

Fotosyntéza u ponořených vodních rostlin

II. Biochemické a anatomické adaptace a výměna plynů

Lubomír Adamec

Autor věnuje honorář Nadaci Živa

U ponořených vodních rostlin ve stojatých vodách bývá anorganický uhlík vzhledem ke své nízké dostupnosti živinou limitující fotosyntézu a růst (Živa 2003, 1: 12–14). Proto ponořené rostliny během své evoluce vyvíjely různé adaptační mechanismy, jak toto omezení překonat. Vedle již zmiňovaného fotosyntetického využívání hydrogenuhličitanového iontu (HCO_3^-) jako nejdůležitější a nejčastější fyziologické adaptace existují u ponořených rostlin i biochemické, anatomické a morfologické adaptace, které optimalizují příjem uhlíku.

Biochemické adaptace

Jak jsme uvedli v předchozím díle, přijatý CO_2 (ať ve formě CO_2 nebo HCO_3^-) je u většiny ponořených rostlin fixován klasickou C3 cestou, stejně jako u většiny suchozemských rostlin mírného klimatu, kdy z okolního prostředí přijímaný CO_2 je v první fázi vázán pomocí enzymu Rubisco na tříuhlíkatý 3-fosfoglycerát.

Nejméně 25 let se však vedou dohady o vyšších ponořených rostlinách, zda mají také C4 typ fotosyntézy. Biochemicky tento typ představuje primární fixaci CO_2 na fosfoenolpyruvát (PEP) za účasti enzymu fosfoenolpyruvátcarboxylázy (PEPC) a za vzniku čtyřuhlíkatých organických kyselin (oxalacetátu, malátu, aspartátu). Tato primární fixace HCO_3^- probíhá s vysokou afinitou a nezávisle na koncentraci O_2 v cytosolu mezofylových buněk listu, z nichž se čtyřuhlíkaté kyseliny dostávají plazmodermatou do buněk pochev cévních svazků. Zde se dekarboxylací uvolňuje CO_2 , který je v chloroplastech fixován enzymem ribulóza-1,5-bisfosfátcarboxylázou-oxigenázou (Rubisco) v Calvinově cyklu jako u typických C3 rostlin. Dekarboxylací čtyřuhlíkatých kyselin vzniká v chloroplastech poměrně vysoká koncentrace CO_2 , čímž dochází k útlumu oxygenázové reakce tohoto klíčového enzymu (fotorespirace) ve prospěch fixace CO_2 . Ponořené rostliny využívající efektivně HCO_3^- jeví totiž některé typické znaky pozemních C4 rostlin, např. srovnatelně nízkou kompenzační koncentraci CO_2 , nízkou fotorespiraci představující jen asi 2 % rychlosti čisté fotosyntézy a slabou inhibici fotosyntézy atmosférickou koncentrací O_2 (jen 5–15 %). C4 typ fixace CO_2 byl zjištěn v listech asi u tisíce druhů spíše světlo- a teplomilných pozemních rostlin z mnoha čeledí rostoucích spíše v subaridním klimatu.

Z mnoha druhů sledovaných ponořených rostlin byly nalezeny částečné anatomické znaky C4 fotosyntézy pouze u rdestu dlouholistého (*Potamogeton praelongus*), avšak biochemické znaky nebyly potvrzeny. U některých ponořených rostlin sice probíhá podstatná primární fixace CO_2 za vzniku čtyřuhlíkatých kyselin, avšak ty jsou spíše konečným produktem než meziproduktem fotosyntézy. Zatím jedinou známou ponořenou rostlinou, u níž s mírnou obměnou probíhá C4 fotosyntéza, je vodňankovitá rostlina *Hydrilla verticillata* kosmopolitně rozšíře-

