

Škola doktorských studií v biologických vědách

Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Fotosyntéza, produkce a růst rostlin při časově proměnné ozářenosti

Disertační práce

RNDr. Jiří Kubásek

Školitel: Doc. Ing. Jiří Šantrůček, CSc., PřF JU a ÚMBR AVČR

České Budějovice 2014

Tato práce by měla být citována jako:

Kubásek, J, 2014: Fotosyntézy, produkce a růst rostlin při časově proměnné ozáření (Photosynthesis, production and growth of plants under temporal light heterogeneity). Ph.D. Thesis, in Czech. Ph.D. Series, No. 8. University of South Bohemia, Faculty of Science, School of Doctoral Studies in Biological Sciences, České Budějovice, Czech Republic, 86 pp.

■ **Anotace**

V této disertační práci se experimentálně zabývám vlivem dynamické ozáření (i) na fotosyntézu, růst a netěsnost pochev cévních svazků C_4 rostlin a (ii) na fotosyntézu mechorostů. Součástí práce je literární přehled postihující obecnější aspekty vztahu dynamické ozáření a fyziologických a produkčních procesů rostlin.

■ **Annotation**

In this Ph.D. thesis I am dealing with the effect of dynamic irradiance on (i) photosynthesis, growth and bundle sheath leakiness (for CO_2) of C_4 plants and (ii) bryophyte photosynthesis. Part of this thesis is literature review on broader aspects of the dynamic light effects on photosynthetic and growth processes in plants.

■ Prohlášení

Prohlašuji, že svoji disertační práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své disertační práce, a to v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Brně, 25.5. 2014

.....

Jiří Kubásek

Tato práce vznikla ve spolupráci Přírodovědecké fakulty Jihočeské University v Českých Budějovicích a Ústavu molekulární biologie rostlin AVČR v Českých.



Přírodovědecká
fakulta
Faculty
of Science



■ Finanční podpora

Práce vznikla s podporou grantů Grantové agentury Akademie věd České republiky IAA601410505 a grantů Grantové agentury ČR 206/08/0787 a P501/12/1261

■ Poděkování & Věnování

Rád bych na tomto místě poděkoval především svému školiteli, doc. Jiřímu Šantrůčkovi za vedení práce, pomoc při dokončování rukopisů článků a téměř bezmeznou trpělivost, kterou v případě mého „nestandardního studia“ prokázal. Můj dík patří i všem kolegům z CzechGlobe, jmenovitě doc. Otmaru Urbanovi za odbornou spolupráci a Ing. Kateřině Novotné za jazykové korektury. Dr. Tomáš Hájek a prof. Janice Glime zase přispěli velkým dílem k publikování práce věnující se mechorostům. Můj velký dík patří i mým rodičům, přátelům a láskám, kteří mne osobně podporovali, vedli ke skromnosti a tlumili některé mé nepříznivé povahové vlastnosti.

Tuto práci bych rád věnoval prof. Lubomíru Nátrovi. Pan profesor se mě na její dokončování několikrát dotazoval a souhlasil s jejím oponováním. Díky mé liknavosti se však poslední uvedené již nemůže uskutečnit. Čest jeho lidské i vědecké památce!

■ Seznam publikací a vyjádření o přispění autora:

(řazeno chronologicky):

- I. Kubásek J, Šetlík J, Dwyer S, Šantrůček J. 2007.** Light and growth temperature alter carbon isotope discrimination and estimated bundle sheath leakiness in C₄ grasses and dicots. *Photosynthesis Research* **91**: 47-58. (IF = 3,150).
Jiří Kubásek navrhnul design experimentu, vypěstoval rostliny, provedl ekofyziologická a některá stabilně izotopová měření, vyhodnotil a interpretoval výsledky a ve spolupráci se spoluautory napsal rukopis článku.
- II. Kubásek J, Urban O, Šantrůček J. 2013.** C₄ plants use fluctuating light less efficiently than do C₃ plants: A study of growth, photosynthesis and carbon isotope discrimination. *Physiologia Plantarum* **149**: 528-539. (IF = 3,656).
Jiří Kubásek navrhnul design experimentu, vypěstoval rostliny, provedl ekofyziologická a některá stabilně izotopová měření, vyhodnotil a interpretoval výsledky a ve spolupráci se spoluautory napsal rukopis článku.
- III. Kubásek J, Hájek T, Glime JM. 2014.** Bryophytes exceed tracheophytes in photosynthetic induction rate in response to lightflecks. *Journal of Bryology* **36**: 110-117. (IF=1,351).
Jiří Kubásek prováděl sběr vzorků mechorostů v terénu, navrhoval design laboratorních experimentů, prováděl měření, zpracovával a interpretoval výsledky a ve spolupráci se spoluautory napsal rukopis článku.

■ Obsah

I. LITERÁRNÍ PŘEHLED	3
0. ÚVOD	3
1. SVĚTELNÉ PODMÍNKY ZEMĚ A JEJÍ BIOSFÉRY	5
1.1. Charakteristika světelného klimatu vybraných rostlinných formací	13
2. ÚČINKY DYNAMICKÉ OZÁŘENOSTI NA FOTOSYNTÉZU, RŮST A PRODUKCI ROSTLIN	18
2.1. Rovnovážný aspekt limitace	19
2.2. Kinetický aspekt limitace	22
I/ Komponenty „biofyzikální“	22
II/ Komponenty „biochemické“	23
III/ Komponenty „difusní“	24
2.3. Asimilační náboj	26
2.4. Vliv faktorů prostředí na dynamickou fotosyntézu	30
2.5. Vliv dynamické ozáření na růst a produkci rostlin	31
3. PŘÍZPŮSOBENÍ ROSTLIN K DYNAMICKÉ OZÁŘENOSTI	33
3.2. Kinetické aspekty fotosyntézy	41
1. Dimenze: světelná fotosyntetická indukce	42
2. Dimenze: udržování fotosyntetické indukce při nízké ozáření	46
3. Dimenze: asimilační náboj, postilluminační příjem CO ₂	48
3.3. CAM – všestranný metabolický typ rostlin	49
3.4. Mechorosty – typické rostliny využívající světelné skvrny?	50
3.5. Maladaptace	50
II. EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST	53
4. ČESKÉ SHRNUTÍ (ABSTRAKT) K PRÁCI I.	53
5. ČESKÉ SHRNUTÍ (ABSTRAKT) A ROZŠIŘUJÍCÍ ÚVOD K PRÁCI II.	54
5.1. Proč C ₄ rostliny nerostou v lese	55
5.2. C ₄ metabolismus ve stínu	55
5.3. Biochemie C ₄ metabolismu	56

5.4. Diskoordinace C ₃ a C ₄ cyklů	58
5.5. Úniky CO ₂ z pochev cévních svazků (Φ)	59
6. ČESKÉ SHRnutí (ABSTRAKT) A ROZŠÍŘUJÍCÍ ÚVOD K PRÁCI III.	60
6.1. Jsou mechorosty a lišejníky využitelné sluneční mozaiky tančící podrostem?	61
6.2. Poikilohydrická povaha většiny mechorostů	61
6.3. Využívání dynamické ozáření mechorosty a lišejníky	64
III. ZÁVĚR A PŘEDPOKLÁDANÝ PŘÍNOS PRÁCE PRO OBOR	67
7. SEZNAM CITOVANÉ LITERATURY	68
IV. PŘÍLOHY	86

I. Literární přehled

0. Úvod

Světlo (fotosynteticky aktivní ozáření, PAR) se v přírodě mění velmi rychle a velmi kontrastně. Pravděpodobně žádný jiný faktor prostředí mající pro rostliny charakter zdroje nekolísá tak dramaticky. Časově proměnná (dynamická) ozáření silně ovlivňuje fotosyntézu, růst, vývoj i vývin a rozšíření rostlin na Zemi (Pearcy 1990).

Zakladatelský počín ve výzkumu dynamické fotosyntézy pravděpodobně učinili Osterhout a Haas již v roce 1918. Na základě průběhu změn pH vody, ve které fotosyntetizovala řasa *Ulva lactuca* („mořský salát“) dokázali, že fotosyntéza po skokovém zvýšení ozáření nenabíhá okamžitě, nýbrž potřebuje několik minut k dosažení své nové ustálené rychlosti (Osterhout a Haas 1918). Přestože po druhé světové válce vycházely práce měřící heterogenitu ozáření v rostlinných porostech (Evans 1956), práce studující reakce rostlin na tuto heterogenitu následovaly asi až po 13 letech.

První taková práce z roku 1969 se však dostává do rozporu se zjištěním Osterhouta a Haase. Autoři měřili fotosyntézu celých rostlinek okurky (*Cucumis sativa*) v dynamickém režimu a stálém světle integrálně stejné intenzity. Jejich zjištění jsou překvapivá – rostliny se ukázaly být téměř perfektním integrátorem fotosyntézy při daných ozářeních. Práce tedy popírá význam postupného náběhu fotosyntézy na úhrnnou asimilaci (McCree a Loomis 1969). Tento výsledek byl patrně důsledkem toho, že ozáření se mezi slabou (16 W/m^2) a silnou (220 W/m^2) úrovní měnila s poměrně dlouhou periodou (10^2 – 10^3 s). Pozdější práce toto přesvědčení nesdílejí (právě proto, že světlo se v přírodě často mění rychleji). Zdůrazňují často vliv postupných změn fotosyntézy (a případně dalších procesů souvisejících s úhrnnou asimilací a růstem) a často zanedbávají již zmíněný vliv limitace způsobené tvarem závislosti asimilace a ozáření PAR. Ani jeden extrém není dle mého názoru vhodný, a dále se pokusím popsat a kvantifikovat oba typy limitace.

Přestože z úhlu pohledu této práce lze říci, že téma dynamické fotosyntézy bylo v poslední dekádě 20. století silně studováno (a to zejména při výzkumu tropických deštných lesů), v této oblasti se toho napsalo překvapivě málo. Pokusil jsem se zadat logický textový řetězec, který na **Web of Science** vyhledá relevantní práce. Řetězec zněl:

sunfleck OR lightfleck* OR "dynamic light" AND photosynthesis OR "fluctuating light" AND photosynthesis OR "dynamic photosynthesis" OR "intermittent light" AND photosynthesis*

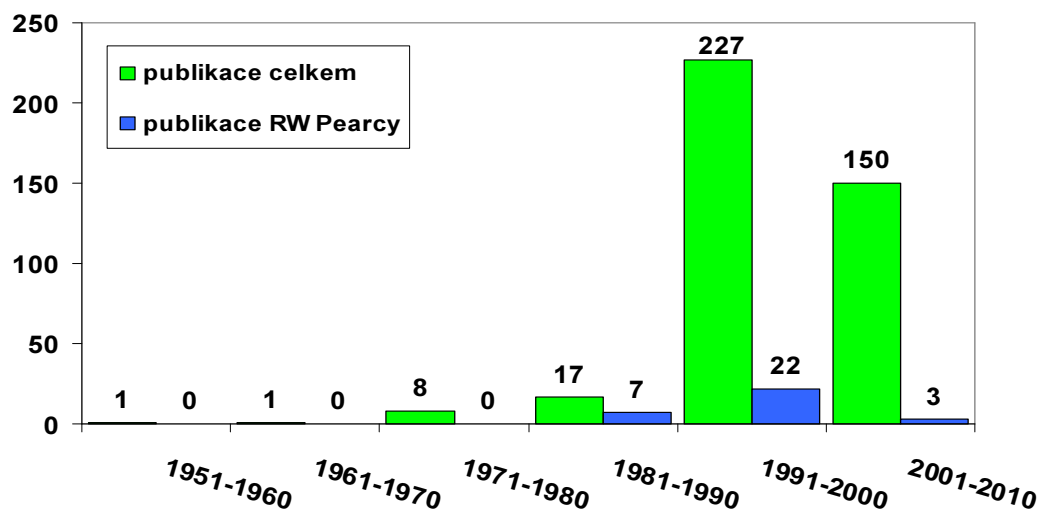
Vyhledávání přineslo něco přes 400 prací. Některé se navíc mého tématu dotýkají jen okrajově. Histogram prací publikovaných v časopisech zastřešených pod portál WoS a rozdělený po dekadách je na obrázku 0.

Zakladatelem výzkumu ekofyziologie fotosyntézy v dynamickém světle je podle mne **Robert W. Pearcy** (taktéž viz obrázek 0). Začal publikovat v roce 1985 a jeho revoluční práce inspirovaly a k dalšímu výzkumu podnítily celou řadu kolegů. Množství prací po roce 1985 (a zejména pak v 90. letech 20. století) si proto dovoluji označit za „**Pearcy’s publication peak**“.

V experimentální části své práce jsem se zabýval vlivem dynamické ozáření na C₄ rostliny a mechorosty. V obou případech jde z pohledu nerovnovážné fotosyntézy o přehlížené (či nedostatečně prozkoumané) systémy, u kterých je navíc odůvodněné předpokládat netypické chování v dynamickém světle, jak bude upřesněno později. Dvě hlavní testované hypotézy byly:

1/ Znevýhodňuje dynamické světlo fotosyntézu a růst C₄ rostlin více, než ekologicky podobných rostlin s (taxonomicky mnohem běžnější) C₃ fotosyntézou?

2/ Mají mechorosty rychlejší fotosyntetickou indukci (náběh asimilace CO₂ po temnostní aklimaci) než průduchy opatřené listy cévnatých rostlin?



Obr. 0. Počet publikací (podle Web of Science, WoS), které se týkají dynamické fotosyntézy v biofyzikálním, biochemickém a ekofyziologickém kontextu. Práce jsou sruženy po desetiletích. Samostatnými (modrými) sloupci jsou pro každou dekádu znázorněny počty prací, jejichž (spolu)autor je Robert W Pearcy. V dekadách 1981–1990 a 1991–2000 byl RW Pearcy nejčastějším autorem. Důležité je zmínit, že až od roku 1991 WoS pravidelně publikuje abstrakty. Starší hodnoty mohou být podhodnoceny, neboť vyhledávání slov z použitého řetězce probíhalo jen podle názvu a klíčových slov publikace.

1. Světelné podmínky Země a její biosféry

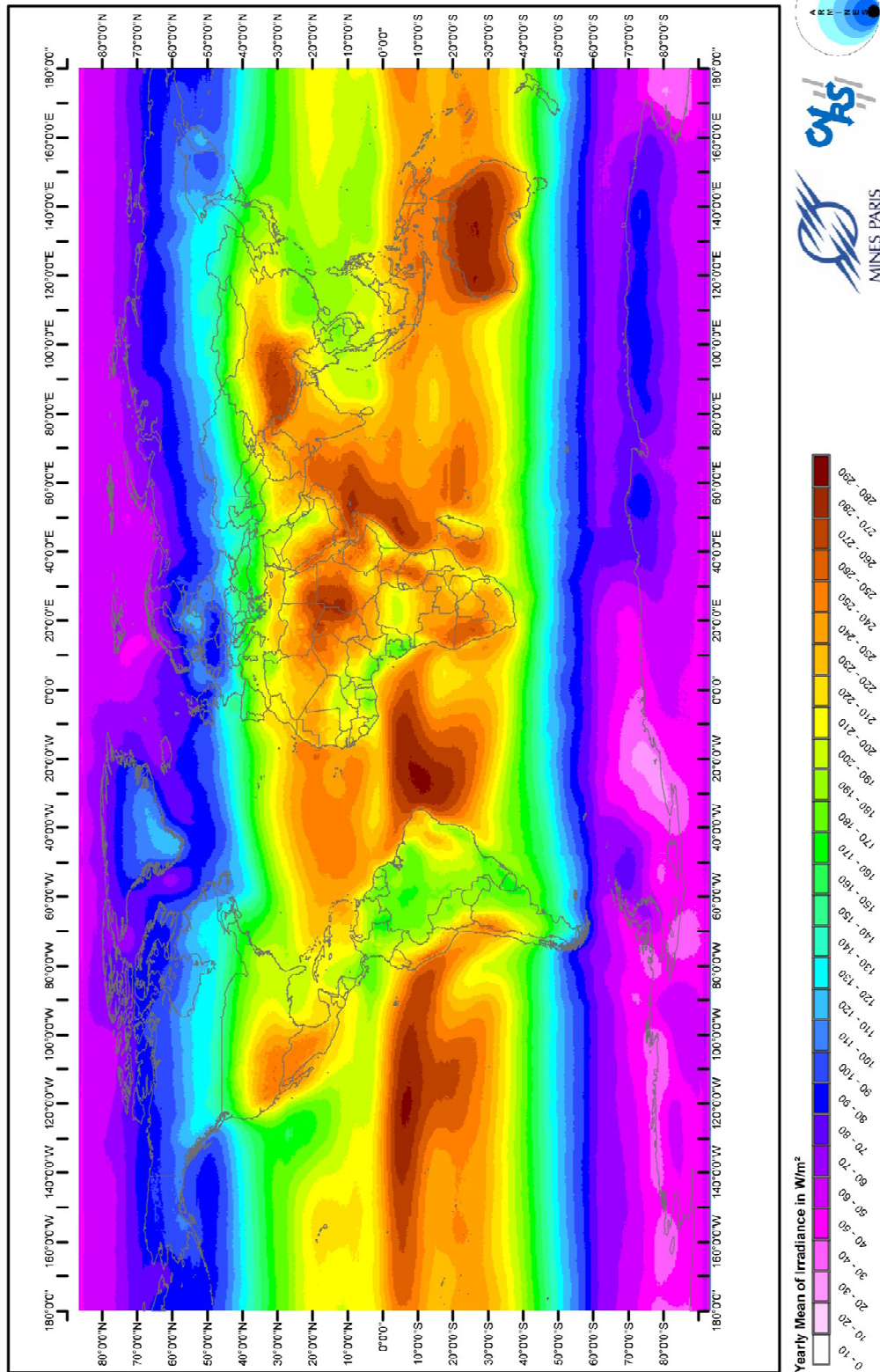
Slunce ozařuje jeden m^2 horního povrchu atmosféry Země ve střední vzdálenosti od slunce (1AU) v kolmém směru výkonem přibližně 1365 W. Protože tato hodnota se v horizontu posledních desetiletí nezměnila o více než 0,2 %, hovoříme o ni jako o solární konstantě¹ (Willson a Hudson 1991). Důležité je si ovšem uvědomit, že solární konstanta se neudává na skutečný povrch Země, nýbrž právě na její střední vzdálenost od Slunce. Skutečná vzdálenost Země-Slunce se však periodicky mění (nejen během roku), z čehož plyne kolísání ozáření horní hranice atmosféry mezi 3. lednem (perihéliem): asi 1398 W m^{-2} a 3. červencem (apohéliem): přibližně 1308 W m^{-2} ; fluktuace způsobná eliptičností dráhy je tedy 3,3 %. Přesto budu pro potřeby této práce považovat dodávku energie z vesmíru za konstantní.

Skutečné množství záření dopadající na povrch Země je menší (a mnohdy silně kolísající) díky 1/ úhlu, který svírá zemský povrch se směrem paprsků, 2/ pohlcování a odrazu atmosféry, ponejvíce mraků (Pallé a kol. 2001) a 3/ stínění terénu a organismů kompetujících o světlo. Nadto je dopadající záření spektrálně pozměněno (např. je pohlcena velká část ultrafialového záření). Samotný povrch Země či vodní hladiny odrazí (do oblak či vesmíru) další část záření. Celkový podíl dopadajícího záření, který Země odráží zpět do vesmíru, se nazývá **albedo** a ve viditelné oblasti činí asi 38 % (Průměr pro Zemi; Larcher 1995). Zhruba 45 % energie slunečního záření dopadajícího na zemský povrch leží v rozmezí vlnových délek 400 až 700 nm a je tak přístupné pro fotosyntetické využití zelenými rostlinami²; označuje se PAR (z angl. Photosynthetic Active Radiation; Larcher 1995). Podíl dopadající PAR, kterou vegetace skutečně využije ve fotosyntéze a jeho energii zabuduje do organických látek je velmi malý (maximálně jednotky procent; Larcher 1995). K této nízké vnější účinnosti fotosyntézy přispívá mimo jiné i prostorová a časová heterogenita ozáření v biosféře (Percy 1990).

¹ V dlouhodobém časovém ohledu ($>10^4$ let) se však její hodnota mění mnohem více. Příčinou toho je jak kolísání, tak dlouhodobé, velmi povlnné zvyšování výkonu Slunce, (Solanky a Fligge, 2000). Několik dalších zajímavých čísel: Slunce nyní vyzařuje asi 4×10^{26} W energie – 96 % připadá na elektromagnetické vlnění, 4 % tvoří sluneční neutrína; 63 000 kW z každého čtverečního metru svého povrchu (tedy asi $50\,000 \times$ více, než dopadá na stejnou plochu vnější atmosféry Země! http://www.ms.mff.cuni.cz/~kopeckyv/SolarSection/sun_cz.html). Na celou Zemi dopadá asi 2×10^{17} W záření (dvoumiliardtina celkového zářivého výkonu Slunce; 750×10^{15} kWh ročně), z čehož 50 % je odraženo zpět mraky, 15 % odraženo zpět povrchem, 5,3 % absorbováno půdou, 1,7 % oceánem a 0,2 % zemskou vegetací. Ze zbytku se největší část spotřebuje na výpar vody.

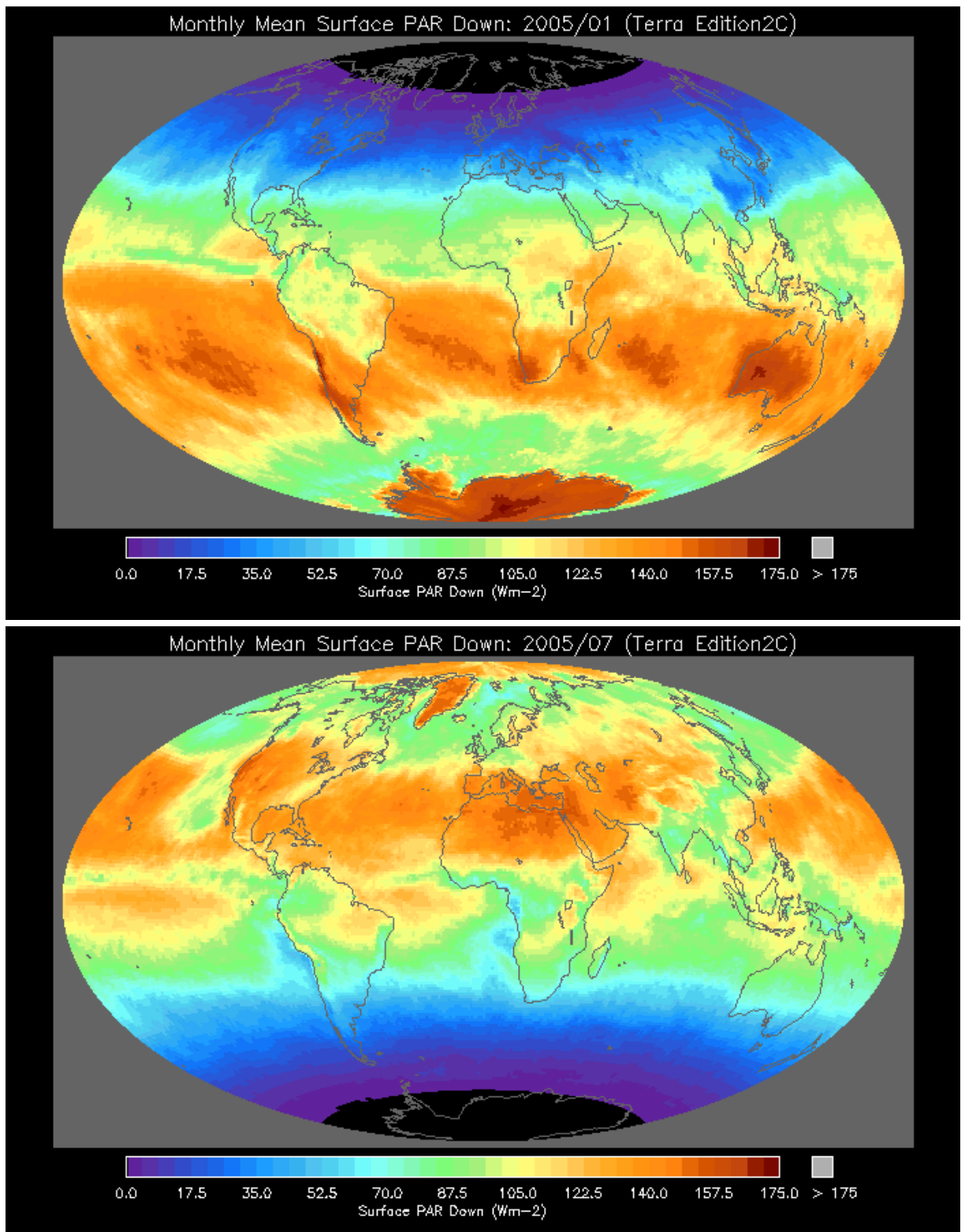
² Fotosyntetické bakterie dokáží svými bakteriochlorofyly využívat i delších vlnových délek, přibližně až k hranici 850 nm (Pfenning, 1967). Existují také doklady, že některé stinné listy jsou schopny využívat i lehce dlouhovlnnější fotony, řekněme do 720–750 nm (Lee 1986).

Averaged Solar Radiation 1990-2004



Realized by Michel Albuissou, Mireille Lefèvre, Lucien Waid.
 Edited and produced by Thierry Ranchin. Date of production: 23 November 2006.
 Centre for Energy and Processes, Ecole des Mines de Paris / Armines / CNRS.
 Copyright: Ecole des Mines de Paris / Armines 2006. All rights reserved.

Obr. 1. Průměrná mapa globální ozáření (insolace, W/m²) v letech 1990–2004 různých částí Země. Platí: 100W = 2,4 kWh/den = 8,64 MJ/den = 876 kWh/rok = 5153 MJ/rok. Medializace povolena.



Obr. 2. Měsíční průměry PAR (W/m²) dopadlé na zemský povrch v lednu (nahore) a červenci (dole) roku 2005. Server vymaluje mapu pro jakýkoli měsíc a rok mezi 2000–2005. Dlouhodobější průměry bezplatně neposkytuje. <http://www-cave.larc.nasa.gov/cgi-bin/cave/pavg.cgi>.

Na obrázku 1 je znázorněna dlouhodobá insolace (celkové množství dopadající energie slunečního záření; W/m^2) kolmého povrchu různých částí Země. Je dobré si uvědomit, že PAR činí jen přibližně 45–52 % udávaných hodnot (Escobedo a kol., 2008, obr. 2). Tabulka 1 je pokus o pomůcku při převodech nejčastěji používaných jednotek pro vyjadřování globálního a fotosynteticky účinného záření (nejen) Slunce.

Tab. 1. Převody často používaných jednotek pro měření světla, ozáření a hustoty toku fotonů (zdroje informací uvedeny pod tabulkou).

Veličina (jednotka); příp. druh záření	Hodnoty pro solární konstantu (1)	Násobný koeficient
Insolace ($W m^{-2}$)	1365	1
z toho v oboru PAR ($W m^{-2}$)	532 (3)	0,39
Práce ($J m^{-2} h^{-1}$)	$4,9 \times 10^6$	3600
($J m^{-2} den^{-1}$)	118×10^6	86 400
($J m^{-2} rok^{-1}$)	43×10^9	$31,5 \times 10^6$
Osvětlení (Lux); přímé sluneční (2)	~ 130 000	245 (5)
Fotonový tok PAR (3) ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$);		
$\lambda = 700 \text{ nm}$	3110	5,85 (5)
$\lambda = 400 \text{ nm}$	1780	3,35 (5)
$\lambda_{eq} = 550 \text{ nm}$ (4)	2440	4,5 (5)
Kumulativní dopad fotonů PAR		
($mol m^{-2} h^{-1}$); $\lambda_{eq} = 550 \text{ nm}$	8,8	0.0165 (5)
($mol m^{-2} den^{-1}$); $\lambda_{eq} = 550 \text{ nm}$	211	0.397 (5)
($mol m^{-2} rok^{-1}$); $\lambda_{eq} = 550 \text{ nm}$	77 000	145 (5)

Poznámky k tabulce: (1) Takto velké hodnoty samozřejmě platí pro vnější povrch atmosféry, nikoli povrch Země (nejen že atmosféra pohlcuje, ale zároveň se Země otáčí a tedy zdaleka neplatí, že plná insolace je dosažena 24h a 365 dnů do roka. (2) Podle převodní tabulky (Lx vs. $\mu mol m^{-2} s^{-1}$) společnosti SYLVANIA, renomovaného výrobce osvětlovací a měřicí techniky. (3) V globálním slunečním záření (insolaci) nad zemskou atmosférou je podle Wehrli, 1985 (Mezinárodní extraterrestrické spektrum) $532 W/m^2$ energie v rozsahu PAR (39 % insolace). (4) Ekvivalentní vlnová délka, která přibližně odpovídá střední energii fotonu slunečního záření v rozsahu PAR. (5) Těmito koeficienty se násobí hodnoty W/m^2 v oblasti PAR, nikoli globální insolace. PAR při průchodu atmosférou poklesá relativně méně, než globální insolace. Koeficienty pro tyto spektrálně závislé převody jsou tudíž stabilnější, pokud jsou vystaveny jen na PAR složce.

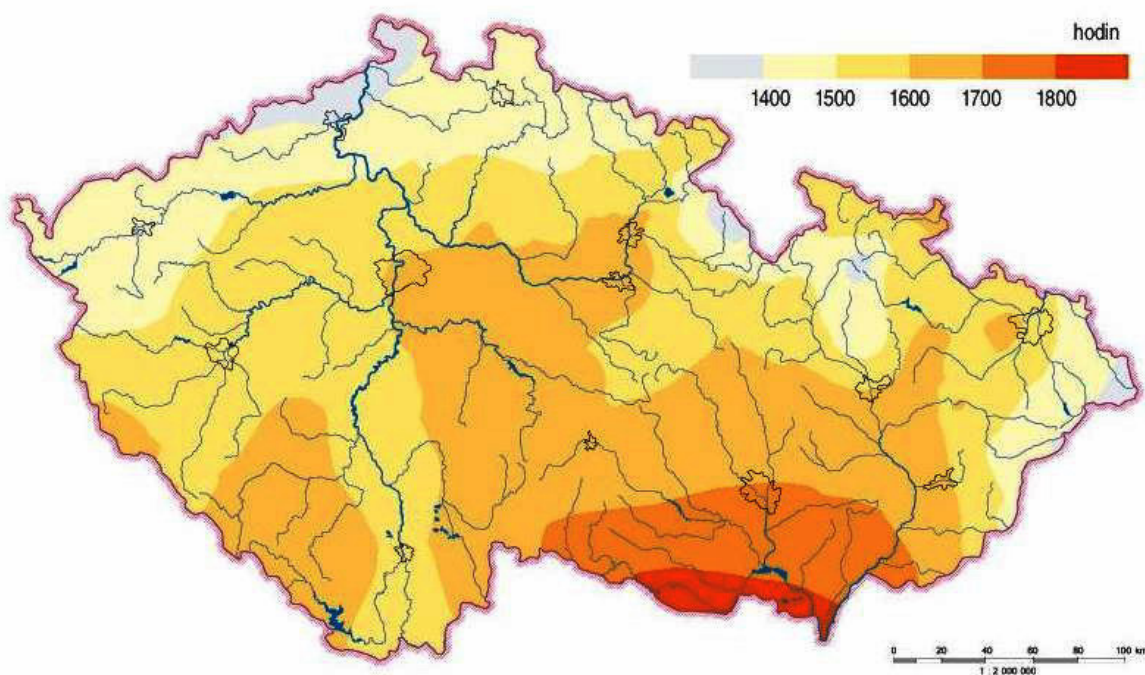
1.1. Heterogenita světelného prostředí biosféry Země

Ozářenost na povrchu Země kolísá přibližně v rozsahu osmi řádů (den vs. bezměsíčná noc) a perioda kolísání může trvat od zlomků sekund po roky. Nás bude dále zajímat pouze kolísání během světlé části dne, jehož amplituda většinou nepřesahuje tři řády při intenzitách PAR relevantních pro fotosyntézu (tedy řekněme $> 1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Baldocchi a Collineau 1994). Příčiny kolísání můžeme pro suchozemské ekosystémy rozdělit do tří skupin (od nejpomalejších a nejpředvídatelnějších, po nejrychlejší a stochastičtější): (1) Změny úhlu, jež Slunce svírá s povrchem Země (denní a roční periodicitu), (2) atmosférické vlivy, převážně oblačnost a (3) kompetice o světlo; stínění terénu a organismů navzájem. Zatímco vlivy (1) a (2) vytvářejí v měřítku listu i celé rostliny heterogenitu převážně časovou, vliv (3) v měřítku mnohých organismů generuje i nezanedbatelnou heterogenitu prostorovou. Všechny tři příčiny se v měřítku (časovém a prostorovém), kterým se zabývá tato práce, většinou kombinují, a tím skutečnou heterogenitu světelného prostředí dále prohlubují (Pearcy 1990, Baldocchi a Collineau 1994).

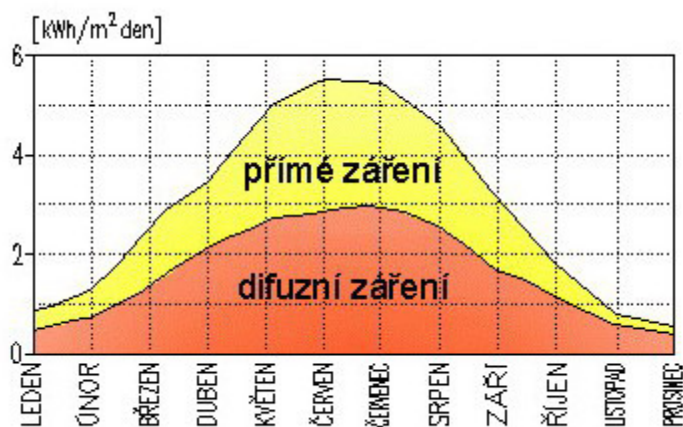
Vliv (1) a (2) na globální a PAR ozáření různých částí světa vidíme na obrázcích 1. a 2. Heterogenitu (2) meteorologové částečně definují dobou přímého slunečního svitu měřeného heliografem. Ta v České republice dosahuje v průměru kolem 35 % délky fotoperiody (obr. 3). Přestože přímý sluneční svit bývá většinou několikanásobně intenzivnější než ozáření difusní (záření oblak + modré oblohy³), nemusí během sledovaného období (díky svému krátkému trvání) přinášet většinu energie a/nebo fotonů na povrch Země (obr. 4). Difusní ozáření má navíc některé výhody, které ji činí „ideálním pohonem fotosyntézy“ (Urban a kol. 2007). Např.: 1/ její intenzita zcela nenasycuje fotosyntetický aparát, který tak může pracovat účinněji a s menší ztrátou vody (Boardman 1977; Young a Smith 1983). 2/ difusní záření – prostě proto, že přichází z mnoha stran – lépe proniká do porostu. Tím, oproti přímému záření, snižuje rozdíly mezi osluněnými a zastíněnými plochami (viz dále v textu; Tang 1988, Givnish 1988, Roderick 2001). Po výbuchu sopky Pinatubo v roce 1991 byl dokonce zaznamenán globální nárůst úhrnné asimilace CO₂ a pokles jeho koncentrace v atmosféře, a to částečně i díky zvýšení podílu difusního záření rozptylem na sopečném aerosolu (Roderick 2001).

³ Záření modré oblohy má ještě jednu zvláštnost – je silně polarizované, tedy vektory elektrické a magnetické složky vlnění nekmitají náhodně ve všech směrech. Toho využívají rádiografové; zatímco o vlivu polarizovaného světla na rostliny není pravděpodobně nic známo.

