

Fotosyntéza u ponořených vodních rostlin

I. Fyziologické adaptace příjmu uhlíku

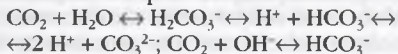
Lubomír Adamec

Autor věnuje honorář Nadaci Živa

Fotosyntetická asimilace oxidu uhličitého (CO_2) patří k nejdůležitějším procesům zelených rostlin, nehledě na jejich ekologické zvláštnosti. Zatímco všechny terestrické vyšší rostliny přijímají CO_2 z okolní atmosféry v plynné formě průduchy, u ponořených vodních rostlin a ponořených orgánů obojživelných rostlin může být spolu s příjmem CO_2 z vody využíván i hydrogenuhličitanový ion (HCO_3^-), a to celým povrchem listů. Vodní prostředí svými fyzikálně-chemickými vlastnostmi podmiňuje u ponořených vodních rostlin přítomnost celé řady ekofyziologických zvláštností a adaptací fotosyntézy.

Dostupnost anorganického uhlíku ve vodě

Koncentrace CO_2 v přirozených vodách může výrazně kolísat o několik řádů (Živa 2001, 4: 156–157), kdežto koncentrace plynného CO_2 v atmosféře je poměrně stálá (0,038 %). Koncentrace CO_2 ve vodě jako jedné ze složek uhličitanového pufracího systému (pufrace je udržování stálé hodnoty pH roztoku) závisí na pH roztoku. Tento pufrací systém je zastoupen univerzálně ve všech stojatých i tekoucích vodách a ve velké většině sladkých i slaných vod se rozhodujícím způsobem podílí na jejich pufrování. V uhličitanovém pufracím systému dochází k těmto plně reverzibilním reakcím:



CO_2 se ve vodě rozpouští a tento proces je doprovázen částečnou hydratací molekul CO_2 za vzniku kyseliny uhličité (H_2CO_3^*). Ta disociuje na ionty a tím pochopitelně dochází i ke změně pH vody. CO_2 rozpustitelný ve vodě také vstupuje do pomalé rovnováhy s plynným CO_2 v atmosféře. Protože koncentrace kyseliny uhličité [H_2CO_3^*] je ve srovnání s koncentrací CO_2 vždy zanedbatelná a obě molekuly se acidobazicky chovají stejně a nerozlišitelně, v chemii i biologii se nejčastěji uvádí součet koncentrací obou forem jako tzv. volný CO_2 (CO_2^*). Závislost koncentrací jednotlivých složek

pufracího systému na pH roztoku popisují dvě Hendersonovy–Hasselbalchovy rovnice, které platí současně a nezávisle na sobě:

$$\text{pH} = 6,38 + \log ([\text{HCO}_3^-] / [\text{CO}_2^*])$$
$$\text{pH} = 10,38 + \log ([\text{CO}_3^{2-}] / [\text{HCO}_3^-])$$

Tyto rovnice vyjadřují, že při pH pod 6,38 převažuje forma CO_2^* , při vyšším pH podíl CO_2^* silně klesá (10× na jednotku pH) a při pH mezi 6,38 a 10,38 převládá forma HCO_3^- .

Ve stojatých i tekoucích vodách bývá pH nejčastěji mezi 7 až 9, a tedy koncentrace CO_2^* je několikrát až mnohokrát nižší než HCO_3^- . Studium fotosyntézy u mnoha desítek druhů vyšších vodních rostlin i řas a sinic jednoznačně prokázalo, že CO_2^* přijímají univerzálně všechny tyto druhy. Avšak u většiny planktonních řas a sinic, většiny vláknitých řas a u menší části vyšších ponořených rostlin je pro fotosyntézu spolu s CO_2^* využívána také forma HCO_3^- . Přitom poměr mezi příjmem CO_2^* a využíváním HCO_3^- je u různých druhů za různých podmínek velmi proměnlivý od 0 do 100 %. Dostupnost CO_2^* bývá přesto hlavním limitujícím faktorem fotosyntézy ponořených rostlin zejména ve stojatých