ná v subtropích. Vzhledem ke svému tenkému, fotosynteticky polárním listům skládajícím se ze dvou vrstev buněk (Živa 2003, 1: 12–14), nemá vyvinutou věncitou stavbu pochev cévních svazků a procesy primární a sekundární fixace CO_2 nejsou od sebe prostorově odděleny jako u typických C4 rostlin. Čtyřuhlíkaté kyseliny proto vznikají, jsou dekarboxylovány a uvolněný CO_2 je druhotně fixován ve stejných buňkách. C4 fotosyntéza u tohoto druhu má výrazné sezónní charakter a je možné ji navodit zejména nedostatkem volného CO_2 (CO_2^*) ve vodě: V zimě při vyšší koncentraci CO_2^* a nižší teplotě má typickou C3 fotosyntézu, kdežto v létě v hustých porostech při vyšší teplotě a vysoké koncentraci O_2 při nedostatku CO_2^* se indukuje C4 fotosyntéza, která umožňuje udržet i za daných nepříznivých podmínek vysokou rychlost fotosyntézy a růstu. *H. verticillata* však navíc při obou stavech fotosyntézy účinně využívá HCO_3^- mechanismem fotosyntézy polárních listů. Tato kombinace dvou účinných fotosyntetických adaptací je zřejmě příčinou širokého kosmopolitního rozšíření tohoto druhu.

U některých mořských řas (chalu) probíhá C4 fotosyntéza s větší obměnou. Primární fixaci CO_2 za vzniku čtyřuhlíkatých kyselin i jejich následnou dekarboxylaci v těchto buňkách zajišťuje stejný enzym fosfoenolpyruvátcarboxyláza.

Ponořené či obojživelné rostliny šídlatky (*Isoetes*) pobřežnice jednokvětá (*Littorella uniflora*) a severoevropské druhy lobelka vodní (*Lobelia dortmanna*) a *Subularia aquatica* rostou typicky v měkkých velmi čistých oligotrofních stojatých vodách s velmi nízkou koncentrací HCO_3^- i CO_2 , vyznačují se pomalým růstem a jsou schopny přijímat pouze CO_2^* . Nacházíme u nich výrazné biochemické i anatomické adaptace fotosyntézy. Společným znakem této zvláštní ekofyziologické skupiny tzv. izoetidů jsou přízemní růžice krátkých a úzkých listů, velký podíl kořenů (běžně 50 % z celkové biomasy) a výrazně vyvinuté vzdušné prostory v listech i v kořenech. Začátkem 80. let byla u této skupiny rostlin překvapivě prokázána biochemická adaptace fotosyntézy k nedostatku CO_2^* v podobě metabolismu kyselin u tlusticovitých CAM, která se jinak běžně vyskytuje u sukulentních rostlin jako adaptace k nedostatku vody. Podstatou CAM u sukulentních rostlin je časové oddělení procesů primární a sekundární fixace CO_2 , ale biochemicky CAM při-

pomíná C4 schéma: V noci jsou průduchy otevřené, rostlina přijímá CO_2 a fixuje ho pomocí PEPc za vzniku čtyřuhlíkatých kyselin (malátu), které jsou ukládány do vakuol listových buněk. Ve dne při zavřených průduších (rostlina šetří vodu) je dekarboxylací těchto kyselin v cytosolu uvolňován CO_2 , který je fixován C3 cestou (Rubisco) v chloroplastech. U izoetidů se tímto způsobem jako adaptace k nedostatku uhlíku v okolní vodě fixuje 30–90 % přijatého uhlíku. CAM fotosyntéza je u nich indukována dlouhodobým ponořením a nedostatkem CO_2^* ve vodě. Pokud izoetidy rostou jako vynořené rostliny, chovají se jako C3 rostliny s průduchy a CAM není vyvinut.

Za určitou biochemickou adaptaci fotosyntézy u ponořených rostlin přijímajících pouze CO_2^* je možno považovat jejich vyšší afinitu k CO_2^* ve srovnání s druhy využívajícími i HCO_3^- .