PRŮMĚRNÝ ROČNÍ ÚHRN DOBY TRVÁNÍ SLUNEČNÍHO SVITU



Obr. 3. Průměrný roční úhrn trvání přímého slunečního svitu na území ČR. (1500 h odpovídá přibližně 17 % roku a 34 % jeho fotoperiody).
<http://www.nemakej.cz/fotovoltaicke-systemy/mapa-slunecniho-svitu.jpg>



Obr. 4. Roční chod energie globálního přímého a difusního záření v České republice
http://www.ballbrno.cz/solar/html_cz/intro_old.htm

Ve své práci se však soustředím především na proměnnou ozáření způsobenou faktorem (3) tj. stíněním terénem a rostlinami navzájem. „Sluneční mozaika tančící porostem“ je omezena na období přímého slunečního svitu (Baldocchi a Collineau 1994). Doba trvání „světelných skvrn“⁴ může kolísat od desetin sekundy (chvění listů ve větru) až po hodiny. Podíl ozáření mezi osluněnými a zastíněnými ploškami často přesahuje 2 řády (Pearcy 1990). Plošná struktura ozáření – podobně jako předcházející charakteristiky – silně závisí na struktuře a výšce porostu, zeměpisné šířce a denní i roční době.

Ozářené plošky přitom nejsou ohraničeny ostře v důsledku nenulové úhlové velikosti Slunce na obloze (přibližně 30 úhlových minut, tedy 0,5 °). Tomuto jevu říkáme **penumbrální efekt** a je tím výraznější, čím je porost vyšší a listy menší/užší (Pearcy 1990, Baldocchi a Collineau 1994). V jeho důsledku nemohou menší osluněné plošky nabývat plné přímé ozáření, protože – obrazně řečeno – ani z jejich středu není vidět celý sluneční kotouč. Hranice světelné skvrny se však rozostřuje i odstředivým směrem, skvrna se tak zvětšuje a zvyšuje se tedy i pravděpodobnost, že zvýšená ozáření bude využitelná pro větší plochu listu, listů či dalších rostlin. Simulace ukázaly, že penumbrální efekt – díky rozostřování vysokých kontrastů – může v podrostu zvýšit asimilaci o 200 až 500 %, oproti situaci, kdyby Slunce bylo bodový zdroj světla v nekonečné vzdálenosti, tj. kdyby světelné skvrny byly ohraničeny ostře (Pearcy a kol. 1996).

Při úvahách o intenzitě ozáření na osluněných a zastíněných ploškách je důležité zohlednit i difusní záření oblohy. Jak jsem již naznačil, toto záření proniká snáze porostem, a tudíž např. přítomnost bílých oblak na obloze může výrazně zvýšit světelný příkon zastíněných plošek (ač globální ozáření na otevřené ploše zvyšují oblaka relativně mnohem méně). Lehce oblačné počasí tak může v mnohých rostlinných formacích vést k větší úhrnné ozáření spodních pater porostu a vyšší asimilaci, než během slunného dne bez mráčku, kdy listová mozaika horních pater velmi účinně absorbuje většinu přímých slunečních paprsků (Tang a kol. 1988, Young a Smith 1983).

Časovou i prostorovou mozaiku světelných skvrn většiny porostů významně ovlivňuje i vítr. Houpání větví (frekvence 0,1–1 Hz) a chvění listů (1–20 Hz) způsobují vůbec nejkratší světelné skvrny, jejichž výskyt a význam pro úhrnnou fotosyntézu jsou jen málo studovány. Spektrální analýza ozáření v porostu topolu osiky (*Populus tremula*) za mírného větru odhalila dominantní frekvenci světelné oscilace v rozmezí 3–5 Hz. Přitom chvění listů sice (oproti bezvětří) zvyšovalo časovou heterogenitu ozáření, však naopak vyrovnávalo heterogenitu prostorovou a celkovou dostupnost

⁴ Slovní spojení „světelná skvrna“ se budu snažit používat místo nedobře znějícího „sunfleck“, které se hovorově používá nejen v češtině a angličtině. Světelná skvrna je časově a prostorově omezený průnik přímých slunečních paprsků do porostu. Protože však okraj světelné skvrny je neostrý (viz dále v textu), je pro určení počátku světelné skvrny třeba definovat ozáření, kterou již považujeme za „přímé Slunce“.

světla ve vnitřní části korun (Roden a Pearcy 1993a). Toto v součinnosti vedlo k vyšší asimilaci vnitřků korun ve větru, oproti bezvětří (Roden a Pearcy 1993b).

Heterogenita ozáření v biosféře je studována již mnoho desetiletí. Většina starších prací je však spíše popisná a omezená na (tropické) stromové formace (Evans 1956, Pearcy 1990, Rich a kol. 1993, Canham a Burbank 1993, Clark a kol. 1996, Way a Pearcy 2012). Navíc některé práce neposkytují dostatečné časové rozlišení (Rich a kol. 1993). Přehled přináší FitzJohn ve své rozsáhlé diplomové práci, leč opět s důrazem na lesy (FitzJohn 2002; Tabulka 2). Je jen málo prací zabývajících se nelesními stanovišti a zemědělskými porosty (Tang a kol. 1988; Pearcy a kol. 1990; Pons a Pearcy 1992, Wang a kol. 2006; Mojzes a Kalapos 2008; Cui a kol. 2009). Naopak, poměrně intenzivně je světelná heterogenita studována ve vodním prostředí s důrazem na rozvíjející se oblast biotechnologie řas a sinic (Gerard 1984, Terry 1986, Grobbelaar a kol. 1996, Nedbal a kol. 1996).

Heterogenitu světelného prostředí biotopu je obtížné důkladně popsat – má vždy prostorovou i časovou složku, je velmi variabilní a i ve zdánlivě „stejněměrném heterogenním porostu“, kolísá s denní a roční dobou, oblačností a rychlostí větru. Avšak – pro úvodní zjednodušení – uvedme dva poměrně zobecnitelné závěry:

1. v typickém stromovém podrostu platí nepřímá úměra mezi počtem a délkou trvání světelných skvrn. Konkrétní bod v lesním podrostu obrží za slunného dne často 50 až 300 světelných skvrn, avšak jen přibližně 5 % je jich delších než 2 minuty. Tyto ovšem přinášejí typicky 75 % ze všech fotonů získaných ze světelných skvrn (Pearcy 1988). Z tohoto plyne přesvědčení, že pro lesní biotopy jsou důležitější a větší tlak na přizpůsobení vyvolávají právě nečetné avšak dlouhé světelné skvrny. Zcela jiná situace běžně platí pro nízké nelesní porosty s malými (s minimálním penumbrálním efektem) a chvějivými listy. Zde může většina fotonů přicházet v četných, ale krátkých světelných skvrnách (desetiny až desítky sekund). Tyto formace jsou však – jak již bylo uvedeno – jen málo studovány.

2. jednotlivé světelné skvrny nejsou časově nezávislé – většinou přichází více světelných skvrn blízko po sobě (a delší jsou předcházeny i následovány kratšími), aby poté následovalo delší období stínu (Pearcy a kol. 1996). Zda rostliny projevují nějakou anticipativnost k těmto očekávatelným světelným změnám budu diskutovat v dalších kapitolách.

Uspokojivý statistický popis světelného klimatu porostu vyžaduje zavést poměrně náročný matematický aparát, což je možná důvod, proč se o podrobný popis pokoušelo jen malé množství biologů a environmentálních meteorologů. Platí zde však i opačný důsledek: Protože řada biologů nemá dostatečné povědomí o statistické povaze měřených dat PAR v porostu, nemáme k dispozici mnoho měření, která splňují potřebné časové a prostorové rozlišení (o spektrálních nemluvě). Potřebný počet senzorů v podrostu například kvadraticky stoupá s koeficientem variance (CV) ozáření. Pro rostoucí CV v řadě: 10, 25, 50, 100 a 150 % průměru (a gaussovskou distribuci), je pro

nepřekročení chyby 10 % z populačního průměru třeba: 3, 17, 68, 270 a 609 senzorů transektu (Baldocchi a Collineau, 1994). CV pro plně zavětvené a olistěné opadavé lesy (stejně tak pro tyto lesy po úplném opadu listů) většinou nepřekračuje 30 % (Baldocchi a kol. 1986). Naopad pro velmi nerovnoměrné porosty opadavých, jehličnatých i tropických lesů byl často obdržen CV vyšší než 100 % (Reifsnnyder a kol. 1971, Gay a kol. 1971, Baldocchi a kol. 1986). Pravděpodobnost průniku slunečního paprsku porostem bývá většinou modelována Poissonovskou distribucí, neboť jde ve většině porostů o vzácnou, diskrétní událost s pozitivně šikmou distribucí, spíše než o spojitou a symetrickou. Logaritmus této pravděpodobnosti lineárně klesá s indexem listové plochy (LAI) a to strměji pro rovnoměrně rozložené listoví, než pro náhodné nebo dokonce shlukově uspořádané listy (Baldocchi a Collineau 1994).

Jak jsem již napsal, ozáření v porostu se skládá z difusního a přímého záření a přímé záření je navíc modulováno penumbrálním efektem. Heterogenita horizontální se velmi liší od vertikální a jejich časové složky jsou ovlivňovány několika různě předpověditelnými vlivy (od plně předpověditelného pohybu Slunce po obloze, po zcela stochastický pohyb listů ve větru). Přímá predikce PAR v daném místě a čase je tak často téměř nemožná (podobně jako modelování turbulentních systémů ve fyzice i ekonomii). Rozumnější je proto spoléhat na nástroje matematické statistiky. V souvislosti s popisem časové heterogenity ozáření v porostu je třeba – mimo jiné – zdůraznit užitečnost spektrální a autokorelační analýzy (Baldocchi a Collineau, 1994).

1.1. Charakteristika světelného klimatu vybraných rostlinných formací

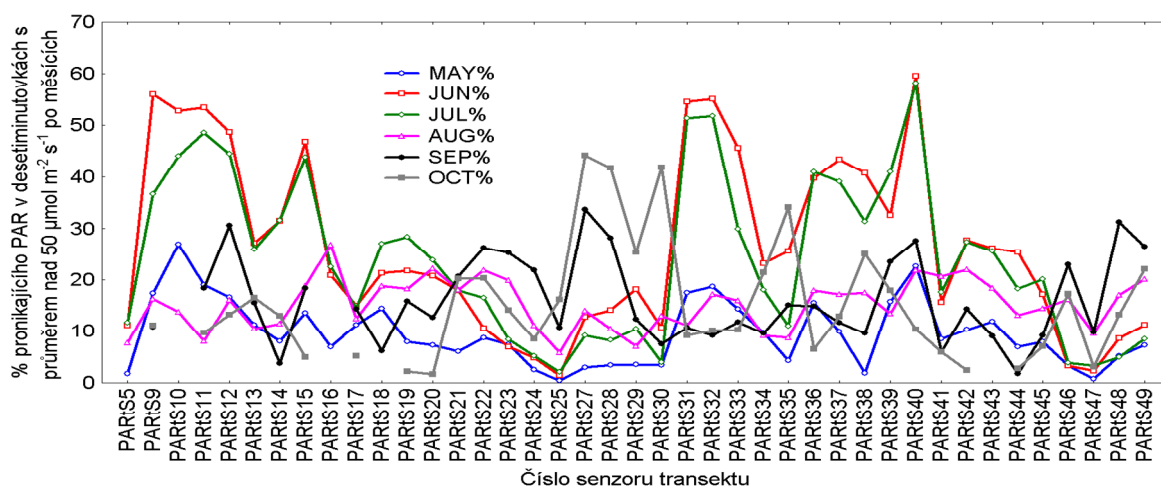
Jednoleté zemědělské kultury a travní porosty: Výrazná sezonalita v LAI (často začínající nulou) generuje obrovskou sezónní změnu světelného klimatu a jeho heterogenity. Plně zapojené kultury málokdy propouštějí na povrch půdy více než 10 % PAR. K takovéto nebo nižší průměrné transmitanci dostačuje LAI 4 u širokolistých druhů a 7 u trav. Kromě druhů s nejmenšími či nejužšími listy se díky nízké výšce porostu téměř neuplatňuje penumbrální efekt (pod travním porostem s jednotkovým LAI byla penumbra na 11 až 16 % plochy (Sheehy a Chapas 1976)). Hodnoty ozáření během jasných dnů jsou často prostorově dekorelovány již při vzdálenosti senzorů jednotek až desítek centimetrů, což je důsledek jemného zrna světelné mozaiky. Tato mozaika se za bezvětří mění pomalu (nízká výška porostu „promítá pomalejší světelné skvrny“ než je tomu například u stromových porostů); za intenzivního větru a/nebo u porostů s velmi chvějivými listy naopak velmi rychle. Že větrem vyvolané kolísání ozáření (o frekvenci 0,06 až 10 Hz) má výrazný podíl na celkové časové heterogenitě PAR bylo prokázáno u řady plodin mj. u sóji, kukuřice, a vojtěšky (Norman a Tanner 1969). Dominantní frekvence kmitání se většinou snižuje, jak postupujeme ze svrchních partií porostu směrem k zemi (delší období stínu, nižší pravděpodobnost průniku paprsků, pomalejší houpání větších částí rostlin; Desjardins a kol. 1973). Se zvyšující se rychlostí větru stoupá i dominantní frekvence. V porostu

voltěšky tato vzrostla z 0,3 Hz na 1 Hz při vzrůstu rychlosti větru z 1,3 na 6,3 m s⁻¹ (Hongliang a Hipps, 1991). Přes velký počet krátkých světelných skvrn, podíl přinášející energie může být překvapivě nízký. Přestože dominantní periody PAR kmitání v sójovém porostu ležely mezi 0,4 a 0,8 s; světelné skvrny kratší než 1,6 s (tedy zahrnující ty nejčastější) přispívaly pouze k 6,7 % celkové ozáření v porostu. Naopak skvrny delší než 12 s přinášely 77 % PAR, ale trvaly v úhrnu jen 10 % fotoperiody (Pearcy a kol. 1990). Sója ovšem má dosti velké a pevné listy. U travních porostů lze důvodně očekávat vyšší podíl krátkých fluktuací na celkovém PAR v porostu (pro přehled viz údaje v Tab. 2).

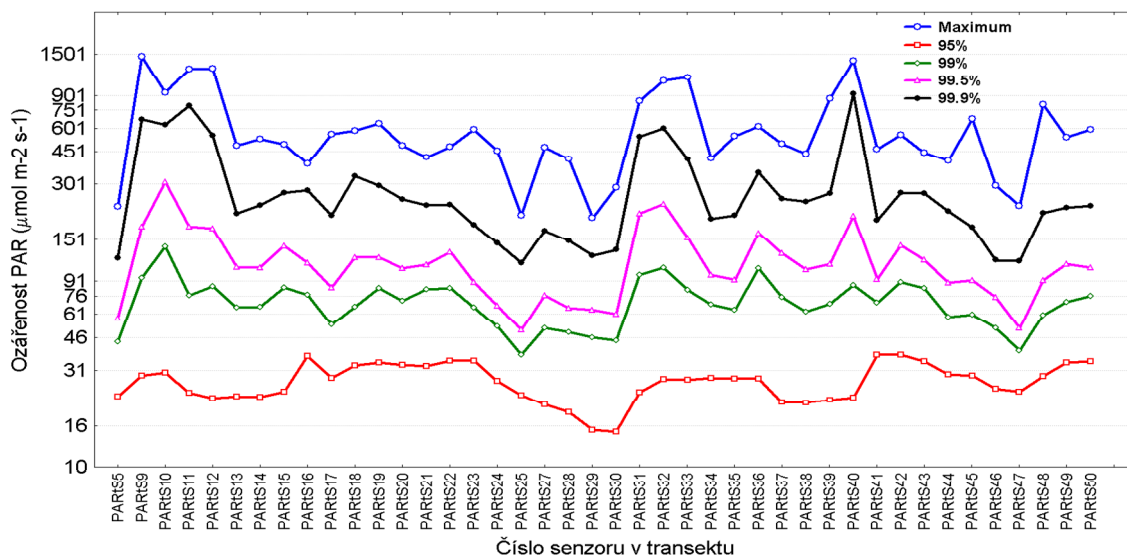
Tropické lesy: Tyto lesy jsou z našeho pohledu nejprobádanějším společenstvem a o jejich světelných podmínkách budou zmínky i v dalších částech této práce. Většina listoví bývá soustředěna v několika nejvyšších metrech korun, což způsobuje strmý světelný gradient. Níže je dostupnost světla již nízká a zejména ve střední části korun silně závislá na průniku světelných skvrn. Sezónní dynamika je většinou nevýrazná, naproti tomu heterogenita v oblasti pádu starých stromů (tzv. „gap“) vs. zapojený podrost enormní. V zapojeném porostu bývá průnik PAR na zem typicky nejnižší ze všech společenstev (kolem 1 %). Příčina tohoto jevu je stále hádankou, neboť vysoká teplota (i noční) by měla vést k vyššímu dýchání a vyšší kompenzační ozáření listů či celých rostlin, než je tomu v oblastech se sezónějším/sušším/kontinentálnějším klimatem, které však naopak téměř vždy vykazují vyšší průměrné penetrace PAR fotonů do podrostu/na zem. Poslední dobou se však hromadí důkazy, že tolerance k zastínění a k suchu jsou negativně korelovány, což by tento logický rozpor poměrně elegantně vysvětlovalo (viz přehled Valladares a Niinemets 2008). Heterogenita bývá nejvyšší u (částečně) opadavých porostů, avšak i pro plně uzavřené porosty (mimo „gapy“) můžou vzácně se vyskytující světelné skvrny být významným donorem PAR energie do podrostu, díky převládajícímu hlubokému stínu. Uveďme příklad: 74 a 100 % měření v podrostu kostarického deštného lesa mělo úroveň nižší než 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ v suchém a vlhkém období. Vidíme, že během plné olistěnosti se světelné skvrny pod tímto porostem vůbec netvořily. Naproti tomu ve světlinách 200–400 m² po pádech velkých stromů měla ozáření téměř rovnoměrné rozdělení mezi 0 a 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Chazdon a Fetcher 1984). Časová složka byla překvapivě méně studována než u zemědělských kultur, ale je obecně přijímáno, že dominantní periody jsou delší, většinou v řádu desítek sekund až desítek minut.

Opadavé širokolisté lesy: Sezónní i prostorová heterogenita jsou značné, vliv penumbrálního efektu také. Množství PAR prostupujícího k zemi může i v období plné olistěnosti činit méně než 5 % ale i více než 25 %. U malých a chvějivých listů může být ekologicky významný i vliv rychlých, větrem vyvolaných fluktuací (Roden a Pearcy 1993a, 1993b). Tato kategorie porostů je tak různorodá, že světelné klima nemůžeme pořádně definovat bez bližšího upřesnění typu porostu.

Jehličnaté lesy: Jehličnaté lesy v těžišti přirozeného výskytu (boreální zóna a aridní oblasti) propouštějí do podrostu poměrně velké množství PAR. U *Pinus resinosa* v Kanadě to bylo 10–25 % během slunných dnů a 18–20 % během zatažené oblohy (Mukkamal 1971). To pravděpodobně souvisí s omezenou tolerancí k zastínění u porostů tolerujících fyziologické sucho (aridita či mráz; Valladares a Niinemets 2008). Listy mají většinou nepatrnou šířku, což vede k silnému „rozmyvání“ světelných skvrn penumbrálním efektem. Jehlice jsou však zároveň často uspořádány velmi shlukovitě, důsledkem čehož je tvorba výrazné mozaiky světelných skvrn. Boreální lesy ani jejich podrost však většinou nebyvají limitovány světlem, což je možná důvodem, proč z těchto porostů máme jen málo údajů o světelném klimatu. Jiná situace však panuje v (nepůvodních) jehličnatých porostech mírného pásma. Průměrný prostup PAR do podrostu během sezóny (jaro až podzim 2010) 18 letého horského porostu smrku ztepilého (*Picea abies*) v Moravskoslezských Beskydech, Česká republika (900 m nad mořem), činil 1 % během slunných dnů a 3–4 % v podmínkách zcela zatažené oblohy (Marková a Kubásek 2012). Za jasných dnů zde byla přítomna i významná dynamika světelných skvrn. 10min průměry PAR o intenzitě vyšší než $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ během stejného období trvaly méně než 2 % času fotoperiod roku 2010, ale vnášely v celosezónním průměru 20 % PAR do podrostu (Kubásek, nepublikované údaje). Pokud ovšem rozdělíme měření po měsících a jednotlivých senzorech světloměrného transektu, získáme hodnoty od 0 % pro dvě čidla v květnu až po 50–60 % pro několik senzorů během června a července (obrázek 5). O silné pozitivní šikmosti distribuce PAR v tomto hustém smrkovém lese svědčí obrázek 6.



Obr. 5. Podíl 10min průměrů PAR přesahujících v intenzitě $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (= příspěvek světelných skvrn) na celkové ozářenosti podrostového transektu senzorů smrkového lesa (viz text) rozdělená po jednotlivých měsících roku 2010. Nízké hodnoty v květnu a srpnu jsou dány zejména malým počtem slunných dnů (oblačné až zatažené počasí), kdy se tvořilo málo světelných skvrn. Během května a října se na snížené penetraci přímých slunečních paprsků také podepsal nízký úhel Slunce nad obzorem (Kubásek, nepublikováno).



Obr. 6. Distribuce maxim, 99,9 %, 99,5 %, 99 %, a 95 % kvantilů PAR 10min průměrů v transektu smrkovém horském lese mírného pásma (viz text) během května až října roku 2010. Vidíme, že zatímco maxima dosahují v některých místech transektu téměř plné sluneční ozáření $\approx 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (= takováto nebo vyšší hodnota se vyskytla alespoň v jednom 10 min průměru za sezónu), 95 % desetiminutovek na daném místě dosahuje ozáření jen 15–30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nebo nižších (definice 95 % kvantilu; Kubásek, nepublikováno).

Poslední dobou jsou silně studovány i spektrální změny ozáření při pronikání porostem a jejich vliv na fotosyntézu a růst rostlin. Zelená (cca 540 nm) a vzdálená červená složka (FR, cca 710–740 nm) jsou například zeleným listovým pohlcovány mnohem méně než červené a modré světlo. Zejména morfogenetický a fotosynteticko-regulační vliv zeleného světla začíná být docenován až recentně (Folta a Maruhnich 2007).

Tab. 2. Podíly světelných skvrn na celkové ozáření podrostu a doby jejich trvání vzhledem k celé fotoperiodě v řadě lesních a dvou nelesních stanovištích. Jednotlivé práce používaly rozdílné metodiky (např. ozáření, kterou autoři považovali za počátek světelné skvrny), a nejsou proto plně vzájemně srovnatelné. Podle FitzJohn 2002, Tang a kol. 1988 a Pearcy a kol. 1990, upraveno.

Porost	Lokace	Příspěvek světelných skvrn k celkové ozáření	Úhrnné trvání světelných skvrn	Reference
		%	%	
tropický deštný les	Costa Rica	70	-	Chazdon (1986)
jehličnatý les	Kanada	32	-	Chen a Klinka (1997)
tropický deštný les	Costa Rica	0–45	-	Küppers a kol. (1996)
jehličnatý les	Nový Zéland	38–91	4–28	McDonald a Norton (1992)
boreální les	-	59–86	1	Messier a kol. (1998)
tropický deštný les	Hawai	40	1–3	Pearcy (1983)
tropický deštný les	Austrálie	38	2	Pearcy (1987)
tropický deštný les	Austrálie	12–65	14	Pearcy (1988)
jehličnatý les	USA	47–85	7–20	Pfitsch a Pearcy (1989)
tropický deštný les	Panama	33	-	Valladares a kol. (1997)
tropický deštný les	Afrika	0–26	0–2	Vierling a Wessman (2000)
jehličnatý les	Japonsko	1–62	0–17	Washitani a Tang (1991)
tropický deštný les	Malaysie	75–96	-	Zipperlen a Press (1996)
porost <i>Miscanthus sinensis</i>	Japonsko	25–82	6–55	Tang a kol. (1988)
Porost sóji		20–93	-	Pearcy a kol. (1990)

2. Účinky dynamické ozáření na fotosyntézu, růst a produkci rostlin

Fotosyntéza účinněji využívá stálou ozáření střední intenzity, než střídání slabého a silného světla s integrálně stejným tokem fotonů (světelné skvrny; „sunflecks“, „lightflecks“). Je tomu tak ze dvou obecně platných důvodů:

1/ Světelná křivka asimilace CO₂ má konvexní a saturační charakter (rovnovážný aspekt limitace, Ögren 1993; modelováno na obrázku 7).

2/ Asimilace CO₂ potřebuje po nástupu vysoké ozáření několik jednotek až desítek minut k dosažení své maximální hodnoty (kinetický aspekt, Osterhout a Haas 1918, obrázek 8).

Dalšími důvody (ke kterým se ještě vrátím závěrem této kapitoly) mohou být například vyšší náchylnost rostlin k fotoinhibici při dynamickém světle (Pearcy 1990, Long a kol. 1994, Kulheim a kol. 2002), vliv proměnné ozáření na tepelnou a vodní bilanci listu spojenou se zvýšenou (foto) respirací (Kozaki a Takeba 1996), či heterogenní otevírání průduchů během fotosyntetické indukce (Pospíšilová a Šantrůček 1994, Bro a kol. 1996).

Dříve, než se podívám na rovnovážné a kinetické aspekty blíže, zkusím zodpovědět otázku „Jaký podíl celkové asimilace zprostředkovávají světelné skvrny v přirozených biotopech?“. Odpovědí v literatuře nenajdeme mnoho. Jak je vidět v tabulce 3, hodnoty mohou být velmi různé, většinou však nižší než procento fotonů, které světelné skvrny do dané etáže porostu přinášejí (srovnej s tabulkou 2). Výjimku – jak v tabulce vidíme – představují velmi stinná místa se zápornou uhlíkovou bilancí během difusní ozáření. Většina uváděných hodnot se však týká lesního podrostu. Pokud budeme uvažovat i horní patra zápoje s vysokou difusní ozáření, stanou se světelné skvrny pro celkovou asimilaci biotopu méně významné. Dále je dobré si uvědomit, že uváděné hodnoty stanovené během slunných dnů se stanou nižšími při dlouhodobější extrapolaci. Oblačnost zvyšuje totiž difusní ozáření v porostech a navíc zkracuje dobu, kdy se tvoří světelné skvrny (Pearcy a kol. 1996).

Tab. 3. Podíl čisté asimilace během světelných skvrn na celkové čisté asimilaci listu podrostových druhů. Ve většině případů jde o měření či výpočet během jednoho slunného dne; isotopová studie přináší výsledky přibližně jednosezónní. Naumburg a kol. (2001) modelovali dynamickou asimilaci pro *Acer rubrum*, *Cornus florida*, *Liquidambar styraciflua* a *Liriodendron tulipifera* při skutečném v podrostu naměřeném chodu ozáření a měnili přitom úhrnný tok fotonů mezi 1 a 9 mol m⁻² d⁻¹. Pro nejnižší ozáření (1–2 mol m⁻² d⁻¹) se modelovaná čistá asimilace druhů silně lišila a poměry často překračovaly 100 % (díky záporné asimilaci během difuzní ozáření). Naopak pro ozáření větší než 4 m⁻² d⁻¹ variabilita téměř vymizela a všechny 4 druhy setrvaly v rozsahu 60–70 % až do 9 mol m⁻² d⁻¹. Podle FitzJohn 2002.

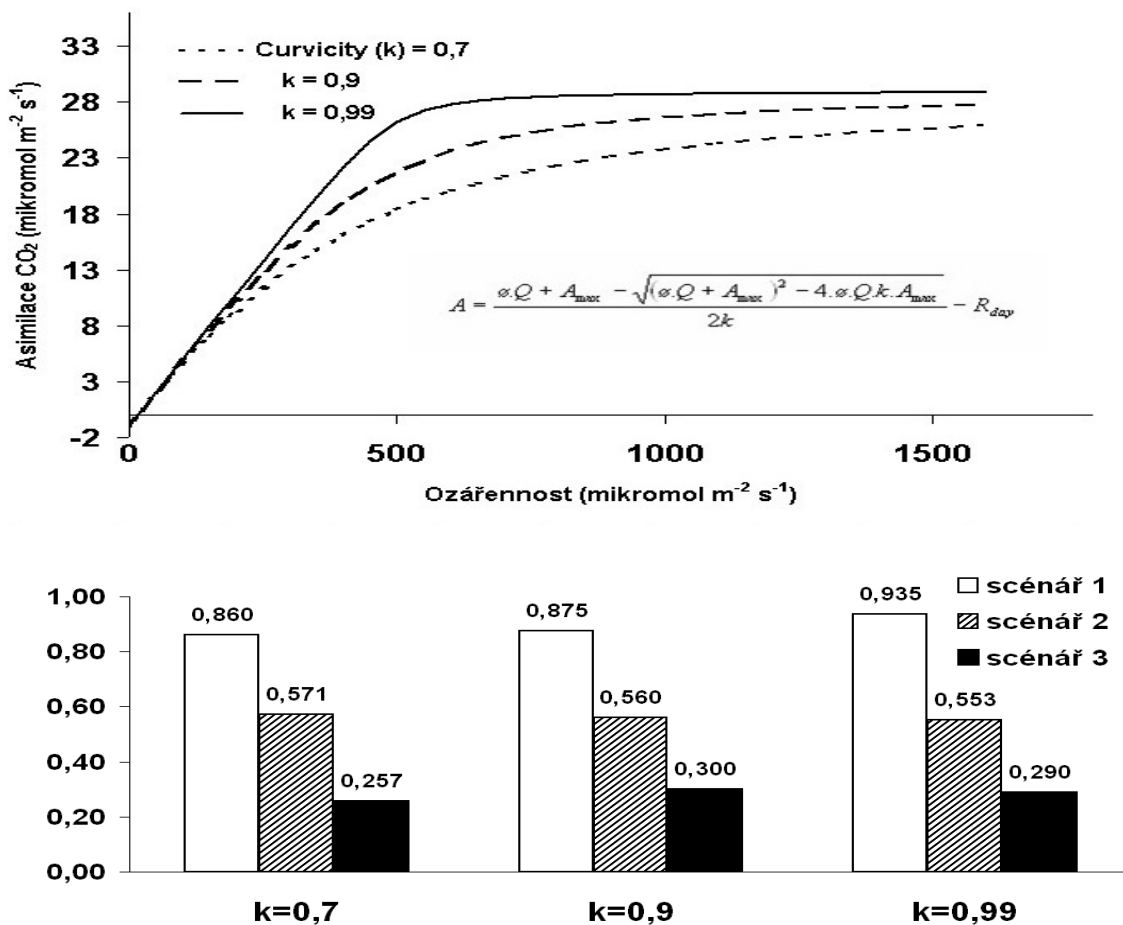
Druh	Příspěvek světelných skvrn k celkové čisté asimilaci %	Reference
<i>Euphorbia forbesii</i>	40	Pearcy a Calkin (1983)
<i>Claoxylon sandwicense</i>	60	Pearcy a Calkin (1983)
<i>Acer saccharum</i>	35	Weber a kol. (1985)
<i>Argyrodendron peralatum</i>	32	Pearcy (1987)
<i>Adenocaulon bicolor</i>	0–64	Pfitsch a Pearcy (1989a)
Isotopová studie		
<i>Adenocaulon bicolor</i>	0–46	Pearcy a Pfitsch (1991)
Model		
4 druhy	10–200	Naumburg a kol. (2001)

2.1. Rovnovážný aspekt limitace

Z obrázku 7 vidíme, že saturační a konvexní charakter světelné křivky asimilace *per se* může velmi znevýhodnit fotosyntézu v dynamické ozáření (příslušně časově vážený průměr z asimilace při velkém a malém světle je nižší, než asimilace při úhrnně stejném světle stálém). Rozhodující pro míru znevýhodnění je přitom „hloubka světelné dynamiky“. Pokud se ozáření mění v rozsahu jednoho řádu (**Scénář 1**), může asimilace činit 86–93 % pro slunné listy a 83–88 % pro stinné listy (v závislosti na tvaru závislosti) v porovnání se stálým světlem stejné úhrnné intenzity. Naproti tomu střídání hlubokého stínu a plného slunečního světla (jakému jsou vystaveny podrostové druhy v mnohých lesních formacích; **Scénář 3**), nemůže slunná rostlina (která tam neporoste) z pohledu čisté asimilace CO₂ využít účinněji než z asi 30 % oproti stálému světlu⁵. Pro stinný list (s $A_{\max} = 6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) je tento poměr dokonce nižší než 11 %.⁶ Konvexitá světelné křivky (definice konvexity viz Ögren 1993) má překvapivě malý vliv.

⁵ Odhlédnuto od kinetického aspektu, jenž bude zaveden dále v textu a znázorněn na obrázku 8.

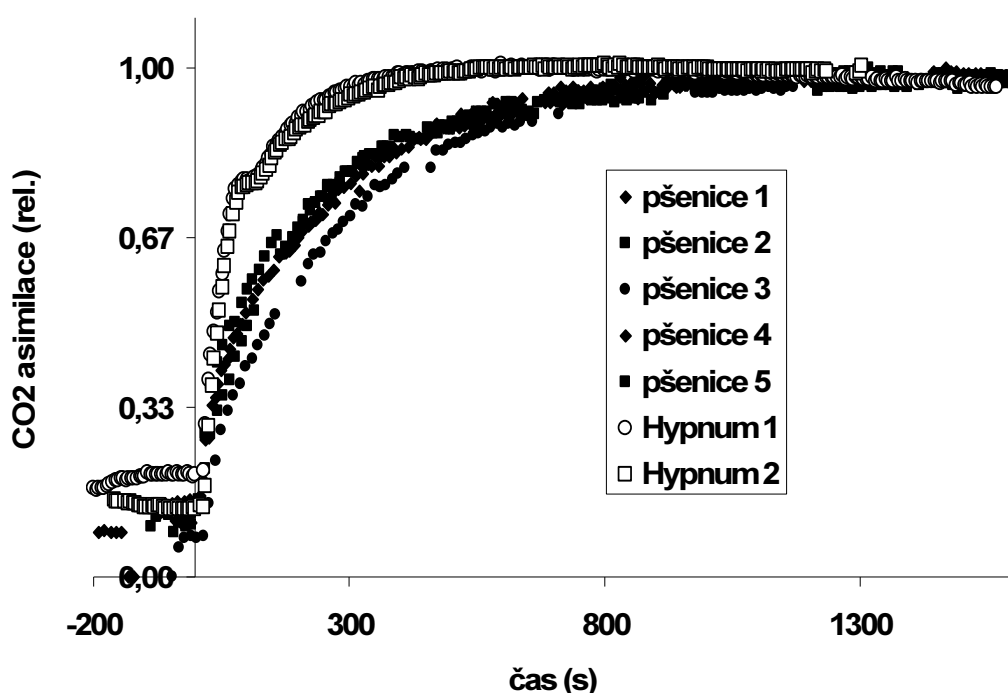
⁶ Takto nízká hodnota je daná tím, že pracujeme s čistou asimilací. Nejednotné rozhodování mezi hrubou a čistou asimilací pro počítání indexů dynamické fotosyntézy je vůbec zajímavým jevem; častěji však autoři u cévnatých rostlin pracují s asimilací čistou.



