

# Atmosféra–list–fotosyntéza–člověk. Jak měníme fotosyntézu listu a jak ona mění nás I.

**Vzhled i funkce listů se mění s tím, jak se geochemicky i antropogenně mění koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře Země. Důkazy přináší analýzy fosilních zbytků i herbářových položek, izotopy a hustota průduchů. Mění se list proto, že se CO<sub>2</sub> i voda staly pro rostliny vzácnou komoditou? Můžeme pozměnit list, aby rostl rychleji? Aby rychleji fixoval CO<sub>2</sub>? Pomůže enzymologie, molekulární a buněčná biologie? Nemění fotosyntéza více nás než my, lidé, ji? Následující dvoudílný článek se pokusí předkládat, interpretovat, pochybovat i stimulovat ...**

## Vyhánění z WUE ráje – od stonku k listu

Pohádky obvykle začínají „bylo, nebylo“ nebo „dávno již tomu“. Dějiny fanerozoika (geologického období, pro které je typická existence života viditelného prostým okem) nás učí, že bylo a stalo se asi před 360 miliony let. Tehdy poklesla relativně rychle koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře Země asi na 10 % hodnoty charakteristické pro začátek kolonizace souše rostlinami (asi před 440–400 miliony let, kdy byla koncentrace CO<sub>2</sub> 4 500 až 6 000 μmol/mol vzduchu = ppm, dnes je blízká hodnotě 380 μmol/mol, obr. 2). Asimilační orgány suchozemských rostlin měly do té doby většinou protáhlý válcovitý tvar podobný vzhledem i funkcí stonkům dnešních rostlin. Příkladem může být jedna z prvních cévnatých rostlin *Cooksonia* sp. (obr. 1), jen asi 4 cm vysoká rostlina, jejíž pozdně silurské a devonské paleozbytky se nacházejí v nejrůznějších čás-

tech světa včetně našich hornin. Rostliny té doby pravděpodobně nestrádaly nedostatkem oxidu uhličitého uvnitř svého těla a chloroplastů, kde se CO<sub>2</sub> zpracovává v procesu fotosyntézy, protože ho bylo v atmosféře relativně hodně – přibližně 10–15× vyšší koncentrace, než je dnes (viz obr. 2). Vážnějším problémem bylo, jak zamezit ztrátě vodní páry do atmosféry nenasyčené vodou. Pro oboje, dostatek CO<sub>2</sub> a nedostatek vody, vyhovovala malá plošná hustota již tehdy existujících průduchů, tj. uzavíratelných otvorů v pokožce, kterými voda i oxid uhličitý procházejí (obr. 6 a 7). Stonkový typ listu nesl v té době kolem 10 průduchů na mm<sup>2</sup>.

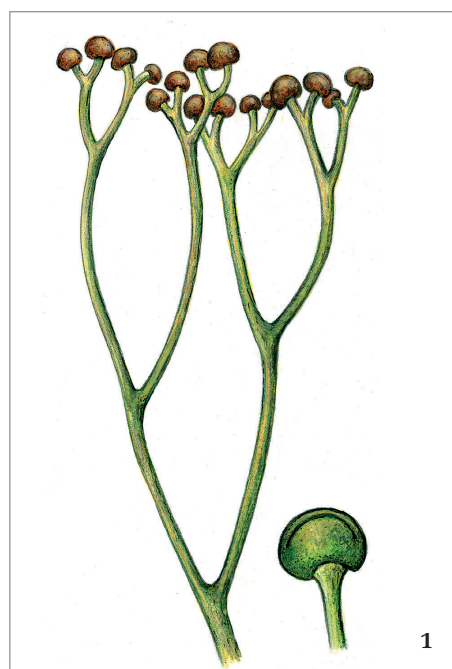
S radikálním poklesem koncentrace CO<sub>2</sub> se ale situace změnila. Rostliny začaly mít nedostatek CO<sub>2</sub> – substrátu pro fotosyntézu ve svém těle. Evolučním řešením byla jednak změna tvaru asimilačního orgánu – protažení v jedné a zploštění v dru-