Kriticky ohrožený striktně ponořený rdest dlouholistý (Potamogeton praelongus) rostoucí v záchranné kultuře je příkladem rostliny s fotosyntézou polárních listů. Horní strana listů je inkrustovaná vápencem. Foto Š. Husák

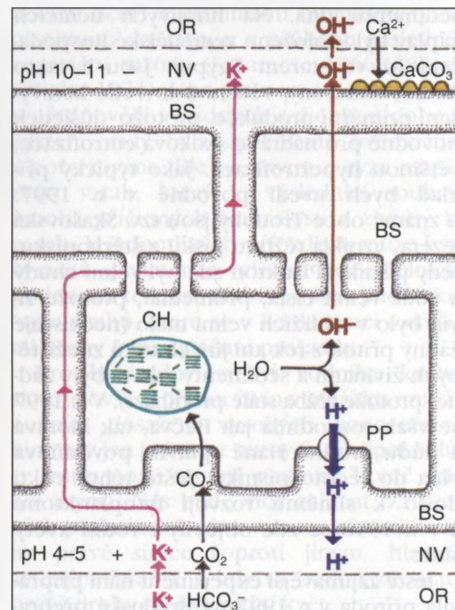


Hustý porost parožnatky *Chara hispida* s buněčnými stěnami inkrustovanými vápencem. Foto L. Adamec

tých vodách. Prvořadý význam CO_2^* ve srovnání s HCO_3^- pro fotosyntézu ponořených rostlin vyplývá i ze srovnání jejich kompenzačních koncentrací CO_2^* a HCO_3^- (tj. koncentrace, při níž je rychlost hrubé fotosyntézy rovna respiraci, a tedy čistě fotosyntézy rovna nule). CO_2^* je u všech ponořených rostlin — nižších i vyšších — přijímán s mnohem vyšší afinitou než HCO_3^- a kompenzační koncentrace CO_2^* leží obvykle v rozmezí 3–8 μM , kdežto HCO_3^- mezi 30–800 μM (viz tab.) Druhým limitujícím faktorem bývá světlo, protože ozáření pod vodou s hloubkou klesá obvykle více než na vzduchu.

K obvykle nízké koncentraci CO_2^* ve vodě vždy přistupuje ještě velmi vysoký difuzní odpor CO_2^* a HCO_3^- tzv. nehybné hraniční vrstvy na povrchu listů, která má tloušťku asi 10 μm v dobře míchaném prostředí a až 500 μm v nemíchaném. Z důvodu nízké dostupnosti anorganického uhlíku ve vodě bývá rychlost fotosyntézy u ponořených rostlin ztažena na listovou plochu nebo obsah chlorofylu obvykle 5–10× nižší než u terestrických rostlin. Nižší rychlost fotosyntézy u ponořených rostlin pak dobře vysvětluje jejich pomalejší růst ve srovnání

Schéma fotosyntézy polárního listu. Na spodní straně listů se protonovou pumpou (PP) udržuje nízké pH, kdežto na svrchní straně je pH vysoké. Bližší výklad v textu. BS — buněčné stěny, NV — nehybná vrstva roztoku, OR — okolní roztok, CH — chloroplasty. Upraveno podle Prinse et al. (1982). Kreslil S. Holeček



s terestrickými druhy. Zásadní význam nízké dostupnosti CO_2^* pro růst ponořených rostlin byl učebnicově demonstrován u zakrutichy americké (*Vallisneria spiralis*): růst rostlin byl zvýšen 14× bez ohledu na množství živin v sedimentu vlivem vysoké koncentrace CO_2^* .

Ponořené rostliny však v průběhu své evoluce vyvinuly různé adaptační mechanismy na úrovni fyziologické, biochemické, anatomické nebo morfologické. S jejich pomocí jsou schopny fotosyntetický příjem anorganického uhlíku z vody zvýšit.