Obr. 7. Model závislosti asimilace na ozářenosti podle Prioul a Chartier 1977, viz Ögren 1993 (nahore) a jeho důsledky pro rovnovážný aspekt poklesu asimilace v proměnné ozářenosti (dole). Světelné křivky jsou sestrojeny pro tři hodnoty konvexity (k), typické pro listy vyšších rostlin. Ostatní údaje společné: fotosyntetická kapacita (A_{\max}) = 30 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; maximální kvantový výtěžek fixace CO₂ (Q) = 0,06; denní dýchání (R_{day}) = 1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Ozářenost ($\mu\text{mol fotonů m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) je v rovnici označena ϕ . Sloupečkový graf (dole) znázorňuje poměr asimilovaného CO₂ během dynamického světelného režimu a stálé ozářenosti stejné integrální intenzity. Spočteny jsou poměry pro všechny tři modelové konvexity a pro tři scénáře dynamické ozářenosti: **Scénář 1** („mírná dynamika ozářenosti“) – 60 % času při 100 a 40 % času při 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; **scénář 2** („střední dynamika“) – 80 % času při 50 a 20 % času při 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; **scénář 3** („hluboká dynamika“) – 85 % času při 10 a 15 % času při 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Integrální tok fotonů (záměrně) vychází během všech scénářů téměř stejný (240–260 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). **Pro stinné listy** ($A_{\max} = 6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, *ceteris paribus*⁷) jsou poměry ještě nižší: 0,83–0,88 pro **Scénář 1**; 0,44–0,49 pro **Scénář 2** a 0,09–0,11 pro **Scénář 3** (na obrázku 7 neukázáno).

⁷ *Ceteris paribus* – znamená „ostatní (podmínky ponechme) stejné“, používá se zejména v matematice, právu a ekonomii. Ale pro experimentální biologii se – díky své parsimonii – k popisu důležitého předpokladu manipulativních experimentů hodí také.

Pamatujme však, že se jedná pouze o model vystavěný na nejčastěji užívané rovnici (nepravoúhlá hyperbola) pro modelování světelných křivek (viz Ögren 1993). Hodnoty poměrů jsou např. platné jen potud, pokud se denní respirace nebude lišit mezi ozářenostmi, což je pravděpodobně nereálný předpoklad (Villar a kol. 1995). Pro demonstraci extrémního významu rovnovážného ohledu fotosyntetické limitace ve vysoce kontrastních světelných režimech však tento model, dle mého, svůj účel plní dobře.



Obr. 8. Příklad fotosyntetické indukce u 5 rostlin pšenice a 2 porostů mechu *Hypnum cupressiforme*. Ozářenost byla v čase 0 skokově zvýšena z $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Všechny rostliny a porosty byly jednu hodinu před měřením umístěny v slabém světle (cca $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Hodnoty asimilace CO₂ jsou normalizovány (A_{max} pro každou rostlinu/porost nastaven na 1). Mnohem rychlejší indukci fotosyntézy u porostu *H. cupressiforme* lze přičítat absenci průduchů na jeho fotosyntetizujícím gametofytu. Skutečný (ekologický) význam tohoto rozdílu je třeba hodnotit obezřetně, neboť absolutní hodnoty A_{max} se lišily přibližně o řád (2–3 vs. $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pro mech vs. pšenice). Kubásek, nepublikované výsledky.

2.2. Kinetický aspekt limitace

Obrázek 8 ukazuje dva velmi odlišné příklady průběhu fotosyntézy listu či porostu (aklimované v nízké ozáření) po nástupu ozáření vysoké. Obecně lze říci, že **list** adaptovaný na tmou či slabé světlo je od skokového příchodu vysoké ozáření zřídka schopný dosáhnout 90 % maximální asimilace (IT90, viz dále) dříve než za 7 minut (Gross 1982, Pearcy 1990, Naumburg a Ellsworth 2000, Rijkers a kol. 2000, Pearcy a kol. 1996) a **gametofyt mechu** za méně než 3 minuty (Cui a kol. 2008, Kubásek a kol. 2014). Za tento postupný náběh je odpovědná řada sériově řazených limitací („bottlenecks“) s různými časovými konstantami aktivace i deaktivace. Hovoříme zde o **fotosyntetické světelné indukci**. Přestože na níže uvedené složky jsou často superponovány komponenty „jemnější“, tradičně je dělíme takto (Pearcy 1990):

I/ Komponenty „biofyzikální“ (spojené s primárními reakcemi fotosyntézy)

II/ Komponenty „biochemické“ (spojené se sekundárními reakcemi fotosyntézy)

III/ Komponenty „difusní“ (pohyby prúdů, pohyby chloroplastů, změny vnitřní – nebo také mezofilové – vodivosti listů)

Podrobněji:

I/ Komponenty „biofyzikální“

Tyto jsou 1/ buď dostatečně rychlé, aby kopírovaly naprostou většinu dynamiky ozáření (např. elektronový přenos, změny transthylakoidního pH), nebo 2/ působí jako optimalizace světlosběrné účinnosti a odolnosti (změny nefotochemického zhášení prostřednictvím xanthofylového cyklu (Logan a kol. 1997; Kulheim a kol. 2002), rychlost syntézy bílkoviny D1 fotosystému II, nebo 3/ jejich význam u vyšších rostlin není plně objasněn („state transition“).

Kapacity elektronového přenosu a vývoje kyslíku běžně překračují kapacitu sekundárních reakcí fotosyntézy (a jsou mnohem rychleji aktivovatelné), což může být významné *plus* ve využívání krátkých světelných skvrn, jejichž energie může být v chloroplastech biofyzikálně i biochemicky akumulována (Stitt 1986, Pearcy a kol. 1996). Primární reakce fotosyntézy proto – zdá se – významně neomezují efektivitu využívání proměnného světla krom patologických situací, jakými je například chronická fotoinhibice (Long a kol. 1994). Jistým znevýhodněním může být i vysoká úroveň nefotochemického zhášení fluorescence, která se vyskytuje u slunných listů a snižuje kvantový výtěžek asimilace při nízké ozáření (Tausz a kol. 2005). Slunné listy však nebývají na využívání slabého světla či světelných skvrn běžně odkázány. Rasher a Nedbal (2006) poskytují podrobnější přehled s důrazem na biofyzikální komponenty.

II/ Komponenty „biochemické“

se běžně dělí do dvou podsložek:

- a/ Obnova potřebných metabolitů fotosyntetického redukčního cyklu** (zejména Ribulóza-1,5-bisfosfát; RuBP): plná aktivace 1–3 min. Tato komponenta bývá někdy označována jako **rychlá fáze biochemické indukce** či **aktivace** a závisí na rychlosti aktivace několika málo stromatálních enzymů (zejména fruktóza-1,6-bisfosfatáza a sedoheptulóza-1,7-bisphosfatáza; Stitt 1986, Sassenrath-Cole a Pearcy 1994, Pearcy a kol. 1996). Přijímá se, že tato fáze představuje většinou nejmenší ztrátu potenciálně přijatého uhlíku a její vliv bývá nejméně významný po přibližně pěti minutách slabé ozáření; neboť příslušné světlem aktivované enzymy stačí za tuto dobu téměř kompletně deaktivovat, zatímco Rubisco stále zachovává velký podíl aktivace (Sassenrath-Cole a Pearcy 1994). Rychlé komponenty se však ukazují být významnějším omezením pro úhrnnou asimilaci u nelesních společenstev. Jejich spodní patra jsou často odkázána na krátké světelné skvrny oddělované několika minutami stínu, což je právě doba, za kterou rychlé komponenty silně deaktivují (Pons a Pearcy 1992).
- b/ Aktivace karboxylačních enzymů, především Rubisco:** plná aktivace 5–10 min, tzv. **pomalá fáze biochemické indukce** či **aktivace** (Pearcy a Seemann 1990, Ernstsén a kol. 1997, Mott a Woodrow 2000, Pearcy a kol. 1996, Rijkers a kol. 2000). Regulace Rubisco je poměrně komplexní proces, což je snad částečným vysvětlením relativní pomalosti světelné aktivace Rubisco vzhledem k jiným světlem aktivovaným enzymům (Prinsley a kol. 1986, Sage 1990, Hartman a Harpel 1994). Karboxylační kapacita má nejméně dvě složky: 1/ Podíl aktivního enzymu (ovlivněný činností Rubisco aktivázy a karbamylací) a 2/ specifická aktivita enzymu (k_{cat} , počet karboxylací/oxygenací za sekundu). Přičemž specifická aktivita je výslednicí evoluční historie enzymu, vlivu některých metabolitů, pH a teploty, ale i přirozených inhibitorů. Nejrozšířenější takový inhibitor (není však u všech rostlin) je karboxyarabinitol-1-fosfát (CAP). Nezdá se přitom, že by se kinetika světelné (de)aktivace Rubisco lišila mezi druhy syntetizující a postrádající CAP inhibitor (Kobza a Seemann 1989).

Obě zmíněné složky inhibice Rubisco běžně přispívají ke změnám karboxylační kapacity během fotosyntetické indukce a deaktivace (Seemann a kol. 1988). Woodrow a Mott (1992) obdrželi dvě časové konstanty pro dvě komponenty aktivace Rubisco (komponenty se lišily v saturační ozáření a tím je autoři oddělili). Delší ($\tau = 4$ min) přičítají aktivaci Rubisco aktivázy, kratší ($\tau = 2$ min) pak vlastní aktivaci Rubisco prostřednictvím této aktivázy. Podobně u extraktů Rubisco ze špenátových listů bylo k aktivaci Rubisco aktivázy třeba 5–6 min pobytu listů v ozáření vyšší než $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Vlastní Rubisco se aktivovala pomaleji a k saturaci docházelo při vyšší ozáření, a to

1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Lan a kol. 1992). K podrobnějšímu popisu regulace karboxylačních cyklů se ještě vrátím v oddílu věnovaném C_4 rostlinám.

Rychlé komponenty a Rubisco jsou však jako součásti Calvinova cyklu regulačně provázány. U *Allocaisia macrorrhiza* tak po skokovém zvýšení ozáření z 10 na 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ došlo k rychlému nárůstu koncentrace RuBP jako důsledku rychlého zvýšení elektronového přenosu a dosud nízké aktivace Rubisco. Během 5–10 min se Rubisco postupně aktivovala a koncentrace RuBP se vracela na stejnou úroveň jako při ustálené nízké ozáření. Skokový pokles ozáření byl naopak provázen výrazným, však přechodným poklesem koncentrace RuBP (Seemann a kol. 1988).

III/ Komponenty „difusní“⁸

Jde především o otevírání a zavírání průduchů⁹: plná aktivace 10–90 min (Percy a Seeman 1990, Allen a Percy 2000, Rijkers a kol. 2000, FitzJohn 2002). Průduchy většinou představují nejpomalejší a nejvariabilnější složku fotosyntetické indukce. Jejich vodivost je regulována prostřednictvím několika mechanismů (přímých i nepřímých) a jejich kinetiku i ustálenou hodnotu vodivosti v krátkodobém měřítku ovládají především ozáření, gradient vlhkosti mezi listem atmosférou a podstomatální koncentrace CO_2 . Změny turgoru a z něj plynoucí pohyby průduchů jsou mnohem více důsledkem signálové transdukce, než vlastní fotosyntézy průduchových buněk (Schroeder a kol. 2001). To přináší zajímavý důsledek – průduchy na krátkou (< 1 min) světelnou skvrnu začnou reagovat až po jejím skončení a maximální vodivosti dosahují mnoho minut poté. Pokud je list stále ve stínu, následuje zavírání průduchové štěrby, které je většinou pomalejší než otevírání. Toto chování sice zvyšuje účinnost využití případných dalších světelných skvrn, které (jak je uvedeno v minulé kapitole) lze důvodně očekávat, ale zároveň snižuje efektivitu využití té „první“ skvrny. Také účinnost využití vody je tím nižší. Má se za to, že toto chování (pomalost a hystereze) není cílenou adaptací, nýbrž nutným (evolučním) důsledkem komplexní průduchové regulace (Percy a kol. 1996).

Další omezení představuje nestejněměrné otevírání průduchů (během fotosyntetické indukce). Může vyvolat heterogenitu v intercelulární koncentraci CO_2 (C_i) jejímž důsledkem je limitace analogická rovnovážnému aspektu modelovanému na obrázku 7; v tomto případě však zapříčiněná saturačním a

⁸ Nebudu se zde blíže věnovat potenciálním funkčním změnám difuzní vodivosti mezofylu vůči CO_2 , které jsou poslední léta studovány a zdají se být vysoce dynamické, např. vlivem regulací aquaporinů (Uehlein a kol. 2008) nebo pohyby chloroplastů.

⁹ Mechorosty a lišejníky na svých fotosyntetizujících orgánech uzavíratelné průduchy, až na výjimky, nemají. Přesto může vliv této komponenty přebírat přesycení vodou. Pokud je hydratace nadoptimální, snižuje vrstva vody difuzní vodivost pro CO_2 (a tedy i jeho asimilaci) a A_{max} je dosažena až po vyschnutí přebytečné vody (typicky: desítky min až hodiny).

konkávním charakterem C_i křivky asimilace CO_2 (Bro a kol. 1996). Heterogenita otevřenosti průduchů je však obecnější jev, neomezený na indukční periodu. O důsledcích pro fotosyntézu listu a její měření diskutují např. Pospíšilová a Šantrůček (1994).

Tři poznámky ke kinetickým aspektům limitace a jejich vztahu k limitacím rovnovážným:

1/ Jednotlivé složky kinetické limitace spolu různě těsně souvisí. Například stupeň aktivace Rubisco a fruktóza-1,6-bisfosfatázy velmi těsně koreloval s lineárním elektronovým přenosem u sóji i *Alocasia macrorrhiza* (Krall a kol. 1995). Elektronový přenos (vedoucí k redukci thioredoxinového transdukčního řetězce a posléze aktivaci cílových enzymů) tak představuje důležitý předpoklad aktivace mnohých stromatálních enzymů fotosyntézy (Buchanan 1980).

2/ Zatímco oddělování jednotlivých složek kinetického aspektu limitace, zejména biochemického od průduchového, je tradiční součástí mnoha prací (Usuda a Edwards 1984, Chazdon a Pearcy 1986a,b, Kirschbaum a Percy 1988a, Pearcy a Seemann 1990, Valladares a kol. 1997, Horton a Neufeld 1998, Kirschbaum a kol. 1998, Allen a Pearcy 2000, Rijkers a kol. 2000, Naumburg a Ellsworth 2000, FitzJohn 2002, viz tabulka 4); rozhodující vliv samotného rovnovážného aspektu limitace při hluboké dynamice ozáření, zůstává podle mého názoru často nepovšimnut.

3/ Podíl kinetiky Rubisco (a biochemické indukce vůbec) a dynamiky průduchů na ztrátě potenciálně přijatelného uhlíku během fotosyntetické indukce se liší podle druhu a konkrétních podmínek prostředí (Allen a Pearcy 2000b). Panuje přitom dosti přijímaná shoda, že u C_4 rostlin mají průduchy zanedbatelný podíl na fotosyntetické limitaci, a to i během indukce (Usuda 1984, Furbank a Walker 1985). Tato shoda by však zasloužila novější prověření, zejména u stresovaných C_4 rostlin.

Vraťme se závěrem k dříve zmíněné fotoinhibici. Long a kol. (1994) odhadují, že tento jev způsobuje ztrátu 10–25 % potenciálně asimilovaného uhlíku v terestrických ekosystémech. Fotoinhibice se projevuje sníženou efektivitou primárních reakcí fotosyntézy, a může být důsledkem více procesů. Může být jak *adaptivní* – chránící fotosyntetický aparát před poškozením (například disipace přebytečné energie (de)epoxidacími reakcemi v xantofylovém cyklu; Logan a kol. 1997), tak i *patologická* (nejvíce informací je v tomto ohledu o syntéze a degradaci proteinu D1; např. Long a kol. 1994). Protože patologická inhibice má většinou dlouhodobější povahu (přetrvává dlouho po odeznění stresu), nazýváme ji někdy *chronickou*. Fotoinhibici silně prohlubují vlivy snižující poptávku po primárních produktech fotosyntézy. Nejstudovanějšími jsou sucho a nízká teplota. Je však naprosto nepochybné, že k nim patří i nedostatečná indukce fotosyntetické mašinerie (Logan 1997 a kol., Kulheim a kol. 2002, Tsonev 2003). Nefotochemické zhášení (NPQ), prostřednictvím xantofylového cyklu (Niyogi 2000), vede k větší odolnosti proti poškození silnou

ozářeností, ale zároveň k nižší kvantové účinnosti využití slabého světla. Listy s vysokou mírou NPQ mohou ve stínu zažívat až 30% ztrátu asimilace, oproti plně stinně adaptovaným listům (Tausz a kol. 2005). To potvrzují na stín adaptované listy Alokázie, které byly velmi náchylné k fotoinhibici, zejména pokud silná ozářenost působí na list o vyšší teplotě, přibližně 40 °C (Mulkey a Pearcy 1992). Účinným “bezpečnostním ventilem” spotřebovávajícím přebytečné primární produkty fotosyntézy (a chráníci tak fotosyntetický aparát C₃ rostlin před poškozením) se zdá být též fotorespirace (Kozaki a Takeba 1996, Niyogi 2000).

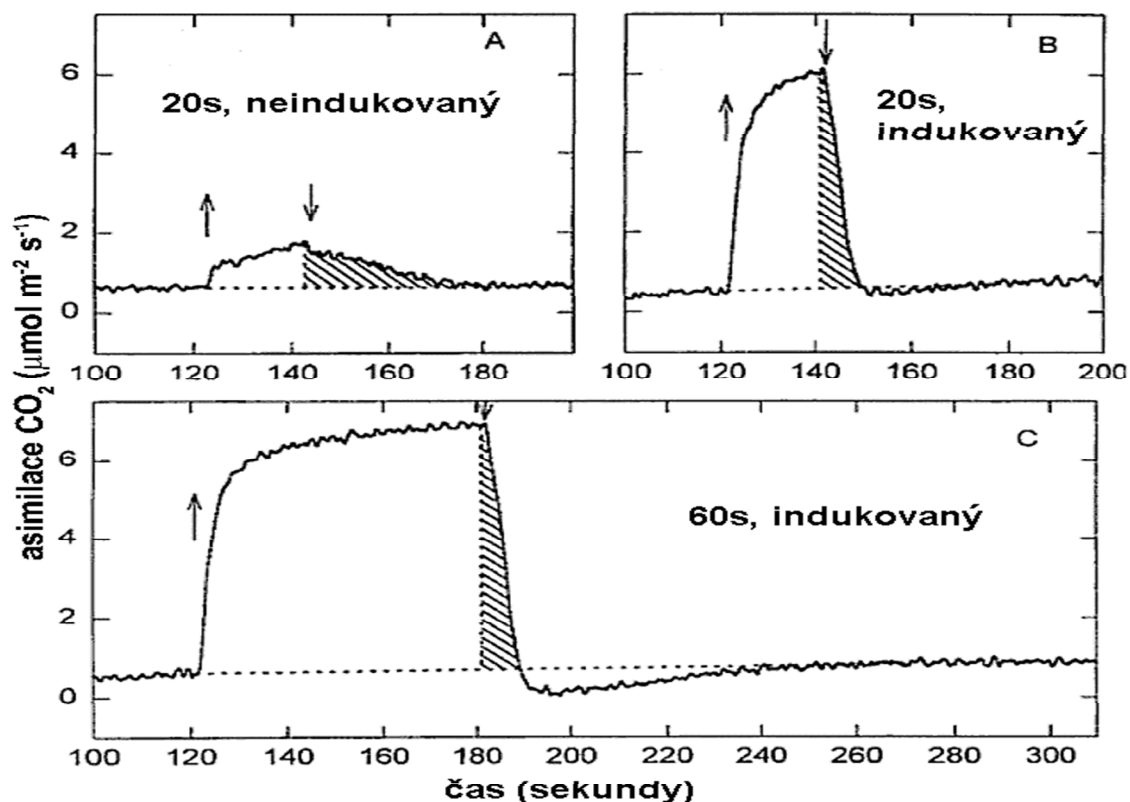
2.3. Asimilační náboj

Zatím jsem psal o okolnostech vedoucích ke snížené účinnosti využívání proměnné ozářenosti vzhledem ke stálé a integrálně stejné ozářenosti. Fotosyntéza však má i vlastnosti, které utilizaci světelných skvrn naopak zvýhodňují. Jak již bylo uvedeno, primární reakce fotosyntézy mají vyšší kapacitu (při 200 ms pulzu saturačního světla až 5 násobně; Laisk a kol. 1992) než reakce karboxylační. Během velké ozářenosti vytvořený gradient transthylakoidní koncentrace protonů (ΔpH), zásoba ATP a zejména redukovaných a fosforylovaných metabolitů asimilace CO₂ vedou k postiluminačnímu příjmu CO₂ ještě několik jednotek až desítek sekund po skončení vysoké ozářenosti (obrázek 9). Tento „asimilační náboj“ při absenci kyslíku dosahoval typicky 200 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ u řady C₃ druhů a klesal k přibližně 100 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ v atmosféře s 21 % kyslíku (pravděpodobně zejména díky fotorespiraci; Laisk a kol. 1984). Byly však naměřeny i hodnoty vyšší: 530 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ u *Brassica oleracea* v bezkyslíkaté atmosféře (Laisk a kol. 1984) a 450 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ u C₄ trávy *Sorghum bicolor* v běžném vzduchu (Laisk a Edwards 1997b). Důsledkem této formy akumulace zářivé energie je například schopnost listů efektivně průměrovat ozářenost krátkých světelných skvrn (kratších než několik sekund), pro něž pak do překvapivě vysoké ozářenosti pulsů neplatí rovnovážný aspekt limitace znázorněný na obrázku 7 (asimilace je vyšší, než by odpovídalo průměru ustálené asimilace v malé a velké ozářenosti; Gross 1982). Toto „průměrování ozářenosti“ je možné i pro světelné záblesky výrazně vyšší intenzity než sluneční, pokud jsou dostatečně krátké. Sója vystavena 1,5 μs pulsům červeného světla (660 nm) o intenzitě 5000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ následovaných 148,5 μs tmy (záblesk tvořil 1 % cyklu) asimilovala stejně, jako v odpovídající stálé ozářenosti 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Pokud se celý cyklus 100× prodloužil (*ceteris paribus*), začala asimilace v záblescích klesat a při cyklu 2/198 ms byla poloviční oproti stálým 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. U takto krátkých záblesků se energie kumuluje přímo v reakčních centrech a mechanismus patrně nemá ekologický význam (Tennessen a kol. 1995).

U světelných skvrn s trváním 10 s a méně, může postiluminační asimilace činit 50–250 % vlastní asimilace během světelné skvrny. Tento podíl pak silně klesá s dobou trvání vysoké ozářenosti, částečně i vlivem rozbíhající se fotorespirace (Pearcy 2007). Z toho vyplývá, že rostlina v důsledku světelné skvrny (během ní i po ní) přijme více

uhlíku, než by podle „steady-state“ modelu přijala při stejné ozáření za dobu trvání světelné skvrny. Díky schopnosti postiluminačního příjmu CO₂ tak mohou rostliny s nízkou fotosyntetickou kapacitou využít část přebytečné světelné energie (v podobě „asimilačního náboje“) a v době zatemnění pokračovat v karboxylaci a dalším zisku uhlíku (Chazdon a Pearcy 1986b). Asimilační náboj je patrně z velké části tvořen hromaděním RuBP, který je připraven navázat CO₂. U stinného listu *Alocasia macrorrhiza* však byl potvrzen významnější podíl zásob trioza-fosfátů (glyceraldehyd 3-fosfát + dihydroxyaceton fosfát). Jejich využití po skončení světelné skvrny však vyžaduje současně syntézu ATP, která může být „na počátku tmy“ v jisté míře zajištěna protonmotorickým gradientem vytvořeným v tylakoidech na světle (ΔpH ; Sharkey a kol. 1986).

Výhodou postiluminačního příjmu oxidu uhličitého z pohledu využívání světelných skvrn, je skutečnost, že jeho kapacita není příliš ovlivněna mírou aktivace Rubisco. Listy s aktivovanou Rubisco spotřebují „asimilační náboj“ za několik sekund, zatímco neindukované listy po zatemnění asimilují CO₂ pomaleji, ale jeho čistý příjem může přetrvávat 20–60 s po zatemnění (obrázek 9, Pearcy 2007). U *Salacia petenensis* dokonce postiluminační příjem vzrůstal od 30 do 70 $\mu\text{mol m}^{-2}$ s prodlužovaným zatemněním (od 1 do 40 minut), které předcházelo 30 s světelné skvrně (Küppers a kol. 1996).



Obr. 9. Chod asimilace CO₂ u listu *Alocasia macrorrhiza* při skokové změně z nízké na vysokou (saturační) ozáření a zpět na nízkou. Šrafovaná oblast značí postilluminační příjem CO₂, šipky začátek a konec vysoké ozáření. Neindukovaný list (= dlouhodobě adaptován v nízké ozáření) dosáhne během 20 s vysoké ozáření jen nízké maximální asimilace, ale postilluminační příjem pokračuje přibližně ještě 30 s po návratu ozáření na nízkou hodnotu (A). Indukovaný list (= vystaven vysoké ozáření krátce před začátkem pokusu) dosáhne více než trojnásobné rychlosti asimilace, ale asimilační náboj spotřebuje během méně než 10 s po návratu do stínu (B). Pokud je indukovaný list vystaven delší světelné skvrně (60 s), projeví se po její skončení výron CO₂ jako důsledek zpracování vytvořených fotorespiratorických metabolitů (C). Podle Pearcy a kol. 1996, upraveno.

Neindukované listy jsou však přesto v nevýhodě: Přestože u neindukovaných listů je počáteční výron kyslíku po osvětlení srovnatelný se situací u listů plně indukovaných, následná spotřeba kyslíku po skončení světelné skvrny (která je pozorovatelná právě při nedostatečné indukci) spotřebovává část redukováných produktů elektronového přenosu, které tak nemohou být použity k následné asimilaci CO₂. Tato spotřeba kyslíku je patrně důsledkem reoxidace glutation/askorbátového zásobníku a dalších redoxních mechanismů, které chrání neindukovaný list před „přeredukováním“ a poškozením přebytečnou zářivou energií (Asada 1994).

Postiluminační příjem CO₂ u C₃ rostlin navíc soutěží s fotorespirací, která CO₂ naopak uvolňuje. Protože výstavba fotorespiračních meziproductů (díky transportu: chloroplast – peroxyzóm – mitochondrie) vyžaduje jistý čas, výron CO₂ je měřitelný jen po skončení delších světelných skvrn (>20 s) a představuje proto další faktor, progresivně snižující účinnost využívání delších světelných pulzů prostřednictvím postiluminační asimilace (obrázek 9, Pearcy a kol. 1996).

Postiluminační energetický pool se zdá být ekologicky zanedbatelný pro většinu dynamických světelných režimů, které se vyskytují u podrostových lesních druhů (Pearcy 2007). Významnější snad může být pro nelesní (travní) porosty, které jsou vystaveny velkému počtu krátkých světelných skvrn během fotoperiody (Tang a kol. 1988, Pearcy a kol. 1990), a snad i pro stromové formace s vysoce „chvějivými“ listy (topol osika; Roden a Pearcy 1993a).

Podobně významný je asimilační náboj u planktonních řas a sinic, které mohou díky turbulentnímu proudění obdržovat „vysokofrekvenční“ krátké záblesky vysoké ozářenosti oddělované mnohem delším šerem, kdy jsou buňky v hlubší vrstvě média. Je známo, že taková situace urychluje růst řas proti stálému světlu stejné integrální intenzity, které řasová suspenze obdrží (Nedbal a kol. 1996). Taková urychlení se vyskytují většinou při frekvenci světelné oscilace nad 1 Hz, a pokud intenzivní světlo trvá kratší dobu, než následné zastínění (Terry 1986). Naopak úhrnná asimilace byla při měnícím se světle nižší nebo stejná v porovnání se stálým světlem stejné úhrnné intenzity. Rychlejší růst je vysvětlován nižší fotoinhibicí, ke které docházelo při intermitentním světle. Toto zjištění má velký význam ve stále vlivnější oblasti biotechnologií a je intenzivně studováno (Grobbelaar a kol. 1996, Nedbal a kol. 1996).

Na závěr kapitoly si položíme otázku: Jak moc kinetické aspekty fotosyntézy snižují/zvyšují asimilaci oproti situaci, kdyby fotosyntéza reagovala okamžitě a neexistoval postilluminační příjem CO₂ (ani jeho fotorespirační výron)? Odpovědi z terénu mnoho není. Navíc, téměř nikdy nebývá oddělován vliv rovnovážné a kinetické limitace asimilace. *Adenocaulon bicolor* ve svém stinném lesním podrostu (kde světelné skvrny přinášely 50 až 90 % fotonů) vykazoval denní úhrn asimilace nejčastěji v rozsahu 70–80 %, oproti stejnému stálému toku fotonů (Pfitsch a Pearcy 1989a). To je poměrně vysoká účinnost dynamické fotosyntézy, porovnáme-li ji například se stejně počítanými poměry pro nelesní druhy v experimentu, který probíhal v řízeném klimatu růstových komor, kde navíc panoval mnohem méně kontrastní světelný režim (obrázek 10, Kubásek, nepublikováno).

2.4. Vliv faktorů prostředí na dynamickou fotosyntézu

Zejména teplota, vzdušná vlhkost/dostupnost vody a koncentrace CO₂ silně ovlivňují rovnovážné aspekty asimilace rostlin. Nepřekvapí proto, že ovlivněny bývají i aspekty kinetické. V tomto směru je však jen velmi málo prací. Zároveň se téměř nic neví o stupni optimalizace těchto adaptací „vyššího řádu“ z pohledu dynamické ozáření (například jak a zda vůbec je optimalizováno využívání světelných skvrn v silně neoptimální teplotě). Proto stručný výčet vlivů, zásadních publikací a zjištění následuje zde, spíše než v kapitole věnované adaptacím.

Vysoká i nízká **teplota** (15 a 35 °C) 2,5 až 5 krát prodlužovaly čas k dosažení 50 % A_{max} oproti teplotě optimální (25 °C), pouze však u polostinných a slunných listů buku. U plně stinně adaptovaných listů byl tento čas nejkratší (<180 s) a téměř nezávislý na teplotě. Plná indukce byla dosahována opět nejrychleji u stinných listů, ale vliv teploty nebyl tak výrazný jako pro dosažení poloviny indukce (stinné listy dokonce dosahovaly nejkratšího času plné indukce při nejvyšší teplotě 35 °C). Proto autoři hypotetizují, že neoptimální teplota nepříznivě ovlivňuje především rychlé biochemické komponenty indukce (Küppers a Schneider 1993). Autoři této práce též zjistili, že rychlost ztráty fotosyntetické indukce ve tmě je relativně nezávislá na teplotě.

Vysoká teplota (38 °C) vedla k 40% inhibici fotosyntézy u křídlatcoplodých semenáčů ve stálém světle 539 μmol m⁻² s⁻¹ proti teplotě optimální (28 °C). Využívání dynamické ozáření střídající 30 a 525 μmol m⁻² s⁻¹ však bylo při 38 °C, oproti 28 °C inhibováno z 59 %. Důvodem byla kombinace jak snížené fotosyntetické kapacity, tak prohloubených kinetických aspektů limitace při nadoptimální teplotě (Leakey a kol. 2003a). Tento výsledek podporuje myšlenku, kterou se snažím jako červenou nit protkávat celou prací – rostliny jsou sice schopny se silně dynamické ozáření do jisté míry přizpůsobit, však téměř vždy mnohem účinněji využívají stálé světlo, které má v průměru stejnou intenzitu.

Relativní vzdušná vlhkost má vliv zejména na kinetiku pohybu prùdchů a bude o ní pojednáno v kapitole o adaptacích. O důsledcích **extrémní nedostupnosti**

vody, která ovlivňuje i biochemické reakce fotosyntézy, se v souvislosti s využíváním dynamické ozáření pravděpodobně neví téměř nic, přestože kombinace zástinu (a velkého podílu sunflecků na celkové ozáření) a sucha je v přírodě celkem běžná.

Vliv **koncentrace CO₂** na rostliny je v posledních desetiletích silně studován; okrajově pak i s ohledem na dynamickou ozáření. Zvýšená koncentrace CO₂ například zvýšila růst (o 25 %) a asimilaci (o 59 %) při stálém světle 170 μmol m⁻² s⁻¹, ale ještě mnohem více (o 60 resp. 89 %) při světelných skvrnách 30/525 μmol m⁻² s⁻¹. Bylo tomu tak nejen díky zrychlené indukci, ale také vlivem zvýšené [CO₂] na rovnovážné aspekty fotosyntézy (například snížení kompenzační ozáření potlačením fotorespirace; Leakey a kol. 2002). Naumburg a Ellsworth (2000) zjistili též vyšší fotosyntetickou kapacitu a lepší fotosyntetickou dynamiku (především pomalejší ztrátu indukce po 6 min šera) u 4 druhů dřevin pěstovaných ve zvýšené koncentraci CO₂ (+200 ppm) a dynamické ozáření (v podrostu borovice kadidlové, *Pinus taeda*), oproti stejnému režimu ve vzduchu atmosferickém.

2.5. Vliv dynamické ozáření na růst a produkci rostlin

Terénní výzkumy na toto téma jsou vzácné, neboť je téměř nemožné najít či zajistit srovnatelné výzkumné plochy lišící se jen časovým (a/nebo prostorovým) rozdělením ozáření. Ale i při pokusech v růstových boxech máme dilema. Pokud porovnáváme režim stálé ozáření s režimem lišícím se jen přidanými světelnými skvrnami, nejsou pak oba režimy stejné v integrální ozáření. Pokud naopak zvýšíme stálé světlo prvního režimu, aby integrální ozáření obou kultivací byla stejná, rostou v naprosté většině lépe rostliny stálého režimu díky saturační povaze světelné závislosti fotosyntézy (obrázek 7). To ovšem maskuje aspekt kinetický, který je považován za adaptivnější, a proto je často v centru našeho zájmu (Pearcy 2007, tato práce).

Allocasia macrorrhiza měla nejvyšší produkci v režimu stálého světla, nižší v krátkých (6 s) a nejnižší v dlouhých (8 min) světelných skvrnách. Integrální ozáření všech režimů byla stejná (Sims a Pearcy 1993). Vyšší produkce v krátkých skvrnách byla důsledkem vyšší fotosyntetické indukce (mezidobí šera muselo být mezi takto krátkými světelnými skvrnami též krátké) a významně vyššího podílu postilluminačního příjmu CO₂ v „rychlejší“ světelném režimu. To je v souladu s naším chápáním kinetického i rovnovážného aspektu limitace. Naopak semenáče křídlatcopolodých (*Dipterocarpaceae*) v manipulativním terénním pokusu rostly lépe (více než 4 krát vyšší relativní růstová rychlost) v delších světelných skvrnách (přibližně 7 min) oproti krátkým (přibližně 3 min), stejné ozáření během fotoperiody (3,3 mol m⁻²; Leakey a kol. 2003b). Stejná ozáření zde však byla zajišťována stíněním otevřenějších ploch s delšími světelnými skvrnami tj. v 7min režimu (šedá folie), což výrazně ovlivňovalo dílčí ozáření jednotlivých ploch (v 3min režimu světelné skvrny dosahovaly někdy až plné sluneční intenzity, v 7min stěží poloviny). Navíc režimy 3 vs. 7 minut nejsou zdaleka tak kontrastní, jako je tomu v minulém pokusu a je zřejmé, že „rychlejší“ režim

vedl asi spíše k zvýšení limitace indukčním požadavkem, než aby zvýhodnil postiluminační příjem CO₂.