hé ose, tedy vytvoření planoparalelní desky tenké desetiny milimetru, která byla výhodná pro efektivnější záchyt a využívání záření (zejména v hustších porostech), zlepšovala difuzní přístup CO<sub>2</sub> do listu a umožňovala zvýšení počtu průduchů na jednotku plochy. Tedy vznik listu morfologicky a anatomicky podobného tomu, jak ho známe u většiny dnešních rostlin: laminární list o tloušťce nejčastěji 0,2 až 0,4 mm a hustotě průduchů 214 +/- 31 CI na mm<sup>2</sup> u bylin (CI = 95 % – konfidenční interval, v extrémech však hustota průduchů u některých stromů přesahuje hodnoty 1 200 na mm<sup>2</sup>) s nepřebornou rozmanitostí velikosti plochy a tvarů listové čepele (obr. 9–15).

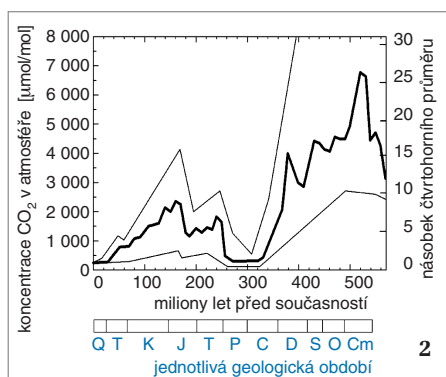
Evoluční proměna obou, tvaru z osového na laminární i zvýšení hustoty průduchů o více než jeden řád, musela jít ruku v ruce. Zvětšení poměru plochy k objemu totiž vede ke zvýšení absorpce slunečního záření daným objemem pletiva, které se jen z malé části spotřebuje na fotosyntézu. Z daleko větší části se přemění v teplo zahřívající list. Přibližně polovina tepelné energie se z listu odvede jako skupenské teplo výparu vody, druhá polovina konvekcí (ochlazování studenějším vzduchem). Zajistit takovou energetickou bilanci a uchránit list před přehřátím vyžadovalo rostoucí přísun vody do listu a vyšší rychlost transpirace, proto i vyšší hustotu průduchů na mm<sup>2</sup> listu. Rostoucí teplota listu tak roztáčela spirálu nároků na množství vody pro chlazení, byla evolučním tlakem pro další vývoj kořenů, zvýšení hydraulické vodivosti cév transportujících vodu a zvyšování hustoty průduchů.

Přesto a právě proto: poměr množství uhlíku získaného z atmosféry k vodě odevzdané do atmosféry, tzv. účinnost využití vody rostlinou – WUE (Water Use Efficiency) se s poklesem koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře dramaticky snížil (obr. 3). Informuje nás o tom změna v zastoupení stabilního izotopu <sup>13</sup>C v paleozbytcích tehdejších rostlin, která, jak víme z teorie i experimentů, je úměrná WUE. [Pozn.: Odhaduje se, že z atmosféry přejde do suchozemských rostlin ročně 440 Gt (1 gigatuna = 10<sup>9</sup> t) CO<sub>2</sub> díky fotosyntéze, při které je uhlík v podobě CO<sub>2</sub> difuzí transportován přes průduchy do chloroplastů. Množství vody, které se ročně vypaří z rostlin transpirací, je asi 32 Tt (1 teratuna = 10<sup>12</sup> t).]

Dilema suchozemských rostlin vyhladovět nebo zemřít žízni tak začalo být aktuální právě v pozdním devonu, od okamžiku „vyhánění rostlin z WUE ráje“ (obr. 3) nastartovaného zmíněným globálním poklesem atmosférické koncentrace CO<sub>2</sub> (obr. 2). Podle některých geochemických modelů se koncentrace CO<sub>2</sub> během devonu snížila z 3–4 tisíc na 300 μmol/mol a současně stoupla koncentrace kyslíku z 210 mmol/mol v časném devonu na 300 mmol/mol v pozdním devonu. Příčinou byl asi rozvoj rostlin na souši a s tím spojené ukládání uhlíku v organických depozitech a rostlinami podpořené chemické zvětvávání hornin. Bezprostředním evolučním výsledkem vyhánění bylo rozšíření druhů s listy širokými 2–3 cm a vidličnatým větvením cév, morfologicky i výměnou plynů podobných těm, jaké známe např.

