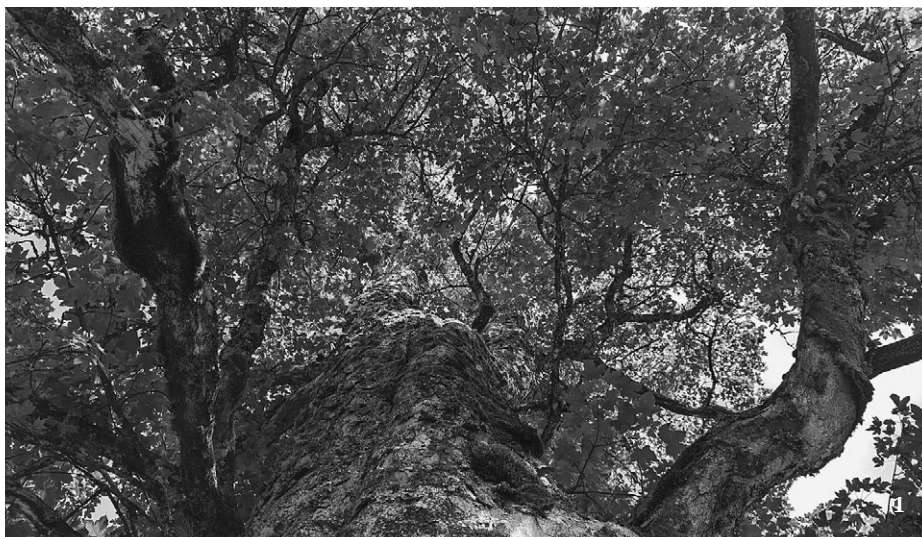


Měření výměny plynů jako nástroj pro studium fotosyntézy II.

Předchozí část článku v tomto čísle Živy (str. 152–156) pojednávala o funkčních charakteristikách fotosyntetického aparátu a rozdělila je na „konstrukční“ a „okamžité“. Konstrukční, tedy neměnné v krátkém čase a dané fyzikální a chemickou podstatou asimilace oxidu uhličitého, vypovídají o limitech rychlosti fotosyntézy, obvykle o jejích maximálních hodnotách. Zmíněny byly tři základní – maximální rychlost transportu elektronů ($J_{\max}$), maximální rychlost karboxylace enzymem Rubisco ($V_{c,\max}$) a maximální celková difúzní vodivost listu pro CO_2 ($g_{c,\max}$). V této části se budeme věnovat dalším konstrukčním charakteristikám zjistitelným z gazometrie, okamžitým parametrům fotosyntetického aparátu a také tomu, jak některé z nich ovlivňuje forma výživy dusíkem.



Kromě výše uvedených konstrukčních charakteristik se fotosyntetický aparát hodnotí ještě nejméně třemi dalšími. Jde hlavně o saturační rychlost fotosyntézy (A_{sat}) – rychlost naměřenou při takové ozáření, kdy je fotosyntetický aparát (světlosběrné komplexy pigmentů a proteinů) saturován světlem (obr. 2, křivka I). Měří se při přirozené atmosférické koncentraci CO_2 , dnes přibližně $430 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (dílů CO_2 v milionu dílů vzduchu), a vymezuje horní hranici rychlosti fotosyntézy v přirozených podmínkách, kdy intenzita světla může kolísat v rozmezí až tří řádů, od 0 v noci po asi $2\,300 \mu\text{mol} (\text{fotonů}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ v poledne za jasného dne poblíž rovníku (pro hodnoty přepočtené na energii záření s globálním rozlišením např. <https://solcast.com>).