Fyziologické adaptace

Snad nejvýznamnější a také nejčastěji studovanou fotosyntetickou adaptací na nízkou dostupnost CO_2^* je u vyšších ponořených rostlin i řas a sinic využívání hlavní dostupné formy zdroje uhlíku — HCO_3^- . Zatímco u CO_2^* jde vždy o příjem molekuly CO_2 , v případě HCO_3^- hovoříme alibisticky jen o využívání, protože není vždy jasné, jaká forma je přijímána (zda se do buněk dostává CO_2 nebo HCO_3^-). Je však poměrně snadné rozhodnout, zda jsou určité

ponořené rostliny schopny využívat HCO_3^- či nikoli a dokonce s jakou afinitou.

Uzavřeme-li prýty ponořených rostlin nebo suspenzi či vlákna řas do zkumavky s roztokem 1–2 mM NaHCO_3 , dochází vlivem příjmu CO_2^* na světle ke zvyšování pH roztoku. Pokud se po několika hodinách ustálí pH jen mezi 8,3–9,0, znamená to, že byla dosažena kompenzační koncentrace CO_2^* a že daný druh nemůže využívat HCO_3^- (viz tab.). Vyšší naměřené pH (9,5–11) odpovídá přibližně dosažení kompenzační koncentrace HCO_3^- a prokazuje využívání HCO_3^- .



Uprostřed úzkolistý rdest hřebenitý (*Potamogeton pectinatus*) účinně využívá HCO_3^- a v eutrofních rybnících dokáže úspěšně konkurovat i vodním květům ♦ Okřehek trojbrázdý (*Lemna trisulca*) je ponořený druh přijímající jen volný CO_2 (vlevo dole) ♦ Kosmopolitně rozšířená douška kanadská (*Elodea canadensis*) účinně využívá HCO_3^- svými polárními listy (dole vpravo). Snímky J. Lukavského, pokud není uvedeno jinak

Nejprostudovanějším způsobem využívání HCO_3^- je tzv. fotosyntéza polárních listů, která probíhá asi u poloviny druhů vyšších ponořených rostlin v ČR s blanitými nebo čárkovitými listy širokými alespoň 1 mm. Polární listy ponořených rostlin (modelově nejvíce studovány u rdestu světlého a doušky kanadské) se fyziologicky výrazně odlišují na spodní a svrchní straně a příjem anorganického uhlíku probíhá jen na jejich spodní straně. Tento mechanismus (viz obr.) je důmyslným skloubením elektrochemických reakcí a difuzních procesů s anatomickými a fyziologickými zvláštnostmi listů a jejich buněk. Podstatou této adaptace je rozsáhlé vylučování vodíkových iontů H^+ enzymem ATPázou z buněk do buněčných stěn na spodní straně listů, čímž se v nehybné difuzní vrstvě na spodní straně listů udržuje na světle trvale nízké pH 4–5, kdežto na horní straně listů je výtokem OH^- trvale udržováno vysoké pH 10–11. Tento značný rozdíl šesti jednotek pH můžeme naměřit v jednoduchém pokusu, kdy membránu skleněné elektrody obalíme širokým listem rdestu světlého s několika kapkami destilované vody, přičemž druhou stranu listu umístíme do obyčejné vody. Během několika minut naměříme nízké pH na spodní straně listu a vysoké pH na horní.

Buněčná membrána na spodní straně polárních listů odpovídá za vylučování H^+ je zřasená jako u typických přechodových buněk s intenzivním transportem iontů. Okyselením dochází na povrchu spodní strany listů k trvalé přeměně HCO_3^- na CO_2^* , jehož koncentrace tím mnohonásobně vzrůstá. Přeměnu urychluje enzym karbonátdehydratáza (KA) v buněčných stěnách, který katalyzuje reakci $\text{HCO}_3^- + \text{H}^+ \leftrightarrow \text{CO}_2 + \text{OH}^- + \text{H}^+$. CO_2^* podle svého koncentračního spádu difunduje do buněk, kde je trvale fixován klasickou cestou C3 v chloroplastech. Z okolního roztoku do nehybné vrstvy na spodní straně polárních listů difunduje neustále HCO_3^- a naopak z ní určité množství CO_2^* trvale uniká difuzí do okolního roztoku. Rozsáhlý výtok H^+ na spodní straně listů zde sice dává vznik vysoké koncentraci CO_2^* výhodné pro fotosyntézu, ale současně představuje pro listové buňky smrtelné nebezpečí v podobě výrazného zvýšení pH cytosolu. Příroda vyřešila tento problém současným vylučo-