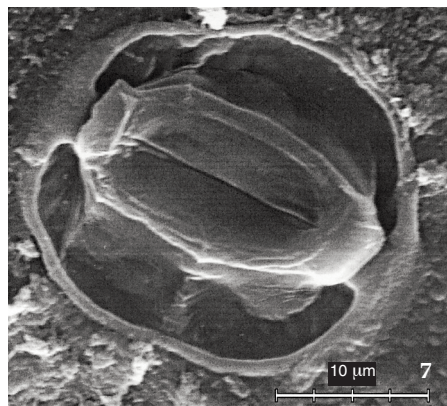
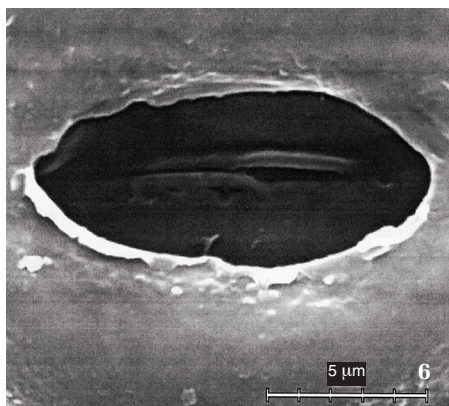
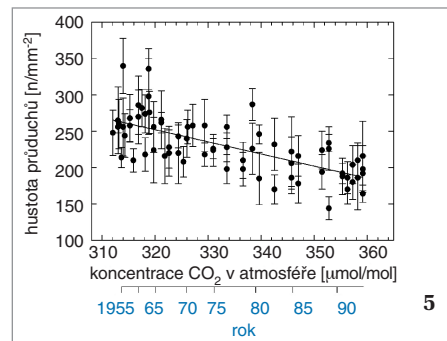
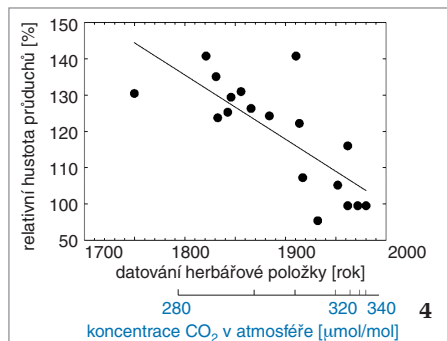
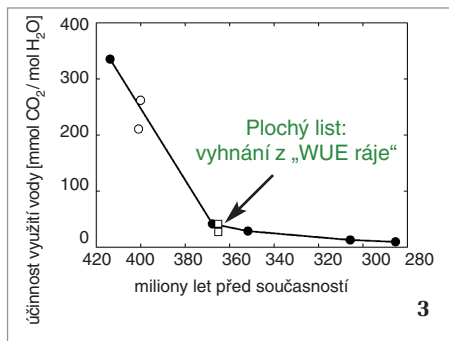


1



2

1 Protáhlý tvar podobný stonkům dnešních rostlin měla i jedna z prvních cévnatých rostlin – drobná *Cooksonia caledonica*. Orig. M. Chumchalová  
2 Změny koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře Země během fanerozoika zjištěné pomocí geochemického modelu GEOCARB III (silná čára) a její extrémní odchylky (tenké kontury). Zdroj dat a podrobnosti na: [www.globalwarmingart.com](http://www.globalwarmingart.com)



u živoucí fosilie – jinanu dvoulaločného (*Ginkgo biloba*, obr. 11).

