak s rostoucím podílem modrého světla klesala. Koncentrace CO<sub>2</sub> uvnitř chloroplastů nebyla rostoucím podílem modrého světla ovlivněna a na základě korigované  $g_m$  byla odhadnuta na 240  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  u *Platanus orientalis* a na 300  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  u *Nicotiana tabacum*. To ukazuje, že difuzní limitace není zodpovědná za snížení fotosyntézy při vyšších hladinách modrého světla (Loreto et al., 2009).

#### **4. 7. Vodní stres**

Dalším důležitým faktorem, který ovlivňuje vodivost mezofylu, je stres z nedostatku vody. Dostupnost vody ovlivňuje produktivitu, růst a přežití rostlin a studium vlivu vodního stresu na rostliny je důležité zejména s ohledem na očekávané vyšší frekvence sucha v důsledku klimatických změn. Součástí celkové fyziologické odpovědi rostlin na období sucha je i fáze zotavení se po zmírnění stresu. Schopnost fotosyntetického zotavení určuje budoucí růst a přežití rostlin v jejich prostředí (Galle et al., 2009).

Grassi et al. (2005) sledovali vliv sucha na vodivost mezofylu u dubů (*Quercus robur*) a jasanů (*Fraxinus oxyphylla*) během tří vegetačních sezón, které se lišily v dostupnosti vody. Zjistili, že vodivost mezofylu se zvyšujícím se nedostatkem vody klesá u obou

druhů. S rostoucím nedostatkem vody došlo k poklesu v  $g_m$  z  $0,08 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  na  $0,02 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  i u druhu *Lysimachia minoricensis* (Galmés et al., 2007), a u řepy (*Beta vulgaris*), která byla vystavena dlouhodobému působení vodního stresu, došlo ke snížení  $g_m$  z  $0,27 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  na  $0,12 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Monti et al., 2006). Stejně tak byla negativní korelace mezi rostoucí intenzitou vodního stresu a  $g_m$  pozorována i u deseti mediteránních druhů představujících zástupce odlišných růstových forem: *Pistacia lentiscus*, *Hypericum balearicum*, *Limonium gibertii*, *Limonium magallufianum*, *Lavatera maritima*, *Phlomis italica*, *Cistus albidus*, *Beta maritima ssp. maritima*, *B. maritima ssp. marcosii* a *Diploaxis ibicensis* (Galmés, Medrano, et al., 2007). K stejným závěrům došli i Galle et al. (2009), kteří se zabývali změnami ve vodivosti mezofylu u tabáku (*Nicotiana sylvestris*). U experimentů prováděných na jaře a v létě došlo během zvyšujícího se vodního stresu k poklesu vodivosti z  $0,25 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  až pod  $0,05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Galle et al. (2009) prováděli experiment také na *N. sylvestris* uzavřeném v růstové komoře. Na rozdíl od pokusů prováděných ve venkovních podmínkách, zde sice nejprve v důsledku vodního stresu došlo k poklesu vodivosti mezofylu (do  $0,1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), ale ještě než došlo k opětovnému zavlažení, její hodnoty se zvýšily zpět k hodnotám kontrolních rostlin. Toto přizpůsobení se  $g_m$  k těžkému vodnímu stresu je podle Galleho et al. (2009) umožněno absencí dalších stresových faktorů, jako je nadměrná ozáření a zvýšená teplota. Je tedy patrné, že velikost poklesu  $g_m$  během vodního stresu závisí i na dalších podmínkách prostředí, a to ovlivňuje schopnost  $g_m$  se po opětovném zavlažení obnovit (Galle et al., 2009). Vliv dalších stresových faktorů na velikost poklesu v  $g_m$  je patrný u druhu *Populus tremula* (Tosens et al., 2011), neboť kombinací vodního stresu a vysoké ozáření, které vedly k nárůstu v SLW došlo k mnohem výraznějšímu snížení  $g_m$  než v kombinaci vodního stresu a ozáření nízké.