Anatomické a morfologické adaptace u CAM ponořených rostlin

Biochemická adaptace CAM u izoetidů těsně navazuje na nápadnou anatomickou adaptaci, jejíž podstatou jsou rozsáhlé vzdušné kanálky v listech a kořenech s objemem tvořícím až polovinu orgánů (viz obr.). V kořenech je obvykle v prostoru středního válce vytvořena jedna velká centrální dutina, takže vlastní pletiva jsou vytlačena asymetricky na okraj k primární kůře. Smyslem této adaptace je získávat CO_2^* bohatě vyvinutými kořeny ze sedimentu. V sedimentech oligotrofních vod jako stanovišť izoetidů může být koncentrace CO_2^* vyšší až o dva řády než ve vodě. CO_2 difunduje trvale podle koncentračního spádu ze sedimentu do kořenů a v plynné fázi se dostává vzdušnými kanálky až do listů, kde je fixován CAM mechanismem. Podíl takto získaného CO_2 na celkovém příjmu uhlíku bývá u ponořených izoetidů 40–90 %. Aby u izoetidů nedocházelo ve dne k úniku uvolněného CO_2^* difuzí z listu do vody, jsou jejich ponořené listy bez průduchů kryty funkční kutikulou. Kořenový příjem CO_2 ze sedimentů má význam pro fotosyntézu i u jiných druhů obojživelných rostlin bez CAM metabolismu, pokud rostou ponořené (např. šitina cibulkatá — *Juncus bulbosus*, bahnička jehlovitá — *Eleocharis acicularis*, úporý — *Elatine*, blatěnka vodní — *Limosella aquatica* a semenáčky žabníkovicích — *Alismataceae* a zevarovitých — *Sparganiaceae*). Většina jiných ponořených druhů přijímá kořeny jen méně než 2 % uhlíku.

Také jako morfologickou adaptaci k nedostatku CO_2^* ve vodě vytvářejí některé ponořené rostliny listy plovoucí na hladině nebo vynořené z vody (např. rdesty — *Potamogeton*, hvězdoše — *Callitriche*, lukušňiky — *Ranunculus* aj.). Tyto vzdušné listy mají bohatě vytvořené průduchy a slouží rostlině jako nízkoodporové spojení s atmosférou zabezpečující výměnu CO_2 a O_2 .

Vnitřní atmosféra ponořených rostlin — složení a funkce

Důležitou funkci ve fotosyntéze, dýchání a výměně plynů u ponořených rostlin hraje jejich vnitřní plynná atmosféra, která je na rozdíl od pozemních i částečně vynořených rostlin zcela oddělená od vzdušné

Tab. Tlak, koncentrace kyslíku (O_2) a metanu (CH_4) ve vzdušných prostorách ponořené rostliny stolítku *Myriophyllum heterophyllum* ráno (7-9 h) a odpoledne (16-18 h) na přírodním stanovišti. Měření byla prováděna v horní a dolní části ponořených (PO) nekvetoucích stonků dlouhých asi 1 m a na vynořených (VY) květních klasích v rámci těchto jedinců. Atmosférický tlak odpovídá 101,3 kPa. Upraveno podle Schuetteové a Kluga (1995)

Prýt	Čas měření	Tlak [kPa]	Koncentrace O_2 [%]			Koncentrace CH_4 [%]		
			klas	h. stoněk	d. stoněk	klas	h. stoněk	d. stoněk
PO	Ráno	101,7	-	19,4	18,9	-	0,08	0,06
PO	Odpo.	105,6	-	23,1	22,5	-	0,02	0,03
VY	Ráno	101,3	20,8	19,1	18,2	0,07	0,11	0,18
VY	Odpo.	101,3	22,3	22,2	21,0	0,11	0,22	0,44