váním přebytných hydroxylových iontů OH^- buňkami na horní straně listů. Polární listy jsou totiž tenké, obsahují jen 2–3 vrstvy buněk (Živa 2001, 4: 156–157) a v buňkách na spodní straně listů se vznikající OH^- dostávají nízkoodporovými mezibuněčnými spoji (plazmodezmaty) do buněk na horní straně listů, kde jsou vylučovány ven. Předpokládá se, že OH^- jsou vylučovány pasivně po spádu elektrochemického potenciálu (tj. podle koncentračního gradientu a rozdílu elektrického potenciálu). Tím se v buňkách vyrovnávají nejenom acidobazické, ale i elektrofyziologické poměry. Výrazně asymetrické toky H^+ a OH^- mají však i elektrofyziologické důsledky. Vedou sumárně k přebytku kladného náboje na spodní straně listů, dojde k porušení elektroneutality, takže mezi spodní a horní stranou listů se udržuje potenciálový rozdíl až 10 mV.

V polárních listech dochází také současně s toky H^+ a OH^- k příjmu draselných a jiných kationtů na spodní straně listů a jejich uvolňování na horní straně. Soudí se, že tyto toky slouží k vyrovnávání elektroneutality buněk. Využití jednoho iontu HCO_3^- pro fotosyntézu znamená vyloučení jednoho iontu OH^- , a tedy celkově příjem jedné molekuly CO_2 . Stechiometricky se proto využívání HCO_3^- vůbec neliší od běžného příjmu CO_2^* , pouze dochází k celkové alkalizaci okolního roztoku až k pH 11. Projev fotosyntézy polárních listů je často dobře viditelný pouhým okem. Na povrchu svrchní strany listů se vlivem vysokého pH sráží uhličitán vápenatý (CaCO_3) v podobě bělavého povlaku (tzv. biologické odvápnění), takže tato strana bývá drsná.

Přestože fotosyntéza polárních listů je jednou z nejlépe prostudovaných fotosyntetických adaptací u ponořených rostlin, není stále jasné, za jakých ekologických podmínek se může či nemusí u určitého druhu projevit. Takovými podmínkami může být tekoucí voda, která by měla smývat gradient pH. Polární fotosyntéza neprobíhá např. při vyšší koncentraci CO_2^* nebo HCO_3^- ve vodě, čímž rostlina šetří metabolickou energii, protože aktivní vylučování H^+ je energeticky náročné.

Válcovité internodální buňky řas parožnatků (*Charophyta*) jsou dlouhé až 10 cm, mají šířku až 1,2 mm a polární gradient pH by se na nich z difuzních důvodů neudržel. U parožnatků se vyvinul jiný pozoruhodný způsob oddělení nízkého a vysokého pH. Na jedné internodální buňce se podélně střídají viditelné proužky široké 2–3 mm. V sytých zelených proužcích se výtokem H^+ udržuje pH 6,5–7. V bělavých proužcích inkrustovaných CaCO_3 je vylučován OH^- a je na nich pH 10–10,5. Poloha proužků není v ontogenezi buňky stálá a proužky se mohou posunovat. V kyselých proužcích probíhá také částečně příjem CO_2^* difuzí do buňky, ale hlavní příjem uhlíku zřejmě představuje kotransport HCO_3^- (spřažený přenos dvou látek přes membránu, přičemž transport jedné látky pohání transport druhé): specifický membránový přenašeč na účet rozdílu elektrochemického potenciálu H^+ přenáší do buňky přes membránu H^+ spolu s HCO_3^- (jde o příklad symportu).