Další charakteristikou je maximální rychlost fotosyntézy ($A_{\max}$) – rychlost, kterou naměříme, pokud list vystavíme saturační ozáření i saturační koncentraci CO_2 (koncentrace CO_2 v atmosféře, při níž je enzym Rubisco nasycen oxidem uhličitým a při dalším zvýšení CO_2 už A neroste; obr. 2, křivka II). V takových podmínkách může

1 Pohled do koruny vzrostlého javoru kleny (*Acer pseudoplatanus*) naznačuje pestré adaptace fotosyntézy. Slunné listy dosahují vyšší saturační ozáření i rychlosti fotosyntézy tím, že jsou silnější a mají celkově vyšší enzymovou aktivitu. Naopak stinné listy jsou tenčí, efektivní ve využití nízké ozáření. Volný substrát borky kmene a větví kolonizovaly epifytické mechy a lišejníky, které díky schopnosti tolerovat úplné vyschnutí obnovují fotosyntézu krátce po navlhčení. Jediný strom tak hostí široké spektrum strategií přizpůsobených proměnlivým podmínkám. Foto T. Hájek

koncentrace CO_2 dosáhnout tak vysokých hodnot, že se neuplatní „inhibiční“ vliv kyslíku, fotorespirace, o které bude ještě řeč, a fotosyntéza bude blízko svého maxima.

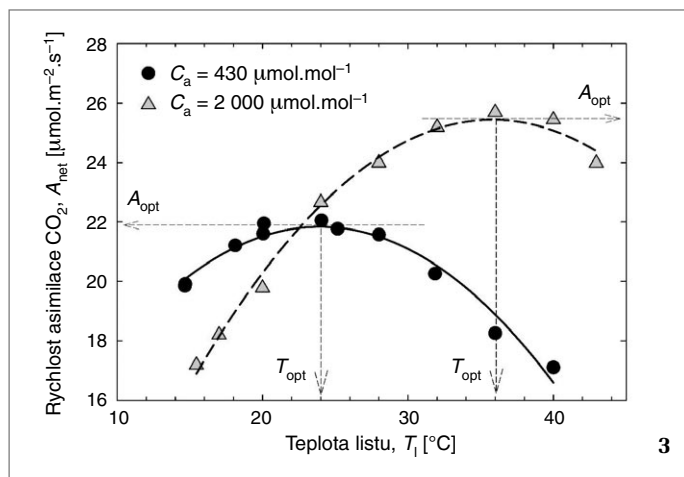
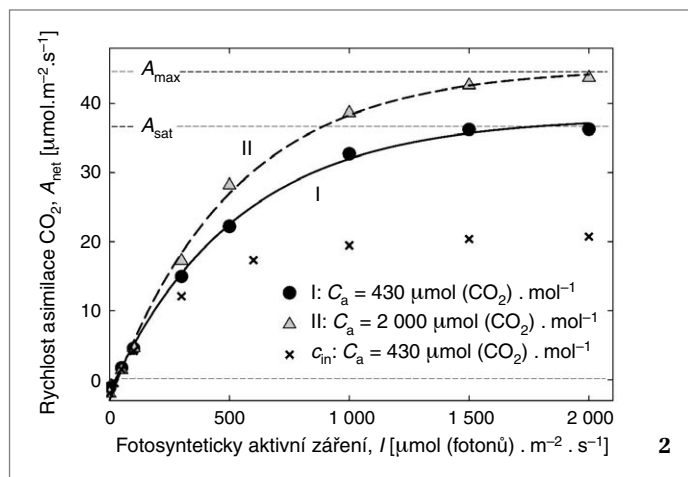
Musíme ale ještě vzít v potaz teplotu. Rychlost fotosyntézy, jako všechny enzymatické procesy, závisí na teplotě listu (přesněji teplotě chloroplastů) funkcí, která má tvar podobný obrácenému U, nebo spíše zvonu. I tato závislost představuje

konstrukční charakteristiku – rychlost fotosyntézy při optimální teplotě (A_{opt}). Teplotu, kdy A dosahuje svého maxima, nazveme T_{opt} (obr. 3). Tato teplota je typická pro druh a stanoviště, na kterém se rostlina vyskytuje. Např. vysokohorské nebo arktické druhy mají T_{opt} nižší než druhy rostoucí v teplejším klimatu. Se stoupající atmosférickou koncentrací CO_2 obvykle stoupá i T_{opt} a rychlost asimilace CO_2 klesá pomaleji při vyšších teplotách v důsledku snížené fotorespirace (obr. 3).