### Zpátky do silurských bažin? Jak měníme list bezděčně

Hustota průduchů je, jak už víme, parametrem ekofyziologicky důležitým a spolurozhodujícím o zisku uhlíku z atmosféry i o tepelné pohodě listu. Spolu s morfologií listu a velikostí průduchových buněk, o které jsme zatím nemluvili, reaguje pravděpodobně na změny koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře kolem listu. Při poklesu  $\text{CO}_2$  hustota průduchů roste a naopak, růst koncentrace  $\text{CO}_2$  by měl hustotu snižovat. Vnímavému člověku dneška se znalosti propojují a napadají ho otázky: Nemohla by hustota průduchů sloužit jako indikátor současných antropogenních změn koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře Země? Nebo obecně ukazatel jakýchkoli, nejen nedávných změn  $\text{CO}_2$  způsobených člověkem? Nahradit nebo doplnit pracně a nákladně rekonstrukce paleoklimatu porízené analýzou bublinek vzduchu uvězněných v grónských a antarktických ledovcích stovky metrů až kilometry pod jejich povrchem?

Ty zahleděné spíš k horizontu napadne: Jak to ta rostlina (list) „dělá“, že vnímá koncentraci  $\text{CO}_2$  kolem sebe? Jaké pro to má čidlo? A jak se příslušný impuls od čidla přenáší a realizuje při vývoji a růstu pokožky listu, že je to „sítka“ hustší a jemnější?

Za odpovědi na první otázku vděčíme pionýrské práci botanika a fyziologa F. I. Woodwarda z univerzity v Cambridge, publikované v r. 1987 (a předpřipravené pečlivými pracemi mnoha dalších, významně i českých fyziologů, např. I. Tiché, B. Slavíka nebo J. Pazourka). Historické herbářové položky listů 6 druhů dřevin z uplynulých 200 let ukázaly, že se za dobu od počátku průmyslové revoluce snížila hustota průduchů na listech každého z oněch druhů v průměru o 40 % (obr. 4). Za stejnou dobu se zvýšila koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře z 280 na 340  $\mu\text{mol/mol}$ . Podobné výsledky (pokles hustoty o 67 %) daly i kontrolní pokusy se semenáčky 6 dřevin a dvou bylin pěstovaných v atmosféře s řízenou koncentrací  $\text{CO}_2$ . Jiný příklad: zkoumání zbytků listů (kutikuly) břízy bělokore (*Betula pendula*) z vrstev opadu a rašeliny datovaných v letech 1952–95

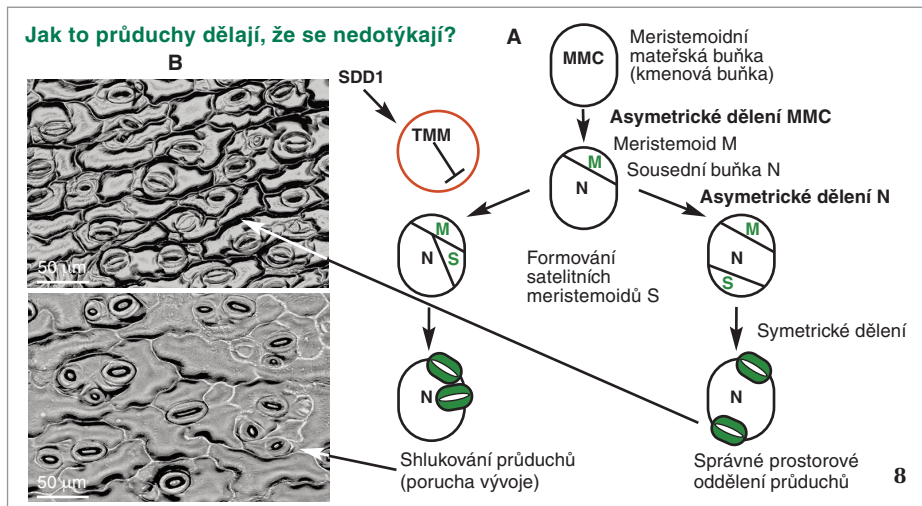
3 Účinnost využití vody rostlinami a její změny během časné kolonizace souše a vývoje suchozemské vegetace. Černá plná kolečka představují údaje získané analýzou izotopů uhlíku v půdní organické hmotě, prázdná kolečka jsou výsledkem modelu pro válcovitý (osový) typ listu z časného devonu a čtverečky pro ploché (laminární) typ listu z časného karbonu. Podle: D. J. Beerling a kol. (Nature 2001, 410: 352–354)