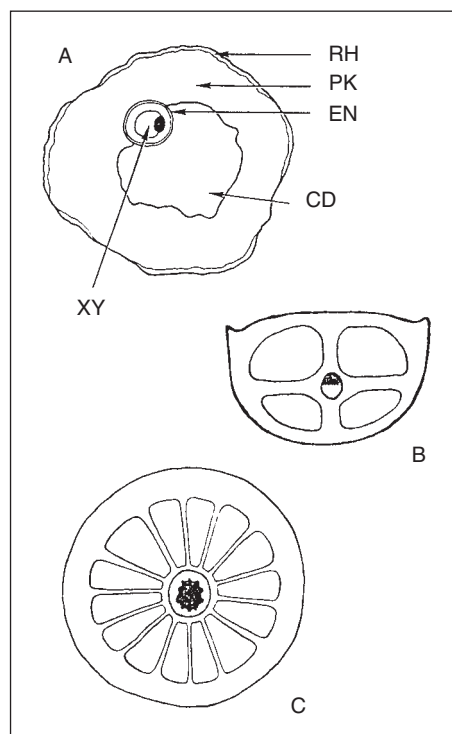
atmosféry. Již zmiňovaný vysoký difuzní odpor pro plyny v nehybné vrstvě vody na celém povrchu rostliny vytváří zejména ve stojatých vodách podmínky pro výrazně odlišné složení vnitřní atmosféry od okolního roztoku a spolu s vysokou vodivostí vzdušných prostor i řadu ekofyziologických zvláštností a funkcí. Vzdušné prostory u ponořených rostlin zahrnují drobné intercelulární i objemné a rozvětvené vzdušné dutiny a kanálky, které procházejí stonky a kořeny (viz obr.). V listech většiny ponořených rostlin, vyjma druhů s páskovitými listy vyrůstajícími z bázi kořenů (např. zakruticha — *Vallisneria*), je poměrně malý objem vzdušných prostorů (10-15 %), kdežto ve stoncích a kořenech činí jejich podíl 20 až 40 % (např. rdesty — *Potamogeton*). Názory na význam a funkci vzdušných prostorů se ustálily až v posledních 20 letech. Soudí se, že vedle udržování svislé polohy prýtů při nepřítomnosti mechanických pletiv mají význam při fotosyntetické reflexi (recyklaci) CO_2 a zásobení kořenů kyslíkem.

Příznačným rysem fotosyntetické výměny CO_2 v listech pozemních rostlin na světle je únik velké většiny CO_2 uvolňovaného při mitochondriálním dýchání a fotorespiraci průduchy do atmosféry a jen nepatrný podíl CO_2 je znovu fixován. CO_2 uvolněný v listech ponořených rostlin nemůže díky vysokému odporu nehybné vrstvy tak snadno uniknout do okolního roztoku a přechází do vzdušných prostor, z nichž je v relativně větší míře než u pozemních

rostlin refluxován. Podíl reflexe CO_2 závisí výrazně na anatomii listů a činil 15 % rychlosti fotosyntézy u doušky kanadské (*Elo-dea canadensis*) s velmi tenkými listy a jemnými intercelulárami, 30-40 % u řečanky *Nitella flexilis*, ale 50-70 % u ponořených izoetidů. Vzdušné prostory v listech ponořených rostlin tedy představují významnou fotosyntetickou adaptaci, která omezuje ztráty CO_2 uvolňovaného fyziologicky anebo ze sedimentu (u izoetidů).

Už nejméně 200 let je známo, že ponořené rostliny uvolňují na světlo ze svých odrážnutých prýtů bublinky O_2 , které se před mnoha lety využívaly i k jednoduchému orientačnímu stanovení rychlosti fotosyntézy. Díky fotosyntetické produkci O_2 , jeho špatné rozpustnosti ve vodě a přítomnosti nehybné vrstvy na listech dochází