Další okamžité (aktuální) parametry fotosyntetického aparátu

O hospodaření rostliny s vodou informuje okamžitá rychlost transpirace E , zpravidla vyjadřovaná v $\text{mmol} (\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} (\text{listu}) \cdot \text{s}^{-1}$, která je kromě nastavených a regulovatelných fyzikálních faktorů vlhkosti vzduchu a teploty listu závislá na difúzní vodivosti průduchů pro vodní páru g_{sw} – indexy s a w jsou z anglického stomata pro průduchy a water pro vodu; g_{sw} se vyjadřuje v $\text{mol} (\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} (\text{listu}) \cdot \text{s}^{-1}$. O efektivitě, s jakou rostlina při fotosyntéze získává uhlík a „platí“ za něj ztracenou vodou, informuje okamžitá účinnost využití vody WUE (instantaneous Water Use Efficiency). Spočítá se jako poměr rychlosti čisté fotosyntézy a rychlosti transpirace (A/E) a vyjadřuje se nejčastěji v jednotkách $\text{mmol} (\text{CO}_2) \cdot \text{mol}^{-1} (\text{H}_2\text{O})$. Ukazuje, kolik rostlina asimiluje uhlíku na jednotku spotřebované vody, tedy jak efektivně dostupnou vodu využívá. Většinou rostlina podle druhu a stanoviště potřebuje přibližně 50–800 molekul vody, aby získala jednu molekulu CO_2 . Už víme, že transpirace není regulovaná jen rostlinou, ale nezávisle i fyzikálními faktory prostředí – vlhkostí vzduchu a teplotou listu. Fyziologové rádi zkoumají čisté vlastnosti nezátížené proměnlivostí prostředí, proto se často místo WUE používá vnitřní (rostlině vlastní) účinnost využití vody WUE_i (intrinsic Water Use Efficiency), kde je místo transpirace vodivost průduchů pro vodu, tedy WUE_i = A / g_{sw} . Tato účinnost se obvykle vyjadřuje v jednotkách $\mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{mol}^{-1} (\text{H}_2\text{O})$ a nabývá hodnot v řádu vyšších desítek.

Samostatný soubor charakteristik zjišťovaných měřením výměny plynů rostliny s atmosférou představuje několik typů dýchání – respirace. Je potřeba zdůraznit, že rychlost fotosyntézy A odpovídá čistému toku CO_2 do listu poháněnému gradientem koncentrace CO_2 . Výraz „gradient koncentrace“ zde znamená, že se koncentrace CO_2 snižuje při jeho přenosu z míst vně listu do chloroplastů. Děje se tak kvůli jeho spotřebovávání v chloroplastech při karboxylaci ribulóza-1,5-bisfosfátu (RuBP). Slovo „čistý“ (net) by se možná výstižněji dalo nahradit slovem „bilanční“, protože jde o bilanci nejméně dvou protisměrných toků – toku CO_2 směrem do listu v důsledku jeho produkce při respiraci v mitochondriích. Gazometrická měření, prováděná způsobem ukázaným na obr. 1 na str. 153 v první části článku, nedokážou rozlišit jednotlivé toky od sebe a měří jejich rozdíl (bilanci). Proto změřené A je čistý tok CO_2 (hrubá fotosyntéza „očištěná“ od respirace) a označuje se zpravidla A_{net} . Podle naší konvence bude mít