Po opětovném obnovení optimálních vodních podmínek došlo u druhu *Lysimachia minoricensis* k opětovnému nárůstu hodnot  $g_m$ , ale jen na 75% původní hodnoty (Galmés et al., 2007). U *N. sylvestris* došlo po zavlažení k obnově hodnot  $g_m$  už během 1 - 2 dnů, naproti tomu v létě se hodnoty  $g_m$  ke kontrolním nenavrátily ani 6 dní po opětovném zavlažení (Galle et al., 2009). U rostlin *Beta vulgaris*, které byly vystaveny suchu jen dočasně, a u kterých byly obnoveny optimální vodní podmínky, se hodnoty  $g_m$  velmi podobaly hodnotám rostlin kontrolních, což naznačuje, že po zbavení se vodního stresu byly změny v  $g_m$  mírně reverzibilní (Monti et al., 2006).

Ve studiích byl stanovován také příspěvek difuzní limitace dané poklesem vodivosti mezofylu k celkové limitaci čisté fotosyntézy. U druhů *Q. robur* a *F. oxyphylla* (Grassi et al., 2005) změny ve vodivosti mezofylu představovaly okolo jedné pětiny z celkové limitace fotosyntézy a u *L. minoricensis* (Galmés et al., 2007) příspěvek vodivosti mezofylu k celkové limitaci čisté fotosyntézy v období největšího vodního stresu činil 37%. U *N. sylvestris* (Galle et al., 2009) průměrný příspěvek vodivosti mezofylu k celkové limitaci pod těžkým vodním stresem činil na jaře kolem 20% a v létě vodivost mezofylu přispívala k celkové limitaci téměř 50%. Velikost těchto příspěvků k celkové limitaci fotosyntézy dokazuje důležitost zahrnutí vodivosti mezofylu do studia reakcí rostlin na vodní stres.

## **5. Závěr**

V posledních letech se ukázalo, že na limitaci fotosyntézy ( $A_N$ ) se vedle vodivosti průduchů podílí téměř stejnou měrou i vodivost mezofylu ( $g_m$ ). Ta je zodpovědná za pokles koncentrace  $\text{CO}_2$  ve stromatu chloroplastů oproti jeho koncentraci v podprůduchových dutinách. Z dostupné literatury je zřejmé, že na ovlivňování vodivosti mezofylu se podílí faktory vnitřní (anatomie listu, stáří listu, akvaporiny) i vnější (teplota, koncentrace  $\text{CO}_2$ , ozáření, vodní stres). Přitom faktory vnitřní, a zejména anatomie listu, se v závislosti na podmínkách prostředí značně liší, často i v rámci jedné rostliny (slunné a stinné listy). Změny v  $g_m$  nemají jen dlouhodobý charakter, ale ukázalo se, že na měnící se podmínky prostředí může vodivost mezofylu reagovat i velmi dynamicky. Čím dál častěji jsou zásluhy za tyto rychlé změny přisuzovány akvaporinům propustným pro  $\text{CO}_2$ , které se vyskytují jak v plasmatické membráně, tak ve vnitřní membráně chloroplastů.

Mezi vodivostí mezofylu a rychlostí čisté fotosyntézy je, za předpokladu limitace  $A_N$  koncentrací  $\text{CO}_2$  v chloroplastech, pozitivní vztah. Pokud je  $g_m$  nízká, značně tedy fotosyntézu limituje, a měla by být zapracována do fotosyntetických modelů, ve kterých je v současné době ještě stále opomíjena. Jak bylo ukázáno, rostoucí teplota, vodní stres, i vzrůstající koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře významně  $g_m$  ovlivňují, a proto by měla být zahrnuta i do modelů zabývajících se reakcemi rostlin na měnící se klima.

Mezi jednotlivými druhy a funkčními skupinami rostlin se vodivost mezofylu značně liší. Vysokých hodnot dosahuje zejména u bylin, zatímco nejnižší vodivost mezofylu mají stálezelené sklerofytické druhy. A právě nízká  $g_m$  může poskytnout v důsledku zvyšující se koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře ( $C_a$ ) sklerofytům kompetiční výhodu. U sklerofytů je totiž

fotosyntéza silně limitována dostupností CO<sub>2</sub> v chloroplastech, a saturace dosahuje až při vyšších C<sub>a</sub>. Zvýšení C<sub>a</sub> by u nich tedy mohlo vést k výraznějšímu nárůstu rychlosti čisté fotosyntézy než u ostatních skupin rostlin.