Stínění „rozptylovou textilií“ může být s úspěchem použito k odstranění světelných skvrn z porostu (to není příklad minulé studie – tam byl použit čirý filtr, který sluneční mozaiku naopak zachovává). Vhodná textilie znemožní viditelnost slunečního kotouče, ale prostup difusního záření může být téměř neovlivněn. Přirozený podrost *Adenocaulon bicolor*, takto zbaven světelných skvrn, snížil po dvou letech významně svou výšku v důsledku negativní uhlíkové bilance. To ukazuje vyrovnanou uhlíkovou bilanci mnohých semenáčů a podrostových druhů, která se odebráním světelných skvrn stane zápornou. V takovýchto případech mají světelné skvrny zásadní význam pro přežívání těchto rostlin (ať už celý život nebo po dobu, než „dorostou ke světlu“; Pfitsch a Pearcy 1992).

Přestože se v této práci často omezují na využívání časově proměnné ozáření, obecná tolerance k zastínění je předmětem rozsáhlé diskuze. Kromě úhrnné uhlíkové bilance (Givnish 1988) jsou zřejmě důležité i další faktory, jako je odolnost k dalším abiotickým, ale také biotickým stresorům (Valladares a Niinemets 2008).

Rostliny, díky své modulární stavbě, disponují nástrojem, který jim pomáhá využívat účinněji heterogenní zdroje s prostorovou a současně časovou složkou heterogenity. Tímto nástrojem je alokace asimilátů na velké vzdálenosti, z místa jejich intenzivní syntézy do míst, která (momentálně) strádají jejich nedostatkem. Zvláště je tato schopnost vyvinuta u dřevin a bylin s klonálně propojenými rametami. Tato schopnost prokazatelně zvyšuje i účinnost využívání heterogenní ozáření (Stuefer a kol. 1996).

3. Přizpůsobení rostlin k dynamické ozářenosti

Ukázal jsem, že dynamické světlo – ač může poskytovat i jisté výhody – je pro fotosyntézu obtížněji využitelné, než světlo stálé o stejné úhrnné intenzitě. Mnoho podrostových druhů či jedinců však roste v hlubokém stínu a zjevně je na využívání občasných světelných skvrn, které vnášejí do podrostu zásadní podíl světelné energie, existenčně závislá. Logika takového uvažování se zdá být zřejmá – rostlina blízko kompenzační ozářenosti jen přežívá, vyrovnává slabou fotosyntézou nevyhnutelné dýchání svých nezelených, ale i zelených částí. Drobným zvýšením účinnosti využívání světelných skvrn by se mohla dostat do pozitivní uhlíkové bilance a přirůstat. Že by v některých situacích k významné změně uhlíkové bilance stačilo opravdu malé zefektivnění utilizace dynamického světla, lze dokázat matematickými modely fotosyntézy v proměnném světle (Pearcy a kol. 1997, Dewar a kol. 1998, Kirschbaum a kol. 1998, Stegemann a kol. 1999). Očekáváním mnoha studií proto bylo dokázat adaptivní charakter fotosyntetického aparátu, který zajistí maximální úhrnnou fotosyntézu v (přírodním) dynamickém světelném režimu. Úvodem kapitoly o těchto adaptacích a aklimacích¹⁰, hned přiznejme, že se ukazují být omezenějšími, než jsme čekali a některé procesy či parametry (například fotosyntetická kapacita, rychlost aktivace Rubisco) jsou velmi konzervativní¹¹.

Dříve než budu mluvit o přizpůsobeních k dynamickému světlu, musím definovat, jak jejich přínosnost hodnotíme. Z ekologického pohledu je pochopitelně lépe adaptována ta rostlina, která v daných podmínkách lépe roste a je kompetičně silnější než její soupeři. Ekologické studie, které testují adaptaci k proměnné ozářenosti v přirozených podmínkách, jsou (zejména s ohledem na splnění zaklínadla *ceteris paribus*) však velmi náročné. Navíc ekofyziologové preferují mechanistický popis toho, v čem daná adaptace spočívá. Postupem času se proto rozšířila a ustálila řada parametrů (přímo měřených i odvozených), kterými se snažíme využívání dynamické ozářenosti hodnotit. Nejčastěji používané parametry jsem spolu s příklady významných prací, které je aplikují, shrnul v tabulce 4.

¹⁰ Adaptace – dlouhodobé, často evoluční přizpůsobení; aklimace – krátkodobé, za života rostliny získané přizpůsobení. Často tento termín používáme i pro prchavé změny, které však mají nezanedbatelný význam (např. hodinová temnostní aklimace a její vliv na následnou rychlost fotosyntetické indukce).

¹¹ Jako konzervativní označují evoluční biologové znaky, které se vyvíjejí pomaleji, než bychom očekávali. Je tomu tak nejčastěji kvůli multifunkčnosti, kdy je strukturu/funkci obtížné vylepšit v našem ohledu a zároveň nezhoršit v ohledech jiných, které jsou však v celostním přístupu pro organizmus také rozhodující. O těch „jiných ohledech“ a možnostech jejich multikriteriální optimalizace se ale většinou ví jen málo.

Tab. 4. Nejčastěji používané parametry (měřené i odvozené) k hodnocení výkonnosti dynamické fotosyntézy¹²

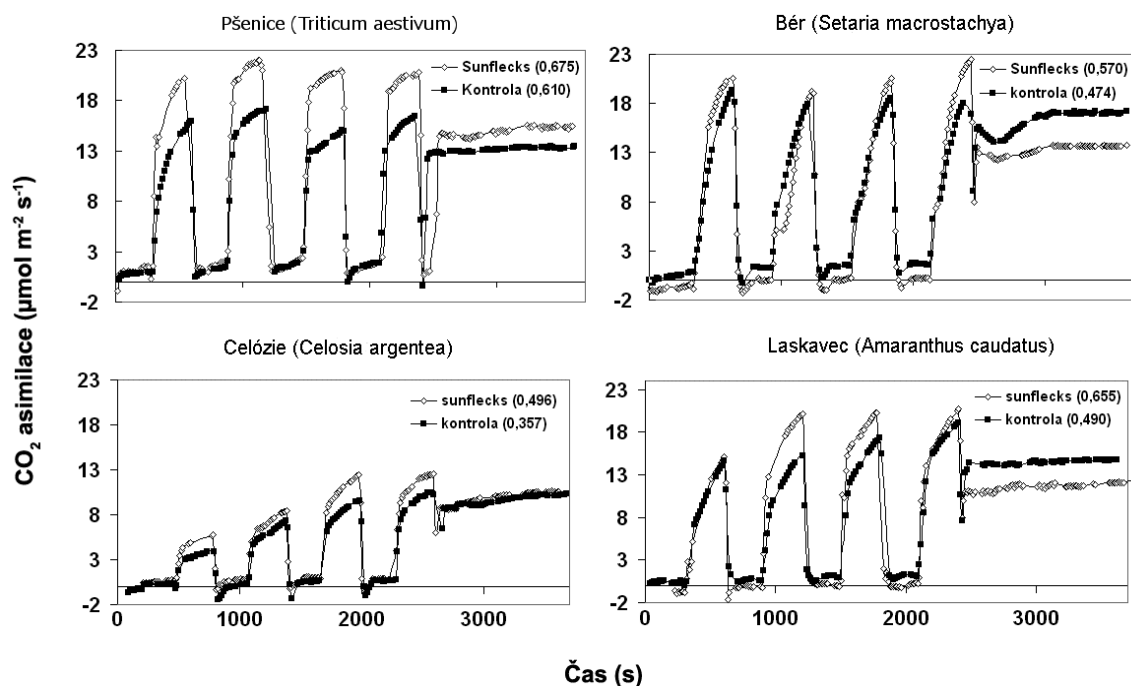
označení	Slovně	Vztah např.	Použito např. v
IT ₅₀ , T _{50%}	čas k dosažení 50 % světlem nasycené čisté asimilace po temnostní (stinné) adaptaci	čas k dosažení 0,5 A _{max}	Küppers a kol. 1996; Zipperlen a Press 1997; Horton a Neufeld 1998; Allen a Pearcy 2000a,b.
IT ₉₀ , T _{90%}	čas k dosažení 90 % světlem nasycené čisté asimilace po temnostní (stinné) adaptaci	čas k dosažení 0,9 A _{max}	Poorter a Oberbauer 1993; Ögren a Sundin 1996; Küppers a kol. 1996; Valladares a kol. 1997; Horton a Neufeld 1998; Naumburg a Elsworth 2000; Rijkers a kol. 2000; Leakey a kol. 2005; Tausz a kol. 2005; Urban a kol. 2007; Cui a kol. 2008; Košvancová-Zitová a kol. 2009; Zhang a kol. 2009.
IS ₆₀	indukční stav po 60 s v dané ozáření po temnostní (stinné) adaptaci	A/A _{max} po 60 s světla	Chazdon a Pearcy 1986a,b; Kirschbaum a Pearcy 1988; Pearcy a Seemann 1990; Poorter a Oberbauer 1993; Pearcy 1994; Sassenrath-Cole a Pearcy 1994; Küppers a kol. 1996; Valladares a kol. 1997; Allen a Pearcy 2000a,b; Naumburg a Elsworth 2000; Rijkers a kol. 2000; Leakey a kol. 2005; Tausz a kol. 2005; Urban a kol. 2007; Cui a kol. 2008; Košvancová-Zitová a kol. 2009
IS (IS ₆₀)	rychlost ztráty aktivace v malé ozáření případně ve tmě (IS ₆₀ po definované době zatemnění)	(A-A _{min})/ (A _{max} -A _{min}), (A/A _{max} po 60 s světla)	Chazdon a Pearcy 1986a,b; Pearcy a Seemann 1990; Poorter a Oberbauer 1993; Sassenrath-Cole a Pearcy 1994; Sassenrath-Cole a Pearcy 1994; Krall a kol. 1995; Küppers a kol. 1996; Valladares a kol. 1997; Zipperlen a Press 1997; Horton a Neufeld 1998; Ernstsena kol. 1999; Allen a Pearcy 2000a,b; Naumburg a Elsworth 2000; Zhang a kol. 2009;

¹² V citovaných pracích se užívá uvedený typ parametru často v širším slova smyslu, nikoli přesně ve tvaru, jak je uveden zde. Přehled prací není také vyčerpávající.

Vysvětlivky symbolů ve vzorcích: A – aktuální rychlost asimilace CO₂, A_{max} – maximální, světlem nasycená asimilace; A_{min} – ustálená asimilace v nízké ozáření či tmě, A' – aktuální asimilace A přepočtená na intercelulární koncentraci CO₂ po dosažení A_{max}; V_{cmax} – maximální karboxylační kapacita Rubisco, NPQ – nefotochemické zhašení fluorescence, IA – asimilace integrovaná přes světelnou skvrnu (během ní a díky postiluminačnímu příjmu), T_{high} – doba trvání světelné skvrny, F₀ – minimální temnostně adaptovaná fluorescence při slabém světle, F_m – maximální temnostně adaptovaná fluorescence při saturujícím světle.

LB	přechodná biochemická limitace	$(A_{\max} - A') / A_{\max}$...a odvozené	Usuda a Edwards 1984; Pearcy a kol. 1985; Chazdon a Pearcy 1986a; Kirschbaum a Pearcy 1988; Allen a Pearcy 2000a,b; Urban a kol. 2007; Košvancová-Zitová a kol. 2009;
LS	přechodná průduchová limitace	$(A' - A) / A_{\max}$...a odvozené	Usuda a Edwards 1984; Pearcy a kol. 1985; Chazdon a Pearcy 1986a; Kirschbaum a Pearcy 1988; Allen a Pearcy 2000a,b; Urban a kol. 2007; Košvancová-Zitová a kol. 2009;
τ	časová konstanta (de) aktivace komponent (průduchy, Rubisco...)	čas k 63% změně k novému rovnovážnému stavu	Gross 1982; Woodrow a Mott 1992; Mott a Woodrow 1993, 2000; Knapp 1993; Sassenrath-Cole a Pearcy 1994; Küppers a kol. 1996; Ernstsena a kol. 1997, 1999; Tausz a kol. 2005; Cui a kol. 2008; Košvancová-Zitová a kol. 2009;
BIS	biochemická aktivace	$(A/c_i) / (A_{\max}/c_i)$	Chazdon a Pearcy 1986a; Valladares a kol. 1997; Allen a Pearcy 2000a,b; Naumburg a Elsworth 2000;
Různé	Přímo stanovené aktivity či aktivace enzymů, pooly intermediátů	% $V_{c_{\max}}$...	Usuda 1985; Pearcy a Seemann 1990; Lan a kol. 1992; Sassenrath-Cole a Pearcy 1994; Krall a kol. 1995; Küppers a kol. 1996; Ögren a Sundin 1996; Ernstsena a kol. 1997; Rijkers a kol. 2000; Yin a Johnson 2000;
F_v/F_m $Q_{p_{\max}}$	maximální kvantový výtěžek fluorescence chlorofylu <i>a</i> PS II	$F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m$	Watling a kol. 1997; Lovelock a kol. 1998; Schiefthaler a kol. 1999; Kubien a Sage 2004; Tausz a kol. 2005;
Různé	Fluorescence na světle, NPQ, deepoxidace xantofylů...	různé	Krall a kol. 1995; Logan a kol. 1997, Skillman a Winter 1997; Watling a kol. 1997; Lovelock a kol. 1998; Schiefthaler a kol. 1999; Kulheim a kol. 2002; Kubien a Sage 2004; Tausz a kol. 2005;
Není ustáleno	Postiluminační příjem CO_2	měřený parametr; různé	Laisk a kol. 1984; Pearcy a kol. 1985; Sharkey a kol. 1986; Küppers a kol. 1996; Laisk a Edwards 1997b; Leakey a kol. 2005;
LUE	Efektivita využívání světelných skvrn (včetně postiluminačního příjmu CO_2)	$IA / T_{\text{high}} \times A_{\max} (x 100)$	Pearcy a kol. 1985; Chazdon a Pearcy 1986b; Pons a Pearcy 1992; Küppers a kol. 1996; Valladares a kol. 1997; Leakey a kol. 2005;
Různé	Růst a alokace	různé	Smith a Martin 1987a; Nicotra a Pearcy 1990; Pfitsch a Pearcy 1992; Sims a Pearcy 1993; Kulheim a kol. 2002; Leakey a kol. 2003, 2005; Kubien a Sage 2004

Většina v tabulce uvedených hodnotítek je dosti dílčích a často adaptačně protichůdných. Podobně, spíše výjimečně korelují s rovnovážnými parametry fotosyntézy tak, aby v souhrnu docházelo ke zvýhodnění asimilace rostlin. Nejkomplexnější je hodnocení růstu a alokace zdrojů (poslední řádek tabulky). Nejprímější fotosyntetické měření je pak zřejmě integrativní příjem CO_2 ve střednědobém až dlouhodobém horizontu srovnávající stálé a dynamické světlo o stejném úhrnu toku fotonů. Příklad takového měření je na obrázku 10. I dílčí rovnovážné a kinetické parametry fotosyntézy a souvisejících procesů (dýchání, elektronový přenos, transpirace, fotoinhibice...) však pro nás mají velký význam – pomáhají nám mechanisticky pochopit kroky adaptace rostlin na jejich prostředí, případně omezení, které znemožňují dosažení optimality (modelované podle různých věrných modelů).



Obr. 10. Porovnání rychlosti asimilace CO_2 čtyř druhů rostlin pěstovaných od vysetí 33 dní ve stálém světle střední intenzity (plné symboly) nebo v dynamickém světelném režimu (prázdné symboly). Podrobné podmínky pěstování viz Kubásek a kol. 2013. Mladé, plně rozvinuté listy rostlin obou kultivací byly před sklizní měřeny ve stejném dynamickém režimu: Prvních 40 min (2400 s) se po 5 minutách střídala vysoká ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a nízká ozářenost ($90 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Posledních 20 min tvořilo stálé světlo integrálně stejné intenzity ($545 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Hodnoty v závorkách udávají podíl mezi integrální asimilací během světelných skvrn a odpovídající stálé ozářenosti. Z obrázku vidíme, že 1/ v dynamickém světle rostliny vždy na jednotku dopadajících fotonů asimilovaly méně než ve stálém světle (36–68 %), 2/ více znevýhodněny byly druhy s nízkou fotosyntetickou kapacitou (*Celosia*) a 3/ rostliny pěstované v dynamickém světelném režimu („sunflecks“) jej byly schopny využívat vždy výhodněji, než jedinci bez této zkušenosti. Svislé osy: asimilace CO_2 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), vodorovné osy: čas (s). (Nepublikované výsledky z experimentu Kubásek a kol. 2013).

3.1. Rovnovážné aspekty fotosyntézy

Přestože tabulka nabízí řadu parametrů k hodnocení kinetických aspektů fotosyntézy, základní rovnovážné parametry, jako je A_{\max} , dýchání, kompenzační ozáření či kvantový výtěžek asimilace CO_2 , v ní chybí (tabulka by neúměrně narostla citacemi, neboť například A_{\max} měří téměř všechny studie). Lze přitom dokázat, že i v mnohých dynamických světelných režimech, je pro úhrnnou asimilaci a růst (v přírodě se vyskytující) variabilita rovnovážných parametrů zásadnější, než je variabilita aspektů kinetických (Stegemann a kol. 1999). Tato skutečnost však bývá často opomíjena.

Maximální fotosyntetická kapacita - A_{\max}

Stinné listy mívají A_{\max} obvykle 3–5× nižší než listy slunné (Boardman 1977, Givnish 1988). Právě u stinných listů tak A_{\max} vážně omezuje efektivitu využívání světelných skvrn (viz rovnovážný aspekt limitace a obrázek 7). Její zvýšení se zdá být neúčinnějším prostředkem zvýšení asimilace v krátkých záblescích vysoké ozáření. A_{\max} většinou pozitivně koreluje s (temnotním) dýcháním (Azcón-Bieto a Osmond 1983, Whitehead a kol. 2004) a tudíž se vysoká A_{\max} patrně nevyplatí (= nevede ke zvýšení úhrnné čisté asimilace) listům, které setrvávají dlouhodobě v hlubokém stínu. Přestože dýchání daného listu při stálé teplotě těsně souvisí s úhrnnou asimilací během minulé fotoperiody (Azcón-Bieto a Osmond 1983, Whitehead a kol. 2004), pro různé listy a druhy platí podobná korelace i vzhledem k fotosyntetické kapacitě, bez ohledu na to, do jaké míry je realizována (van der Werf a kol. 1994, Dewar a kol. 1998, Wright a kol. 2004, obrázek 11). Tyto korelace pro velké soubory ekologicky rozličných listů nebyvají nikterak těsné a podle mého názoru „negativní spřažení“ fotosyntetické kapacity a dýchání nebude tím hlavním důvodem nízké fotosyntetické kapacity stinných listů¹³. Proč mají podrostové druhy vyšších rostlin, které zakoušejí světelné skvrny, tak „zbytečně nízkou“ fotosyntetickou kapacitu (z pohledu optimalizace využívání světelných skvrn), se neví. Jedno možné vysvětlení ukáží v kapitole věnované adaptacím kinetických aspektů limitace. Podobně se neví, zda variabilita závislosti A_{\max} a R_{dark} pro ekologicky kontrastní druhy a listy může významně odrážet adaptaci k využívání proměnné ozáření.

Jak souvisí fotosyntetická kapacita s časovou distribucí dané úhrnné ozáření, se neví. Křídlatcoplodé semenáče pěstované v krátkých (přibližně 3 min) a dlouhých

¹³ Ian Wright a Peter Reich (Wright a kol. 2004) shromáždili a částečně zpracovali rozsáhlý soubor dat strukturních, biochemických a fyziologických vlastností listů z celého světa a prakticky všech biomů. Soubor, který čítá 2548 měření, přibližně 2000 druhů ze 175 lokalit (podklady od 33 výzkumníků), je rozsáhlým souborem listových charakteristik, který nemá obdoby. Ovšem některé proměnné jsou neúplné (například dýchání je uvedeno jen u 259 položek), což omezuje možnosti srovnávání. Z tohoto souboru hodnot lze zjistit, že fotosyntetická kapacita s temnotním dýcháním (obojí log.) *všech případů* koreluje uspokojivě, pokud jsou počítány na jednotku biomasy ($R^2 = 0,58$), však jen slabě, pokud jsou hodnoty udány na plochu listů ($R^2 = 0,19$). Podobně slabou korelaci lze vidět na mých mechoých měřeních, obrázku 11 (korelace by téměř vymizela, pokud odstraníme několik nejvyšších hodnot dýchání). Někteří autoři však u kolektivních souborů dat obdrželi těsnější korelace i vztaženo na plochu. Například Givnish (1988) dosáhl $R^2 = 0,755$ pro 32 pozorování.

(7 min) skvrnách stejné úhrnné intenzity ($3,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ den}^{-1}$) měly nepatrně vyšší kapacitu v dlouhých skvrnách, ve kterých ovšem vykazovaly 4 krát rychlejší růst (v důsledku rovnovážných i kinetických aspektů, znevýhodňujících vždy „pomalejší režim“; Leakey a kol. 2003b). V mnohem kontrastnějším pokusu (6 s vs. 8 min světelné skvrny) na *Alocasia macrorrhiza* nebyly shledány průkazné rozdíly ve fotosyntetické kapacitě mezi režimy (Sims a Pearcy 1993). Obě studie tak naznačují, že fotosyntetická kapacita není příliš závislá (a tedy ani adaptabilní), na různé časování stejné úhrnné ozářenosti.

Dýchání

Temnostní dýchání se zdá být jinak regulováno u slunných a stinných listů/rostlin. U špenátu (slunný druh) intenzita respirace nejtěsněji korelovala s dostupností asimilátů, zatímco u *Alocasia odora* (stinný druh) s poptávkou po ATP (Noguchi a Terashima 1997).

Přestože modely dýchání rostlin existují (Cannell a Thornley 2000, Thornley a Cannell 2000), jde spíše o modelování vztahu dýchání k procesům (asimilace, růst, redukce nitrátů...). Dostatečně konkrétní popis vztahu dýchání a potenciálu (fotosyntetické kapacity, A_{max}) nám stále chybí. Pokud však rozdělíme dýchání na růstovou a udržovací složku, bude zřejmé, proč dýchání má jistou nenulovou hodnotu, pod kterou neklesne ani při nulové realizované asimilaci (Amthor 2000). Ani tento přístup však plně nepředpoví (empirický) ani nevysvětlí (mechanistický přístup) závislost fotosyntetické kapacity a dýchání.

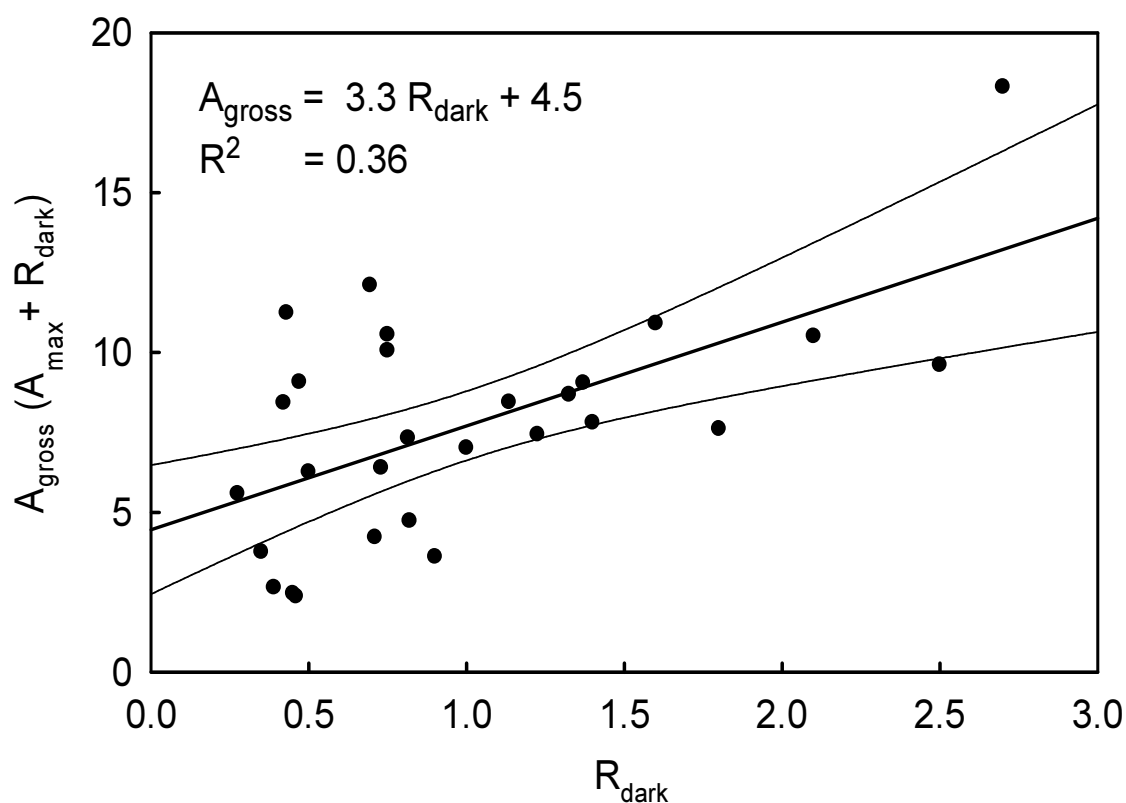
Nikterak těsný vztah dýchání a fotosyntetické kapacity nás zřejmě také nemusí překvapovat, pokud víme o extrémní flexibilitě rostlinného mitochondriálního dýchání. Dva elektronové „bypasy“ umožňují (adaptivně?) disipovat energii prodýchávaných metabolitů v teplo a měnit poměr produkce ATP/NADH. Dnes tedy rozdělujeme rostlinnou respiraci na růstovou, udržovací a plýtvací složku, proti jednoduššímu dřívějšímu modelu jen s prvními dvěmi složkami (Amthor 2000). Významu a regulaci plýtvací složky však stále rozumíme jen málo.

Díky převažující heterotrofní biomase většiny rostlin bývá prodýcháno mnohem více asimilátů, než bychom odvodili z poměru dýchání a asimilace listů. Pro rychle rostoucí zemědělské kultury může být prodýcháno 30–50 % asimilátů, zatímco u boreálních lesů může jít až o 70 % (Amthor 2000).

Kompenzační ozáření a kvantová účinnost asimilace CO₂

Kompenzační ozáření (ustálený tok fotonů v oblasti 400–700 nm, při kterém fotosyntéza právě vyrovnává produkci CO₂ katabolických procesů) se pro ekologicky kontrastní druhy může pohybovat v poměrně širokém rozsahu (2–40 μmol m⁻² s⁻¹) a souvisí zejména s teplotou listu a úhrnnou dlouhodobou ozářeností (Boardman 1977). Kompenzační ozáření listů má navíc velmi nepřímý ekologický význam, protože nezelená biomasa (kořeny, stonky, plody), kterou listy „živí“, téměř u všech cévnatých rostlin silně převažuje. Zajímavější je proto kompenzační ozáření z pohledu celé rostliny. Kompenzační ozáření starých stromů, které už téměř nerostou, se blíží úhrnné ozáření, kterou jejich koruny absorbují, a to je jednou z hypotéz, proč již (téměř) nerostou (Givnish 1988). Pearcy a Calkin (1983) porovnávali asimilaci sympatrického C₃ druhu (*Claoxylon sandwicense*) a C₄ (*Euphorbia forbesii*) (polo)stromu v podrostu Hawaiského lesa (typická difusní ozáření okolo 20 μmol m⁻² s⁻¹). C₄ druh měl oproti C₃ dle očekávání vyšší fotosyntetickou kapacitu (7 vs. 4 μmol m⁻² s⁻¹), ale díky vyššímu dýchání též vyšší kompenzační ozáření (6,3 vs 1,7 μmol m⁻² s⁻¹). Vzhledem k průměrné difusní ozáření v podrostu byly však oba stromy schopny udržovat pozitivní uhlíkovou bilanci po většinu dne (při ozáření 20 μmol m⁻² s⁻¹ byla asimilace u obou druhů mezi 0,8–0,9 μmol m⁻² s⁻¹; Pearcy a Calkin 1983). V navazující studii autoři prokázali velmi podobné parametry fotosyntetické indukce a efektivitu využívání krátkých skvrn (včetně postilluminačního příjmu CO₂) u obou druhů. Limitaci asimilace označují za „převážně nestomatální“ (Pearcy a kol. 1985). Intercelulární koncentrace CO₂ klesající mezi 2. a 4. minutou indukce u *E. forbesii* na 60 μmol CO₂ mol⁻¹, ale podle mého názoru průduchovou limitaci napovídá (i když jde o C₄ druh). Velmi nízká kompenzační ozáření 2 μmol m⁻² s⁻¹ (mnohem nižší než podrostová difusní ozáření) byla zjištěna též pro *Adenocaulon bicolor* v hlubokém zástínu (Pfitsch a Pearcy 1989b).

Kvantový výtěžek asimilace CO₂ (počáteční sklon závislosti asimilace na ozáření) je parametr velmi neadaptivní. U C₃ rostlin závisí na teplotě a poměru [CO₂]/[O₂] v místě karboxylace, u C₄ rostlin je za běžných podmínek téměř invariantní (Ehleringer a Björkman 1977, Skillman 2008.). Pokud jeho hodnoty výrazně klesají pod teoretické předpovědi (0,04–0,06), svědčí to o stresovém ovlivnění rostlin, převážně fotoinhibicí (Long a kol. 1994). Mechorosty a lišejníky mívají kvantový výtěžek na plochu porostu nižší, (0,02–0,04; viz níže; Vondrák a Kubásek 2013). Protože kvantový výtěžek asimilace významně koreluje s maximálním kvantovým výtěžkem fluorescence (F_v/F_m), je toto jednoduché fluorescenční měření považováno za poměrně věrné hodnotítko stresu/fotoinhibice (Maxwell a Johnson 2000). Zmíním ještě recentní práci, která naznačuje, že při extrémně nízkých ozářeních (< jednotky μmol m⁻² s⁻¹) může kvantová účinnost klesat k nule a nikoli se blížit k asymptotě, jak se běžně předpokládá. To by představovalo další znevýhodnění fotosyntézy v hlubokém zástínu, svítání a soumraku (Kirschbaum a kol. 2004).



Obr. 11. Korelace mezi temnostním dýcháním (R_{dark}) a hrubou fotosyntetickou kapacitou ($A_{\text{gross}} = A_{\text{max}} + R_{\text{dark}}$, obojí v $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, při 20°C a A_{max} při saturační ozáření $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a $[\text{CO}_2] = 2000 \text{ ppm}$) pro 17 druhů mechů a jätrovek ze slunných a stinných lokalit (*Atrichum undulatum*, *Fontinalis antipyretica*, *Plagiochilla asplenioides*, *Chilloscyphus polyanthos*, *Polytrichum formosum*, *P. commune*, *Pleurozium schreberii*, *Brachythecium rutabulum*, *Dicranella heteromalla*, *Lophocolea bidentata*, *Syntrichia ruralis*, *Grimmia pulvinata*, *Ceratodon purpureus*, *Racomitrium canescens*, *Funaria hygrometrica*, *Plagiomnium affine*, *Scleropodium purum*). Sklony korelačních přímk se průkazně nelišily mezi stinnými a slunným porosty ($p = 0,12$), proto byly skupiny spojeny a proloženy společnou regresní funkcí. Regresní rovnice, koeficient determinace a 95% regresní pásy jsou zobrazeny (Kubásek, nepublikováno).

Jak vidíme, základní rovnovážné parametry fotosyntézy listu (zejména fotosyntetická kapacita) se tedy mohou významně lišit podle úhrnné ozáření, ve které list vyrůstal (však mnohem méně pak podle časové distribuce této ozáření – vzoru světelných skvrn).

Jak je to však u existujících listů, které se dostanou do nových světelných podmínek? List *Alocasia macrorrhiza* se při změně světelného prostředí z nízké na vysokou ozáření aklimoval v horizontu 4 až 6 dní. Listy, které v době změny výrazně rostly, byly schopny adaptace významné (včetně zvýšení tloušťky), listy dosáhnuvší již konečné plochy však jen velmi omezené. Plné adaptace však byl schopen pouze list nově vytvořený v prostředí s vysokou dostupností světla (Sims a Pearcy 1992).

Za rovnovážnou adaptaci k dynamické ozáření můžeme snad považovat i zvýšení boční difuzivity listu pro CO₂ prostřednictvím **homobarické architektury listu**¹⁴. CO₂ tak může difundovat z neosvětlených částí do osvětlených. Právě u homobarických listů a vysoké prostorové heterogenitě ozáření („sunflecky jemného zrna“), byla prokázána výrazná stimulace fotosyntézy při nízké průduchové vodivosti v porovnání se situací, pokud by boční difuze nebyla možná, nebo v porovnání s listy **heterobarickými** (které mají boční vodivost nižší). Protože většina podrostových druhů má homobarické listy, považují autoři homobarii za významnou adaptaci k využívání dynamického světla (Pieruschka a kol. 2010).

Pokud uvažujeme v duchu optimality, neměli bychom zapomínat, že kritériem optimálního využití fotosyntetického aparátu není jen úhrnná čistá asimilace. Pro uhlíkovou a energetickou ekonomiku listu a celé rostliny je významná doba, za kterou fotosyntéza „splatí investiční náklady“ do fotosyntetizujícího orgánu (listu). Růst slunných listů může být takto „amortizován“ během několika dnů, zatímco pro list stinný to může trvat 60–150 dní (Sims a Pearcy 1992).

3.2. Kinetické aspekty fotosyntézy

K hodnocení kinetických ukazatelů fotosyntézy se používají převážně parametry uvedené v tabulce 4. Bývají velmi často měřeny a považují se v dynamické ozáření za adaptivnější než aspekty rovnovážné. Kinetické i rovnovážné aspekty jsou však ve vzájemné vazbě.

Fotosyntetická kapacita byla nepřímo úměrná schopnosti udržovat vysokou fotosyntetickou indukci (vysokou aktivitu enzymů fotosyntézy) počas nízké ozáření u 18 druhů rozdílných ekologických požadavků (stinné druhy, rychle rostoucí druhy slunné a pomalu rostoucí slunné druhy chudých stanovišť. Stinné druhy současně udržovaly otevřenější průduchy během zastínění (Ögren a Sundin 1996). Fotosyntetická

¹⁴ Homobarické listy vykazují kontinuum mezibuněčného vzduchu. Naproti tomu listy heterobarické jsou výběžky koncových žilek hermeticky rozděleny na malé oblasti (tzv. areoly) o půdorysné ploše několika desetin mm², které s atmosférou spojuje jeden až několik desítek průduchů. Většina slunných a vysoce produktivních druhů je heterobarických.

kapacita i schopnost udržovat fotosyntetickou indukci však synergicky přispívají k účinnějšímu využívání světelných skvrn stinnými druhy. Na tomto příkladu tedy vidíme, že některé požadavky jsou protichůdné a pravděpodobně nemůže být dosaženo maximální optimalizace ve všech dimenzích současně.

1. Dimenze: světelná fotosyntetická indukce

Rychlost fotosyntetické indukce se velmi liší jak mezi druhy, tak prostředími, kde rostou. Zajímavé je, že většina variability jde na vrub **otevírání průduchů**, zatímco biochemické komponenty indukují s mnohem pevnějšími časovými konstantami (Mott a Woodrow 2000). IT50 například silně koreluje s počáteční vodivostí průduchů ($G_{s_{init}}$) v době příchodu silné ozáření (Kirschbaum a Pearcy 1988, Allen a Pearcy 2000a). Časy k dosažení vyššího stupně indukce (IT90) pak souvisí s vodivostí průduchů ještě těsněji. Díky tomu, že jsou „průduchy pomalé“, trvá dosažení IT90 běžně 7–40 min od příchodu silné ozáření (rozsáhlejší přehled je v Naumburg a Ellsworth 2000). Mezi nejrychlejší indukce mezi cévnatými terestrickými rostlinami s průduchy patří měření u *Nothofagus kunninghamii*, který ponechával široce otevřené průduchy i ve stínu a ty tak nepředstavovaly významnou limitaci fotosyntézy (Tausz a kol. 2005). Autoři získali IT90 přibližně 4 a 2 minuty (pro listy v koruně a na obvodu), což je srovnatelné s indukcí u mechorostů, které průduchy na gametofytu nemají (Cui a kol. 2008, Kubásek a kol 2014).