na světle – ve dne – pozitivní hodnotu (rostlina CO_2 přijímá) a za tmy – v noci – zápornou (rostlina CO_2 vydává); v ekologických pracích tomu bývá často obráceně. Záporná hodnota A_{net} ve tmě je rovna temnostnímu dýchání (temnostní respiraci) R_{dark} , které je biochemicky v principu totožné s mitochondriálním dýcháním živočichů. V noci jím rostlina zajišťuje energii pro růst a obnovu svého těla, tvorbu proteinů a metabolismus. Přes dlouhotrvající spory dnes převládá názor, že dýchání ve tmě (R_{dark}) je větší než stejný typ mitochondriálního dýchání na světle (R_{d}), tedy $R_{\text{dark}} > R_{\text{d}}$. Důvody nejsou zcela jasné. Nevíme jistě, jestli je to proto, že část molekul CO_2 unikajících z mitochondrií je na světle opět fixována enzymem Rubisco v chloroplastech a neprotrpí ven z buňky a z listu, nebo zda světlo snižuje např. aktivitu dýchacích enzymů. V každém případě nám gazometrie umožňuje snadno zjistit velikost R_{dark} tím, že zatemníme komoru a měříme ve tmě. Čistý tok CO_2 do listu na světle (A_{net}) je ale „znečištěn“ ještě nejméně jedním a velmi podstatným tokem CO_2 ven z listu. Produkci CO_2 pochodem nazývaným fotorespirací a vyplývajícím z vlastností enzymu Rubisco, konkrétně z jeho afinity ke kyslíku, tedy schopnosti vázat molekulu O_2 ve svém vazebném místě namísto molekuly CO_2 . Toto je typ dýchání vlastní pouze zeleným autotrofním organismům a probíhající jen na světle. V předchozím textu jsme už narazili na informaci, že čistá fotosyntéza může být inhibována vysokou koncentrací kyslíku. Jde právě o výron CO_2 fotorespirací. Později si ještě vysvětlíme, jak to je se vztahem Rubisco- CO_2 - O_2 . Rychlost fotorespirace (R_{photo}) tedy stoupá při vyšší koncentraci O_2 v atmosféře, je podstatně větší než dýchání ve tmě – obvykle tvoří pětinu až třetinu čisté asimilace A_{net} , zatímco R_{dark} bývá menší než 5 % A_{net} . Lze se o tom snadno přesvědčit např. tím, když z atmosféry v okolí listu v komoře vyloučíme kyslík – do komory místo vzduchu, který obsahuje přirozeně 21 % kyslíku, pustíme např. směs dusíku a CO_2 . V bezkyslíkatém (anoxygenním) vzduchu pak nemůže docházet k oxygenaci RuBP enzymem Rubisco a k produkci fotorespiračního CO_2 , a proto téměř okamžitě vzroste hodnota A_{net} o zmíněnou pětinu až třetinu. Tato hodnota fotosyntézy „očistěná“ absencí kyslíku o oba druhy respirací (R_{d} a R_{photo}) představuje hrubou fotosyntézu A_{gross} a je totožná s rychlostí karboxylace V_c .

2 Znárodnění závislosti fotosyntézy na ozáření. List slunečnice roční (*Helianthus annuus*) byl v listové komoře vystaven 8 různým intenzitám světla (hustotám toku fotosynteticky aktivních fotonů I) v atmosféře s dnes obvyklou koncentrací CO_2 430 $\mu\text{mol.mol}^{-1}$ (plné kulaté body a křivka I). Potom se měření se stejným listem opakovalo při koncentraci CO_2 2000 $\mu\text{mol.mol}^{-1}$ (trojúhelníky a křivka II). Naměřenými body byly proloženy dvojité hyperboly. Přístroj byl nastaven tak, aby udržoval tyto koncentrace stále uvnitř a na vstupu z komory (označeno c_{in} na obr. 1 v první části článku na str. 152–156). Zcela jiné a zkreslené výsledky by poskytovala nesprávná praxe měření, kdy se udržuje stálá koncentrace 430 $\mu\text{mol.mol}^{-1}$ na vstupu do komory (c_{in} ; měření vyznačená křížky). List byl v tomto případě obklopen atmosférou s podstatně nižší a proměnlivou koncentrací CO_2 v důsledku jeho spotřeby listem. Blíže v textu