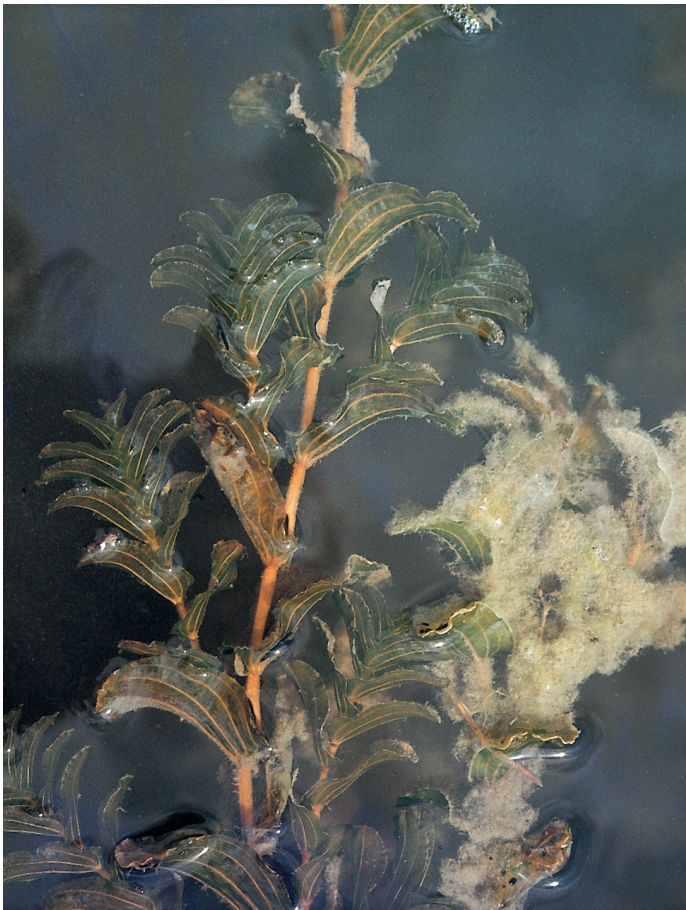
Schematizované příčné řezy orgány ponořených rostlin (vlevo). A — kořen ponořené CAM rostliny šidlatky jezerní (Isoetes lacustris) s velkou centrální vzdušnou dutinou; RH — rhizodermis, PK — primární kůra, EN — endodermis, CD — centrální dutina, XY — xylém v cévním svazku; B — ponořený list šidlatky jezerní se čtyřmi vzdušnými kanálky; C — stoněk stolítku klasnatého (Myriophyllum spicatum) s paprscitě uspořádanými vzdušnými kanálky, uprostřed černé xylém cévního svazku. Orig. L. Adamec, upraveno podle Sculthorpea (1967) ♦ Kriticky ohořelá ponořená řečanka menší (Najas minor) účinně využívá HCO_3^- celým povrchem listů (vpravo). Foto Š. Husák



v prýtech ponořených rostlin v přirozených podmínkách k výrazným denním výkyvům ve složení vnitřní atmosféry (viz tab.). O_2 produkovaný v prýtech ve stojaté vodě totiž přechází přednostně do plynné fáze do vnitřní atmosféry. Ráno je koncentrace O_2 (dále $[O_2]$) v prýtech ve stojaté vodě ještě nižší než ve vzduchu (kde činí 21 %), ale už brzy po východu slunce a celé dopoledne se rychle zvyšuje a výrazně předbíhá koncentraci O_2 rozpuštěného v okolní vodě na stanovišti, která vzrůstá jen pomalu. Odpoledne bývá $[O_2]$ ve vnitřní atmosféře maximální a je už srovnatelná s vysokou $[O_2]$ v okolní vodě. Rostliny využívající efektivně HCO_3^- dosahují vyšších odpoledních koncentrací O_2 v prýtech (v přírodě dosahují 40-46 %) než pouzí příjemci volného CO_2^* . Proto v případě bublinek plynu uvolňovaných z ponořených rostlin by se mělo hovořit správně o plynu „obohaceném O_2 “ než o kyslíku. Vedle stop CH_4 (viz tab.) a CO_2 tvoří vždy podstatný zbytek plynu ve vnitřní atmosféře dusík, který rozpuštěný v okolním prostředí i v pletivech rostliny difunduje podle svého koncentračního spádu do vnitřní atmosféry přesycené O_2 , a tak neustále snižuje koncentraci O_2 na úroveň v okolním roztoku. Koncentrace O_2 v prýtech ponořených rostlin ve stojaté vodě klesá ve tmě vlivem dýchání rychleji než v okolní vodě a k ránu může stejně jako v kořenech dosahovat jen 2-3 %. V prýtech ponořených rostlin i jen v mírně tekoucích vodách je $[O_2]$ ve vnitřní atmosféře po celý den více-méně v rovnováze s okolní vodou.

Pozoruhodným důsledkem uvolňování a spotřeby O_2 při fotosyntéze a dýchání u ponořených rostlin jsou výrazné denní změny tlaku jejich vnitřní atmosféry. Na světle v nemíchané vodě mohou nepoškozené ponořené rostliny udržovat přetlak 3 až 25 kPa, kdežto ve tmě nastává podtlak 5 až 10 kPa. V míchaném prostředí tyto hodnoty klesnou na 50-90 %. Jakmile dojde k poškození rostliny, tlaky se snižují téměř k nule. Když ponořené druhy vytvářejí kontakt s atmosférou v podobě vzplývavých listů nebo vynořených květních klasů s průduchy, jsou denní změny tlaku téměř nulové (viz tab.). Ve striktně ponořených prýtech takových rostlin vzniká ve dne mírný přetlak. Kyslíkem obohacený plyn přes spojitě vzdušné prostory prochází oddenky, vystupuje do prýtů, které mají kontakt s atmosférou přes květy nebo listy, a uniká do atmosféry.