Proč většina rostlin ve stínu přivírá průduchy je zřejmé – musí šetřit vodou. Méně zřejmé je, proč se nevyvinuly *rychlejší* průduchy; když řada studií ukazuje, že limitace rychlostí otevírání průduchů je pro celkový příjem CO_2 důležitá (Allen and Pearcy 2000b). Některé studie naznačují, že se může opravdu jednat o „evoluční constraint“¹⁵. Naumburg a Ellsworth (2000) ve svém přehledu ukazují, že otevírání průduchů u jehličnanů (evolučně starší skupina) je pomalejší než u krytosemenných (mladší skupina). Zajímavé je, že autoři nenašli přímý vztah mezi rychlostí fotosyntetické indukce a stínolaterancí druhů. Patrně nejrychlejší průduchy mají trávy a šáchorovité (evolučně velmi mladé skupiny; Knapp 1993). Johnsson a kol. (1976) v poměrně robustní studii ukázali, že **činkovité průduchy** trav reagují rychlým otevíráním na modré světlo, zatímco pro **ledvinité průduchy** dvouděložných byl efekt modrého a červeného světla srovnatelný a otevírání jejich průduchů bylo vždy pomalejší, než u trav a ostřic. Podobně, několikanásobně rychleji otevírala průduchy C_4 tráva cukrová třtina než dvouděložná sója (Grantz a Zeiger 1986). Vysoká citlivost na modré světlo, kterou pozoroval Johnsson a kol. (1976), byla však pozorována i u břečťanu (*Hedera helix*), po přidání pouhých $15 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ modrého světla k ustálenému toku $500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ světla červeného (Karlsson a Assmann 1990). Assman (1990) prokázal vyšší citlivost průduchů k modrému světlu i u dalších dvou

¹⁵ „Evoluční constraint“ je sofistikovanější vyjádření názoru: Evoluci se to z našeho pohledu nepodařilo udělat lépe, ale my nevíme proč.

dvouděložných druhů (*Commelina communis* a *Paphiopedium harrisianum*). Tato reakce byla prohloubena při nízké intercelulární koncentraci CO₂ a naopak utlumena v suchém vzduchu.

Ve vlhkém vzduchu se průduchy obecně rychleji otevírají, než zavírají (cyklus: ze tmy na světlo a zpět). Zvyšující se gradient vzdušné vlhkosti mezi listem a atmosférou však tuto asymetrii vyrovnává, urychlující zavírání průduchů po skončení světelné skvrny (Assmann a Grantz 1990, Tinoco-Ojanguren a Pearcy 1993a).

Obecná optimalita průduchů je těžko testovatelná, neboť jejich chování silně ovlivňuje několik faktorů (světlo, vlhkost, CO₂...), jejichž souběžné využívání právě mají průduchy optimalizovat. Existují sice teorie optimálního chování průduchů (Cowan 1977, Collatz a kol. 1991), ty jsou však použitelné v ustáleném stavu, ale nejsou schopny například určit, jak rychle by se průduchy měly otevírat (zavírat), aby to v daném heterogenním prostředí bylo optimální.

Byliny většinou výrazněji přivírají průduchy v šeru, neboť mají větší potřebu šetřit vodou. Naopak dřeviny (lépe získávající vodu hlubokými kořeny) vykazují při změnách ozáření menší amplitudy v průduchové vodivosti, což vede k nižší efektivitě využití vody, ale k lepšímu využívání dynamického světla (Knapp a Smith 1990). Epifitní a hemiepifitní druhy kapradin a fikusů vykazovaly zase pomalejší indukci (zejména díky nižší počáteční otevřenosti průduchů) než kořenící druhy stejného biotopu (Zhang a kol. 2009). Autoři vysvětlují nižší efektivitu využívání dynamické ozáření jako daň za potřebu hospodárnějšího využívání vody u epifitních druhů. Ve studiích, kde byly srovnávány strukturně a ekologicky blízké druhy však rychlost otevírání průduchů často pozitivně korelovala se stínotolerancí. Tak tomu bylo u 4 opadavých temperátních stromů (Woods a Turner 1972).

Rychlost světelné aktivace Rubisco (na rozdíl od deaktivace, viz dále) vykazuje běžně jen nízkou variabilitu (Ögren a Sundin 1996, Mott a Woodrow 2000). Přestože slunné druhy chudých stanovišť (pomalurostoucí) indukovaly pomaleji (IT90 = 32 min) než rychle rostoucí slunné druhy (IT90 = 18min), částečně i díky pomalejší aktivaci Rubisco (přímé měření enzymové aktivity), mnohem větší podíl na tomto rozdílu v indukci nesly průduchy (Ögren a Sundin 1996). Podobně bazalka (*Ocimum basilicum*) a netýkavka (*Impatiens walleriana*), pěstované v stálém světle (silné i slabé intenzity), indukovaly Rubisco stejně rychle, jako jedinci pěstovaní v dynamickém světle. Průkazně se tato rychlost nelišila ani mezi zkoumanými druhy (Ernstsen a kol. 1997). Proč se rychlostní konstanta světelné aktivace Rubisco jeví tak neadaptivní, se příliš neví.

Na druhou stranu však existují i práce, které prokazují odlišné rychlosti aktivace Rubisco mezi ekologicky kontrastními druhy. *Pouroma bicolor* spp *digitata* byla nejsvětlomilnější z podrostových druhů v následující studii a vyžadovala jen 3 min k dosažení 75 % maximální rychlosti karboxylace Rubisco (V_{cmax}). Zbývající dva druhy snášely hlubší stín a 75 % V_{cmax} dosahovaly během 4 až 5 minut. A_{max} se mezi druhy a

světlinovým a podrostovým růstem měnila v úzkém rozsahu 4,5 až 6,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; nejnižší u *P. bicolor* rostoucí ve stínu (Rijkers a kol. 2000). Zdá se tedy, že rychlost aktivace Rubisco byla v tomto případě negativně ovlivněna hlubokým stínem, spíše než by byla adaptivní k rychlému využívání světelných skvrn tohoto prostředí.

Recentní česká studie přináší překvapivý výsledek, který vyzývá k dalšímu bádání na toto téma: List buku (*Fagus sylvatica*), ozářený světlem s 2/3 modrým podílem, indukoval Rubisco významně rychleji ($\tau = 540 \text{ s}$), než listy stejného stromu indukované světlem s 2/3 červeným podílem ($\tau = 1680 \text{ s}$). Vliv podílu červeného a modrého světla přitom neměl průkazný vliv na kinetiku otevírání průduchů (Kořvancová-Zitová a kol. 2009)! Buk je vůbec častým druhem používaných při studiu dynamické fotosyntézy. Rychlost indukce u něj někdy koreluje se stínotolerancí (Küppers a Schneider 1993).

Přestože rychlost fotosyntetické indukce u většiny rostlin (průkazně) nekoreluje se stínotolerancí (Naumburg a Ellsworth 2000), ukazuje se závislá na životnosti listů. Panamské tropické druhy s listy žijícími přibližně 1 rok měly IT90 v rozsahu 3–6 minut, zatímco listy žijící přes 4 roky potřebovaly 11–36 minut k dosažení stejného procenta indukce (Kursar a Coley 1993). Přestože autoři neprovedli mechanistickou dekonvoluci, na základě nízkého vlivu zvýšené koncentrace CO_2 na parametr IT90 tvrdí, že za rozdílnou rychlostí indukce stojí nejspíše hlavně vlivy biochemické, ponejvíce rychlost aktivace Rubisco.

Existuje řada prací o biochemické regulaci Rubisco (zejména v interakci s jeho aktivázou chaperonového typu, mající lehký a těžký řetězec odlišné funkce; Portis 1995. Zhang a kol. 2002) a karboxylace obecně¹⁶. Jen minimum prací se však věnuje kinetice aktivace tohoto systému s ohledem na dynamické světlo. O adaptivním potenciálu aktivace Rubisco máme tedy jen kusé informace. Mott a Woodrow (1993) získali časové konstanty aktivace špenátové Rubisco mezi 2 a 6 minutami (delší při indukci ze tmy vs. slabého světla a při nízké koncentraci intercelulárního CO_2). V jiné studii poměr koncentrací Rubisco aktiváza/Rubisco silně pozitivně koreloval s rychlostí aktivace Rubisco u stárnoucích listů rýže. Pokud však byla počáteční ozářenost relativně vysoká, souvisela rychlost aktivace při dalším zvýšení ozářenosti více s listovou koncentrací CO_2 a tudíž s limitací karbamylací Rubisco (Fukayama a kol. 1998).

Mott a Woodrow (2000) postulují, že optimum alokace bílkoviny mezi Rubisco a Rubisco aktivázou je jiné pro dosažení maximální fotosyntetické kapacity a jiné pro maximalizaci rychlosti indukce. Z jejich modelu ovšem plyne, že maximalizace rychlosti aktivace sníží fotosyntetickou kapacitu nejvýše o několik procent proti situaci maximalizující $V_{c_{\max}}$ (místo malé části Rubisco je v listu Rubisco aktiváza). Vysvětlení,

¹⁶ Vsadím se, že – podobně jako já – přibližně 90 % publikací, jež schraňujete, je z posledních dvou dekád. Přesto a proto bych rád zdůraznil, že zlatá éra výzkumu regulace karboxylačních reakcí fotosyntézy spadá přibližně do let 1980 – 1993 a je spojena ponejvíce se jmény: *Leegood, Walker, Kirschbaum, Furbank, vonCaemmerer, Laisk, Mott, Woodrow, Seemann, Sharkey, Stitt, Sassenrath-Cole, Sage, Laing, Prinsley* a dalšími.

že by Rubisco aktiváza ubírala na fotosyntetické kapacitě, díky tomu, že „zabírá místo“ Rubisco, tedy pro pochopení konzervativnosti kinetiky Rubisco patrně není dostatečné.

Biochemická aktivace rychlých komponent (související s regenerací Ribulosa-1,5-bisfosfátu, RuBP) je z hlediska adaptability snad ještě méně prozkoumána. Díky tomu, že tyto komponenty se plně aktivují během 60 až 120 s (a to při významně nižší ozáření než Rubisco nebo průduchy), nepovažují se většinou za významné omezení fotosyntézy v proměnném světle (Sassenrath-Cole a Pearcy 1992). Pearcy a kol. (1996) však ve svém přehledu citují i práce, které shledaly rychlé komponenty významně omezujícími příjem uhlíku v přírodních, převážně nelesních biotopech.

Pokud indukce neprobíhá z úplné tmy (list adaptovaný na slabé světlo), nezanedbatelná část fotosyntetické indukce proběhne ještě mnohem rychleji – jednotky sekund. List *Alocasia macrorrhiza* adaptovaný 2 hodiny v $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ byl náhle vystaven $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Dramatický růst fotosyntézy během prvních 5 sekund činil v běžné atmosféře vždy více než 50 % celkového vzestupu asimilace, ke kterému došlo během 90 sekund (oblast indukce rychlých komponent). Důvodem byly částečně aktivované reakce regenerující RuBP již při ozáření $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Kirschbaum a Pearcy 1988b). Vysoká citlivost těchto reakcí na světlo zapříčiňuje to, že jen málokdy během fotoperiody je fotosyntetický aparát zcela neindukován.

Rychlost indukce biochemických komponent se sice považuje za málo variabilní, však většinou byla studována u nestresovaných rostlin. U špenátu pěstovaného v nedostatku fosforu byla biochemická indukce významně pomalejší než u „netrápených“ rostlin, díky pomalé výstavbě fosforylovaných intermediátů Calvinova cyklu (Prinsley a Leegood 1986).

Nízká adaptabilita časových konstant aktivace biochemie však neznačí, že by tyto konstanty neprojevovaly variabilitu. Zobrazovací fluorescence například ukázala nejen různou rychlost otevírání průduchů (pozdější fáze indukce), ale zároveň významnou heterogenitu aktivace biochemie v prvních 10 minutách indukce u *Rosa rubiginosa* (Bro a kol. 1996). U listů špenátu byla zase následná indukce karboxylace přibližně dvojnásob rychlejší, pokud „stinná“ ozáření přesahovala $135 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nad a pod touto prahovou hodnotou časové konstanty aktivace pomalých procesů biochemie přitom téměř nezávisely na počáteční ozáření (Jackson a kol. 1991).

Všechny kroky fotosyntetické indukce spolu (různě těsně) souvisí. U biochemických komponent bychom to čekali snáze. Vzhledem k tomu, že zásadním krokem aktivace Rubisco je vazba CO_2 (karbamylace), má na jeho kinetiku jistý vliv (při vyšších úrovních počáteční ozáření, a/nebo v pozdější části indukce) i intercelulární koncentrace CO_2 , která souvisí s kinetikou průduchů. (Mott a Woodrow 1993, Hammond a kol. 1998). Korelaci mezi průduchovou vodivostí a počáteční aktivitou ($R^2 = 0,67$) a % karbamylace ($R^2 = 0,69$) Rubisco byl např. prokázán v hustém porostu sóje (Pearcy a Seemann 1990). Poměrně těsný vztah kinetiky průduchů a

biochemické aktivace byl nepřímo odvozen i z gasometrických měření (Allen a Pearcy 2000a,b).

2. Dimenze: udržování fotosyntetické indukce při nízké ozáření

Rychlost ztráty biochemické aktivace a zavírání průduchů po skončení velké ozáření se v mnoha studiích ukazuje variabilnější a adaptivnější k využívání dynamického světla, než rychlost vlastní fotosyntetické indukce (Naumburg a Ellsworth 2000).

Rychlé komponenty (převážně fruktóza-1,6-bisfosfatáza) deaktivují sice rychle (poločas 2,5 minuty), však o něco pomaleji, než probíhá jejich opětovná aktivace, ke které stačí PAR tok často kolem $70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Sassenrath-Cole a Pearcy 1994). K udržení částečné aktivovanosti rychlých komponent však zřejmě postačuje ozáření ještě mnohem nižší. U *Alocasia macrorrhiza* byla sledována účinnost využívání 5 sekundových světelných pulsů (LUE), prokládaných 60 sekund tmy nebo nízké ozáření (10 a $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Plně indukované listy využívaly pulsy s asi 150% účinností v porovnání se stálým světlem (viz definice v tabulce 4). Pokud pulsy prokládala tma, došlo během 20 minut ke ztrátě indukce a poklesu LUE pulsů přibližně na 50%. $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ téměř zabránilo poklesu LUE; $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ vedlo k poklesu LUE přibližně k 100% (Kirschbaum a Pearcy 1988b). O adaptivitě rychlých komponent se mnoho neví. Vidíme však, že i v hlubokém stínu udržují částečnou aktivovanost, čímž minimalizují ztrátu potenciální asimilace, kterou způsobují.

Pro vyčíslení míry limitace/indukce rychlých komponent potřebujeme být schopni měřit fotosyntézu krátce po nástupu vysoké ozáření (dříve než tyto komponenty opětovně aktivují). Parametr IS5 (míra indukce po 5 s vysoké ozáření; v tabulce 4 neuveden) je asi nejstálenějším takovým měřítkem. K jeho získání je však třeba gasometrický systém s rychlou odezvou, a proto jsou práce, pracující s podobnými parametry, vzácné (Pearcy a kol. 1996). Alternativu představuje biochemické určení poměru molární koncentrace RuBP vůči aktivním místům Rubisco. Pokud je tento poměr nižší než 1,5 až 2, považuje se regenerace RuBP za limitující (Sharkey 1989).

Rychlost aktivace a **deaktivace Rubisco** je velmi asymetrická. Po noci Rubisco aktivovala v silné ozáření s poločasem 5 minut, zatímco jeho deaktivace ve stínu probíhala mnohem pomaleji, s poločasem 24 min (Sassenrath-Cole a Pearcy 1994). Indukční stav IS60 po 10 minutách zatemnění negativně koreloval s fotosyntetickou kapacitou u 8 stínotolerantních ($R^2 = 0,83$) a 5 (polo)slunných druhů ($R^2 = 0,69$; přehled v Naumburg a Ellsworth 2000; korelace Kubásek). Küppers a kolegové (1996) provedli rozsáhlé srovnání dvaceti tří sukcesně různě pokročilých druhů dřevin ze dvou deštných lesů. Korelovali dynamické parametry fotosyntézy se sukcesní pokročilostí druhů (5 stupňů, od pionýrských po klimaxové) a světelným klimatem jejich lokalit. Málo parametrů vyšlo průkazně, snad kromě času v nízké ozáření, potřebného ke ztrátě 50% aktivace (IS60). Průkazně delších hodnot dosahovaly sukcesně pokročilé druhy s nižší fotosyntetickou kapacitou. Vidíme tedy opět, že schopnost udržovat

fotosyntetickou aktivaci může být protichůdná k fotosyntetické kapacitě, zejména u stinných druhů. Zda je toto hlavní důvod nízké fotosyntetické kapacity stinných listů, se neví. Poněkud protichůdné zjištění přineslo přímé měření Rubisco na bazalce: Rostliny rostoucí na Slunci a dynamickém světle deaktivovaly Rubisco pomaleji, než stinné rostliny. Druhá rostlina ve studii – netýkavka – deaktivovala Rubisco rychleji než bazalka, však stejně rychle ve všech třech světelných režimech (Ernstsen a kol. 1997). V navazující studii, kterou autoři prováděli na špenátu, nenalezli průkazné odlišnosti v rychlosti deaktivace Rubisco (dle gasometrických měření) v závislosti na růstové ozáření a/nebo koncentraci CO₂ během měření (Ernstsen a kol. 1999).

U čtyř druhů čeledi *Rubiaceae* byla rychlost ztráty fotosyntetické aktivace IS60 závislá na denní době (ráno vs. odpoledne) a sezóně (vlhká × suchá). Autoři však prokázali, že změny jsou zapříčiněné rychlostí zavírání průduchů (odpoledne a/nebo v suché sezóně rychleji) a nikoli změnami v deaktivaci biochemických komponent. Na druhou stranu zjistili, že rychlost biochemické deaktivace po 20 a 60 min zatemnění se lišila mezi druhy – rychleji deaktivovala *Isertia haenkeana* rostoucí ve světlínách, než silně stínolerantní *Psychotria marginata* (Allen a Pearcy 2000b). Toto zjištění podporuje další studie, kde rychleji ztrácela aktivaci světlinová *Dicorynia guianensis* (převážně vlivem deaktivace biochemie; asi 80% ztráta během 20 minut zatemnění), než další dva stínolerantní druhy. Zajímavé je, že fotosyntetická kapacita tohoto světlinového druhu (na rozdíl od ostatních dvou) se nelišila mezi podrostovým a světlinovým biotopem (Rijkers a kol. 2000).

A jak je tomu u C₄ druhů? Plně indukované listy NADP-ME¹⁷ C₄ druhu *Microstegium vimineum* pěstovaného v 25 % a 50 % plné světelné intenzity ztrácely 50 % indukce i průduchové vodivosti za 2,5 a 1,5 minuty po zhasnutí (rychleji rostliny s vyšší fotosyntetickou kapacitou pěstované v 50% ozáření). Celkově se jedná o nevhodně rychlou ztrátu indukce, která – pokud je u C₄ rostlin obecná – může být jedním z důvodů, proč C₄ druhy téměř nerostou v lesním podrostu (Horton a Neufeld 1998). Zakladatelská práce indukce C₄ rostlin však tak rychlou deaktivaci nenaznačuje (Furbank a Walker 1985). Přináší však jiný zajímavý výsledek: druhy podtypu NADP-ME (*Zea mays* a *Gomphrena globosa*) ztrácely 50 % IS60 během 15 minut zatemnění, zatímco mnohem rychleji, během ca 5 minut, druhy podtypu NAD-ME (*Panicum miliaceum* a *Amaranthus edulis*; Furbank a Walker 1985). Přestože najdeme i další ekofyziologické práce o nečetných podrostových C₄ druzích (Smith a Martin 1987a,b), tyto se věnují růstovým charakteristikám a rovnovážným parametrům fotosyntézy. O dynamické fotosyntéze těch C₄ druhů, které dokáží růst v hlubokém zástínu (např. rody *Muhlenbergia* a *Microstegium*) víme velmi málo.

¹⁷ Existují tři základní biochemické variace C₄ metabolismu, které se liší v mnoha ohledech. Dvě nejčastější (které se vyskytují jak u trav, tak u dvouděložných) jsou pojmenovány podle toho, zda dekarboxylační enzym závisí na NADP (dekarboxyluje se v chloroplastu) či na NAD (dekarboxylace v mitochondriích). Blížeji v oddílu věnovanému C₄ rostlinám.

3. Dimenze: asimilační náboj, postiluminační příjem CO₂

Postiluminační příjem CO₂ bývá považován za ekologicky nejméně důležitý (je schopen výrazně zlepšit uhlíkovou bilanci jen u krátkých světelných skvrn, řekněme jednotky až desítky sekund). Toto pojetí však vychází z „vychýlenosti náhodného výběru“ experimentálních biotopů s důrazem na lesy (Pearcy 1990) a toho, že některé starší práce byly zapomenuty (Pollard 1970, Kriedemann a kol. 1973). Nejnovější přehledové práce přiznávají postiluminačnímu příjmu CO₂ opět značný význam v nelesních, zejména travinných biotopech/kulturách (Pearcy 2007).

Schopnost akumulace energie záření a následné využití pro postiluminační příjem CO₂ se patrně liší mezi druhy, podmínkami růstu a je silně ovlivněna aktuální fotorespirací (Laisk a kol. 1984). Nezdá se však, že by stinně adaptované druhy měly větší hodnoty tohoto příjmu. Ve stínu rostoucí *Alocasia macrorrhiza* měla poloviční potenciální hodnotu postiluminačního příjmu CO₂ (12 μmol m⁻²) oproti slunnému listu (ve stejném poměru byla A_{max}). Fazol se významně neliší mezi světlem a stínem (12–15 μmol m⁻²), přestože fotosyntetická kapacita jeho stinných listů byla proti slunným poloviční. Zdá se tedy, že lépe přizpůsoben ke krátkým světelným skvrnám je fazol – slunný druh. Nejde zde však o přímá měření postiluminačního příjmu CO₂, ale odhad jeho potenciálu na základě měření meziproductů Calvinova cyklu (Sharkey a kol. 1986).

Poměr mezi maximální rychlostí lineárního elektronového přenosu a karboxylační kapacitou byl vyšší u hrachu pěstovaného ve vysoké ozáření, než u rostlin v režimu s ozáření nižší. Protože vysoký poměr kapacity elektronového přenosu vůči karboxylačním reakcím je podmínkou vysokého asimilačního náboje, opět se nezdá, že by stinné listy byly v tomto ohledu lépe adaptovány pro využívání fluktuujícího světla (Evans 1987).

C₃ strom *Cladoxylon sandwicense* vykazoval souměřitelný postiluminační příjem, jako sympatricky v Hawaiském deštném lese rostoucí C₄ *Euphorbia forbesii* (Pearcy a kol. 1985). U C₄ rostlin byly však zároveň naměřeny jedny z nejvyšších hodnot tohoto příjmu mezi rostlinami vůbec (200 a 350–450 μmol m⁻² pro *Amaranthus cruentus* a *Sorghum bicolor*, Laisk a Edwards 1997b), patrně díky potlačené fotorespiraci. Na druhou stranu Krall a Pearcy (1993) souběžným měřením asimilace CO₂ a produkce kyslíku prokázali nízkou účinnost využití světelných skvrn (LUE; <100 %) krátkého trvání (<5 s) u kukuřice. Výrazně nižší LUE u krátkých světelných pulsů ve srovnání s C₃ rostlinami (které mívají LUE i vyšší než 100 %, definice viz tabulka 4) vysvětlují nefunkčnost koncentračního mechanismu, který vyžaduje delší čas pro vytvoření potřebného gradientu CO₂ a metabolických meziproductů.

Závěrem kapitoly „3.2. Kinetické aspekty fotosyntézy“ Však uveďme velmi přehlíženou skutečnost: Rostliny se patrně mnohem více liší v (dynamické) schopnosti **zbavovat se přebytečné zářivé energie**, než ve vlastní efektivitě využívání zářivé energie (Heber a kol. 2006). Málo si uvědomujeme, že plné sluneční světlo (1600 μmol

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) je ustálená fotosyntéza – díky saturační závislosti světelné křivky – u slunných listů schopna vyžít z přibližně 25 % a u stinných listů dokonce jen 7 %, oproti nízké ozáření, kde je závislost asimilace a ozáření lineární¹⁸. Dynamická fotosyntéza díky nedostatečné indukci na tom bude většinou ještě hůře (kromě velmi krátkých skvrn, kde má významný „ameliorativní“ vliv postiluminační příjem CO_2). To, že ekologická úspěšnost ve fluktuujícím světle silně závisí na schopnosti disipovat přebytečné fotony (kterých je při silné ozáření vždy většina), ukazuje práce na mutantu huseníčku (*A. thaliana*), který nebyl schopen nefotochemického zhášení fluorescence (díky nefunkční ΔpH regulaci xantofylového cyklu). Pokud rostl ve stálém světelném režimu střední intenzity, nejevil odlišnosti proti přírodnímu genotypu. V silně fluktuujícím světle ovšem rostl mnohem hůře a produkoval méně semen než přírodní kultivar (Kulheim a kol. 2002). Podobných studiích zaměřených na dynamiku práce s přebytečnou zářivou energií bude jistě třeba do budoucna více.

3.3. CAM – všestranný metabolický typ rostlin

CAM (Crassulacean Acid Metabolism) rostliny vznikly patrně jako účinná adaptace na extrémně suché a horké klima (Larcher 1995). Díky časovému oddělení fixace CO_2 a jeho následné redukce do asimilátů však nacházejí kompetiční výhodu minimálně ve dvou dalších, zcela odlišných situacích.

1. Ve vodním prostředí bývá díky fotosyntéze přes den extrémně nízká koncentrace ($\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^-$). Přesunutí příjmu CO_2 prostřednictvím CAM na noc se proto vyplatilo některým vodním druhům, například kaprad'orostům rodu šídlatka (*Isöetes*, Keeley 1981).

2. V podrostu tropických a subtropických lesů nacházíme v hojném počtu některé tučnolisté druhy provozující metabolismus typu CAM (Brokaw 1983). To bylo velmi překvapivé zjištění, neboť mechanismus zajišťující akumulaci karboxylů vyžaduje přídatnou metabolickou energii v podobě ATP. Ve světle limitovaném prostředí, kterým lesní podrost bezesporu je, by se tento typ fotosyntézy neměl vyplácet. Vyplácí se pravděpodobně díky „obejití“ indukčního požadavku otevírání průduchů a částečně i aktivace Rubisco (Skillman a kol. 1999). Přes den jsou u těchto rostlin průduchy zavřeny a dekarboxylací uvolňovaný CO_2 vyplňuje mezibuněčný vzduch ve vysoké koncentraci (až jednotky %). Přišedší světelná skvrna může být rychle využita i poměrně málo aktivovanou Rubisco (pracuje v nasycení CO_2).

Podrostové CAM druhy překvapují ještě v jednom ohledu – na rozdíl od sympatricky rostoucích C_3 druhů dosahují i v hlubokém zástínu vysokých hodnot A_{max} . *Aechmea magdalenae* (dominanta studie), *Ananas comosus* a *Bromelia plumieri* dosahovaly fotosyntetické kapacity 14–25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Jejich C_3 společníci v této studii

¹⁸ Výpočet jsem založil na typickém kvantovém výtěžku C_3 rostlin, 0,05 (Ehleringer and Björkman 1977) a fotosyntetické kapacitě pro slunné listy 20 a pro stinné listy 6 $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Givnish 1988) Pokud by byl tento kvantový výtěžek stálý (stejná účinnost využití světla), dosahovala by asimilace při ozáření 1600 $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$; $1600 \times 0,05 = 80 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-1} \text{s}^{-1}$.

přítom jen 4–6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Průměrná ozáření studovaného podrostového společenstva byla přítom velmi nízká – 8 až 12 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Jak se CAM druhům, na rozdíl od většiny ostatních rostlin, daří udržovat vysokou fotosyntetickou kapacitu v hlubokém stínu, se neví (Skillman a Winter 1997, Skillman a kol. 1999).

3.4. Mechorosty – typické rostliny využívající světelné skvrny?

Vzhledem k tomu, že fotosyntetizující gametofyt mechorostů nenese průduchy, odpadá nejvariabilnější (a většinou nejpomalejší) komponenta fotosyntetické indukce a deaktivace. Proto se dlouhá léta spekuluje o tom, že mechorosty mají vysokou účinnost využívání dynamického světla za cenu nízké účinnosti využívání vody (Glime 2007). Gametofyty mechorostů rostoucí ve stínu mají často stejnou nebo dokonce vyšší fotosyntetickou kapacitu než stélky ze světlin (Kubásek a kol. 2014). Obě vlastnosti by měly vést k dobrému využívání světelných skvrn. Důkazů o tom je však poskrovnu (Cui a kol. 2008, Kubásek a kol. 2014). Tomuto zajímavému tématu je vyhrazen samostatný, šestý, oddíl této práce.

3.5. Maladaptace

Za maladaptace si zde dovolím označovat obecně rozšířené struktury /funkce/ chování, které zhoršují využívání světelných skvrn a přítom není zřejmé čím (a zda vůbec) to rostlině kompenzují, anebo proč jsou daná jsoucna nevyhnutelná. Budu zde psát o „heterogenním chování v homogenním prostředí“ – o (fotosyntetických) oscilacích a mozaikovitém otevření průduchů.

Oscilace fotosyntetických pochodů jsou velmi rozšířené. Nejčastěji k nim dochází při náhlých změnách ozáření a koncentrace CO_2 , tedy faktorů, které silně mění asimilaci a její funkční podprocesy. Ty se v tlumených harmonických kmitech ustalují k nové rovnováze (Walker a kol. 1983). Mechanistický popis těchto dějů přesahuje rámec mé práce. Tyto oscilace však 1/ jsou při přechodných stavech složitých systémů téměř nevyhnutelné (Nedbal a Březina 2002) a 2/ nemusí být vždy vnímány jako zlo – zatlumení komponent, které oscilace nejvíce způsobily, by povětšinou znamenalo zhoršení celkové výkonnosti systému v kinetických režimech (Zipperlen a Press 1997).

Dobré je si uvědomit, že oscilace prvků bývají navíc mnohem větší, než ty, které pozorujeme na celém systému. Příklad: Temnostně adaptované listy *Glechoma hederacea* (popenec břečťanolistý) po ozáření projevovaly jak fotosyntetické oscilace celého listu, tak mozaikovitou distribuci fotosyntézy na ploše listu (pozorované zobrazovací fluorescencí). Protože oscilace fotosyntézy „kamínků v listové mozaice“ byly zpočátku synchronizované, osciloval i příjem CO_2 celého listu. Po 13 minutách se celková asimilace ustálila. Mozaika však stále existovala (nestejná otevřenost průduchů vedla k heterogenitě fotosyntézy) a navíc rozfázovaně dále oscillovala, jak ukázala zobrazovací fluorescence (Siebke a kol. 1995). Rozfázování prvků tak vedlo

k vnějškovému „zprůměrování“ asimilace. Stav, kdy experimentátor nabude mylného dojmu, že sleduje ustálený systém, zatímco měří časově a prostorově heterogenní celek (s nedostatečným časovým a/nebo prostorovým rozlišením, aby tuto heterogenitu postihl), je v ekofyziologickém výzkumu patrně velmi častý.

O ekologických důsledcích (přechodných) oscilací se mnoho neví. Jejich intenzita a doba tlumení se však zvyšuje při stresovém ovlivnění rostlin (West a kol. 2005). Podobně působení kyseliny abscisové (stresového hormonu) může vést k hlubokým a dlouhotrvajícím oscilacím průduchů i biochemických procesů fotosyntézy (Šantrůček a kol. 2003).

Velký význam má i prostorová heterogenita fotosyntézy (i když jak jsme viděli, s časovou bývá pevně spjata). U listů vyšších rostlin jde její většina na vrub nestejnomyšernému otevření průduchů na ploše listu (a to i v dlouhodobě homogenním prostředí — tento jev se v anglicky psané literatuře označuje jako „stomatal patchiness“; Pospíšilová a Šantrůček 1994). Díky saturační závislosti asimilace na ozářenosti a [CO₂], dochází při plošně heterogenní fotosyntéze (v jinak homogenním prostředí) k horší efektivitě využití fotosyntetického aparátu i zdrojů (využití vody, Rubisco a mnohé další), než pokud by fotosyntetická aktivita byla rozložena rovnoměrně. Při gazometrických měřeních zase heterogenita způsobuje chyby výpočtu odvozených parametrů, např. nadhodnocení mezibuněčné koncentrace CO₂ (Pospíšilová a Šantrůček 1994). V našem kontextu je důležitý fakt, že tato heterogenita bývá silně prohloubena během fotosyntetické indukce (Bro a kol. 1996; Küppers a kol. 1999). Nezohlednění této heterogenity při oddělování průduchové a biochemické indukční limitace fotosyntézy vede k **nadhodnocení biochemické** a **podhodnocení průduchové** složky limitace. Stejně polarizovanou chybu vyvolává i zanedbání kutikulární transpirace (Percy a kol. 1996). Mechanistický rozbor indukčních křivek výměny plynů, bez podchycení heterogenity asimilace a vlivu kutikulární transpirace (a tyto jsou podchyceny v málokteré studii), by se proto podle mého názoru neměl brát jako věrohodný.

II. Experimentální část

4. České shrnutí (abstrakt) k práci I.

Kubásek J, Šetlík J, Dwyer S, Šantrůček J. 2007. Light and growth temperature alter carbon isotope discrimination and estimated bundle sheath leakiness in C₄ grasses and dicots. *Photosynthesis Research* **91**: 47-58.

Shrnutí práce

Měřili jsme krátkodobou (měření plynové výměny) a dlouhodobou (sušina listů) diskriminaci uhlíku ¹³C jako nástroj pro určení procenta CO₂ unikajícího z pochev cévních svazků (Φ) u 6 druhů s fotosyntézou typu C₄ (tři trávy a 3 dvouděložné druhy). Φ bylo měřeno při různé růstové teplotě, vysoké a nízké měřící ozáření a u mladých, středních a starých listů. Obě metody poskytly podobné výsledky pro všechny druhy ($P > 0.05$) s výjimkou *Setaria macrostachya* (2 listy musely být vkládány pro zaplnění listové komory, což mohlo vést k chybným odhadům některých parametrů). Stáří listu nemělo na Φ vliv. Při nejvyšší růstové teplotě (36 °C) byly hodnoty Φ nižší, než při dvou ostatních teplotách (16 °C a 26 °C). Vysoká ozáření vedla k poklesu Φ u tří druhů, zatímco u ostatních tří nebyl zjevný rozdíl oproti ozáření nízké. U obou druhů metabolického podtypu NAD-ME (oba z rodu *Amaranthus*) byl přítomen dokonce opačný trend (Φ asi 50 % u vysoké ozáření a 30 % u nízké). Tento trend však nedosáhl určené statistické významnosti ($P > 0.05$). NADP-ME podtypy (trávy) měly nižší Φ než NAD-ME (dvouděložné). Přestože se vyskytly výjimky, uzavíráme, že podmínky zvýhodňující C₄ rostliny (vysoká teplota a ozáření) vedly ke snížení procenta unikajícího CO₂ z pochev cévních svazků (Φ).