3 Závislost rychlosti fotosyntézy na teplotě listu. List slunečnice roční byl v listové komoře vystaven 9–11 různým teplotám rostoucím v rozmezí od 14 do 44 °C a po ustálení parametrů výměny plynů (zhruba po 20 min) byla vždy zaznamenána rychlost čisté fotosyntézy A_{net} . Pokles A_{net} při vysokých teplotách je dán hlavně fotorespirací, která se zvyšuje rychleji než fixace CO_2 karboxylací. V prvním případě byla koncentrace CO_2 ve vzduchu obklopujícím list (C_a) 430 $\mu\text{mol.mol}^{-1}$ (plné body a celistvá křivka), ve druhém opakování byl list vystaven koncentraci 2000 $\mu\text{mol.mol}^{-1}$ (trojúhelníky a přerušovaná křivka). Teplota T_{opt} , při které A_{net} dosahuje maxima, roste se stoupající koncentrací C_a v důsledku snížené fotorespirace.

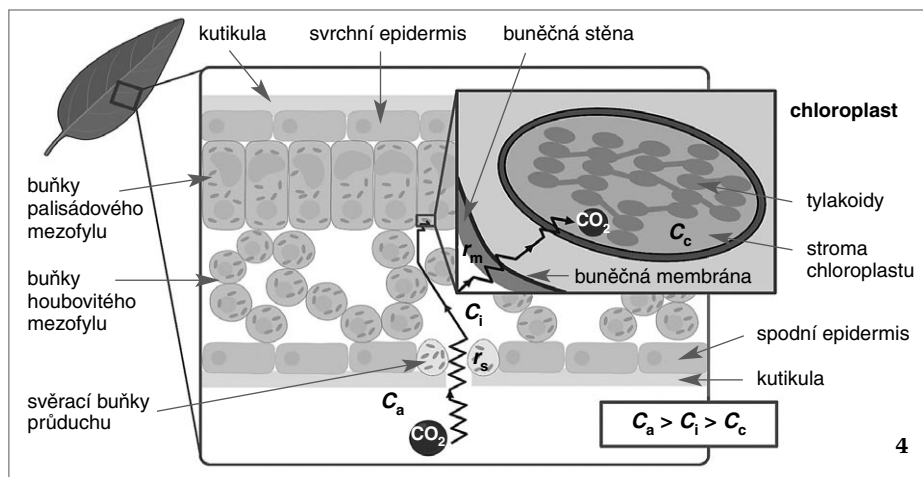
Rubisco je enzym, který zpracovává jak CO_2 (karboxyluje RuBP), tak O_2 (oxygenuje RuBP) podle pravidel enzymové kinetiky – oba plyny soutěží o stejné vazebné místo na enzymu, kde už předtím musí být navázán RuBP jako substrát. Ochota (afinita) Rubisco navázat CO_2 je větší než ochota navázat O_2 a mění se s koncentrací obou plynů. Proto se poměr karboxylace a oxygenace dá vyjádřit vlastností enzymu nazývanou relativní specifita (S) a koncentrací obou plynů. Rychlost oxygenace můžeme tedy spočítat pomocí rychlosti karboxylace upravené o S a poměru koncentrací kyslíku (C_{O_2}) a oxi-

du uhličitého (C_{CO_2}): $V_{\text{O}} = (V_c / S) \times (C_{\text{O}_2} / C_{\text{CO}_2})$. Polovinu z V_{O} můžeme napsat jako $0,5 \times V_{\text{O}} = \Gamma^* \times V_c / C_c$, kde Γ^* je taková koncentrace CO_2 v chloroplastech, kdy příjem CO_2 karboxylací je stejný jako výdej CO_2 v důsledku oxygenace. Γ^* je tedy kompenzační koncentrace CO_2 při nulové respiraci R_{d} .