Protože vodivost mezofylu je stále ještě obklopena mnohými nejasnostmi, zejména co se jejího vztahu s A<sub>N</sub> i jejího ovlivňování týká, mělo by být jejímu dalšímu studiu věnováno ještě mnoho úsilí. Osobně si myslím, že velikou pozornost si v souvislosti s g<sub>m</sub> zaslouží zejména akvaporiny. Schopnosti akvaporinů zvyšovat g<sub>m</sub> by se dalo u rostlin s jejich zvýšenou expresí využít pro zvyšování rychlosti čisté fotosyntézy.

### Seznam zdrojů a použité literatury

**Balsamo R. A., Bauer A. M., Davis S. D., Rice B. M. 2003.** Leaf biomechanics, morphology, and anatomy of the deciduous mesophyte *Prunus serrulata* (Rosaceae) and the evergreen sclerophyllous shrub *Heteromeles arbutifolia* (Rosaceae). *American journal of botany* **90**: 72-77.

**Bernacchi C., Portis A., Nakano H. 2002.** Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. *Plant* **130**: 1992-1998.

**Bunce J. 2010.** Variable responses of mesophyll conductance to substomatal carbon dioxide concentration in common bean and soybean. *Photosynthetica* **48**: 507-512.

**Centritto M., Loreto F. 2003.** The use of low to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings. *Plant, Cell and Environment* **26**: 585-594.

**Düring H. 2003.** Stomatal and mesophyll conductances control CO<sub>2</sub> transfer to chloroplasts in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Vitis* **42**: 65-68.

**Edwards C., Read J., Sanson G. 2000.** Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecologia* **123**: 158-167.

**Epron D., Godard D., Cornic G., Genty B. 1995.** Limitation of net CO<sub>2</sub> assimilation rate by internal resistances to CO<sub>2</sub> transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell and Environment* **18**: 43-51.

**Ethier G. J., Livingston N. J., Harrison D. L., Black T. A., Moran J. A. 2006.** Low stomatal and internal conductance to CO<sub>2</sub> versus Rubisco deactivation as determinants of the photosynthetic decline of ageing evergreen leaves. *Plant, Cell and Environment* **29**: 2168-2184.

**Evans J., Caemmerer S., Setchell B., Hudson G. 1994.** The Relationship Between CO<sub>2</sub> Transfer Conductance and Leaf Anatomy in Transgenic Tobacco With a Reduced Content of Rubisco. *Australian Journal of Plant Physiology* **21**: 475-495.

**Evans J. R., Sharkey T. D., Berry J. A., Farquhar G. D. 1986.** Carbon Isotope Discrimination measured Concurrently with Gas Exchange to Investigate CO<sub>2</sub> Diffusion in Leaves of Higher Plants. *Australian Journal of Plant Physiology* **13**: 281-292.

- Evans J. R., Kaldenhoff R., Genty B., Terashima I. 2009.** Resistances along the CO<sub>2</sub> diffusion pathway inside leaves. *Journal of experimental botany* **60**: 2235-2248.
- Evert R. F. 2006.** *Esau's Plant Anatomy*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, xx, 601 p. ISBN 978-0-471-73843-5.
- Farquhar G., Caemmerer S. 1980.** A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* **90**: 78-90.
- Feeley K. J., Silman M. R., Bush M. B., Farfan W., Cabrera K. G., Malhi Y., Meir P., Revilla N. S., Quisiyupanqui M. N. R., Saatchi S. 2011.** Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography* **38**: 783-791.
- Flexas J., Ribas-Carbó M., Diaz-Espejo A., Galmés J., Medrano H. 2008.** Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub>: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment* **31**: 602-621.
- Flexas J., Ortuño M. F., Ribas-Carbo M., Diaz-Espejo A., Flórez-Sarasa I. D., Medrano H. 2007.** Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> in *Arabidopsis thaliana*. *The New phytologist* **175**: 501-511.
- Flexas J., Diaz-Espejo A., Galmés J., Kaldenhoff R., Medrano H., Ribas-Carbo M. 2007.** Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO<sub>2</sub> concentration around leaves. *Plant, Cell and Environment* **30**: 1284-1298.
- Flexas J., Ribas-Carbó M., Hanson D. T., Bota J., Otto B., Cifre J., McDowell N., Medrano H., Kaldenhoff R. 2006.** Tobacco aquaporin NtAQP1 is involved in mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> in vivo. *The Plant journal: for cell and molecular biology* **48**: 427-439.
- Galle A., Florez-Sarasa I., Tomas M., Pou A., Medrano H., Ribas-Carbo M., Flexas J. 2009.** The role of mesophyll conductance during water stress and recovery in tobacco (*Nicotiana sylvestris*): acclimation or limitation? *Journal of experimental botany* **60**: 2379-2390.
- Galmés J., Abadía A., Medrano H., Flexas J. 2007.** Photosynthesis and photoprotection responses to water stress in the wild-extinct plant *Lysimachia minoricensis*. *Environmental and Experimental Botany* **60**: 308-317.
- Galmés J., Medrano H., Flexas J. 2007.** Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *The New phytologist* **175**: 81-93.
- Grassi G. 2005.** Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell and Environment* **28**: 834-849.
- Griffin K., Tissue D., Turnbull M., Whitehead D. 2000.** The onset of photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub> partial pressure in field-grown *Pinus radiata* D. Don. after 4 years. *Plant, Cell and Environment* **23**: 1089-1098.
- Gutknecht J., Bisson M. A., Tosteson F. C. 1977.** Diffusion of carbon dioxide through lipid bilayer membranes: effects of carbonic anhydrase, bicarbonate, and unstirred layers. *The Journal of general physiology* **69**: 779-794.