Tato práce tvoří metodický a myšlenkový základ pro práci II. Byla dobře přijata vědeckou komunitou a přivedla mne k myšlence studia úniků CO₂ při dynamické fotosyntéze. Protože se však sama časově proměnným aspektům fotosyntézy nevěnuje, rozšiřující úvod (tak, jak jej poskytují u dvou následujících prací) by zde byl patrně nadbytečný.

5. České shrnutí (abstrakt) a rozšiřující úvod k práci II.

Kubásek J, Urban O, Šantrůček J. 2013. C₄ plants use fluctuating light less efficiently than do C₃ plants: A study of growth, photosynthesis and carbon isotope discrimination. *Physiologia Plantarum* 149: 528–539.

Shrnutí práce

Rostliny jsou v přírodě běžně vystaveny proměnné intenzitě světla způsobené oblačností, vlastním stíněním a pohybem listů ve větru. V porovnání s C₃ druhy, u C₄ rostlin víme jen málo o vlivu dynamického světla na jejich fotosyntézu a růst. Pěstovali jsme dva C₃ a dva C₄ druhy (vždy jedna tráva a jedna dvouděložná) postupně ve dvou světelných režimech. Statický režim (SL) tvořilo stálé světlo střední intenzity, zatímco dynamický (DL) střídal nízkou (odpovídá zastínění) a vysokou (odpovídá plnému slunečnímu světlu) intenzitu. Oba režimy přinášely stejnou denní sumu fotonů. Měřili jsme biomasu rostlin a jejich částí, jejich plynovou výměnu, fluorescenci chlorofylu *a*, frakcionaci stabilních izotopologů ¹³C¹⁶O¹⁶O/¹²C¹⁶O¹⁶O v sušině rostlin, jako měřítko netěsností pochev cévních svazků pro CO₂. DL režim omezoval růst všech druhů, více pak typu C₄, ale téměř neovlivnil jejich rovnovážnou fotosyntetézu. Větší omezení růstu a úhrnné fotosyntézy u C₄ druhů bylo vlivem nižší asimilace během nerovnovážné fotosyntézy (vyvolané světelnými skvrnami). Toto snížení se nám podařilo částečně připsat zvýšeným únikům CO₂ z pochev C₄ druhů rostoucích v DL režimu. Naše hypotéza je, že světelné skvrny vedou k nerovnováze C₃ a C₄ biochemických cyklů, vyššímu procentu unikajícího CO₂ a tedy sníženému okamžitému kvantovému výtěžku asimilace CO₂. Tento dosud nepopsaný jev může vést k znevýhodnění C₄ druhů v prostředích s velmi dynamickým světelným režimem (zejména lesní podrost) a vysvětlit proč C₄ druhy téměř chybí v takových prostředích.

5.1. Proč C₄ rostliny nerostou v lese

Rostou, ale jen výjimečně. Ale jak známo, výjimky potvrzují pravidlo. C₄ tráva *Microstegium vimineum* se od svého zavlečení v roce 1919 šíří na východě Spojených států amerických a stává se postupně nejvážnější invazní rostlinou Mlžných hor rostoucí podél potoků a v přiléhajících mezických lesích (Horton a Neufeld 1998). Podobně minimálně tři druhy trav rodu *Muhlenbergia* rostou přirozeně v podrostu opadavých lesů východního Kansasu, ač jde o typické C₄ rostliny (Smith a Martin 1987a,b). Konečně, některé C₄ pryšce (*Euphorbia*) keřovitého nebo (polo) stromovitého vzrůstu rostou v podrostu tropických deštných lesů a jsou schopny dosahovat značné míry stín tolerance, která se blíží jejich sympatrickým C₃ společníkům (Pearcy a Calkin 1983).

Tímto ovšem výčet prakticky končí. V zastíněném podrostu se s C₄ druhy běžně neseťkáváme, nebo mají jen minimální biomasu. V této kapitole se pokusím shrnout poznatky o toleranci C₄ rostlin k zastínění.

5.2. C₄ metabolismus ve stínu

C₄ fotosyntetický typ se považuje za náročnější na světelnou energii než C₃ typ kvůli potřebě zajištění chodu koncentračního mechanismu CO₂ (von Caemmerer a Furbank 2003, Sage a McKown 2006). Zatímco C₃ rostliny vyžadují 2 redukované ekvivalenty (NADPH) a 3 molekuly ATP k redukci jedné molekuly CO₂ do triozafosfátů, C₄ fotosyntéza se neliší v nároku na redukční ekvivalenty¹⁹, avšak vyžaduje další dvě molekuly ATP k regeneraci akceptoru CO₂ (fosfoenolpyruvátu) v koncentračním cyklu. Uvědomme si však dvě věci: 1. ATP je „méně energetická“ molekula než NAD(P)H a 2. C₄ rostliny téměř neprovozují fotorespiraci. Zejména uvědomění 2 implikuje, že za podmínek, které zvyšují fotorespiraci C₃ druhů (vysoká teplota, nízká koncentrace CO₂ v mezibuněčných prostorách), může být efektivita využití světla C₄ druhy i vyšší, než je tomu u C₃ fotosyntézy (Sage a McKown 2006).

Účinnost využití nízké intenzity ozáření vyjadřuje kvantový výtěžek asimilace CO₂. Ten při vyšší teplotě (řekněme nad 25 °C) bývá u C₄ vyšší než u C₃ druhů (Ehleringer a Björkman 1977). Za jisté, leč neustálené hodnotítko účinnosti využívání vysoké ozáření můžeme naopak považovat fotosyntetickou kapacitu. Ta je opět většinou větší u C₄ rostlin, než u druhů s konvenčním metabolismem C₃ (Larcher 1995, Byrd a kol. 1992).

Jak jsem již psal, velmi významným parametrem, který silně předurčuje úspěšnost rostlin v zástínu, je temnostní dýchání. Tento parametr – který mimo jiné

¹⁹ Neplatí zcela obecně. C₄ fotosyntéza vznikla v evoluci nezávisle minimálně 45×, a proto vykazuje biochemickou variabilitu (Sage 2004). Rozlišujeme tři hlavní podtypy, rozlišené podle sloučeniny, která přenáší nově fixovaný uhlík do pochev cévních svazků a enzymu, který jej uvolňuje zpět jako CO₂. U nejsložitějšího, ale nejméně rozšířeného podtypu – PEPCK – je pro chod koncentračního mechanismu potřeba i jisté množství přídatných redukčních ekvivalentů.

určuje kompenzační ozáření asimilace – je sice ekologicky velmi nepřímý (většinou se měří na listové úrovni), ale přesto může být zajímavé se ptát, zda C_4 rostliny mají srovnatelné dýchání a případně poměr dýchání vůči fotosyntéze oproti C_3 druhům podobné ekologie. Temnostní dýchání u několika C_4 druhů se nelišilo od porovnávaných C_3 druhů, zatímco fotosyntetická kapacita C_4 rostlin ve studii byla průkazně vyšší než u C_3 (Byrd a kol. 1992). C_4 rostliny navíc účinněji využívají vodu a dusík. Proto jim stačí menší podíl kořenů jakožto dýchajících heterotrofních orgánů na celkové biomase. To vede k závěru, že rovnovážné aspekty fotosyntézy (viz kapitola 2), by měly v nízké ozáření vést spíše k zvýhodnění C_4 druhů oproti C_3 společníkům, pokud tyto rostou v prostředí, jež celkově zvýhodňuje C_4 fotosyntézu (vyšší teplota, mírná aridita).

Po zohlednění výše uvedených vlastností C_4 fotosyntézy se vzácnost C_4 druhů v zástině jeví dosti pozoruhodná. Protože rovnovážné aspekty fotosyntézy tedy spíše vedou k zvýhodnění C_4 druhů v zástině, důvod absence C_4 rostlin v podrostu bude patrně vhodné hledat v kinetických aspektech limitace fotosyntézy.

5.3. Biochemie C_4 metabolismu

Přechodové jevy ve fotosyntéze C_4 rostlin nejsou studovány sice tak intenzivně jako u druhů C_3 , zato však již poměrně dlouhou dobu (Usuda 1984, 1985, Furbank a Walker 1985).

Popis C_4 metabolismu a jeho modifikací přesahuje rámec této práce. (blíže von Caemmerer a Furbank (2003), Hatch (1987)). C_4 fotosyntéza zaměstnává dva koordinované karboxylační systémy pracující (u většiny rostlin) v samostatných buňkách, které jsou ve vzájemném kontaktu přes (částečně) plynotěsné rozhraní. První systém váže HCO_3^- (hydratovaný oxid uhličitý) ve *vnějších* mezofylových buňkách (MC) a jeho karboxylačním enzymem je cytozolická PEP karboxyláza (PEPC). Slouží jako CO_2 pumpa, která zvyšuje koncentraci CO_2 ve *vnitřních* buňkách pochev cévních svazků (BSC), kde operuje druhý systém s Rubisco.

Dnes víme, že PEPC- a Rubisco- poháněné cykly se velmi liší jak v maximální aktivitě a regulaci, tak kinetice měřené *in vitro*. Tak například PEPC v cytoplasmě MC běžně vykazuje výrazně vyšší aktivitu než Rubisco v chloroplastech BSC, a to i po korekci nadhodnocování aktivity PEPC, ke kterému docházelo díky *in vitro* podmínkám v dřívějších pracích (Peisker a Henderson 1992, Tovar-Méndez a kol. 2000). To naznačuje jak potřebu těsné koordinace mezi karboxylačními systémy, tak i nebezpečí hromadění CO_2 v, a jeho zvýšených úniků z BSC, pokud se tato koordinace vymkne kontrole a PEPC karboxylace bude překračovat rychlost, s níž Rubisco finálně váže CO_2 dodávaný „ C_4 pumpou“. PEPC nejenže běžně vykazuje vyšší karboxylační kapacitu než Rubisco (což způsobuje „užší regulační hrdlo Rubisco“), ale zároveň se zdá být stabilnější a méně ovlivnitelná environmentálními stresy. Ve studii s několika genotypy cukrové třtiny ve třech závlahových režimech se aktivita Rubisco snižovala se

vzrůstajícím vodním deficitem a lišila se mezi kultivary. Aktivita PEPC byla mnohem stabilnější. Stresované rostliny proto dosahovaly nižšího poměru Rubisco/PEPC karboxylace, a tudíž vyššího procenta úniků CO₂ z BSC (Saliendra a kol. 1996).

PEPC *in vivo* pracuje v silně suboptimálních podmínkách. Nižším pH (ca. 7,3 vs. optimálních 8) a výrazně nižších koncentracích hořčkových a bikarbonátových iontů, než se *in vitro* používá k plné aktivaci enzymu. Maximální aktivita *in vivo* se odhaduje mezi 25 % (Laisk a Edwards 1997a) a 50 % (Tovar-Méndez a kol. 2000) hodnot získávaných *in vitro*. Je suboptimalita pH regulační mechanismus, který snižuje nebezpečí „přetlakování“ BSC rozpuštěným CO₂, nebo evoluční omezení? Patrně obojí. Regulační roli můžeme spatřovat ve zvyšující se citlivosti PEPC k L-malátu jako inhibitoru při suboptimálním pH (Tovar-Méndez a kol. 2000). Malát, jako efektor, tak zpomalí „C₄ pumpu“, pokud po CO₂ jako jejím produktu není dostatečná poptávka v BSC.

Zmíněný mechanismus by však k regulování součinnosti C₃ a C₄ karboxylací nestačil. Přestože o světelné regulaci C₄ cyklu toho víme méně než v případě cyklu C₃ (viz Leegood a Walker 1999), zdá se, že karboxylace PEP je při snižování ozáření regulována striktněji než je tomu u Rubisco (Usuda 1987, Sage a Seemann 1993). To pravděpodobně v ustáleném nízkém světle chrání před hromaděním CO₂ v BSC a v rámci možností minimalizuje úniky CO₂ z těchto buněk.

Koordinace C₄/C₃ karboxylace se jistě neobejde bez zpětných vazeb, kterým jen z části rozumíme (jedním příkladem je již zmíněná proměnlivá citlivost PEPC k malátu jako inhibitoru karboxylace při změnách pH a koncentrace iontů). Ne zcela jasná je role fosforylace PEPC. Zatímco u CAM rostlin slouží jako vypínač (aktivní enzym v noci je nefosforylovaný), u studovaných C₄ druhů má fosforylace (naopak na světle) často jen malý vliv na aktivitu PEPC a fotosyntézu listu (Leegood a Walker 1999, Furumoto a kol. 2007). Bez významu ale jistě nebude, protože fosforylace serinu pomocí serin/treoninové kinázy je obecně rozšířená v PEPC (i u nefotosyntetických forem enzymu, například v průduších) a mění také citlivost k alosterickým regulátorům, jakým je právě L-malát. Světelná aktivace Ca²⁺ nezávislé kinázy PEPC²⁰ následovaná fosforylací PEPC je velmi komplexní a pravděpodobně přijímá u C₄ rostlin neznámý signál z Calvinova cyklu v BSC. Elegantní studie s mutantem kukuřice, který (téměř) neexprimuje Rubisco však ukazuje, že aktivace PEPC kinázy a fosforylace PEPC na světle probíhá u kukuřice i v případě nefunkčního Calvinova cyklu (Smith a kol. 1998).

Za nejvýznamnější zpětnou vazbu koordinující C₄ a C₃ cykly se však považuje redukce velké části glycerát-3-fosfátu produkovaného Calvinovým cyklem v BSC a přenesení do MC. Přestože důvodů k redukcí až 50 % glycerát-3-fosfátu na triózafosfáty v chloroplastech MC je více, synchronizace uhlíkového toku a zajišťování protonové rovnováhy mezi MC a BSC jsou považovány za nejvýznamnější. Konečně, důležitý styčný bod mezi C₄ a C₃ karboxylací v MC představuje možnost vzájemné

²⁰ Ještě existuje minimálně jedna, Ca²⁺ závislá PEPC kináza, kterou však světlo neovlivňuje.

přeměny 3-fosfoglycerátu a fosfoenolpyruvátu díky fosfoglycerátdismutáze a enoláze v MC cytoplasmě (Leegood a Walker 1999).

5.4. Diskoordinace C₃ a C₄ cyklů

Přestože během ustálené fotosyntézy jsou C₄ a C₃ cykly patrně velmi dobře koordinovány (viz předcházející kapitola), v poslední době se množí důkazy, že během rychlých změn rychlosti asimilace může docházet k významným disturbancím v tocích uhlíku a koncentracích meziproductů mezi těmito cykly, jak naznačují i matematické modely C₄ fotosyntézy (Laisk a Edwards 2000). To pravděpodobně vede ke snížení účinnosti CO₂ koncentračního mechanismu a nižší ekologické úspěšnosti C₄ druhů vystavených silně proměnné ozáření, například v podrostu (Sage a McKown 2006). Přestože tato myšlenka je dnes přijímána, existuje jen málo prací, které by se „neefektivitu“ C₄ fotosyntézy v dynamické ozáření snažily mechanisticky vysvětlovat.

Krall a Pearcy (1993) měřili souběžně asimilaci CO₂ a výdej kyslíku, během různě dlouhých světelných skvrn u kukuřice. Zatímco výdej kyslíku sledoval trend známý u C₃ rostlin (rychlý počáteční výron O₂ po zvýšení ozáření, který vedl k vytvoření asimilačního náboje), asimilace CO₂ byla zpožděná. To je logické, neboť asimilační náboj se vytváří přednostně v MC chloroplastech (BSC chloroplasty u kukuřice vykazují jen nepatrnou aktivitu lineárního elektronového přenosu a tedy produkci kyslíku) a musí být transportován do BSC. Studie však ukázala jinou zajímavou věc. Zatímco během ustálené fotosyntézy byl poměr asimilovaného CO₂ a uvolněného O₂ velmi blízký jedné, během světelných skvrn byl vždy nižší. Pro světelné skvrny trvající mezi 10 a 30 sekundami se tento poměr téměř neměnil: 0,7 při velké ozáření v pulsech (1800 μmol m⁻² s⁻¹) a 0,5 při nižší (275 μmol m⁻² s⁻¹). Pro kratší skvrny však začal prudce klesat a pro 1s pulsy dosahoval jen 0,4 a 0,1 (při stejných ozářenítech). Část elektronového přenosu (v nejhorším scénáři až 90 %) tedy nemohla být využita k asimilaci CO₂. Co se s ním tedy stalo?

Autoři vyčíslují, že dekarboxylací malátu v BSC vznikne 1 NADPH, což je však jen ½ množství potřebného k asimilaci právě uvolněné molekuly CO₂ (Krall a Pearcy 1993). Druhý redukční ekvivalent musí přijít z MC v podobě 3-fosfoglycerátu, což však chvíli trvá. Časová konstanta difuze + redoxního přenosu tak může být blízká zmíněným 10 s. Odpovědí tedy je: Elektronový přenos účinně vytvořil asimilační náboj, vedl k rychlé fixaci CO₂ (přesněji jeho hydratované formy) pomocí C₄ cyklu, přenosu karboxylu v podobě malátu do BSC chloroplastů a stejně tak rychlému uvolnění jeho dekarboxylací. Jen část CO₂ však mohla být asimilována Calvinovým cyklem, pro nedostatek redukční síly v BSC chloroplastech. Zbývající CO₂ unikl zpět do atmosféry. To autoři dokonce přímo pozorovali, když při nižších ozářenítech došlo během několika prvních sekund světelného pulsu k čistému výronu CO₂. Zajímavá je i otázka, proč při nízkých ozářenítech je „neúčinnost“ asimilace ještě mnohem vyšší, než by

vysvětlovala nastíněná stechiometrie. Tuto otázku však autoři neřeší (Krall a Pearcy 1993).

5.5. Úniky CO₂ z pochev cévních svazků (Φ)

Úniky oxidu uhličitého z pochev cévních svazků (angl. *leakiness* nebo *leakage of CO₂*, Φ) jsou nutným důsledkem několikanásobně zvýšené jeho koncentrace v BSC, kde vzniká dekarboxylací malátu případně aspartátu („C₄ pumpa“; von Caemmerer a Furbank 2003). Existuje řada studií, které vyčíslují jaká procentní část uhlíku fixovaného PEPC z BSC uniká v závislosti na druhu C₄ rostliny a různých environmentálních podmínkách a stresech. Hodnoty se většinou pohybují od 10 do 50 % (Bowman a kol. 1989, Hubick a kol. 1990, Henderson a kol. 1992, Peisker a Henderson 1992, Buchmann a kol. 1996, Kubásek a kol. 2007, Kromdijk a kol. 2008, Tazoe a kol. 2008). Unikající CO₂ – bez ohledu na to, zda uniká do MC nebo ven z listu – snižuje účinnost C₄ pumpy (ta musí běžet pro stejnou asimilaci Calvinova cyklu rychleji) a vyžaduje přídatné ATP (přibližně 0,5 ATP/CO₂ pokud úniky tvoří 20 %). Tento zvýšený požadavek po primárních fotosyntetických produktech se vnějškově neprojevuje při saturační ozáření, ale snižuje kvantový výtěžek asimilace, okamžitou asimilaci a naopak zvýší kompenzační ozáření v situaci, kdy je světlo limitující (Kromdijk a kol. 2008). Je zajímavé, že všechny práce vyčíslující úniky se zabývají ustálenou fotosyntézou, přestože nepřímé důkazy naznačují, že diskoordinace cyklů C₄/C₃ během kinetických změn asimilace povede pravděpodobně k vyššímu Φ (Krall a Pearcy 1993).

Úniky proto budou jistě představovat významné omezení pro C₄ druhy v zástínu, a to ze dvou důvodů. První důvod – a to se už ví – je zvyšující se Φ , pokud ozáření poklesne pod přibližně 300–150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Henderson a kol. 1992, Kubásek a kol. 2007, Kromdijk a kol. 2008, Tazoe a kol. 2008). Toto zvýšení je pravděpodobně způsobeno rychlejším poklesem asimilace než koncentračního gradientu přes BSC/MC rozhraní. Se snižující se ozáření dojde sice ke snížení absolutního množství unikajícího CO₂, avšak relativně procento CO₂ opouštějícího BSC vůči jeho primární karboxylaci v MC vzroste (Kromdijk a kol. 2008).

Druhým důvodem, dosud nedokumentovaným, je zvýšení úniků během nestacionární fotosyntézy vlivem diskoordinace C₃ a C₄ karboxylačních cyklů, jak naznačují nepřímé důkazy (Krall a Pearcy 1993). Toto zvýšení jako první dokumentujeme (Kubásek a kol. 2013).

6. České shrnutí (abstrakt) a rozšiřující úvod k práci III.

Kubásek J, Hájek T, Glime JM. 2014. Bryophytes exceed tracheophytes in photosynthetic induction rate in response to lightflecks. *Journal of Bryology* **36**: 110–117.

Shrnutí práce:

Dynamika fotosyntézy je považována za klíčový adaptační faktor pro přežívání a růst cévnatých rostlin v proměnném světle (lesním podrostu). Je zajímavé, že u mechorostů – častých obyvatelů lesního podrostu – o dynamické fotosyntéze máme jen minimum údajů. Protože mechorosty nemají na svém fotosyntetizujícím gametofytu uzavíratelné průduchy, předpokládá se již delší dobu, že světelná indukce fotosyntézy bude u nich rychlejší než u cévnatých rostlin. Měřili jsme rovnovážnou i dynamickou fotosyntézu u deseti druhů mechorostů (mechů a játrovek), s hloubkovou studií provedenou na druhu *Hypnum cupressiforme* sbíraného z otevřených anebo naopak zastíněných ploch smrkového lesa. Hlavní naše zjištění jsou (1) fotosyntetická indukce u temnostně aklimovaných mechorostů je mnohem rychlejší, než u cévnatých rostlin. 50 % maximální asimilace je dosahováno během přibližně 90 s. Takto rychlé hodnoty nacházíme u cévnatých rostlin jen v případě, že průduchy neomezují příjem CO₂ (v přírodě velmi vzácný jev). 90 % indukce pak během ca. 220 s (zatímco u cévnatých rostlin jsou většinou udávány časy mezi 500–2000 s). (2) Mechové porosty ze stínu nevykazují většinou nižší fotosyntetickou kapacitu, než porosty z otevřených ploch a světlin (opak bývá pravdou pro cévnaté rostliny). A (3) ve stínu rostoucí *Hypnum cupressiforme* indukoval fotosyntézu rychleji než porosty sebrané ve světlinách. Náš závěr je, že mechorosty jsou účinné ve využívání dynamického světla a mohou asimilovat relativně více CO₂ v lesním podrostu, než listy většiny cévnatých rostlin.

6.1. Jsou mechorosty a lišejníky uživatelé sluneční mozaiky tančící podrostem²¹?

Necévnaté rostliny a lišejníková společenství hub a fototrofních mikroorganismů se ve své životní strategii velmi liší od cévnatých rostlin. Jednou takovou odlišností je dlouho předpokládaná rozdílná reakce na dynamickou ozářenost, která však dosud byla experimentálně jen málo potvrzena.

Přestože rozdíly mezi cévnatými rostlinami a mechorosty najdeme již v biofyzikálních oblastech fotosyntézy (Bartošková a kol. 1999, Bukhov a kol. 2001, Heber a kol. 2006), v ekofyziologickém kontextu se více projevují odlišnosti na vyšších hierarchických úrovních. Zmiňme nejdůležitější:

1/ Mechorosty jsou nízké, nemají lignin a účinná mechanická pletiva – ve většině společenstev jsou tak vykázány na zastíněná místa s vysoce dynamickým světelným režimem (Glime 2007).

2/ U mechorostů dominuje, a převážnou většinu fotosyntézy, vykonává haploidní gametofyt (Glime 2007).

3/ Většina mechorostů je **ektohydrických** a **poikilohydrických** (Alpert 2000). Nejsou tedy schopny účinně udržovat stálý obsah vody ve svých tělech (první pojem), a mnohé druhy přežijí vyschnutí, kdy voda tvoří jen 5 až 10 % hmotnosti jejich těla (druhý pojem).

4/ Na svém fotosyntetickém gametofytu nemají kutikulu (nebo jen slabou) a taktéž uzavíratelné průduchy zde chybí (Glime 2007).

6.2. Poikilohydrická povaha většiny mechorostů

Zatímco většina cévnatých rostlin udržuje obsah vody ve svém těle v poměrně úzkém rozmezí (a pokud se jim to nepodaří, umírají), mechorosty dosahují rychle rovnováhy svého vodního potenciálu s prostředím (mikroklimatem modulovanou atmosférou). Přestože nejpokročilejší skupiny mechorostů (zejména ploníky, čeled' *Polytrichaceae*; Hébanť 1977) mají již vyvinuta jednoduchá vodivá pletiva, i tyto druhy přijímají a ztrácejí většinu vody svým povrchem.

Přežití vyschnutí je pro druhy rostoucí v jiném než trvale vlhkém prostředí proto výhodná (ba snad přímo nutná) strategie, kterou mechorosty nevyvinuly – zdědily ji od svých předků (Alpert 2000). Velmi se však liší intenzita a doba desikace, kterou jednotlivé ekologické skupiny mechorostů přečkají a s jakým poškozením. Liší se nejen druhy mezi sebou (Proctor 2001), ale i populace téhož druhu podle podmínek, ve kterých roste, zejména podle vodního režimu stanoviště (Lee a Stewart 1971).

²¹ Tuto poetickou metaforu světelných skvrn jsem si dovolil vypůjčit od profesorky Janice Glime, která ji používá ve své velkoryse pojaté Ekologii mechorostů (*Bryophyte Ecology*). Píše například: „*Sunflecks dance about the forest floor like butterflies*“. Tato výborná elektronická publikace a učebnice, která se stále rozrůstá, je volně stažitelná na adrese <http://www.bryocol.mtu.edu>.

Proč poikilohydrie ovlivňuje dynamiku fotosyntézy? Škody způsobené ustavením rovnováhy vzorku se vzduchem o v přírodě běžné relativní vlhkosti 25 – 75 % (odpovídá vodnímu potenciálu *ca* -200 až -50 MPa! a ponechává ve vzorku již zmíněných asi 5–10 % vody) jsou přesto značné i u vysoce odolných druhů (Dillks a Proctor 1976). Projevem zmíněného rozvratu buněčných součástí a metabolismu (nejen fotosyntetického aparátu) je **zvýšené dýchání** znovunavlhčeného organismu. Krátce po navlhčení toto dýchání u mechrostů běžně přesahuje 10 násobek ustáleného dýchání (u lišejníků většinou méně), ke kterému se metabolismus poikilohydra během desítek minut až mnoha hodin po navlhčení postupně vrací. Tento výron CO₂ je z počátku způsoben nejvíce samovolnou disimilací uhlíku poškozených struktur (nevítaná však patrně nevyhnutelná daň za poikilohydrii), pozdější mírnější výdej oxidu uhličitého je důsledkem zrychleného dýchání, které poskytuje energii a uhlíkové skelety pro opravné procesy (Alpert 2000).

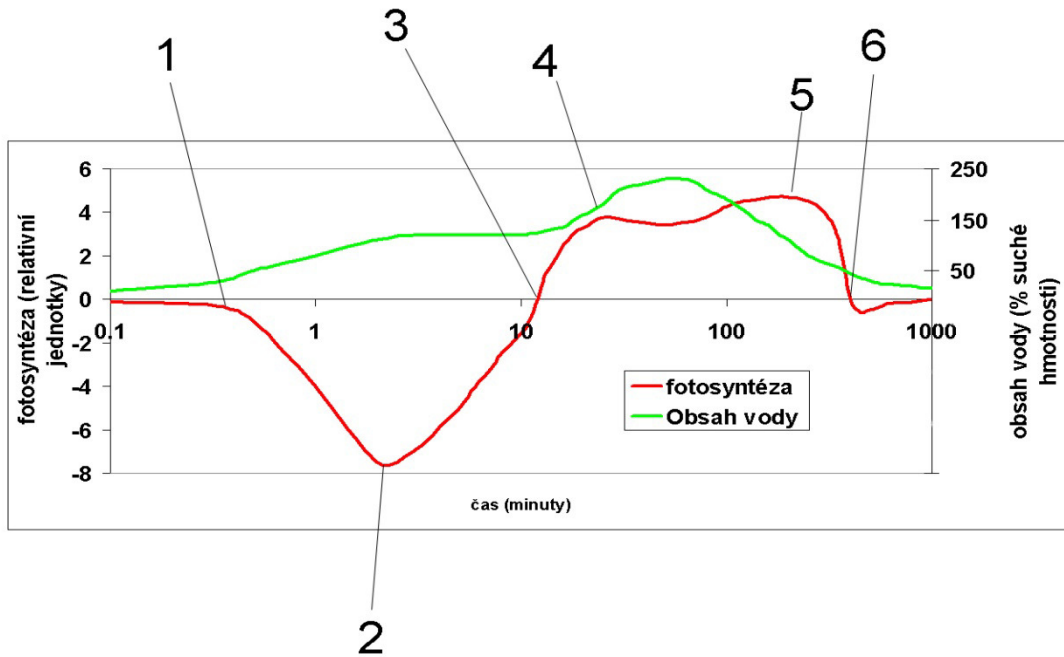
Důsledkem rehydratačního výronu CO₂ a rekonvalescence fotosyntetického aparátu je prodleva mezi znovunavlhčením a dosažením kladné čisté asimilace CO₂. Tato prodleva – během které tělo poikilohydra i na světle ztrácí uhlík – může u extrémně xerofytních mechů, jako je *Syntrichia ruralis*, činit jen několik minut, zatímco u mezičtějších druhů (*Anomodon viticulosum*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum*...) většinou trvá mezi 7 a 40 minutami (Tuba a kol. 1996, Kubásek a kol. 2014). Nabíhání hrubé fotosyntézy po znovunavlhčení těla poikilohydrického fototrofa připomíná fotosyntetickou indukci listu, o které jsem psal až dosud. Je však běžně pomalejší. Zatímco čistý příjem oxidu uhličitého se do kladných hodnot většinou dostane v horizontu minut až desítek minut, další hodiny a někdy dny trvá, než fotosyntetická kapacita nabude ustálených hodnot typických pro nestresovanou, optimálně hydratovanou stélku.

Uhlíkovou bilanci během de/rehydratačních cyklů dále zhoršuje vyšší citlivost fotosyntézy na klesající vodní potenciál (= vysychání), než je tomu u respirace. Dýchání proto běží delší podíl doby de/rehydratačního cyklu než asimilace CO₂ (Dillks a Proctor 1979, Alpert 2000).

Můžeme oddělit minimálně tři obecně přítomné vlastnosti, které u všech fotosyntetizujících poikilohydrů zhoršují uhlíkovou bilanci během de/rehydratačních cyklů:

1. Zvýšená disimilace uhlíku bezprostředně po rehydrataci vysušené stélky.
2. Opravná fáze fotosyntetického aparátu buněk, během které je fotosyntéza neaktivní nebo méně účinná, než po dokončení této fáze.
3. Zbytky dýchání při velmi negativním vodním potenciálu (ještě ne zcela vyschlý mech/lišejník) kdy asimilace CO₂ již neprobíhá.

Situaci jsem se pokusil schematicky znázornit na obrázku 12. Rostliny snášející vyschnutí tedy za tuto schopnost platí komplexní daň v podobě sníženého příjmu uhlíku během de/rehydratačních cyklů. Tato ztráta přitom nezávisí jen na průměrné vlhkosti stanoviště, ale velmi značně i na rychlosti, s jakou se vysychání a znovuovlhčování střídá (čím rychleji, tím hůře). Uvědomění si této daně částečně vysvětluje, proč poikilohydrie není mezi rostlinami rozšířenější; ač sama o sobě by byla obrovskou kompetiční výhodou ve většině biotopů (Alpert 2000, Csintalan a kol. 2000).



Obr. 12. Hypotetický časový průběh čisté asimilace CO_2 (červeně) a obsahu vody (zeleně) u stélky mechrostu navlhčené v čase 0, která byla v inaktivním (vysušeném) stavu. Celý průběh je měřen při saturační fotosyntetické ozáření. Číslice označují významné body rehydratačního cyklu. Brzy po navlhčení dochází k aktivaci buněčného metabolismu, který se projevuje výrazným dýcháním – uvolňováním CO_2 (1). Toto dýchání dosahuje během desítek sekund až jednotek minut svého maxima, které několikanásobně překračuje dýchání klidové (2). Během navlhčení stélky však dochází 1. k poklesu dýchání díky opravám buněčných součástí a 2. k vzestupu asimilace CO_2 díky zotavování fotosyntetického aparátu. Oba tyto procesy ústí v dosažení pozitivní čisté asimilace, většinou v čase jednotek až desítek minut po navlhčení (3). Pokud je však hydratace supraoptimální, vede k poklesu asimilace oxidu uhličitého díky difuznímu odporu vrstvy vody na povrchu stélky (4). Bod (5) odpovídá optimální hydrataci (= poskytující maximální čistou fotosyntézu), která však závisí na ozáření a koncentraci oxidu uhličitého v okolním vzduchu. Při následném vysychání klesá fotosyntéza poměrně náhle a při určitém obsahu vody právě vyrovnává dýchání („vlhkostní kompenzační bod“; 6). Dýchání však pokračuje i při nižším obsahu vody, než které je vyžadováno pro efektivní fotosyntézu (za časem (6)) až při silném vyschnutí ustává i toto. Všimněte si prosím, že časová osa x je logaritmická. Simulovaná data.

6.3. Využívání dynamické ozáření mechorosty a lišejníky

Díky asimilační dynamice během vysychacích cyklů (obrázek 12) je velmi nesnadné měřit souběžně i vliv dynamické ozáření na ni a integrativní asimilaci během fotoperiody a delších období. Přitom, takováto měření by jediné mohla odpovědět na otázku, po které jsem celou pátou kapitolu nazval – zda využívání dynamické ozáření může mechorosty a lišejníky zvýhodňovat proti cévnatým rostlinám v podrostu, a tím částečně kompenzovat jejich vrozené vlastnosti, které je naopak znevýhodňují (nízký vzrůst, rehydratační disimilace, nízký kvantový výtěžek asimilace²²...). Díky technické obtížnosti však takovéto mnohorozměrné časové chody asimilace s ohledem na světelný režim nejsou – pokud vím – k dispozici. Oproti tomu, dlouhodobá asimilační dynamika, s ohledem na vodní režim, obdržela mnohem více pozornosti (Dilks a Proctor 1979, Breuil-Sée 1994, Tuba a kol. 1996, Davey a kol. 1997a; b, Csintalan a kol. 1999; 2000, Liu a kol. 2001).

Přestože ekologům je význam světelných skvrn pro podrostovou produkci a kompetici dobře znám a myšlenkově s ním pracují i v případě mechorostů a lišejníků, manipulativních pokusů je poskrovnu. Rincon a Grime (1989) pěstovali šest ekologicky kontrastních druhů mechorostů v laboratorních komůrkách, které umožňovala simulovat dynamický světelný režim. Jako kontrola byly druhy pěstovány za stálé silné ($205 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a slabé ($38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ozáření. Pouze jeden podrostový druh (*Thamnobryum alopecurum*) rostl nejlépe v simulovaných světelných skvrnách. Všechny zbývající druhy dosahovaly nejvyšší produkce ve stálém silném světle. Dle mého názoru toto není překvapivé, neboť „silné světlo“ nebylo silné dostatečně, aby způsobilo významnou fotoinhibici a pravděpodobně ani nenasytilo fotosyntézu produktivnějších druhů (Marschall a Proctor 2004).