Z dosud napsaného také vyplývá, že pokud budeme měřit rychlost čisté fotosyntézy při zvyšujících se hodnotách světla od nuly – tmy, kdy je $A_{\text{net}} < 0$, dojdeme k určité ozáření, kdy bude rychlost čisté fotosyntézy nulová ($A_{\text{net}} = 0$). Tato hodnota ozáření se označuje termínem kompenzační ozáření (Γ_{light}), protože při ní je fotosyntetická fixace CO_2 v listu přesně stejná jako uvolňování CO_2 respirací (oba protisměrné toky se vzájemně kompenzují). Přestože obr. 2 neukazuje detail, je vidět, že křivky zde protínají osu x při vyšší než nulové ozáření. Jak se dá očekávat, stínomilné druhy rostlin, např. většina pěstovaných v bytech nebo listy rostoucí ve spodních patrech koruny stromů, začínají mít pozitivní zisk z fotosyntézy už při nízkém světle, mají Γ_{light} nízkou, v řádu jednotek $\mu\text{mol (fotonů) . m}^{-2} . \text{s}^{-1}$, zatímco světlomilné, např. ozáření přímým slunečním zářením na vrcholu korun stromů, až při ozáření řádově desítek $\mu\text{mol.m}^{-2} . \text{s}^{-1}$ (viz také str. 160–165 v tomto čísle Živy). Kompenzační ozáření už je vlastně trvalejší vlastnost daného jedince nebo listu aklimovaného k určitému prostředí a k jejímu zjištění musíme experimentovat – měřit při různých ozářeních.

Jak pomocí gazometrie zjistit transportní vlastnosti listu

Ke sledovaným vlastnostem patří difúzní vodivost průduchů (g_s) a koncentrace CO_2 uvnitř listu (C_i). Koncentrace CO_2 v atmosféře okolo listu (C_a) klesá na jeho cestě do chloroplastu v mnoha krocích: při transportu CO_2 k povrchu listu, při difúzi přes otvory průduchů do mezibuněčného vzdušného prostoru uvnitř listu (C_j), snižuje se dále při rozpouštění CO_2 ve vodou nasycených buněčných stěnách, při difúzi rozpouštěného CO_2 přes buněčnou membránu, cytosol i dvojitou membránu chloroplastů až do stromatu chloroplastů (C_c), kde dochází k jeho karboxylaci (obr. 4). Platí tedy, že $C_a > C_j > C_c$, přičemž se ukazuje, že koncentrace CO_2 v chloroplastech bývá zhruba poloviční ve srovnání s koncentrací CO_2 v atmosféře; poměr C_i/C_a bývá u C_3 rostlin nejčastěji v rozsahu 0,65–0,80. Za



snížení koncentrace v mezibuněčné dutině pod průduchem, $C_a - C_i$, může hlavně difuzní odpor kladený průduchy (r_s); snížení na dráze z podprůduchové dutiny do chloroplastu je způsobené difuzním odporem všech mezofylových, tedy mezibuněčných i vnitrobuněčných struktur dohromady (r_m). Hlavní podíl na difuzním odporu mezofylu pravděpodobně mají buněčné stěny. Při gazometrickém měření fotosyntézy se z praktických důvodů používá obrácená hodnota difuzního odporu, které se říká vodivost (g), to znamená $g_s = 1 / r_s$ pro průduchy a $g_m = 1 / r_m$ pro mezofyl.

Jak zjistit, jaká je vodivost průduchů pro vodní páru (g_{sw}) ze změřené rychlosti transpirace (E) podle metody popsané v obr. 1 na str. 153? Stačí, když si uvědomíme, že vodní pára se dostává ven z listu difuzí, a proto můžeme využít integrovanou podobu prvního Fickova zákona: $E = g_{sw} (e_1^s - e)$, kde rychlost transpirace E již známe z měření, e je vlhkost vzduchu v okolí listu, kterou jsme také zjistili při měření (obr. 2) a e_1^s je vlhkost vzduchu nasyceného vodní parou (s v exponentu) při teplotě listu (l v indexu). Předpokládáme, že vzduch uvnitř listu má 100% relativní vlhkost. Známe-li teplotu listu, kterou měříme, snadno zjistíme výpočtem nebo z fyzikálních tabulek, jaká je vlhkost vzduchu při jeho nasycení vodní parou a teplotě listu. Potom jedinou neznámou veličinou ve výše uvedených rovnicích zůstává g_{sw} , a tak snadno spočítáme, že $g_{sw} = E / (e_1^s - e)$.