Hlavní význam vzdušných prostor u ponořených rostlin tkví v trvalém zásobování kořenů O_2 . Vzdušné prostory však nejsou dlouhodobou zásobárnou O_2 (zde přítomný veškerý O_2 se prodýchá asi za 1 hod). Proto O_2 potřebný k dýchání kořenů do nich musí stále difundovat z nadzemních částí prýtů. U modelové rostliny doušky hustolisté (*Egeria densa*), kterou znají dobře akvaristé, byl v laboratoři zjištěn na světle asi 5× vyšší tok O_2 přes kořeny do okolního roztoku bez O_2 než ve tmě a byl také prokázán snížený tok O_2 při zastínění dolní části prýtů. Vzdušné prostory u ponořených rostlin (viz obr.) spojující listy s kořeny vytvářejí v rostlině spojitý systém a mají natolik nízký hydraulický odpor, že se v jednotlivých zakořeněných prýtech neudrží trvale ani malý gradient tlaku. Proto se soudí, že hlavním mechanismem transportu O_2 z prýtů do kořenů ponořených rostlin je prostá difuze O_2 v plynné



Striktně ponořený druh rdest prorostlý (*Potamogeton perfoliatus*) s polárními listy adaptovanými na využívání HCO_3^- , které jsou částečně obaleny vláknitými řasami (nahoře vlevo). Foto J. Lukavský ♦ Dole vlevo obojživelná rostlina lakušník vodní (*Ranunculus aquatilis*) vytváří ponořené úkrojkovité listy využívající HCO_3^- pro fotosyntézu a plovoucí listy s průduchy, jimiž přijímá vzdušný CO_2 . Foto J. Lukavský

výrazně klesá $[\text{O}_2]$ v prýtech ponořených rostlin, je přísun O_2 do kořenů závislý na $[\text{O}_2]$ v okolní vodě.

Jak bylo ukázáno, rozsáhlé vzdušné prostory v prýtech ponořených rostlin mají velkou kapacitu pro difuzní transport O_2 , ale přesto mají zároveň účinnou obranu proti vniknutí vody do nich. U doušky hustolisté se široké hydrofilní vzdušné kanálky v internodiích stonků střídají s úzkými hydrofobními skulinami v prepážkách nodů (průměr asi 3,5 μm). Na světle dochází ke vniknutí vody do vzdušných kanálků v odřezaných stoncích až při tlaku vyšším než 29 kPa, kdežto nejméně 68 kPa (tj. tlak sloupce vody 6,8 m) je třeba k průtoku vody nodálními prepážkami. Prepážky v nonech tedy fungují jako ventily proti zaplavení stonků, ale přitom nebrání difuzní výměně plynů. Zjištěná kri-

tická hodnota tlaku pro zaplavení vnitřní atmosféry stonku zřejmě odráží ekologické možnosti pro růst vyšších rostlin v hluboké vodě. Cévnaté ponořené rostliny (tj. se vzdušnými prostory) ve sladkých vodách rostou jen do hloubky přibližně 10 m, kdežto rostliny bez vzdušných prostor (paroznatky, vláknité řasy, mechy) až do 40 m.

Obojživelná rostlina žebratka bahenní (*Hottonia palustris*) přijímá jen volný CO_2 (nahoře vpravo). Foto J. Lukavský ♦ Kriticky ohrožená obojživelná rostlina pobřežnice jednokvětá (*Littorella uniflora*) v záchranné kultuře v Botanickém ústavu v Třeboni jako příklad izoetidu (dole). Její pozemní forma má C3 typ fotosyntézy, kdežto ponořená forma má CAM metabolismus a získává podstatné množství CO_2 difúzí ze sedimentů přes kořeny. Foto Š. Husák