4 Relativní změny v počtu průduchů na 1  $\text{mm}^2$  plochy spodní strany listu u 6 druhů dřevin. Listy stromů rostoucích v Anglii a odebrané v roce udaném na vodorovné ose byly uchovány v herbářích botanického oddělení univerzity v Cambridge a hustota průduchů na nich stanovena v r. 1987. Datované změny atmosférické koncentrace  $\text{CO}_2$  (osa dole) jsou výsledkem analýz bublin vzduchu uzavřeného v ledovcích. Regresní přímka ukazuje, že se hustota průduchů snížila za uplynulých 200 let o 40 %. Současně (do r. 1987) vzrostla atmosférická koncentrace  $\text{CO}_2$  o cca 60  $\mu\text{mol/mol}$ . Podle: F. I. Woodward (Nature 1987, 327: 617–618)

5 Změny hustoty průduchů na listech břízy bělokore (*Betula pendula*) ve vztahu ke zvyšování atmosférické koncentrace  $\text{CO}_2$  v letech 1952–95. Hustota průduchů se hodnotila na zbytcích listů uchovaných v rašelinných depozitech v rezervaci v jižním Holandsku. Časové údaje o koncentraci  $\text{CO}_2$  pocházejí z měření na Mauna Loa, Hawaii. Body a úsečky ukazují průměry a standardní odchylky z měření 7 plošek na jednom listu. Data podle: F. Wagner (1998)

6 a 7 Průduchový aparát břechtanu *Hedera helix*, resp. jeho kutikulou tvořené povrchy. Jeden průduch je tvořen v základě dvěma specializovanými svěracími buňkami v pokožce a pórem mezi nimi. Součástí aparátu je i dutina pod průduchem uvnitř listu, která je spojena s mezibuněčnými prostory. Změnou hydraulického tlaku svěrací buňky mění svůj tvar, a tím i šířku póru. Ostatní pokožkové buňky kolem svěracích buněk, dlaždicové nebo podpůrné buňky, mají jiný tvar i vnitřní stavbu – jsou pevně spojeny sousedními buněčnými stěnami a pokryty pro plyny téměř nepropustnou kutikulou. Obr. 6: Téměř uzavřený pór z vnějšího povrchu listu (v ose tmavé elipsy, světlé okolí jsou vnější lišty kutikuly) Obr. 7: Pohled na stejný aparát z fyziologicky vnitřní strany listu. Snímky ze skenovacího elektronového mikroskopu (SEM) J. Šantrůček a kol. (2004)

8 Otisk pokožky spodní strany děložního listu řeřichy *Lepidium sativum*. Vývoj



průduchů probíhal obvyklým řízeným způsobem, takže se průduchy nedotýkají (nahore); regulace při dělení pokožkových buněk byla narušena, průduchy se tvoří náhodně, tedy i ve skupinách – klastrech (dole). Snímky M. Šimkové, orig. všech grafů J. Šantrůček