Proč je koncentrace CO_2 uvnitř listu (C_i) proměnná, která by nás měla zajímat? Každá enzymatická reakce, fotosyntéza nevyjímaje, je závislá na koncentraci substrátu v místě, kde probíhá. V našem případě je substrátem CO_2 a místem karboxylace chloroplast. Chceme-li tedy studovat rychlost karboxylace, musíme znát koncentraci CO_2 ideálně přímo v chloroplastech (C_c). Přímé měření C_c ale zatím technicky není zvládnutelné. Spolehlivé mikrosondy, které by dokázaly změřit koncentraci CO_2 v buněčných organelách velikosti jednotek mikrometrů, nebo alespoň v mezibuněčných vzdušných prostorech mezofylu listu, dosud nemáme, a tak nezbyvá než sáhnout ke kompromisu, založenému na výpočtu s použitím dat z měření výměny plynů. Jako v případě výše uvedeného transportu vodní páry z listu použijeme nejjednodušší výraz pro difuzi CO_2 z atmosféry do listu: $A_{net} = g_{sc} (C_a - C_i)$, kde C označuje koncentraci CO_2 v atmosféře (a) nebo v mezibu-

4 Příčný řez listem a dráha, po které se pohybují molekuly CO_2 difuzí z vnější atmosféry do chloroplastů. C_a – koncentrace CO_2 v atmosféře okolo listu, C_i v mezibuněčných prostorech mezofylu (přesněji v místech výparu vody) a C_c ve stromatu chloroplastů. Dráha je schematicky znázorněna linií se šipkami, v místech nejvýznamnějších difuzních odporů (hraniční vrstva nemíchaného vzduchu, průduchy r_s , buněčná stěna r_m , obálka chloroplastu) je lomená (cik-cak). Všechny orig. J. Šantrůček a T. Kalistová

něčných – intercelulárních – prostorech (i) a g_{sc} je vodivost průduchů (stomat, s) pro CO_2 (c). Z přímého měření známe v této rovnici jen rychlost čisté fotosyntézy A_{net} a C_a . Hodnotu vodivosti průduchů pro CO_2 ale můžeme jednoduše zjistit, protože současně měříme transpiraci a vypočítali jsme vodivost průduchů pro vodu (g_{sw}): poměr obou vodivostí závisí jen na molekulové hmotnosti H_2O a CO_2 a platí, že $g_{sw}/g_{sc} = 1,6$. Nahrazením neznámé g_{sc} v předchozí difuzní rovnici fotosyntézy známou $g_{sw}/1,6$ a úpravou rovnice zjistíme hodnotu $C_i = C_a - (1,6 A_{net} / g_{sw})$. Znalostí C_i jsme „odfiltrovali“ vliv průduchů a jsme již blíže konečnému cíli – vědět, jaká je koncentrace CO_2 přímo uvnitř chloroplastů. Pokusy nalézt způsob, jak toho dosáhnout, tedy zjistit hodnotu C_c , vedly v minulých desetiletích k několika metodám měření a výpočtu mezofylové vodivosti g_m , která, jak už víme, je zodpovědná za pokles koncentrace CO_2 z mezibuněčných prostor do chloroplastu. Dvě nejčastěji používané metody měření g_m a výpočtu C_c kombinují měření výměny plynů s měřením fluorescence chlorofylu (o fluorescence viz str. 166–172) nebo s měřením diskriminace izotopu uhlíku ^{13}C (blíže na str. 173–177). Popis těchto metod jde však za rozsah našeho příspěvku.