Mnoho vyšších ponořených rostlin dokáže velmi efektivně využívat HCO_3^- , i když má jemné úkrojkovité (např. stolistek, růkatec, lakušník) nebo tlusté pásovitě listy (např. šípátka, zakruticha, řezan, řečanka),

Tab. Konečné maximální hodnoty pH dosažené vyššími i nižšími ponořenými rostlinami v roztoku 1 mM NaHCO_3 na světle a odpovídající kompenzační koncentrace CO_2^* a HCO_3^- (μM). Hodnoty CO_2^* v závorkách pro druhy využívající HCO_3^- (horní část tabulky) neodpovídají konečnému pH a byly získány jiným způsobem. Údaje pro doušku kanadskou z různých pokusů dokládají její velkou variabilitu ve využívání HCO_3^- . V dolní části tabulky jsou uvedeny druhy využívající jen CO_2^* . Údaje z Maberyho a Spence (1983) a Adamce (nepublik.)

Druh	pH	$[\text{CO}_2^*]$	$[\text{HCO}_3^-]$
<i>Anabaena cylindrica</i> — planktonní sinice	11,11	(8,7)	7
<i>Spirogyra</i> sp. — vláknitá řasa šroubatka	11,09	–	27
<i>Chlorella emersonii</i> — planktonní zelená řasa	11,04	–	21
<i>Myriophyllum spicatum</i> (stolístek klasnatý)	10,84	–	65
<i>Potamogeton pectinatus</i> (rdest hřeбенitý)	10,66	–	95
<i>Elodea canadensis</i> (douška kanadská)	10,51	–	161
▲ ▲	10,30	(5,5)	281
▲	9,17	(4,3)	850
<i>Hippuris vulgaris</i> (pruška obecná)	8,80	3,4	–
<i>Utricularia vulgaris</i> (bublinatka obecná)	8,50	7,2	–
<i>Fontinalis antipyretica</i> vodní mech zdrojovka	8,45	7,9	–

aniž by se vytvářely gradienty pH na povrchu. Totéž platí i pro většinu vláknitých řas. Ke srážení CaCO_3 dochází na celém povrchu listů nebo stélek. U těchto rostlin je buňkami na celém povrchu listů přijímána forma HCO_3^- a ve stejném množství vylučován OH^- . Příjem HCO_3^- je spřažen s výtokem OH^- buď společným přenašečem (antiport $\text{HCO}_3^-/\text{OH}^-$, poháněn tokem OH^-), anebo jsou oba toky iontů nezávislé. Podobné mechanismy příjmu HCO_3^- fungují také u planktonních řas a sinic. Uplatňuje se u nich symport Na^+ a HCO_3^- anebo enzym karbonátdehydratáza.

Je třeba zdůraznit, že příjem CO_2 do listů vždy probíhá prostou difuzí a je tudíž závislý pouze na koncentračním spádu (a odporu difuzních drah), zatímco při příjmu HCO_3^- je díky aktivnímu transportu možný i příjem proti koncentračnímu spádu. Tím — po rozložení na CO_2 — lze v okolí chloroplastů zvyšovat CO_2 a snižovat fotorespiraci. Jde tedy o významný koncentrační mechanismus zvyšování účinnosti fixace CO_2 v Calvinově cyklu.

Ekologické výhody a důsledky využívání HCO_3^-

Obecně se uznává, že využívání HCO_3^- jako zdroje uhlíku u ponořených rostlin představuje značnou ekologickou výhodu v kompetici s jinými druhy, které tuto schopnost nemají. Jak již bylo zmíněno, důsledkem denního chodu fotosyntézy společenstva fytoplanktonu, vláknitých řas nebo vyšších ponořených rostlin ve stojatých vodách je vzrůst pH a pokles koncentrace CO_2^* ve vodě. V mělkých eutrofních vodách s vyvinutým fytoplanktonem nebo v hustých porostech makrofyty mohou dosáhnout odpolední hodnoty pH 9 až

10,5. Při poledních hodnotách pH kolem 9 je ve vodě koncentrace CO_2 snížena pod hodnotu kompenzační koncentrace pro všechny rostliny a fotosyntéza může pokračovat už jen u druhů využívajících HCO_3^- . Při dalším zvyšování pH a poklesu $[\text{HCO}_3^-]$ „odpadnou“ další druhy s méně účinným využíváním HCO_3^- .