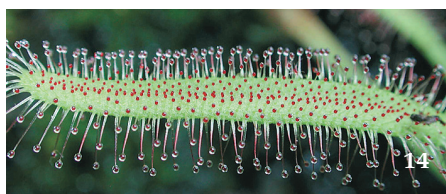
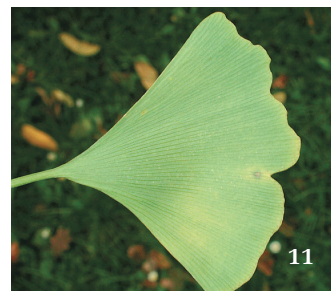
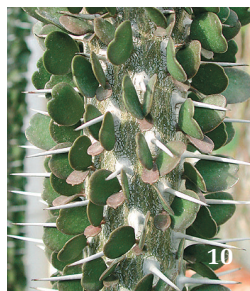
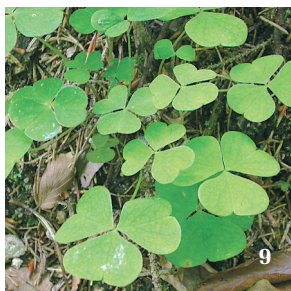
**9–15** Tvarová rozmanitost laminárních čepelí listů: 9 – šťavel kyselý (*Oxalis acetosella*), 10 – *Alluaudia* sp., 11 – jinan dvoulaločný (*Ginkgo biloba*), 12 – mučenka (*Passiflora* sp.), 13 – *Phegopteris conectilis*, 14 – rosnatka kapská (*Drosera capensis*), 15 – viktorie královská (*Victoria amazonica*). Snímky M. Štecha (9–15)

ukázalo 0,6% snížení hustoty průduchů na každý 1  $\mu\text{mol/mol}$  zvýšené atmosférické koncentrace  $\text{CO}_2$  (obr. 5).

Zdá se být prokázáno, že hustota průduchů je relativně spolehlivým svědectvím o spalování fosilních paliv a kácení tropických lesů, o antropogenních změnách koncentrace  $\text{CO}_2$ . Bezděčně tak měníme anatomii a morfologii listu rostliny a spolu s tím i její schopnost získávat uhlík z atmosféry a cenu, za jakou jej získává v termínech účinnosti využití vody. Co však způsobí, že místo dvou z 20 pokožkových buněk se jich „rozhodne“ být průduchovými třeba 6? Jak do tohoto procesu zasahuje změna atmosférické koncentrace  $\text{CO}_2$ ? To jsou otázky, na které se v posledním desetiletí intenzivně hledá odpověď – k naší současné znalosti podstatně přispěly metody molekulární a buněčné biologie. Jak tedy buňka pokožky vystavená vzduchu „pozná“, že má být průduchová?

### Rozhovory přes buněčnou membránu

Průduchové (svěrací) buňky jsou bránou rostlin do okolního atmosférického světa. Až na vzácné výjimky, jako jsou gametofyt mechorostů a jätrovek, a některé druhy kapradin a kvetoucích rostlin rostoucích přisedle na zaplavovaných březích oligotrofních jezer nebo parazitických rostlin, jsou asimilační orgány všech suchozemských rostlin osazeny průduchy. Z pohledu primární produkce biomasy na souši téměř neexistuje organický uhlík, který by před fotosyntetickou asimilací neprošel průduchy. Proto neudivuje, že o množství průduchů (jejich hustotě na ploše) spolupřihoduje koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře, že při 10–15 $\times$  vyšší koncentraci  $\text{CO}_2$  v siluru byla četnost průduchů méně než desetinová proti současné. Přístup  $\text{CO}_2$  do rostliny je, kromě hustoty průduchů a gradientu koncentrace, který určuje rychlost difuze, dán také velikostí průduchového póru a rozmístěním průduchů po pokožce. U jednoděložných rostlin jsou průduchy rozmístěny v řadách rovnoběžných s vodivými svazky listu (cévami). V dané řadě mají průduchy rozestupy, jsou mezi nimi pokožkové buňky. U dvouděložných rostlin nepozorujeme žádnou podobnou pravidelnost. Přesto nejsou průduchy rozmístěny náhodně. Kdyby byly, jistě by se stávalo, že budou dva průduchy sousedit, že budou těsně vedle sebe. Tak to ale téměř nikdy není! Platí pravidlo minimálně jedné oddělovací buňky (one cell spacing rule). Buňky pokožky se vyvíjejí z nedospělých pokožkových (protodermálních) buněk. V určité fázi vývoje z nich budou



buď dlaždicovitě buňky, nebo svěrací buňky průduchu nebo trichomy („chlupy“ nebo žlázky na listu).