**Hanba Y., Miyazawa S. 1999.** The influence of leaf thickness on the CO<sub>2</sub> transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperate forests. *Functional Ecology* **13**: 632-639.

**Hanba Y. T., Shibasaka M., Hayashi Y., Hayakawa T., Kasamo K., Terashima I., Katsuhara M. 2004.** Overexpression of the barley aquaporin HvPIP2;1 increases internal CO<sub>2</sub> conductance and CO<sub>2</sub> assimilation in the leaves of transgenic rice plants. *Plant & cell physiology* **45**: 521-529.

**Hassiotou F., Ludwig M., Renton M., Veneklaas E. J., Evans J. R. 2009.** Influence of leaf dry mass per area, CO<sub>2</sub>, and irradiance on mesophyll conductance in sclerophylls. *Journal of experimental botany* **60**: 2303-2314.

**Kadrnožka J. 2008.** *Globální oteplování Země: příčiny, průběh, důsledky, řešení*. Vyd. 1. Nakladatelství VUTIUM, Brno, 467 s. ISBN 978-80-214-3498-1.

**Kadrnožka J. 2010.** *Země se ubrání*. Vyd. 1. Akademické nakladatelství CERM, Brno, 238 s. ISBN 978-80-7204-678-2.

**Kogami H., Hanba Y. T., Kibe T., Terashima I., Masuzawa T. 2001.** CO<sub>2</sub> transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant, Cell and Environment* **24**: 529-538.

**Košvancová M., Urban O., Šprtová M., Hrstka M., Kalina J., Tomášková I., Špunda V., Marek M. V. 2009.** Photosynthetic induction in broadleaved *Fagus sylvatica* and coniferous *Picea abies* cultivated under ambient and elevated CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Science* **177**: 123-130.

**Lauteri M., Scartazza A., Guido M. C., Brugnoli E. 1997.** Genetic variation in photosynthetic capacity, carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in provenances of *Castanea sativa* adapted to different environments. *Functional Ecology* **11**: 675-683.

**Lloyd J., Syvertsen J. P., Kriedemann P. E., Farquhar G. D. 1992.** Low conductances for CO<sub>2</sub> diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. *Plant, Cell and Environment* **15**: 873-899.

**Loreto F., Tsonev T., Centritto M. 2009.** The impact of blue light on leaf mesophyll conductance. *Journal of experimental botany* **60**: 2283-2290.

**Miyazawa S. I., Terashima I. 2001.** Slow development of leaf photosynthesis in an evergreen broad-leaved tree, *Castanopsis sieboldii*: relationships between leaf anatomical characteristics and photosynthetic rate. *Plant, Cell and Environment* **24**: 279-291.

**Monti A., Brugnoli E., Scartazza A., Amaducci M. T. 2006.** The effect of transient and continuous drought on yield, photosynthesis and carbon isotope discrimination in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Journal of experimental botany* **57**: 1253-1262.