Ještě překvapivější však je, že existuje jen minimum prací, které měří fotosyntetickou indukci či jiné parametry významné pro využívání dynamického světla u kryptogamů *per se*. Přitom takováto laboratorní měření s vyloučením faktorů jiných než světlo nejsou (krom potřeby konstrukce zvláštních měřicích komor a příslušenství) časově ani finančně zvláště náročná. V době počátků mých měření (začátek roku 2007) existovala jediná práce přímo zaměřená na efektivitu využívání světelných skvrn u lišejníků (Lakatoš a kol. 2006) a ŽÁDNÁ! u mechorostů. Během mé práce na tomto tématu Cui a kolegové publikovali svoje laboratorní šetření na dvou druhích mechorostů tibetské náhorní plošiny (Cui a kol. 2008). Hlavní zjištění těchto prací, byla:

²² Kvantový výtěžek asimilace CO₂ (na základě absorbovaného množství fotonů) bývá u mechorostů a většiny lišejníků nižší (0,02–0,04) než u listů vyšších rostlin (ca. 0,05 při „normálních podmínkách“). Vycházím zde z několika málo dostupných literárních dokladů a vlastních měření. Přes nesporný význam tohoto parametru pro podrostovou fotosyntézu zůstává doposud interpretačně zcela nepovšimnut. Dle mého názoru je původcem nízkého výtěžku vyšší disipace světelných kvant jako ochrana před poškozením nadměrnou ozáření, na které jsou poikilohydrické druhy náchylnější. Pokud si uvědomíme přítomnost vysokých koncentrací nefotosyntetických barviv mnoha slunných druhů mechů a lišejníků, nižší množství světla, které pak zbývá pro fotosyntézu, nás nepřekvapí.

1/ Lišejníky jsou vedle mechorostů dobrými adepty pro ověřování hypotézy v názvu této kapitoly. Lakatos a kolegové (2006) přinášejí důkazy o rychlé fotosyntetické indukci u několika kortikolních (na kůře rostoucích) lišejníků tropického deštného lesa Francouzské Guyany. Text je však dle mého cenný spíše interpretačním doceněním významu kinetických komponent fotosyntézy v prostředí, kde krátké světelné skvrny střídají stín, jenž 90–99 % času poskytuje ozáření nižší než $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ – tedy většinou pod kompenzační ozáření stélek lišejníků, která byla u 4 sledovaných druhů mezi 7 a $23 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Lakatos a kol. 2006). Pro preciznější dynamická měření zjevně autoři postrádali techniku. Text proto vyzývá k metodicky preciznějším návazným studiím.

2/ U dvou mechů náhorní tibetské plošiny byl prokázán indukční čas IT90 pod 3 minuty, což je konzistentní s mými měřeními. Autoři používali k měření komerční systém LI-6400 se standardní komorou 2×3 cm, která je vhodná pro listy, ale méně pro ektohydrikové vzorky. Ty v ní trpí rychlým vysycháním a díky své nižší fotosyntéze (v porovnání s listy) je signál i dosti zašuměný. Zjištěný vliv vzdušné vlhkosti na okamžitou fotosyntézu bych proto považoval spíše za artefakt. Opět – jde o první vlaštovku dynamické fotosyntézy mechorostů a v tom spatřuji hlavní přínos publikace (Cui a kol. 2008).

Útržkovité zprávy a spekulace o vlivu světelných skvrn na poikilohydrikové fototrofy se však objevují již delší dobu (snad po vzoru podrostových cévnatých rostlin, kde je „sunfleckový výzkum“ poměrně intenzivní). Například Green a kolegové (1997) měřili závislost asimilace na ozáření u epifytických lišejníků na Novém Zélandu. Protože saturační ozáření měřených druhů byla vždy mnohem vyšší než průměrná ozáření v podrostu, spekulují, že takto vysoká fotosyntetická kapacita je ochranou před řádově větší ozáření během světelných skvrn (která – jak píší – je prokazatelně fatální pro ty podrostové druhy, které nezakoušejí světelné skvrny a mají tak fotosyntetickou kapacitu velmi nízkou). Přestože v práci autoři přiznávají, že světelné skvrny přinášejí mnohdy většinu světelné energie do podrostu, nezamýšlí se nad významem vysoké A_{max} jako nástroje pro zvýšení úhrnné asimilace, a tak k překonání rovnovážného aspektu limitace (viz kapitola 2; Green a kol. 1997).

Liu a kolegové zase popisují světelné skvrny coby původce teplotního šoku u vlhkých mechorostů (měřili membránovou propustnost – znak teplotního poškození dvou druhů mechů; Liu a kol. 2003). Přestože vlhké mechorosty jsou často vážně poškozovány až usmrcovány již teplotami kolem $42\text{--}47 \text{ }^\circ\text{C}$ (Nörr M. 1974, Richardson 1981, Meyer a Santarius 1998), světelné skvrny většinou tak silný teplotní vliv na vlhké stélky mít nestihnou (a po jejich vyschnutí tyto stélky běžně přežívají teploty přes $70\text{--}80 \text{ }^\circ\text{C}$). Údajů o termickém vlivu světelných skvrn na aktivní stélky poikilohydrů není mnoho; nejextrémnější údaj patrně byl zaznamenán u polštáře *Mnium hornum*, který v dlouhé světelné skvrně dosáhl teploty $39 \text{ }^\circ\text{C}$ při teplotě okolního vzduchu $20 \text{ }^\circ\text{C}$ (Proctor 1982).

Již ve druhé kapitole jsem však zdůrazňoval, že nejen dynamické aspekty fotosyntézy ovlivňují využívání světelných skvrn. Že právě rovnovážné aspekty, jakými je fotosyntetická kapacita, jsou mnohdy významnější. V tomto ohledu již literatura poskytuje vcelku dost údajů i pro mechorosty a lišejníky. Ukazuje se, že tyto organismy mohou mít poměrně vysokou fotosyntetickou kapacitu (Aro a kol. 1984, Green a Lange 1995, Martin a Adamson 2001, Botting a Fredeen 2006) a navíc, že stélky mechů rostoucí v (polo)stínu mají stejnou nebo větší maximální asimilaci, než stélky stejného druhu na osluněných stanovištích (Kubásek a kol. 2014). To dohromady velmi zvýhodňuje využívání světelných skvrn u stinných porostů.

III. Závěr a předpokládaný přínos práce pro obor

Práce přináší několik nových zjištění a zasazuje je do širšího kontextu rostlinné (eko)fyzologie. Novým výsledkem je prokázání, že časově proměnná ozářenost je pro C_4 fotosyntézu využitelná obtížněji, než pro (biochemicky přímočařejší) fotosyntézu C_3 . Výsledek, že dynamický světelný režim zvyšuje podíl CO_2 unikajícího z pochev cévních svazků, je zde nejspíše publikován vůbec poprvé (Kubásek a kol. 2013). Třetí publikace, která je součástí Ph.D. práce, přináší potvrzení (Cui a kol. 2008) a rozvedení hypotézy, že u mechorostů dochází k rychlejší světelné indukci fotosyntézy, než u listů cévnatých rostlin (Kubásek a kol. 2014). Tato publikace přináší i další výsledky potvrzující, že mechorosty jsou dobře přizpůsobeny pro fotosyntézu ve velmi stinném prostředí s občasnými průniky světelných skvrn (např. vysoká fotosyntetická kapacita mechových porostů ze zastíněných lokalit).

Výsledky práce II: Kubásek a kol. (2013), očekávám, doznají vědeckého ohlasu. V objektu studia a metodologii částečně navazuje na práci I: Kubásek a kol. (2007). Přibližně před měsícem jsem dokončil posudek přehledového článku pro časopis *Journal of Experimental Botany*, který obě „ C_4 práce“ Kubásek a kol. 2007 a 2013 cituje. Fotosyntéza a produkce C_4 rostlin, stejně tak jako projekty, jejichž cílem je zavést C_4 fotosyntézu do původně C_3 plodin, se nyní těší velkému zájmu, neboť jde o důležité zemědělské plodiny s vysokým výnosem. Práce I: Kubásek a kol. 2007, porovnávající fotosyntézu a úniky CO_2 z pochev cévních svazků u 6 C_4 druhů při různých teplotách, obdržela ke dnešku (25. 4. 2014) 29 ohlasů na WoS.

Práce III: Kubásek a kol. (2014) bohužel nebyla dokončena včas na to, aby byla novátorská pro potvrzení rychlé fotosyntetické indukce u mechorostů (Cui a kol. 2008). Záběr naší práce je však širší, porovnává řadu druhů mechorostů rostoucí v kontrastním světelném klimatu a za různé hydratace stélek/rostlinek. Používá také instrumentaci (měřicí komoru a světelný zdroj), který je ve smyslu citlivosti a stálosti mikroklimatu pro poikilohydrické organismy vhodnější a byla už s úspěchem využita při výzkumu lišejníků (Vondrák a Kubásek 2013). Protože mechorosty nemají velkého zemědělského či průmyslového uplatnění, očekávám spíše nižší citační ohlas (práce čínských kolegů Cui a kol. (2008) má ke dnešku 3 citace z WoS).

7. Seznam citované literatury

- Allen MT, Pearcy RW. 2000a.** Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. *Oecologia* **122**: 470–478.
- Allen MT, Pearcy RW. 2000b.** Stomatal versus biochemical limitations to dynamic photosynthetic performance in four tropical rainforest shrub species. *Oecologia* **122**: 479–486.
- Alpert P. 2000.** The discovery, scope, and puzzle of desiccation tolerance in plants. *Plant Ecology* **151**: 5–17.
- Amthor JS. 2000.** The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany* **86**: 1–20.
- Aro E-M, Gerbaud A, André M. 1984.** CO₂ and O₂ exchange in two mosses, *Hypnum cupressiforme* and *Dicranum scoparium*. *Plant Physiology* **76**: 431–435.
- Asada K. 1994.** Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissues. In: Foyer CH and Mullineaux PM (eds.) *Causes of Photooxidative stress and Amelioration of Defense Systems in Plants*, pp 77–104. CRC Press, Boca Raton.
- Assmann SM. 1988.** Enhancement of the stomatal response to blue light by red light, reduced intercellular concentration CO₂, and low vapour pressure differences. *Plant Physiology* **87**: 226–231.
- Assmann SM, Grantz DA. 1990.** Stomatal response to humidity in sugarcane and soybean. Effect of vapour pressure difference on the kinetics of the blue light response. *Plant, Cell and Environment* **13**: 163–169.
- Azcón-Bieto J, Osmond CB. 1983.** Relationship between photosynthesis and respiration: The effect of carbohydrate status on the rate of CO₂ production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves. *Plant Physiology* **71(3)**: 574–581.
- Baldocchi DD, Hutchinson B, Matt D, McMillen R. 1986.** Seasonal variation in the statistics of photosynthetic active radiation penetration in an oak-hickory forest. *Agricultural and Forest Meteorology* **36**: 343–361.
- Baldocchi DD, Collineau. 1994.** The physical nature of solar radiation in heterogenous canopies: spatial and temporal attributes. V: Caldwell, MM, Pearcy, RW (eds.) *Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above- and belowground*, Academic Press, pp 21–71.
- Bartošková H, Komenda J, Nauš J. 1999.** Functional changes of photosystem II in the moss *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) induced by different rates of dark desiccation. *Journal of Plant Physiology* **154**: 597–604.

- Bewley JD. 1974.** Protein synthesis and polyribosome stability upon desiccation of the aquatic moss *Hygrohypnum luridum*. *Canadian Journal of Botany* **52**: 423–427.
- Boardman NK. 1977.** Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* **28**: 355–377.
- Botting RS, Fredeen AL. 2006.** Net ecosystem CO₂ exchange for moss and lichen dominated forest floors of old-growth sub-boreal spruce forests in central British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* **235**: 240–251.
- Bowman WD, Hubick KT, von Caemmerer S, Farquhar GD. 1989.** Short-term changes in leaf carbon isotope discrimination in salt- and water-stressed C₄ grasses. *Plant Physiology* **90**: 162–166.
- Brantley ST, Young DR. 2009.** Contribution of sunflecks is minimal in expanding shrub thickets compared to temperate forest. *Ecology* **90**: 1021–1029.
- Breuil-Sée A. 1994.** Reviviscence d' un bryophyte en anhydrobiose depuis un quart de siècle: critères cytologiques d' aptitude à la reviviscence de thallus de *Riccia macrocarpa* Lev. [Reviviscence of a bryophyte in anhydrobiosis for a quarter of a century: cytological criteria of reviviscence ability in *Riccia macrocarpa* Lev. thalli.]. *Compte Rendus de l'Académie des sciences (Paris) Series III Sciences de la Vie* **317**: 245–252.
- Bro E, Meyer S, Genty B. 1996.** Heterogeneity of leaf CO₂ assimilation during photosynthetic induction. *Plant, Cell and Environment* **19**: 1349–1358.
- Brokaw NL. 1983.** Groundlayer dominance and apparent inhibition of tree regeneration by *Achmea magdalenae* (Bromeliaceae) in tropical forest. *Tropical Ecology* **24**: 194–200.
- Buchanan BB. 1980.** Role of light in the regulation of chloroplast enzymes. *Annual Review of Plant Physiology* **31**: 341–374.
- Buchmann N, Brooks, Rapp KD, Ehleringer JR. 1996.** Carbon isotope composition of C₄ grasses is influenced by light and water supply. *Plant, Cell & Environment* **19**: 392–402.
- Bukhov NG, Kopecký J, Pfündel EE, Klughammer C, Heber U. 2001.** A few molecules of zeaxanthin per reaction centre of photosystem II permit effective thermal dissipation of light energy in photosystem II of a poikilohydric moss. *Planta* **212**: 739–748.
- Byrd GT, Sage RF, Brown, RH. 1992.** A comparison of dark respiration between C₃ and C₄ plants. *Plant Physiology* **100**: 191–198.
- Canham CD, Burbank DH. 1994.** Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 237–349.
- Cannell, MGR; Thornley, JHM. 2000.** Modelling the components of plant respiration: Some guiding principles. *Annals of Botany* **85**: 45–54.

- Chazdon RL, Pearcy RW. 1986a.** Photosynthetic responses to light variation in rainforest species I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia* **69**: 517–523.
- Chazdon RL, Pearcy RW. 1986b.** Photosynthetic responses to light variation in rainforest species II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. *Oecologia* **69**: 524–531.
- Clark DB, Clark DA, Rich PM, Weiss S, Oberbauer SF. 1996.** Landscape scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research – Revue Canadienne de Recherche Forestiere* **26**: 747–757.
- Collatz GJ, Ball JT, Grivet C, Berry JA. 1991.** Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration – A model that includes a laminar boundary-layer. *Agricultural and Forest Meteorology* **54**: 107–136.
- Cowan IR. 1977.** Stomatal behaviour and environment. In: Preston RD, Woolhouse HW (eds.) *Advances in Botanical Research*, Vol. 4., pp 117–228. Academic press, London, New York, San Francisco 1977.
- Csintalan Z, Proctor MCF, Tuba Z. 1999.** Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. and Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. *Annals of Botany* **84**: 235–244.
- Csintalan Z, Takács Z, Proctor MCF, Nagy Z, Tuba Z. 2000.** Early morning photosynthesis of the moss *Tortula ruralis* following summer dew-fall in a Hungarian temperate dry sandy grassland. *Plant Ecology* **151**: 51–54.
- Cui X, Gu S, Wu J, Tang Y. 2008.** Photosynthetic response to dynamic changes of light and air humidity in two moss species from the Tibetan Plateau. *Ecological Research* **24(3)**: 645–653.
- Davey MC 1997a.** Effects of continuous and repeated dehydration on carbon fixation by bryophytes from the maritime Antarctic. *Oecologia* **110**: 25–31.
- Davey MC 1997b.** Effects of short-term dehydration and rehydration on photosynthesis and respiration by Antarctic bryophytes. *Environmental and Experimental Botany* **37**: 187–198.
- Desjardins RL, Sinclair TR, Lemon ER. 1973.** Light fluctuations in corn. *Agronomy Journal* **65**: 904–908.
- Dewar RC, Medlyn BE, McMurtrie. 1998.** A mechanistic analysis of light and carbon use efficiencies. *Plant, Cell and Environment* **21**: 573–588.
- Dilks TJK, Proctor MCF. 1976.** Effects of intermittent desiccation on bryophytes. *Journal of Bryology* **9**: 249–264.
- Dilks TJK, Proctor MCF. 1979.** Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes. *New Phytologist* **82**: 97–114.

- During HJ. 1990.** Clonal growth patterns among bryophytes. In: Groenendael, J. van and H. De Kroon, eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. Academic Publishing, The Hague, 153–176.
- Ehleringer J, Björkman O. 1977.** Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants: dependence on temperature, CO₂, and O₂ concentration. *Plant Physiology* **59**: 86–90.
- Ernstsen J, Woodrow IE Mott KA. 1997.** Responses of Rubisco activation and deactivation rates to variations in growth-light conditions. *Photosynthesis Research* **52**: 117–125.
- Ernstsen J, Woodrow IE Mott KA. 1999.** Effects of growth-light quantity, growth-light quality and CO₂ concentration on Rubisco deactivation during low PFD or darkness. *Photosynthesis Research* **61**: 65–75.
- Escobedo JF, Gomes EN, Oliveira AP, Soares J. 2008.** Modeling hourly and daily fractions of UV, PAR and NIR to global solar radiation under various sky conditions at Botucatu, Brazil. *Applied Energy* **86**: 299–309, doi:10.1016/j.apenergy.2008.04.013.
- Evans GC. 1956.** An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands, with particular reference to sunflecks. Including an analysis of data from rain forest in southern Nigeria. *Journal of Ecology* **44(2)**: 391–428.
- Evans JR. 1987.** The relationship between electron-transport components and photosynthetic capacity in pea leaves grown at different irradiances. *Australian Journal of Plant Physiology* **14**: 157–170.
- Farquhar GD. 1989.** Models of integrative photosynthesis of cells and leaves. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **323**: 357–367.
- Folta KM, Maruhnich SA. 2007.** Green light: signal to slow down or stop. *Journal of Experimental Botany* **58**: 3099–3111.
- FitzJohn RG. 2002.** *Sunfleck utilization and shade tolerance*. MSc. thesis, Victoria University of Wellington, NZ.
- Fukayama H, Uchida N, Azuma T, Yasuda T. 1998.** Light dependent activation of CO₂ assimilation and the ratio of Rubisco activase to Rubisco during leaf aging of rice (*Oryza sativa*). *Physiologia Plantarum* **104**: 541–548.
- Furbank RT, Walker DA. 1985.** Photosynthetic induction in C₄ leaves: an investigation using infra-red gas analysis and chlorophyll a fluorescence. *Planta* **163**: 75–83.
- Furumoto T, Izui K, Quinn V, Furbank RT, von Caemmerer S. 2007.** Phosphorylation of Phosphoenolpyruvate Carboxylase is not essential for high photosynthetic rates in the C₄ species *Flaveria bidentis*. *Plant Physiology* **144**: 1936–1945.

- Gay LW, Knoerr KR, Braaten MO. 1971.** Solar radiation variability on the floor of a pine plantation. *Agricultural meteorology* **8**: 39–50.
- Gerard VA. 1984.** The light environment of giant kelp forest: influence of *Macrocystis pyrifera* on spatial and temporal variability. *Marine biology* **84**:189–195.
- Givnish TJ 1988.** Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**: 63–92.
- Glime JM. 2007.** *Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological ecology.* Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Accessed September 2007 at <<http://www.bryocol.mtu.edu/>>.
- Grantz DA, Zeiger E. 1986.** Stomatal responses to light and leaf-air water-vapor pressure difference show similar kinetics in sugarcane and soybean. *Plant Physiology* **81**: 865–868.
- Green TGA, Lange OL. 1995.** Photosynthesis in poikilohydric plants: a comparison of lichens and bryophytes. In: Schulze ED, Caldwell MM, eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Green TGA, Büdel B, Meyer A, Zellner H, Lange OL. 1997.** Temperature rainforest lichens in New Zealand: light response of photosynthesis. *New Zealand Journal of Botany*. **35**: 493–504.
- Grobbelaar JU, Nedbal L, Tichý V. 1996.** Influence of high frequency light/dark fluctuations on photosynthetic characteristics of microalgae photoacclimated to different light intensities and implications for mass algal cultivation. *Journal of Applied Phycology* **8**: 335–343.
- Gross LJ. 1982.** Photosynthetic dynamics in varying light environments: a model and its application to whole leaf carbon gain. *Ecology* **63**: 84–93.
- Gupta RK. 1977.** A study of photosynthesis and leakage of solutes in relation to the desiccation effects in bryophytes. *Canadian Journal of Botany* **55**: 1186–1194.
- Hammond ET, Andrews TJ, and Woodrow IE. 1998.** Regulation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase by Carbamylation and 2-Carboxyarabinitol 1-Phosphate in Tobacco: Insights from Studies of Antisense Plants Containing Reduced Amounts of Rubisco Activase. *Plant Physiology* **118**: 1463–1471.
- Hartman FC, Harpel MR. 1994. 1994.** Structure, function, regulation, and assembly of D-Ribulose-1,5-bisphosphatecarboxylase oxygenase. *Annual Review of Biochemistry* **63**: 197–234.
- Hatch MD. 1987.** C₄ photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultra structure. *Biochimical and Biophysical Acta* **895**: 81–106.
- Héban C. 1977.** *The Conducting Tissues of Bryophytes*. J. Cramer, Lehre, Germany.

- Heber U Lange OL, Shuvalov VA. 2006.** Conservation and dissipation of light energy as complementary processes: homoiohydric and poikilohydric autotrophs. *Journal of Experimental Botany* **57**: 211–1223.
- Henderson SA, von Caemmerer S, Farquhar GD. 1992.** Short term measurements of carbon isotope discrimination in several C₄ species. *Australian Journal of Plant Physiology* **19**: 263–285.
- Hongliang T, Hipps L. 1991.** Properties of sunflecks in a flexible plant canopy and their relationship to turbulence. *Proceeding Conference of Agricultural and Forest meteorology, 20th*, pp 218–221.
- Horton JL, Neufeld HS. 1998.** Photosynthetic responses of *Microstegium vimineum* (Trin.) A. Camus, a shade-tolerant, C₄ grass, to variable light environments. *Oecologia* **114**: 11–19.
- Hu LL, Yan BQ, Wu XP, Li JS. 2010.** Calculation method for sunshine duration in canopy gaps and its application in analyzing gap light regimes. *Forest Ecology and Management* **259**: 350–359.
- Hubick KT, Hammer GL, Farquhar GD, Wade LJ, von Caemmerer S, Henderson SA. 1990.** Carbon isotope discrimination varies genetically in C₄ species. *Plant Physiology*. **91**: 534–537.
- Jackson RB, Woodrow IE, Mott KA. 1991.** Nonsteady-state photosynthesis following an increase in photon flux density (PFD). Effect of magnitude and duration of initial PFD. *Plant Physiology* **95**: 498–503.
- Johnsson M, Issaias S, Brogardh T, Johnsson A. 1976.** Rapid, blue-light-induced transpiration response restricted to plants with grass-like stomata. *Physiologia Plantarum* **36**: 229–232.
- Karlsson PE, Assmann SM. 1990.** Rapid and specific modulation of stomatal conductance by blue-light in ivy (*Hedera helix*). – An approach to assess the stomatal limitation of carbon assimilation. *Plant Physiology* **94**: 440–447.
- Keeley JE. 1981.** *Isoetes howellii* – A submerged aquatic CAM plant. *American Journal of Botany* **68**: 420–424.
- Kirschbaum MUF, Pearcy RW. 1988a.** Gas exchange analysis of relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiology* **86**: 782–785.
- Kirschbaum MUF, Pearcy RW. 1988b.** Gas Exchange Analysis of the Fast Phase of Photosynthetic Induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiology* **87**: 818–821.
- Kirschbaum MUF, Kupperts M, Schneider H, Giersch C, Noe S. 1998.** Modelling photosynthesis in fluctuating light with inclusion of stomatal conductance, biochemical activation and pools of key photosynthetic intermediates. *Planta* **204**: 16–26.
- Kirschbaum MUF, Ohlemacher C, Kupperts M. 2004.** Loss of quantum yield in extremely low light. *Planta* **218**: 1046–1053.

- Knapp AK, Smith WK. 1990.** Stomatal and photosynthetic responses to variable sunlight. *Physiologia Plantarum* **78**: 160–165.
- Knapp AK. 1993.** Gas exchange dynamics in C₃ and C₄ grasses: consequences of differences in stomatal conductance. *Ecology* **74**: 113–123.
- Kobza J, Seemann JR. 1989.** Light-dependent kinetics of 2-carboxyarabinitol 1-phosphate metabolism and Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity *in vivo*. *Plant Physiology* **89**: 174–179.
- Košvancová-Zitová M, Urban O, Navrátil M, Špunda V, Robson TM, Marek MV. 2009.** Blue radiation stimulates photosynthetic induction in *Fagus sylvatica* L. *Photosynthetica* **47**: 388–398.
- Kozaki A, Takeba G. 1996.** Photorespiration protects C₃ plants from photooxidation. *Nature* **384**: 557–560.
- Krall JP, Pearcy RW. 1993.** Concurrent measurements of oxygen and carbon dioxide exchange during lightflecks in maize (*Zea Mays* L.). *Plant Physiology* **103**: 823–828.
- Krall JP, Shevaleva EV, Pearcy RW. 1995.** Regulation of Photosynthetic induction state in high and low-light-grown soybean and *Alocasia macrorrhiza* (L.)Don. *Plant Physiology* **109**: 307–317.
- Kriedemann PE, Torokfalvy E, Smart RE. 1973.** Natural occurrence and photosynthetic utilization of sunflecks by grapevine leaves. *Photosynthetica* **7**: 18–27.
- Kromdijk J, Schepers HE, Albanito F, Fitton N, Carrol F, Jones MB, Finnan J, Lanigan GJ, Griffiths H. 2008.** Bundle sheath leakiness and light limitation during C₄ leaf and canopy CO₂ uptake. *Plant Physiology* **148**: 2144–2155.
- Kubásek J, Šetlík J, Dwyer S, Šantrůček J. 2007.** Light and growth temperature alter carbon isotope discrimination and estimated bundle sheath leakiness in C₄ grasses and dicots. *Photosynthesis Research* **91**: 47–58.
- Kubásek J, Urban O, Šantrůček J. 2013.** C₄ plants use fluctuating light less efficiently than do C₃ plants: A study of growth, photosynthesis and carbon isotope discrimination. *Physiologia Plantarum* **149**: 528–539.
- Kubásek J, Hájek T, Glime JM. 2014.** Bryophytes exceed tracheophytes in photosynthetic induction rate in response to lightflecks. *Journal of Bryology* **36**: 110–117.
- Kubien DS, Sage RF. 2004.** Dynamic photo-inhibition and carbon gain in a C₄ and a C₃ grass native to high latitudes. *Plant, Cell and Environment* **27**: 1424–1435.
- Kulheim, C; Agren, J; Jansson, S. 2002.** Rapid regulation of light harvesting and plant fitness in the field. *Science* **297**: 91–93.

- Küppers M, Schneider H. 1993.** Leaf gas exchange of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in lightflecks: effects of fleck length and leaf temperature in leaves grown in deep and partial shade. *Trees* **7**: 160–168.
- Küppers M, Timm H, Orth F, Stegemann J, Stober R, Schneider H, Paliwal K, Karunaichamy KSTK, Ortiz R. 1996.** Effects of light environment and successional status on lightfleck use by understory trees of temperate and tropical forests. *Tree Physiology* **16**: 69–80.
- Küppers M, Heiland I, Schneider H, Neugebauer PJ. 1999.** Light-flecks cause non-uniform stomatal opening – studies with special emphasis on *Fagus sylvatica* L. *Trees* **14**: 130–144.
- Kursar TA, Coley PD. 1993.** Photosynthetic induction times in shade-tolerant species with long and short-lived leaves. *Oecologia* **93**: 165–170.
- Laisk A, Edwards G. 1997a.** CO₂ and temperature-dependent induction in C-4 photosynthesis: an approach to the hierarchy of rate-limiting processes. *Australian Journal of Plant Physiology* **24**: 505–516.
- Laisk A, Edwards G. 1997b.** Post-illumination CO₂ exchange and light-induced CO₂ bursts during C₄ photosynthesis. *Australia Journal of Plant Physiology* **24**: 517–528.
- Laisk A, Edwards GE. 2000.** A mathematical model of C₄ photosynthesis: The mechanism of concentrating CO₂ in NADP-malic enzyme type species. *Photosynthesis Research* **66**: 199–224.
- Laisk A, Kiirats O, Oja V. 1984.** Assimilatory power (postillumination CO₂ uptake) in leaves. Measurement, environmental dependencies, and kinetic properties. *Plant Physiology* **76**: 723–729.
- Laisk A, Kiirats O, Oja V, Gerst U, Weis E, Heber U. 1992.** Analysis of oxygen evolution during photosynthetic induction and in multiple-turnover flashes in sunflower leaves. *Planta* **186**: 434–441.
- Lakatos M, Rascher U, Büdel B. 2006.** Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *New Phytologist* **172**: 679–695.
- Lan Y, Woodrow IE, Mott KA. 1992.** Light-Dependent Changes in Ribulose Bisphosphate Carboxylase Activase Activity in Leaves. *Plant Physiology* **99**: 302–309.
- Larcher W. 1995.** *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg New York.
- Leakey ADB, Press MC, Scholes JD, Watling JR. 2002.** Relative enhancement of photosynthesis and growth at elevated CO₂ is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant, Cell and Environment* **25**: 1701–1714.

- Leakey ADB, Press MC, Scholes JD. 2003a.** High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant, Cell and Environment* **26**: 1681–1690.
- Leakey ADB, Press MC, Scholes JD. 2003b.** Patterns of dynamic irradiance affect the photosynthetic capacity and growth of dipterocarp seedlings. *Oecologia* **135**: 469–482.
- Leakey ADB, Scholes JD, Press MC. 2005.** Physiological and ecological significance of sunflecks for dipterocarp seedlings. *Journal of Experimental Botany* **56**: 469–482.
- Lee JA, Stewart GR. 1971.** Dessication injury in mosses. I. intra-specific differences in the effect of moisture stress on photosynthesis. *New Phytologist* **70**: 1061–1068.
- Lee DW. 1986.** Unusual strategies of light absorption in rain-forest herbs. In: Givnish T, ed. *On the Economy of Plant Form and Function*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 105–131.
- Leegood RC, Walker P. 1999.** Regulation of C₄ pathway. In: Sage RF and Monson RK, eds. *C₄ plant biology*. Academic Press, London, 89–131.
- Liu Y, Zhu J, Chen J, Cao T. 2001.** Relationships of water content to photosynthesis, respiration and water potential in three species of mosses. *Journal of Wuhan Botanical Research*. **19**: 135–142.
- Liu Y, Cao T, Glime JM. 2003.** The changes of membrane permeability of mosses under high temperature stress. *The Bryologist* **106**: 53–60.
- Logan BA, Barker DH, Adams III WW, Demmig-Adams B. 1997.** The response of xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in *Alocasia brisbanensis* to sunflecks in a subtropical rainforest. *Australian Journal of Plant Physiology* **24**: 27–33.
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG. 1994.** Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology* **45**: 633–662.
- Long SP, Zhu, X-G, Naidu, SL, Ort DR. 2006.** Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant, Cell and Environment* **29**: 315–330.
- Lovelock CE, Kursar TA, Skillman JB, Winter K. 1998.** Photoinhibition in tropical forest species with short- and long-lived leaves. *Functional Ecology* **12**: 553–560.
- Marková I, Kubásek J. 2013.** Transmittance of young Norway spruce stand canopy for photosynthetically active radiation during the growing season. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* **61**: 129–135.
- Marschall M, Proctor MCF. 2004.** Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and total carotenoids. *Annals of Botany* **94**: 593–603.
- Martin CE, Adamson VJ. 2001.** Photosynthetic capacity of mosses relative to vascular plants. *Journal of Bryology* **23**: 319–323.

- Maxwell K, Johnson GN. 2000.** Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51**: 659–668.
- McCree KJ, Loomis RS. 1969.** Photosynthesis in fluctuating light. *Ecology* **50**: 422–428.
- Meyer H, Santarius KA. 1998.** Short-term thermal acclimation and heat tolerance of gametophytes of mosses. *Oecologia* **115**: 1–8.
- Mojzes A, Kalapos T. 2008.** Leaf gas exchange responses to abrupt changes in light intensity for two invasive and two non-invasive C₄ grass species. *Environmental and Experimental Botany* **64**(3): 232–238.
- Mott KA, Woodrow IE. 1993.** Effect of O₂ and CO₂ on nonsteady-state photosynthesis. Further evidence for Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase limitation. *Plant Physiology* **102**: 859–866.
- Mott KA, Woodrow IE. 2000.** Modelling the role of Rubisco activase in limiting non-state-steady photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* **51**: 399–406.
- Mukammal EI. 1971.** Some aspects of radiant energy in pine forest. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology* **19**: 29–52.
- Mulkey SS, Pearcy RW 1992.** Interactions between Acclimation and Photoinhibition of Photosynthesis of a Tropical Forest Understorey Herb, *Alocasia macrorrhiza*, during Simulated Canopy Gap Formation. *Functional Ecology* **6**: 719–729.
- Naumburg E, Ellsworth DS. 2000.** Photosynthetic sunfleck utilization potential of understory saplings growing under elevated CO₂ in FACE. *Oecologia* **122**: 163–174.
- Naumburg E, Ellsworth DS, Katul GG. 2001.** Modeling dynamic understory photosynthesis of contrasting species in ambient and elevated carbon dioxide. *Oecologia* **126**: 487–499.
- Nedbal L, Tichý V, Xiong FH, Grobbelaar, JU. 1996.** Microscopic green algae and cyanobacteria in high-frequency intermittent light. *Journal of Applied Phycology* **8**: 325–333.
- Nedbal L, Březina V. 2002.** Complex metabolic oscillations in plants forced by harmonic irradiance. *Biophysical Journal* **83**: 2180–2189.
- Nicotra, AB, Chazdon RL, Iriarte SVB. 1999.** Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* **80**: 1908–1926.
- Niinemets Ü. 2007.** Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell and Environment* **30**: 1052–1071.
- Niyogi KK. 2000** Safety valves for photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology* **3**: 455–460.
- Noguchi K, Terashima I. 1997.** Different regulation of leaf respiration between *Spinacia oleracea*, a sun species, and *Alocasia odora*, a shade species. *Physiologia Plantarum* **101**: 1–7.

