

Czynniki wpływające na natężenie fotosyntezy [edytuj | edytuj kod]

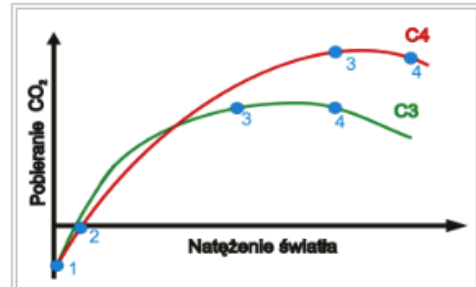
Natężenie światła [edytuj | edytuj kod]

W sprzyjających warunkach rośliny mogą zużytkować w procesie fotosyntezy około 5% energii docierającego do liści światła. Ze względu na zakres absorpcji poszczególnych długości fali przez barwniki fotosyntetyczne na wydajność fotosyntezy wpływa jedynie natężenie światła w zakresie 400–700 nm.

Natężenie światła biorącego udział w fotosyntezie określa się najczęściej jako gęstość przepływu fotonów fotosyntetycznych (PPFD – (ang.) *photosynthetic photon flux density*) wyrażaną w μmol (fotonów z zakresu 400–700 nm) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Przy pełnym nasłonecznieniu PPFD przekracza $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [74].

Zależność fotosyntezy od natężenia światła obrazuje tak zwana krzywa świetlna. W przypadku braku oświetlenia rośliny wydzielają CO_2 produkowany podczas oddychania komórkowego. Przy natężeniach światła bardzo niskich proces wydzielania CO_2 w oddychaniu komórkowym przeważa nad fotosyntetycznym wiązaniem CO_2 i roślina nadal wydzielą dwutlenek węgla. Przy pewnym natężeniu światła specyficznym dla gatunku rośliny i panujących warunków (np. temperatury) dochodzi do zrównania pobierania CO_2 w procesie fotosyntezy i wydzielania CO_2 w procesie oddychania komórkowego, punkt ten nazywany jest **świetlnym punktem kompensacyjnym**. Rośliny wykorzystujące fotosyntezę C_3 mają wartość tego punktu niższą niż rośliny o fotosyntezie C_4 . Przy natężeniu światła powyżej świetlnego punktu kompensacyjnego następuje dalszy wzrost natężenia fotosyntezy. Przy pewnym natężeniu światła, charakterystycznym dla każdej z roślin, dochodzi do wysycenia procesu fotosyntezy. Punkt ten nazywa się **świetlnym punktem wysycenia**. Jest on wyższy dla roślin o fotosyntezie C_4 niż dla roślin o fotosyntezie C_3 . Również u roślin określanych jako **światłolubne** (*heliofity*) świetlny punkt wysycenia jest wyższy niż dla roślin określane jako **cieniolubne** (*skiofity*) lub **cienioznośne**. Długie działanie wysokiego natężenia światła prowadzi do uszkodzenia aparatu fotosyntetycznego i obniżenia wiązania CO_2 przez roślinę. Zjawisko hamowania fotosyntezy przez wysokie natężenie światła nosi nazwę **fotoinhibicji** i jest głównie efektem uszkodzenia fotoukładu II [75][76].

W wodzie światło ulega pochłanianiu, dlatego jego dostępność jest znacznie bardziej ograniczona niż na lądzie. Organizmy przeprowadzające fotosyntezę pod wodą muszą wykorzystywać dostępne światło bardziej efektywnie. W czasie maksymalnego rozwoju w jeziorach, **fitoplankton** może pochłaniać 70% docierającego światła [77]. Im głębiej, tym więcej światła ulega rozproszeniu i pochłonięciu. Ilość światła, przy której następuje kompensacja świetlna, dla różnych gatunków ma specyficzną wartość i występuje na różnych głębokościach. Głębokość, na której oddychanie (rozkład **materii organicznej**) równoważy fotosyntezę (tworzenie **materii organicznej**) w **ekosystemie** jako całości nazywa się **poziomem kompensacyjnym**. Umownie jest to głębokość, do której dociera 1% światła fotosyntetycznie czynnego padającego na powierzchnię. W wodach mętnych jest to kilka metrów, w wodach przejrzystych do 150 m [17]. Naświetloną strefę przypowierzchniową, w której fotosynteza przeważa nad oddychaniem, nazywa się **strefą eufotyczną** lub trofogeniczną, a strefę poniżej poziomu kompensacyjnego –



Krzywa świetlna fotosyntezy dla roślin C_3 i C_4 . Linia zielona ^[73] pokazuje zmiany natężenia fotosyntezy mierzone jako pobierania CO_2 dla roślin o fotosyntezie typu C_3 , a krzywa czerwona dla roślin o fotosyntezie typu C_4 . Natężenie fotosyntezy wzrasta wraz ze wzrostem natężenia światła tylko do pewnego momentu. 1 – oddychanie komórkowe (oddychanie ciemniowe), 2 – świetlny punkt kompensacyjny, 3 – punkt wysycenia fotosyntezy, 4 – początek fotoinhibicji [72], [73].