Když srovnáme typické hodnoty kompenzačních koncentrací HCO_3^- pro různé skupiny rostlin v tabulce, dojdeme k závěru, že nejúčinněji využívají HCO_3^- planktonní sinice a vláknité a planktonní zelené řasy. Je to jeden z důvodů, proč jsou tyto organismy velmi úspěšné v růstu v eutrofních vodách a v kompetici s vyššími ponořenými rostlinami, na jejichž listech často přisedle rostou. Vyšší rostliny s prokázaným využíváním HCO_3^- nepředstavují zvláštní taxony, ale jsou rozptýleny v mnoha čeledích a rodech vedle druhů s pouhým příjmem CO_2^* . Využívání HCO_3^- není známo u mechorostů (s výjimkou zdrojovky *Fontinalis antipyretica*) a kapradorostů. U semenných rostlin využívajících HCO_3^- převládají druhy striktně ponořené (např. stolístek klasnatý, rdest světlý), kdežto velká většina druhů potenciálně obojživelných (např. stolístek přeslenitý, rdest vzplývavý) přijímá jen CO_2^* . Pokud některé obojživelné druhy mají schopnost využívat HCO_3^- (např. lakušník vodní, rdest alpský), je tato schopnost omezena striktně na ponořené listy nebo ponořené části částečně vynořených listů (řezan pilolistý).

Využívání HCO_3^- by mělo představovat ekologickou výhodu zejména ve stojatých vodách s vyšší $[\text{HCO}_3^-]$. Z ekologických studií skutečně vyplynulo, že druhy ponořených rostlin ve stojatých vodách mají ze všech sledovaných faktorů největší vazbu svého výskytu právě ke koncentraci HCO_3^- . Ačkoli všechny ponořené druhy mohou růst v poměrně širokém rozsahu $[\text{HCO}_3^-]$, obecně platí, že druhy využívající HCO_3^- rostou spíše ve vodách se střední až vyšší koncentrací HCO_3^- a pH, kdežto druhy s pouhým příjmem CO_2^* ve vodách s nízkou až střední koncentrací HCO_3^- a pH a často i v kyselých rašelinných vodách s vysokou koncentrací CO_2^* . Ponořené rostliny však mohou velmi plasticky měnit svou afinitu k HCO_3^- i CO_2^* podle růstových podmínek ($[\text{CO}_2^*]$ a $[\text{HCO}_3^-]$ ve vodě, teplota a ozáření). U mnoha druhů využívajících HCO_3^- se tato schopnost projevuje efektivně jen při růstu při nízké $[\text{CO}_2^*]$; při vysoké $[\text{CO}_2^*]$ se rostliny chovají jako typičtí příjemci CO_2^* . Přivyknutí (aklimace) k efektivnímu využívání HCO_3^- trvá u planktonních řas a sinic jen asi jednu hodinu, u vyšších rostlin i několik týdnů.

Využívání HCO_3^- nepředstavuje vždy jen ekologickou výhodu: je poměrně náročné na metabolickou energii a neprobíhá při nízké ozáření. Proto mnoho druhů ponořených vodních rostlin přijímajících jen CO_2^* využívá jiné ekologické strategie, jak překonat nedostatek CO_2^* ve vodě a úspěšně konkurovat druhům využívajícím HCO_3^- . Může jít o růst na zastíněném mikrostaništi nebo těsně u dna, kde je obvykle vyšší koncentrace CO_2^* , anebo v mělké vodě s možností vytvářet vzplývavé listy s příjmem vzdušného CO_2 . Ponořené rostliny však vedle využívání HCO_3^- disponují i jinými fotosyntetickými adaptacemi, které pomáhají optimalizovat příjem anorganického uhlíku. O nich zase až příště.