**Mooney H. 1970.** Convergent evolution of mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* **24**: 292-303.

**Nátr L. 2000.** *Koncentrace CO<sub>2</sub> a rostliny*. ISV nakladatelství, Praha, 257 s. ISBN 80-85866-62-5.

**Nátr L. 2006.** *Země jako skleník: proč se bát CO<sub>2</sub>?* Nakladatelství Academia, Praha, 142 s. ISBN 978-802-0013-620.

- Niinemets U., Cescatti A., Rodeghiero M., Tosens T. 2005.** Leaf internal diffusion conductance limits photosynthesis more strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad-leaved species. *Plant, Cell and Environment* **28**: 1552-1566.
- Niinemets U., Cescatti A., Rodeghiero M., Tosens T. 2006.** Complex adjustments of photosynthetic potentials and internal diffusion conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex*. *Plant, Cell and Environment* **29**: 1159-1178.
- Niinemets U., Flexas J., Peñuelas J. 2011.** Evergreens favored by higher responsiveness to increased CO<sub>2</sub>. *Trends in ecology & evolution* **26**: 136-142.
- Niinemets U., Wright I. J., Evans J. R. 2009.** Leaf mesophyll diffusion conductance in 35 Australian sclerophylls covering a broad range of foliage structural and physiological variation. *Journal of experimental botany* **60**: 2433-2449.
- Olivo N., Martinez C. 2002.** The photosynthetic response to elevated CO<sub>2</sub> in high altitude potato species (*Solanum curtilobum*). *Photosynthetica* **40**: 309-313.
- Parkhurst D. 1994.** Tansley review no. 65. Diffusion of CO<sub>2</sub> and other gases inside leaves. *New Phytologist* **126**: 449-479.
- Pavlová L. 2005.** *Fyziologie rostlin*. Nakladatelství Karolinum, Praha, 253 s. Učební texty Univerzity Karlovy v Praze. ISBN 80-246-0985-1.
- Pazourek J., Votrubová O. 1997.** *Atlas of Plant Anatomy*. PERES Publishers, Praha, 447 p. ISBN 80-901691-2-0.
- Piel C. 2002.** Effect of local irradiance on CO<sub>2</sub> transfer conductance of mesophyll in walnut. *Journal of Experimental Botany* **53**: 2423-2430.
- Poole I., Lawson T., Weyers J. 2000.** Effect of elevated CO<sub>2</sub> on the stomatal distribution and leaf physiology of *Alnus glutinosa*. *New Phytologist* **145**: 511-521.
- Preston G. M., Carroll T. P., Guggino W. B., Agre P. 1992.** Appearance of water channels in *Xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein. *Science (New York, N. Y.)* **256**: 385-387.
- Procházka S., Macháčková I., Krekule J., Šebánek J. a kol. 1998.** *Fyziologie rostlin*. Vyd. 1. Nakladatelství Academia, Praha, 484 s. ISBN 80-200-0586-2.
- Scafaro A. P., Von Caemmerer S., Evans J. R., Atwell B. J. 2011.** Temperature response of mesophyll conductance in cultivated and wild *Oryza* species with contrasting mesophyll cell wall thickness. *Plant, Cell and Environment* **34**: 1999-2008.
- Singsaas E., Ort D. 2004.** Elevated CO<sub>2</sub> effects on mesophyll conductance and its consequences for interpreting photosynthetic physiology. *Plant, Cell and Environment* **27**: 41-50.
- Syvertsen J. P., Lloyd J., McConchie C., Kriedemann P. E., Farquhar G. D. 1995.** On the relationship between leaf anatomy and CO<sub>2</sub> diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. *Plant, Cell and Environment* **18**: 149-157.
- Taiz L., Zeiger, E. 2002.** *Plant Physiology*. Sinauer Associates. Inc. Sunderland, USA, 690 s. ISBN 0-87893-823-0.