Nejde jen o uhlík a vodu. Měření výměny plynů vypovídají i o výživě dusíkem

Prvky obsažené v oxidu uhličitém a ve vodě, C, O a H, se podílejí na celkovém počtu atomů v rostlině asi 96 %. Čtvrtým nejčastěji se vyskytujícím atomem rostlinného těla je dusík (kolem 1,5 %), který rostliny přijímají nejčastěji v podobě nitrátového aniontu (NO_3^-) nebo amonného kationtu (NH_4^+). Obě formy se vyskytují v půdách společně a zjistit, kterou formu ten který druh rostlin používá a preferuje za daných podmínek, není přímočaré ani při použití

značení stabilním izotopem dusíku ^{15}N . Naštěstí se asimilace jedné nebo druhé formy dusíku liší nároky na redukční ekvivalent nikotinamadenindinukleotidfosfát (NADPH). Asimilace NO_3^- totiž zahrnuje redukci nitritu a tvorbu glutamátu, která se děje v chloroplastech a spotřebovává značnou část NADPH vznikajícího jako konečný produkt fotosyntetického štěpení vody a lineárního elektronového transportu (viz také obr. 4 na str. 155). O NADPH v chloroplastech proto soutěží asimilace CO_2 v Calvinově–Bensonově–Basshamově (CBB) cyklu a redukce NO_3^- (detailněji viz např. Eichelmann a kol. 2011). Rostlina odkázaná převážně na nitrát jako zdroj dusíku reguluje svůj metabolismus tak, aby stimulovala produkci NADPH, a proto vyvíjí relativně více kyslíku (štěpí více vody) při dané fixaci CO_2 ve srovnání s rostlinou využívající redukovanou formu NH_4^+ .

Měření čisté spotřeby CO_2 (A_{net}) současně s měřením čisté výdeje kyslíku (O_{net}) fotosyntetizující rostlinou umožňují tedy zjistit, kterou z obou zmíněných forem dusíku rostlina využívá (o měření výdeje kyslíku pojednává článek na str. 157–160). Obecně je spotřeba CO_2 k výdeji O_2 v poměru blízkém 1 : 1, takže asimilační kvocient, $AQ = A_{net} / O_{net}$, není daleko od 1. Pokud ovšem rostlina přednostně využívá NO_3^- , zvýší štěpení vody, produkci O_2 , elektronů a NADPH, přičemž se fixace CO_2 téměř nemění. Tato regulace se proto projeví snížením AQ . Naopak, dodáme-li rostlině jako zdroj dusíku NH_4^+ , bude mít k dispozici větší podíl NADPH pro redukce v CBB cyklu a regeneraci RuBP; karboxylace bude vyšší bez nároku na rychlejší štěpení vody a produkci O_2 ; AQ se pak zvýší. Rozdíly jsou patrné hlavně při nižší koncentraci CO_2 uvnitř listu. Preference nitrátové nebo amonné formy se může měnit s podmínkami prostředí, např. koncentrací CO_2 v atmosféře – jeho dlouhodobé zvýšení se může, ale nemusí, projevit zvýšenou rychlostí fotosyntézy a potažmo růstu rostliny v závislosti na tom, jakou formu dusíku má rostlina k dispozici. Citlivé jsou v tomto smyslu C_3 rostliny, AQ u C_4 rostlin na formy dusíku nereaguje, což mimo jiné ukazuje na význam fotosyntézy pro dusíkový metabolismus rostlin (Bloom 2015).

V obou dílech článku jsme stručně shrnuli metodické a technologické úsilí posledních 75 let, které směřuje k poznání mechanismů asimilace CO_2 suchozemskými rostlinami a jejich hospodaření s vodou. Kromě zde pojednané metody sledování výměny CO_2 mezi listem a atmosférou (části gazometrie) ke stejnému cíli přispívají i jiné cesty, které jsou předmětem dalších příspěvků v této Živě, např. měření výdeje a příjmu kyslíku, sledování diskriminace izotopologů $^{13}CO_2$ rostlinami, metody založené na měření fluorescence chlorofylu nebo sledování výměny CO_2 a vody mezi porostem, ekosystémem nebo globální vegetací a atmosférou. Výsledky všech zmíněných cest vedou kromě detailnějšího pochopení procesu fotosyntézy ke konstrukci a zobecnění modelů globální suchozemské vegetace, rekonstrukci její funkce v minulosti a předpovědi v současnosti a budoucnosti naší planety.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.