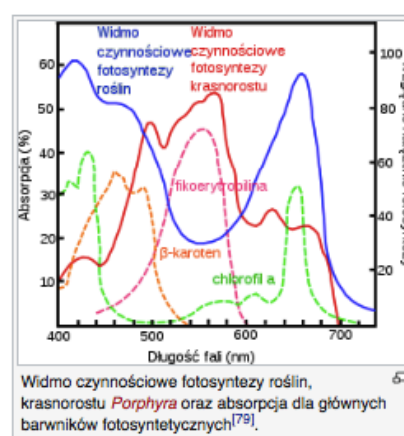
fotosynteza przeważa nad oddychaniem, nazywa się **stretą eutotyczną** lub trofogeniczną, a stretę poniżej poziomu kompensacyjnego – **afotyczną** lub trofilityczną. Makrofity są w stanie rozwijać się przy natężeniu co najmniej 2% światła padającego na powierzchnię. Rekordowe głębokości zasięgu makrofittów odnotowano w jeziorze *Titicaca* – rośliny naczyniowe (*Potamogeton strictus*) do 11 m, ramienice do 14 m, mchy do 29 m i jeziorze *Tahoe* – rośliny naczyniowe do 6,5 m, a ramienice i mchy do 75 m^[77]. W tym jeziorze produkcja pierwotna glonów osiąga mieralne wartości na głębokości 105 m, a rozwój zielenicy *Gongrosira* zaobserwowano na głębokości 160 m^[78]. Z kolei przy samej powierzchni natężenie światła wywołuje fotoinhibicję. Występuje ona, gdy promieniowanie przekracza $200\text{--}800\ \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, a całkowicie wyklucza fotosyntezę przy wartościach powyżej $1400\ \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Fotoinhibicja może zachodzić na głębokości 0–0,5 m w wodach humusowych, a w jeziorach przezroczystych w słoneczne dni nawet do 30 m^[78]. Optymalne natężenie światła dla glonów zwykle jest rzędu tysięcy lub dziesiątek tysięcy luksów. Zależy od różnych czynników, takich jak temperatura czy stężenie dwutlenku węgla, a także jest różne u różnych organizmów. Przykładowo, u okrzemki z rodzaju *Asterionella* w warunkach naturalnych optymalne stężenie wynosiło 5000 lx w temperaturze 5 °C, a 12 500 lx w temperaturze 17 °C. W innych badaniach algologicznych fotoinhibicja dała się zauważyć przy natężeniu 10 000 lx, a fotosynteza ustawała całkowicie przy 100 000 lx^[17]. Rośliny i glony przystosowują się do niskich stężeń światła zwiększaniem ilości chlorofilu (np. zielenica *Chlorella*) albo reorganizując aparat fotosyntetyczny, co przyspiesza tempo fotosyntezy (np. okrzemka *Cyclotella*)^[77]. Czas potrzebny na adaptację do zmiany oświetlenia może wynosić od kilkunastu minut do kilkunastu dni^[78].

U glonów stosunek białek do węglowodanów wśród ostatecznych produktów fotosyntezy jest odwrotnie proporcjonalny do natężenia światła. Przy silnym natężeniu światła biosynteza białek jest ograniczona, m.in. przez brak przyswajalnego azotu^[17].

Barwa światła [edytuj | edytuj kod]

U roślin lądowych w największym stopniu wykorzystywana jest energia światła pochłanianego przez chlorofil (głównie niebieskie, w mniejszym, stopniu fioletowe, czerwone, pomarańczowe i żółte), a w mniejszym przez karotenoidy. U fotoautotrofów wodnych bywa odmiennie. U zielenic jest podobnie jak u roślin lądowych. U sinic najefektywniej wykorzystywane jest światło żółte pochłaniane przez niebieską fikocyjaninę, u wielu krasnorostów – światło żółte i zielone (pochłaniane przez czerwoną fikoerytrynę), okrzemek i brunatnic (glonów z grupy stramenopili) – światło niebieskie i zielone pochłaniane przez karotenoidy^[17]. Optymalna barwa światła (długość fali świetlnej) dla organizmów zajmujących różne siedliska wodne związana jest z różnicami w rozpraszaniu poszczególnych długości fal przez wodę. Barwa organizmu fotosyntetyzującego odpowiada pasmu widma, które jest w najmniejszym stopniu pochłaniane przez barwniki fotosyntetyczne. Glony występujące głęboko (np. w metalimnionie) muszą zarówno mieć odpowiednią barwę (czerwoną), jak i wykazywać właściwości skiofityczne. Przykładem są czerwone sinice z gatunków *Planktothrix rubescens* i *Planktothrix agardii* var. *isothrix* lub kryptomonady: *Rhodomonas minuta* osiągające optimum na głębokości, do której dociera 50% światła padającego na powierzchnię i *Rhodomonas lens*, dla której jest to głębokość otrzymująca 10%^[77].