- Norman JM, Tanner CB. 1969.** Transient light measurements in plant canopies. *Agronomy Journal* **61**:847–848.
- Nörr M. 1974.** Hitzeresistenz bei Moosen. *Flora* **163**: 388–397.
- Ögren E. 1993.** Convexity of photosynthetic light-response curve in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiology* **101**: 1013–1019.
- Ögren E, Sundin U. 1996.** Photosynthetic responses to variable light: a comparison of species from contrasting habitats. *Oecologia* **106**: 18–27.
- Osterhout WJV, Haas RC. 1918.** On the dynamics of Photosynthesis. *The Journal of General Physiology* **1**:1–16.
- Pallé E., Goode PR, Montañés-Rodríguez P, Koonin SE. 2001.** Changes in Earth's Reflectance over the Past Two Decades. *Science* **28**: 1299–1301.
- Pearcy RW, Calkin HW. 1983.** Carbon dioxide exchange of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* **58**: 26–32.
- Pearcy RW, Osteryoung K, Calkin HW. 1985.** Photosynthetic responses to dynamic light environments by hawaiian trees. Time course of CO₂ uptake and carbon gain during sunflecks. *Plant Physiology* **79**: 896–902.
- Pearcy RW. 1987.** Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional Ecology* **1**: 169–178.
- Pearcy RW. 1988.** Photosynthetic utilisation of lightflecks by understory plants. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**: 223–238.
- Pearcy RW. 1990.** Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **41**: 421–453.
- Pearcy RW, Roden JS, Gamon JA. 1990.** Sunfleck dynamics in relation to canopy structure in a soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* **52**: 359–372.
- Pearcy RW, Seemann JR. 1990.** Photosynthetic Induction State of Leaves in a Soybean Canopy in Relation to Light Regulation of Ribulose-1-5-Bisphosphate Carboxylase and Stomatal Conductance. *Plant Physiology* **94**: 628–633.
- Pearcy RW, Pfitsch WA, 1991.** Influence of sunflecks on the $\delta^{13}\text{C}$ of *Adenocaulon bicolor* plants occurring in forest understory microsites. *Oecologia* **86** : 457–462.
- Pearcy RW, Gross LJ, He D. 1997.** An improved dynamic model of photosynthesis for estimation of carbon gain in sunfleck light regimes. *Plant, Cell and Environment* **20**: 411–424.
- Pearcy RW, Krall JP, Sassenrath-Cole GF. 1996.** Photosynthesis in fluctuating light environment. **V:**Baker NR (Ed.):*Photosynthesis and Environment*. Kluwer Academic Publishers Dordrecht-Boston-London.
- Pearcy RW. 2007.** Responses of plants to heterogeneous light environments. *In:*Pugnaire FI and Valladares F (Eds.):*Functional Plants Ecology*. CRC Press.

- Peisker M, Henderson SA. 1992.** Carbon – terrestrial C₄ plants. *Plant, Cell & Environment* **15**: 987–1004.
- Pfitsch WA, Percy RW. 1989a.** Daily carbon gain by *Adenocaulon bicolor* (Asteraceae), a redwood forest understory herb, in relation to its light environment. *Oecologia* **80**: 465–470.
- Pfitsch WA, Percy RW. 1989b.** Daily carbon gain by *Adenocaulon bicolor* (Asteraceae) in its redwood forest habitat. *Oecologia* **80**: 471–476.
- Pfitsch WA, Percy RW. 1992.** Growth and reproductive allocation of *Adenocaulon bicolor* following experimental removal of sunflecks. *Ecology* **73**: 2109–2117.
- Pieruschka R, Chavarria-Krauser A, Schur U, Jahnke S. 2010.** Photosynthesis in lightfleck areas of homobaric and heterobaric leaves. *Journal of Experimental Botany* **61**: 1031–1039.
- Pollard DFW. 1970.** Effect of rapidly changing light on rate of photosynthesis in largetooth aspen (*Populus grandidentata*). *Canadian Journal of Botany* **48**: 823–829.
- Pons TL, Percy RW. 1992.** Photosynthesis in flashing light of soybean leaves grown in different conditions. II. Lightfleck utilization efficiency. *Plant, Cell and Environment* **15**: 577–584.
- Poorter L, and Oberbauer SF. 1993.** Photosynthetic induction responses of two rainforest tree species in relation to light environment. *Oecologia* **96**: 193–199.
- Portis AR. 1995.** Regulation of Rubisco by Rubisco activase. *Journal of Experimental Botany* **46**: 1285–1291.
- Pospíšilová J, Šantrůček J. 1994.** Stomatal patchiness. *Biologia Plantarum*. **36(4)**: 481–510.
- Proctor MCF. 1982.** Physiological ecology: Water relations, light and temperature responses, carbon balance. In: Smith AJE, ed. *Bryophyte Ecology*, Chapman and Hall, New York, 333–382.
- Proctor MCF. 2001.** Patterns of desiccation tolerance and recovery in bryophytes. *Plant Growth Regulation* **35**: 147–156.
- Prinsley RT, Leegood RC. 1986.** Factors affecting photosynthetic induction in spinach leaves. *Biochimica et Biophysica Acta* **849**: 244–253.
- Prinsley RT, Dietz K-J, Leegood RC. 1986.** Regulation of photosynthetic carbon assimilation in spinach leaves after a decrease in irradiance. *Biochimica et Biophysica Acta* **849**: 254–263.
- Rascher U, Nedbal L. 2006.** Dynamics of photosynthesis in fluctuating light. *Current Opinion in Plant Biology* **9**: 671–678.
- Reifsnyder WE, Furnival GM, Horowitz JL. 1971.** Spatial and temporal distribution of solar radiation beneath forest canopies. *Agricultural Meteorology* **9**: 21–37.

- Rich PM, Clark DB, Clark DA, Oberbauer SF. 1993.** Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* **65**: 107–127.
- Richardson DHS. 1981.** *The biology of mosses*. Blackwell Scientific Publications, London, UK.
- Rijkers T, De Vries PJ, Pons TL, Bongers F. 2000.** Photosynthetic induction in saplings of three shade-tolerant tree species: comparing understorey and gap habitats in a French Guiana rain forest. *Oecologia* **125**: 331–340.
- Rincon E, Grime JP. 1989.** Plasticity and light interception by six bryophytes of contrasted ecology. *Journal of Ecology* **77**: 439–446.
- Roden JS, Pearcy RW. 1993a.** Effect of leaf flutter on the light environment of poplars. *Oecologia* **93**: 201–207.
- Roderick ML, Farquhar GD, Berry SL, Noble IR. 2001.** On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia* **129**: 21–30.
- Roden JS, Pearcy RW. 1993b.** Photosynthetic gas-exchange response of poplars to steady-state and dynamic light environments. *Oecologia* **93**: 208–214.
- Sage RF. 1990.** A Model describing the regulation of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, electron transport and triose phosphate use in response to light intensity and CO₂ in C₃ plants. *Plant Physiology* **94**: 1728–1734.
- Sage RF, Seemann JR. 1993.** Regulation of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activity in response to reduced light intensity in C₄ plants. *Plant Physiology* **102**: 21–28.
- Sage RF, McKown A. 2006.** Is C₄ photosynthesis less phenotypically plastic than C₃ photosynthesis? *Journal of Experimental Botany* **57(2)**: 303–317.
- Saliendra NZ, Meinzer FC, Perry M, Thom M. 1996.** Associations between partitioning of carboxylase activity and bundle sheath leakiness to CO₂, carbon isotope discrimination, photosynthesis, and growth in sugarcane. *Journal of Experimental Botany* **47**: 907–914.
- Šantrůček J, Hronková M, Květoň J, Sage RF. 2003.** Photosynthesis inhibition during gas exchange oscillations in ABA-treated *Helianthus annuus*: relative role of stomatal patchiness and leaf carboxylation capacity. *Photosynthetica* **41**: 241–252.
- Sassenrath-Cole GF, Pearcy RW. 1992.** The role of Ribulose-1,5-bisphosphate regeneration in the induction requirement of photosynthetic CO₂ exchange under transient light conditions. *Plant Physiology* **99**: 227–234.
- Sassenrath-Cole GF, Pearcy RW. 1994.** Regulation of photosynthetic induction state by the magnitude and duration of low-light exposure. *Plant Physiology* **105**: 1115–1123.

- Schiefthaler U, Russel AW, Bolhar-Nordenkampf HR, Critchley C. 1999.** Photoregulation and photodamage in *Schefflera arboricola* leaves adapted to different light environments. *Australian Journal of Plant Physiology* **26**: 485–494.
- Schroeder JI, Allen GJ, Hugouvieux V, Kwak JM, Waner D. 2001.** Guard cell signal transduction. *Annual Review of plant Fysiology and Plant Molecular Biology* **52**: 627–658.
- Schurr U, Walter A, Rasher U. 2006.** Functional dynamics of plant growth and photosynthesis – from steady-state to dynamics – from homogeneity to heterogeneity. *Plant, Cell and Environment* **29**: 340–352.
- Sharkey TD, Seemann JR, Pearcy RW. 1986.** Contribution of metabolites of photosynthesis to postillumination CO₂ assimilation in response to lightflecks. *Plant Physiology* **82**: 1063–1068.
- Sharkey TD. 1989.** Evaluation the role of Rubisco regulation in photosynthesis of C₃ plants. *Phillosophical transaction of Royal Society of London Series B.* **323**: 435–448.
- Sheehy JE, Chapas LC. 1976.** The measurement and distribution of irradiance in clear and overcast conditions in four temperate forage grass canopies. *Journal of Applied Ecology* **13**: 831–840.
- Seemann JR, Kirschbaum MUF, Sharkey TD and Pearcy RW. 1988.** Regulation of Ribulose-1,5-Bisphosphate carboxylase activity in *Alocasia macrorrhiza* in response to step changes in irradiance. *Plant Physiology* **88**: 148–152.
- Siebke K, Weis E. 1995.** Assimilation images of leaves of *Glechoma hederacea* – analysis of nonsynchronous stomata pelated oscillations. *Planta* **196**: 155–165.
- Sims DA, Pearcy RW. 1992.** Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany* **79**: 449–455.
- Sims DA, Pearcy RW. 1993.** Sunfleck frequency and duration affects growth-rate of the understorey plant, *Alocasia macrorrhiza*. *Functional Ecology* **7**: 683–689.
- Skillman JB, Winter K. 1997.** High photosynthetic capacity in a shade-tolerant crassulacean acid metabolism plant. Implications for sunfleck use, nonphotochemical energy dissipation, and susceptibility to photoinhibition. *Plant Physiology* **113**: 441–450.
- Skillman JB, Garcia M, Winter K. 1999.** Whole-plant consequences of crassulacean acid metabolism for tropical forest understory plant. *Ecology* **80**(5): 1584–1593.
- Skillman JB. 2008.** Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark. *Journal of Experimental Botany* **59**: 1647–1661.
- Smith LH, Langdale JA, Chollet R. 1998.** A functional Calvin cycle is not indispensable for the light activation of C₄ Phosphoenolpyruvate Carboxylase

- Kinase and its target enzyme in the maize mutant *bundle sheath defective2-mutable1*. *Plant Physiology* **118**: 191–197.
- Smith M, Martin CE. 1987a.** Growth and morphological responses to irradiance in three forest understory species of the C₄ grass genus *Muhlenbergia*. *Botanical Gazette* **148(2)**: 141–148.
- Smith M, Martin CE. 1987b.** Photosynthetic responses to irradiance in three forest understory species of the C₄ grass genus *Muhlenbergia*. *Botanical Gazette* **148(3)**: 275–282.
- Stegemann J, Timm HC, Koppers M. 1999.** Simulation of photosynthetic plasticity in response to highly fluctuating light: an empirical model integrating dynamic photosynthetic induction and capacity. *Trees-Structure and Function*: **14**: 145–160.
- Stewart GR, Lee JA. 1972.** Dessication injury in mosses. II. The effect of moisture stress on enzyme levels. *New Phytologist* **71**: 461–466.
- Stitt M. 1986.** Limitation of photosynthesis by carbon metabolism I. Evidence for excess electron transport capacity in leaves carrying out photosynthesis in saturating light and CO₂. *Plant Physiology* **81**: 1115–1122.
- Stuefer JF, DeKroon H, During HJ. 1996.** Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology* **10**: 328–334.
- Tang Y, Tsuchiya T, Washitani I, Iwaki H. 1988.** Fluctuation of photosynthetic photon flux density within a *Miscanthus sinensis* canopy. *Ecological Research* **3**: 253–266.
- Tausz M, Warren CR, Adams MA. 2005.** Dynamic light use and protection from excess light in upper canopy and coppice leaves of *Nothofagus cunninghamii* in an old growth, cool temperate rainforest in Victoria, Australia. *New Phytologist* **165**: 143–156.
- Tazoe Y, Hanba YT, Furumoto T, Noguchi K, Terashima I. 2008.** Relationship between quantum yield for CO₂ assimilation, activity of key enzymes and CO₂ leakiness in *Amaranthus cruentus*, a C₄ dicot, grown in high or low light. *Plant and Cell Physiology* **49**: 19–29.
- Tennessen DJ, Bula RJ, Sharkey TD. 1995.** Efficiency of photosynthesis in continuous and pulsed-light emitting diode irradiation. *Photosynthesis Research* **44**: 261–269.
- Terry KL. 1986.** Photosynthesis in modulated light – quantitative dependence of photosynthetic enhancement on flashing rate. *Biotechnology and Bioengineering* **28**: 988–995.
- Thornley JHM, Cannell MGR. 2000.** Modelling the components of plant respiration: Representation and realism. *Annals of Botany* **85**: 55–67.

- Tinoco-Ojanguren C, Percy RW. 1993a.** Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in 2 rain-forest piper species. 1 VPD effects on the transient stomatal response to lightflecks. *Oecologia* **94**: 388–394.
- Tinoco-Ojanguren C, Percy RW. 1993b.** Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in 2 rain-forest piper species. 2. Stomatal versus biochemical limitations during photosynthetic induction. *Oecologia* **94**: 395–402.
- Tovar-Méndez A, Mújica-Jiménez C, Muñoz-Clares RA. 2000.** Physiological implication of the kinetics of maize leaf Phosphoenolpyruvate Carboxylase. *Plant Physiology* **123**: 149–160.
- Tsonev T, Velikova V, Georgieva K, Hyde PF, Jones HG. 2003.** Low temperature enhances photosynthetic down-regulation in French bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants. *Annals of Botany* **91**: 343–352.
- Tuba Z, Csintalan Z, Proctor MCF. 1996.** Photosynthetic responses of a moss *Tortula ruralis* ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* and *C. furcata* to water deficit and short periods of desiccation, and their ecophysiological significance: a baseline study at present-day CO₂ concentration. *New Phytologist* **133**: 353–361.
- Urban O, Janous D, Acosta M, Czerny R, Markova I, Navratil M, Pavelka M, Pokorny R, Sprtova M, Zhang R, Spunda V, Grace J, Marek, MV. 2007.** Ecophysiological controls over the net ecosystem exchange of mountain spruce stand. Comparison of the response in direct vs. diffuse solar radiation. *Global Change Biology* **13**: 157–168.
- Urban, O, Kořvancová, M, Marek, MV, Lichtenthaler, HK. 2007.** Induction of photosynthesis and importance of limitations during the induction phase in sun and shade leaves of five ecologically contrasting tree species from the temperate zone. *Tree Physiology* **27(8)**: 1207–1215.
- Usuda H, Edwards GE. 1984.** Is photosynthesis during the induction period in maize limited by the availability of intercellular carbon dioxide? *Plant Science Letters* **37**: 41–45.
- Usuda H. 1985.** Changes in levels of intermediates of the C₄ cycle and reductive pentose phosphate pathway during induction of photosynthesis in maize leaves. *Plant Physiology* **78**: 859–864.
- Usuda H. 1987.** Changes in levels of intermediates of the C₄ cycle and reductive pentose phosphate pathway under various light intensities in maize leaves. *Plant Physiology* **84**: 549–554.
- Uehlein N, Otto B, Hanson DT, Fischer M, McDowell N, Kaldenhoff R. 2008.** Function of *Nicotiana tabacum* aquaporins as Chloroplast gas pores challenges the concept of membrane CO₂ permeability. *The Plant Cell* **20**: 648–657.

- Valladares F, Allen MT, Pearcy RW. 1997.** Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* **111**: 505–514.
- Valladares F, Niinemets Ü. 2008.** Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* **39**: 237–257.
- Van der Werf A, Poorter H, Lambers H. 1994.** Respiration as dependent on species' inherent growth rate and on the nitrogen supply to the plant. In: Roy J, Garnier E, eds. *A whole-Plant Perspective of Carbon-Nitrogen Interactions*. SPB Academic Publishing, The Hague, 61–77.
- Vidal JV, Chollet R. 1997.** Regulatory phosphorylation of C₄ PEP carboxylase. *Trends in Plants Science* **2**: 230–237.
- Villar R, Held AA, Merino J. 1995.** Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and deciduous plant species. *Plant Physiology* **107**: 421–427.
- von Caemmerer S, Furbank RT. 2003.** The C₄ pathway: an efficient CO₂ pump. *Photosynthesis Research* **77**: 191–207.
- Vondrák J, Kubásek J. 2013.** Algal stacks and fungal stacks as adaptations to high light in lichens. *Lichenologist* **45**: 115–124.
- Walker DA, Sivak MN, Prinsley RT, Cheesbrough JK. 1983.** Simultaneous measurement of oscillation in oxygen evolution and chlorophyll a fluorescence in leaf pieces. *Plant Physiology* **73**: 542–549.
- Wang X, Guo Y, Li B, Wang X, Ma Y. 2006.** Evaluation a three dimensional model of diffuse photosynthetically active radiation in maize canopies. *International Journal of Biometeorology*. **50**: 349–357.
- Watling JR, Robinson SA, Woodrow IE Osmond CB. 1997.** Responses of rainforest understorey plants to excess light during sunflecks. *Australian Journal of Plant Physiology* **24**: 17–25.
- Way DA, Pearcy RW. 2012.** Sunfleck in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology* **32**: 1066–1081.
- Weber JA, Jurik TW, Tenhunen JD, Gates DM. 1985.** Analysis of gas exchange in seedlings of *Acer saccharum*: integration of field and laboratory studies. *Oecologia* **65**: 338–347.
- Whitehead D, Griffin KL, Turnbull MH, Tissue DT, Engel VC, Brown KJ, Schuster WSF, Walcroft AS. 2004.** Response of total night-time respiration to differences in total daily photosynthesis for leaves in a *Quercus rubra* L. canopy: implications for modelling canopy CO₂ exchange. *Global Change Biology* **10**: 925–938.
- Wehrli, C. 1985.** Extraterrestrial Solar Spectrum. *Publication no. 615, Physikalisch-Meteorologisches Observatorium + World Radiation Center (PMO/WRC) Davos Dorf, Switzerland, July 1985.*

- West JD, Peak D, Peterson JQ, Mott KA. 2005.** Dynamics of stomatal patches for a single surface of *Xanthium strumarium* L. leaves observed with fluorescence and thermal images. *Plant Cell and Environment* **28**: 633–641.
- Willson RC, Hudson HS. 1991.** The Sun's luminosity over a complete solar cycle. *Nature* **351**: 42–44.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004.** The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–827.
- Woods DB, Turner NC. 1971.** Stomatal response to changing light by four tree species of varying shade tolerance. *New Phytologist* **70**: 77–84.
- Woodrow IE, Mott KA. 1992.** Biphasic activation of Ribulose biphosphate carboxylase in spinach leaves as determined from nonsteady-state CO₂ exchange. *Plant Physiology* **99**: 298–303.
- Yin Z-H, Johnson GN. 2000.** Photosynthetic acclimation of higher plants to growth in fluctuating light environments. *Photosynthesis Research* **63**: 97–107.
- Young DR, Smith WK. 1983.** Effect of cloudcover on photosynthesis and transpiration in the subalpine understory species *Arnica latifolia*. *Ecology* **64**: 681–687.
- Zipperlen SW, Press MC. 1997.** Photosynthetic induction and stomatal oscillations in relation to the light environment of two dipterocarp rain forest tree species. *Journal of Ecology* **85**: 491–503.
- Zhang N, Kallis RP, Ewy RG, Portis AR. 2002.** Light modulation of Rubisco in *Arabidopsis* requires a capacity for redox regulation of the larger Rubisco activase isoform. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA* **99**: 3330–3334.
- Zhang Q, Chen JW, Li BG, Cao KF. 2009.** Epiphytes and hemiepiphytes have slower photosynthetic response to lightflecks than terrestrial plants: evidence from ferns and figs. *Journal of Tropical Ecology* **25**: 465–472.
- Zhu X-G, Long SP, Ort DR. 2008.** What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Current Opinion in Biotechnology* **19**: 153–159.

School of Doctoral Studies in Biological Sciences

University of South Bohemia, Faculty of Science

**Photosynthesis, production and growth of plants under
temporal light heterogeneity**

Summary of Ph.D. Thesis

RNDr. Jiří Kubásek

Supervisor: Assoc. prof. Ing. Jiří Šantrůček, CSc., PřF JU a ÚMBR AVČR

České Budějovice 2014

This work should be cited as:

Kubásek, J, 2014: Fotosyntéza, produkce a růst rostlin při časově proměnné ozářenosti (Photosynthesis, production and growth of plants under temporal light heterogeneity). Ph.D. Thesis, in Czech. Ph.D. Series, No. 8. University of South Bohemia, Faculty of Science, School of Doctoral Studies in Biological Sciences, České Budějovice, Czech Republic, 86 pp.

Annotation

In this Ph.D. thesis I am dealing with the effect of dynamic irradiance on (i) photosynthesis, growth and bundle sheath leakiness (for CO₂) of C₄ plants and (ii) bryophyte photosynthesis. Part of this thesis is literature review on broader aspects of the dynamic light effects on photosynthetic and growth processes in plants.

Financial support

Work was supported by Grant agency of Academy of science of Czech Republic IAA601410505 and grants of Grant agency ČR 206/08/0787 a P501/12/1261.

Table of content

Summary & aims of thesis.....	4
<i>Introduction.....</i>	4
<i>Principal findings of thesis and future perspectives.....</i>	5
This thesis is based on the following publications of the author:	7
I. Kubásek J, Šetlík J, Dwyer S, Šantrůček J. 2007. Light and growth temperature alter carbon isotope discrimination and estimated bundle sheath leakiness in C ₄ grasses and dicots. <i>Photosynthesis Research</i> 91: 47-58..	7
II. Kubásek J, Urban O, Šantrůček J. 2013. C ₄ plants use fluctuating light less efficiently than do C ₃ plants: A study of growth, photosynthesis and carbon isotope discrimination. <i>Physiologia Plantarum</i> 149: 528-539.....	8
III. Kubásek J, Hájek T, Glime JM. 2014. Bryophyte photosynthesis in sunflecks: greater relative induction rate than in tracheophytes. <i>Journal of Bryology</i> 36: 110-117.	9
Jiří Kubásek - Curriculum vitae.....	10

Summary & aims of thesis

This thesis, in somewhat unusual form, deals with plants growing and photosynthesizing in fluctuating light. Literature review is extending the scope beyond two topics solved in experimental part of this work. The thesis is based on three attached papers published in scientific journals with impact factor. Further, two others scientific articles co-authored by author of this thesis are referenced. Finally, I am using numerous unpublished results of mine having relationship to broader aspects of this thesis. Following main hypotheses were investigated:

- 1. Do C_4 plants have lower efficiency of utilising fluctuating light in comparison to C_3 plants of similar ecology? Is there an increase in bundle sheaths cells (BSC) leakiness (fraction of CO_2 formerly fixed but escaping from BSC and re-fixed again on demand of an additional ATPs) under fluctuating light intensity?**
- 2. Do have bryophytes faster photosynthetic induction than tracheophytes due to the absence of stomata on their photosynthesizing gametophyte?**

Introduction

Light fluctuate dramatically in many plant communities. Photosynthesis is enabled to utilise these fluctuations (also called dynamic light), but there are several reasons why dynamic light is more difficult to use in comparison to steady-light of the same overall photon flux density. On the other hand, plants are equipped by the features enhancing utilisation of dynamic light, especially of short time fluctuations (*i.e.* post illumination CO_2 fixation). These aspects are summarized in literature review of this thesis for broad taxonomic and physiologic range of plants as well as variability and adaptability of features found.

Ecophysiological research on the abovementioned aspects was extensive for plants grown in understorey of (tropical) forests, numerous plant types and

communities received, however, only negligible attention. Particularly this point motivated my experimental work.

First system the behaviour of which under dynamic light is poorly understood is C_4 photosynthesis. It is hypothesised, that the two carboxylation systems suffer from imbalances when the pools of photosynthetic metabolites fluctuate quickly. It may result in an increase of leakiness (see above) and therefore in lower efficiency of light conversion into plant biomass, especially when light is limiting. This hypothesis was not proved yet.

The second issue discussed broadly is photosynthesis of cryptogams under dynamic light. Bryophytes and lichens are ectohydric species. It means, that water content is rather regulated environmentally than maintained by plant. It results in fast desiccation of plants under dry conditions, but may have other benefits for photosynthesis. Because impermeable cuticle and stomata are absent on bryophyte gametophytes (dominant photosynthesizing haploid phase in their life cycle), CO_2 entry into thalli/plants is not restricted so rigorously as in vascular plants. It should lead to faster photosynthetic induction when high irradiance occurs (as stomata are usually the slowest regulatory “bottleneck” of photosynthesis).

Principal findings of thesis and future perspectives

- 1. (i) C_4 plants have lower efficiency of utilisation of fluctuating light in comparison to C_3 plants of similar ecological demands. (ii) The CO_2 leakiness of bundle sheaths cells in C_4 plants increases under fluctuating light intensity.**
- 2. Bryophytes have faster photosynthetic induction than tracheophytes due to the absence of stomata on their photosynthesizing gametophyte.**

Our results may contribute to the understanding “why C_4 plants are virtually absent in understory” and “how are the dense C_4 crops affected by high spatial and temporal light heterogeneity”. We demonstrate that photosynthetic and

production processes in C_4 plant are more susceptible to fluctuations of irradiance than C_3 plants. Our results may be used in modelling of photosynthesis and growth of C_4 plants under fluctuating light environment. Finally, these findings may support the agricultural planning and breeding approaches.

The second topic, bryophyte photosynthesis, despite of having much lower agronomic / industrial importance, is interesting from the point of mechanistic physiology. Modelling of photosynthesis under dynamic light relies on many parameters, from which stomatal opening is usually the slowest and the most variable. Astomatous bryophytes (as well as lichens, terrestrial algae etc.) present nice simplified framework. Absence of stomata may help to reduce complexity of and shed light on another “hot topic” solved recently – internal conductance for CO_2 . Thus, bryophyte may serve as a perspective model organism in this perspective research. Finally, bryophyte gametophyte is a haploid (1N). Therefore, any mutation/transformation is manifested in the phenotype without breeding. For this reason, model species of mosses (*Physcomitrella patens*) was chosen and his genome fully sequenced several years ago.

This thesis is based on the following publications of the author:

- I. Kubásek J, Šetlík J, Dwyer S, Šantrůček J. 2007. Light and growth temperature alter carbon isotope discrimination and estimated bundle sheath leakiness in C₄ grasses and dicots. *Photosynthesis Research* 91: 47-58. (IF = 3.150).

Abstract:

We combined measurements of short-term (during gas exchange) and long-term (from plant dry matter) carbon isotope discrimination to estimate CO₂ leakiness from bundle sheath cells in six C₄ species (three grasses and three dicots) as a function of leaf insertion level, growth temperature and short-term irradiance. The two methods for determining leakiness yielded similar results ($P > 0.05$) for all species except *Setaria macrostachya*, which may be explained by the leaf of this species not being accommodating to gas exchange. Leaf insertion level had no effect on leakiness. At the highest growth temperature (36°C) leakiness was lower than at the two lower growth temperatures (16°C and 26°C), between which no differences in leakiness were apparent. Higher irradiance decreased leakiness in three species, while it had no significant effect on the others (there was an opposite trend in two species). The inverse response to increasing irradiance was most marked in the two NAD-ME dicots (both *Amaranthus* species), which both showed almost 50% leakiness at low light (300 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) compared to about 30% at high light (1.600 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$). NADP-ME subtype grasses had lower leakiness than NAD-ME dicots. Although there were exceptions, particularly in the effect of irradiance on leakiness in *Sorghum* and *Boerhavia*, we conclude that the conditions favourable to C₄ photosynthesis (high temperature and high light) lead to a reduction in leakiness.

Keywords: Bundle sheath leakiness, Carbon isotope discrimination, C₄ plants, Environmental factors, Optimisation of C₄ photosynthesis, Carbon concentration mechanism

- II. Kubásek J, Urban O, Šantrůček J. 2013. C₄ plants use fluctuating light less efficiently than do C₃ plants: A study of growth, photosynthesis and carbon isotope discrimination. *Physiologia Plantarum* 149: 528-539. (IF = 3.656).

Abstract:

Plants in the field are commonly exposed to fluctuating light intensity, caused by variable cloud cover, self-shading of leaves in the canopy and/or leaf movement due to turbulence. In contrast to C₃ plant species, only little is known about the effects of dynamic light (DL) on photosynthesis and growth in C₄ plants. Two C₄ and two C₃ monocot and eudicot species were grown under steady light or DL conditions with equal sum of daily incident photon flux. We measured leaf gas exchange, plant growth and dry matter carbon isotope discrimination to infer CO₂ bundle sheath leakiness in C₄ plants. The growth of all species was reduced by DL, despite only small changes in steady-state gas exchange characteristics, and this effect was more pronounced in C₄ than C₃ species due to lower assimilation at light transitions. This was partially attributed to increased bundle sheath leakiness in C₄ plants under the simulated light fleck conditions. We hypothesize that DL leads to imbalances in the coordination of C₄ and C₃ cycles and increasing leakiness, thereby decreasing the quantum efficiency of photosynthesis. In addition to their other constraints, the inability of C₄ plants to efficiently utilize fluctuating light likely contributes to their absence in such environments as forest understoreys.

III. Kubásek J, Hájek T, Glime JM. 2014. Bryophyte photosynthesis in sunflecks: greater relative induction rate than in tracheophytes. *Journal of Bryology* 36: 110-117. (IF=1.351).

Abstract:

Photosynthetic kinetics in changing light intensity is considered pivotal for the survival of understorey tracheophytes; however, it is virtually unknown for bryophytes because bryophytes and tracheophytes have contrasting physiological strategies. Anatomy suggests that relative rate of photosynthetic induction is faster in bryophyte gametophytes due to the absence of stomata, whose slow response may limit photosynthesis of tracheophyte leaves in changing light intensity. We measured steady-state and dynamic CO₂ exchange in 10 bryophyte species. We performed an in-depth survey of the moss *Hypnum cupressiforme* sampled from sun and shade sites. Our key results are: (1) Bryophyte photosynthesis after dark acclimatisation induced much faster than in tracheophytes, reaching 50% of maximum gross photosynthesis (A_{gross}) in about 90 s. Such rapid induction is comparable only to tracheophytes whose stomata do not limit CO₂ uptake. Times to reach 90% of A_{gross} were also substantially shorter in bryophytes (ca 220 s) than those reported for most tracheophytes (500–2000 s). (2) Shade-grown mosses did not reveal lower photosynthetic capacity than sun ones. (3) Shade-grown *H. cupressiforme* induced photosynthesis slightly faster than that from forest gaps. We conclude that bryophytes are efficient utilizers of temporal light heterogeneity, increasing carbon gain during short high-light events such as sunflecks in forest understorey.

Keywords: Bryophytes, Ecophysiology, *Hypnum cupressiforme*, Light acclimatisation, Photosynthetic induction, Sunflecks, Understorey

Jiří Kubásek - Curriculum vitae

1. Name: Jiří Kubásek

2. Date and place of birth: 17. 7. 1979, Ústí nad Orlicí, Czech Republic

3. Nationality: CZ

4. Phone, E-mail: +420723/027301, kubasek.j@czechglobe.cz

5. Education:

<i>Institution</i>	Faculty of Biology, University of South Bohemia
<i>Date [from – to (month/year)]</i>	9/1998-4/2004
<i>Degree(s) or Diploma(s) obtained</i>	Master/ MSc.(Plant Physiology)

<i>Institution</i>	Faculty of Science, University of South Bohemia
<i>Date [from – to (month/year)]</i>	4/2004-current (interrupted 9/2008-12/2009)
<i>Degree(s) or Diploma(s) obtained</i>	PhD degree, PhD not obtained yet (Experimental botany)

6. Language skills: Indicate competence on a scale of 1 to 5 (1 - excellent; 5 - basic)

<i>Language</i>	<i>Reading</i>	<i>Speaking</i>	<i>Writing</i>
Czech	mother tongue		
English	2	2	2
Italian	3	4	3

7. Fields of scientific interest:

- ecophysiology of photosynthesis
- C₄ plant biology
- (eco) physiology of bryophytes and lichens
- stable isotope techniques in biology
- biostatistics, especially pattern recognition and feature selection methods

8. Professional experience:

<i>Date [from – to (month/year)]</i>	4/2004-12/2008
<i>Location</i>	České Budějovice, Czech Republic
<i>Company/Organization</i>	Institute of Molecular Biology of Plants
<i>Position</i>	technician
<i>Description</i>	Experience supporting of my PhD realization

<i>Date [from – to (month/year)]</i>	9/2008-12/2009
<i>Location</i>	Praha, Czech Republic
<i>Company/Organization</i>	StatSoft CR, Inc.
<i>Position</i>	Consultant
<i>Description</i>	Lector of Statistical trainings, consultations with customers, STATISTICA software development

<i>Date [from – to (month/year)]</i>	1/2011-current
<i>Place</i>	Brno, Czech Republic
<i>Organization</i>	Global Change Research Centre ASCR
<i>Position</i>	PhD student
<i>Description</i>	Ecophysiological, stable isotope technician, statistician

9. Publications:

<i>Author(s) + Year</i>	<i>Title</i>	<i>Impact Factor, cited</i>
Kubásek J, Šetlík J, Dwyer S, Šantrůček J. 2007	Light and growth temperature alter carbon isotope discrimination and estimated bundle sheath leakiness in C4 grasses and dicots. <i>Photosynthesis research</i> 91 : 47-58.	IF: 3.15 cited: 27
Vondrák J, Šoun J, Hrouzek P, Říha P, Kubásek J, Palice Z, Sochting U. 2008.	Caloplaca subalpina and C. thracopontica, two new saxicolous species from the Caloplaca cerina group (Teloschistales). <i>Lichenologist</i> 40 : 375-386.	IF: 1.22 cited: 11
Vondrák J, & Kubásek J, 2013.	Algal stacks and fungal stacks as adaptations to high light in lichens. <i>Lichenologist</i> 45 : 115-124.	IF:1.22 cited: 2
Kubásek J, Urban O, Šantrůček J. 2013.	C4 plants use fluctuating light less efficiently than do C3 plants: a study of growth, photosynthesis and carbon isotope discrimination. <i>Physiologia Plantarum</i> 149 : 528-539.	IF: 3.66 cited: 1
Kubásek J, Hájek T, Glime JM. 2014.	Bryophyte photosynthesis in sunflecks: greater relative induction rate than in tracheophytes. <i>Journal of Bryology</i> 36 : 110-117. (IF=1.351).	IF: 1.35 cited: 0
Šantrůček J, Vráblová M, Šimková M, Hronková M, Drtinová M, Květoň J, Vrábl D, Kubásek J, Macková J, Wiesnerová D, Neuwithová J, Schreiber L. 2014.	Stomatal and pavement cell density linked to leaf internal CO ₂ concentration <i>Annals of Botany</i> 2014; doi: 10.1093/aob/mcu095	IF: 3.45 cited: 0

Suma of citations from WoS: 41

H-index according to WoS: 2

10. Other relevant information:

- **About 10 international conferences presentations**
- **Invited speech at FESPB 2006, Lyon, France**
- **prof. Kutáček award obtained in 2005, Plant physiology days, Bratislava, SR.**
- **About 20 popularizing articles published in “Vesmír” journal.**
- **14-day stay in 2008 at ecophysiology department of Szent Istvan University in Godollo, Hungary.**
- **One week international training „Stable isotopes in biology“ in 2006 held in cooperation of PŘF JU with Technical University of Munchen.**
- **Two interviews in years 2008 and 2012 for Czech Radio Leonardo (broadcasts Natura and Vstupte!)**
- **Interview for magazine Respect (Červená hmyz netáhne, 11/2013)**
- **One-week training on stable isotopes in biology held by cooperation of Faculty of Science University of South Bohemia and Technical University of Munich, 2006).**
- **Award of 4. order in competition “Rostlina s příběhem” held by Institute of experimental botany AVCR.**
- **One week stay in Zurich ETH, Switzerland 2013 (participation on stable isotope labelling experiment).**
- **One week stable isotope training SIFER, Nancy, France, 2014.**