- Terashima I., Hanba Y. T., Tazoe Y., Vyas P., Yano S. 2006.** Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO<sub>2</sub> diffusion. *Journal of experimental botany* **57**: 343-354.
- Terashima I., Ono K. 2002.** Effects of HgCl<sub>2</sub> on CO<sub>2</sub> dependence of leaf photosynthesis: evidence indicating involvement of aquaporins in CO<sub>2</sub> diffusion across the plasma membrane. *Plant & cell physiology* **43**: 70-78.
- Tosens T., Niinemets U., Vislap V., Eichelmann H., Castro Díez P. 2011.** Developmental changes in mesophyll diffusion conductance and photosynthetic capacity under different light and water availabilities in *Populus tremula*: how structure constrains function. *Plant, Cell and Environment* **35**: 839-856.
- Tricker P. J., Trewin H., Kull O., Clarkson G. J. J., Eensalu E., Tallis M. J., Colella A., Doncaster C. P., Sabatti M., Taylor G. 2005.** Stomatal conductance and not stomatal density determines the long-term reduction in leaf transpiration of poplar in elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia* **143**: 652-660.
- Turner I. 1994.** Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology* **8**: 669-675.
- Tyerman S., Bohnert H., Maurel C., Steudle E., Smith J. 1999.** Plant aquaporins: their molecular biology, biophysics and significance for plant water relations. *Journal of Experimental Botany* **50**: 1055-1071.
- Uehlein N., Otto B., Hanson D. T., Fischer M., McDowell N., Kaldenhoff R. 2008.** Function of *Nicotiana tabacum* aquaporins as chloroplast gas pores challenges the concept of membrane CO<sub>2</sub> permeability. *The Plant Cell* **20**: 648-657.
- Vanaja M., Reddy P. R., Lakshmi N. 2010.** Response of seed yield and its components of red gram (*Cajanus cajan* L. Millsp.) to elevated CO<sub>2</sub>. *Plant and Soil* **2010**: 458-462.
- Votrubová O. 2001.** *Anatomie rostlin*. 2. vyd. Nakladatelství Karolinum, Praha, 89 s. ISBN 80-246-0367-5.
- Vurro E., Bruni R., Bianchi A., Toppi L. 2009.** Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> decreases oxidative stress and increases essential oil yield in leaves of *Thymus vulgaris* grown in a mini-FACE system. *Environmental and Experimental Botany* **65**: 99-106.
- Warren C., Ethier G., Livingston N. 2003.** Transfer conductance in second growth Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) canopies. *Plant, Cell and Environment* **26**: 1215-1227.
- Warren C. R. 2008.** Does growth temperature affect the temperature responses of photosynthesis and internal conductance to CO<sub>2</sub>? A test with *Eucalyptus regnans*. *Tree physiology* **28**: 11-19.
- Warren C. R., Dreyer E. 2006.** Temperature response of photosynthesis and internal conductance CO<sub>2</sub>: results from two independent approaches. *Journal of experimental botany* **57**: 3057-3067.
- Warren C. R., Löw M., Matyssek R., Tausz M. 2007.** Internal conductance to CO<sub>2</sub> transfer of adult *Fagus sylvatica*: Variation between sun and shade leaves and due to free-air ozone fumigation. *Environmental and Experimental Botany* **59**: 130-138.



**Warren C. R. 2005.** Why does photosynthesis decrease with needle age in *Pinus pinaster*? *Trees* **20**: 157-164.

**Warren C. R. 2008.** Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: the forgotten role of the internal conductance to CO<sub>2</sub> transfer. *Journal of experimental botany* **59**: 1475-1487.

**Yamori W., Noguchi K., Hanba Y. T., Terashima I. 2006.** Effects of internal conductance on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures. *Plant & cell physiology* **47**: 1069-1080.

**Ziska L., Palowsky R. 2007.** A quantitative and qualitative assessment of mung bean (*Vigna mungo* (L.) Wilczek) seed in response to elevated atmospheric carbon dioxide: potential changes in fatty acid composition. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **923**: 920-923.

### Internetové zdroje

- <http://www.co2now.org>
- <http://www.ipcc.ch>
- [http://www.ipcc.ch/publications\\_and\\_data/ar4/wg1/en/faq-3-1.html](http://www.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/wg1/en/faq-3-1.html)
- <http://www.sciencephoto.com/media/98433/enlarge>
- [http://vizonline.visitationacademy.org/upperSchool/essig/A\\_plants.htm](http://vizonline.visitationacademy.org/upperSchool/essig/A_plants.htm)