Jak si protodermální buňka „vybere“ svůj osud? Jak „ví, čím bude“, až vyroste? Detaily dosud neznáme – intenzivně se zkoumají. Dokážeme popsat cestu a typy buněčného dělení, které koneckonců vede k dvojici svěracích buněk. Víme, že poslednímu symetrickému dělení mateřské průduchové buňky ve dvě svěrací předchází jedno nebo opakované asymetrické dělení kmenové buňky zvané meristemoidní mateřská buňka (obr. 8A). Nesymetrickým dělením vznikne malá (v plošném pohledu zhruba trojúhelníkovitá) buňka – meristemoid – která se buď dál dělí nesymetricky v případě, že sousedí s už vyvinutým průduchem či mateřskou průduchovou buňkou, nebo se z ní stane přímo mateřská průduchová buňka. Velká buňka vzniklá nesymetrickým dělením jako partner meristemoidu se stane dlaždicovou. Nesymetrickým dělením se tedy budoucí průduch jakoby „otočí zády“ k už existujícímu nebo budoucímu průduchu. Těmi „zády“ je velká budoucí dlaždicová pokožková buňka (N).

Proč jsou průduchy rozsazeny a nejsou ve shlucích? Jaký mechanismus iniciuje nesymetrické dělení kmenové meristemoidní mateřské buňky? Myslíme si, že první otázku dokážeme zodpovědět pomocí fyzikálních zákonů difuze. Lze ukázat, že mnoha malými pravidelně rozmístěnými otvory se difuzí přenesou více hmoty (vypaří více vody, projde více  $\text{CO}_2$ ) než jedním velkým nebo několika velkými o stejné úhrnné ploše. Důvody se uvádějí dva – průduchy si difuzně nepřekážejí a velké otvory vyžadují velké svěrací buňky, což znamená i větší hloubku průduchového póru, tedy delší dráhu difuze.

Druhá otázka není do detailů zodpovězena a intenzivně se na ní pracuje. Podarilo se získat mutanty huseničku rolního (*Arabidopsis thaliana*) s poruchou pravidla jedné oddělovací buňky. Díky tomu se ukázalo, že existují geny, jejichž proteinové produkty dohlížejí na zachování pravidla. Např. gen *TMM* (Too Many Mouth), jehož vyřazení se projeví tvorbou shluků průduchů (obr. 8B, dole), *SDD1* (Stomata Density and Distribution) – pravděpodobně kináza, jejíž mutace vede ke zvýšení procenta epidermálních buněk, které jsou průduchové, *FLP* (Four Lips), jehož mutace způsobí opakované dělení mateřské průduchové buňky a projeví se dvěma dvojicemi svěracích buněk vedle sebe, *HIC* (High Carbon Dioxide) zvyšující hustotu průduchů v reakci na sníženou koncentraci  $\text{CO}_2$  ve vnějším prostředí atd. Tyto geny jsou součástí přenosu informace o okolí listu (jaká je koncentrace  $\text{CO}_2$ ?) a buňky (není v sousedství průduchová?). Informaci uvnitř buňky přenášejí, signál zesilují nebo zeslabují a spouštějí aparát, který řídí průběh dělení (četnost a polohovou specificitu, tj. zda k dělení dojde a v kterém místě dělící se buňky se začne vytvářet přehrádka).

Jak je vidět, správné rozmístění průduchů v množství odpovídajícím okolnímu prostředí rostliny je věc přenosu informace z atmosféry, komunikace mezi buňkami epidermis a s jádrem uvnitř buňky. Je potřeba ještě dodat, že četnost průduchů na mladých listech je řízena dosud neznámými signály z dospělých listů – tedy informací přenášenou na velkou vzdálenost. Složitost takových mechanismů, jichž se účastní receptorové proteiny, fytohormony (gibereliny a auxin), kaskády kináz, cytoskelet aj., je jistě obrovská. Jejich rozluštění ale s trochou nadsázky může změnit svět – věrme, že k lepšímu.