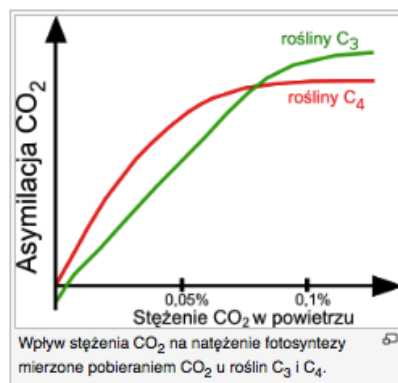
Niektóre glony zmieniają barwę w zależności od zasiedlanej głębokości, np. sinice *Chamaesiphon subglobosus* i *Lingbya purpurens* przechodzą od barwy zielonej do krwistoczerwonej. Zmienność wykazują też inne sinice, krasnorosty i liczne glony morskie^[78].



Widmo czynnościowe fotosyntezy roślin, krasnorostu *Porphyra* oraz absorpcja dla głównych barwników fotosyntetycznych^[79].

Dwutlenek węgla [edytuj | edytuj kod]

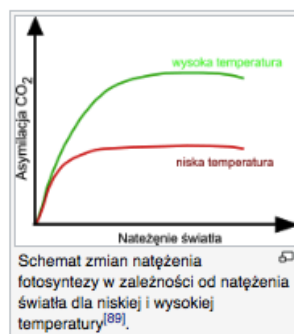
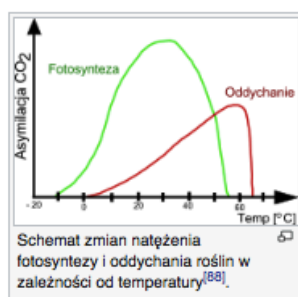
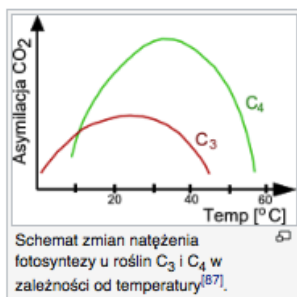
Stężenie dwutlenku węgla w powietrzu wynoszące około 0,036% jest znacznie niższe niż optymalne dla procesu fotosyntezy przy sprzyjających warunkach świetlnych i odpowiedniej temperaturze. W optymalnych warunkach natężenie fotosyntezy wzrasta aż do stężenia CO_2 około 0,1%. Przy wyjątkowo niskich stężeniach CO_2 procesy oddychania i fotooddychania wytwarzają więcej CO_2 niż jest asymilowane w fotosyntezie. Stężenie CO_2 , przy którym jego wydzielanie równoważy się z fotosyntetycznym pobieraniem, nosi nazwę **punkt kompensacyjny stężenia dwutlenku węgla**. Dla roślin o fotosyntezie C_4 jest on bliski zeru, a dla roślin o fotosyntezie C_3 zależnie od gatunku i temperatury leży on w przedziale 0,009–0,018% CO_2 . Natężenie fotosyntezy dla roślin C_4 jest przy niskich stężeniach dwutlenku węgla wyższe niż dla roślin C_3 . Przy wartościach bliskich stężeniu optymalnemu rośliny C_3 uzyskują niewielką przewagę w intensywności wiązania CO_2 , co wykorzystuje się to w uprawach szklarniowych poprzez „nawożenie” roślin CO_2 w sprzyjających warunkach temperaturowych i świetlnych. Stężenia CO_2 powyżej 1% są dla roślin toksyczne i powodują zahamowanie procesy fotosyntezy^{[80][81]}. Badania ra zielenicy *Chlorella vulgaris* nie wykazały, aby stężenie do 4% wpływało na aktywność RuBisCO, choć wpływało na niektóre inne enzymy biorące udział w metabolizmie węgla (jak anhidraza węglanowa czy karboksylaza PEP)^[17].



Bardziej skomplikowane są stosunki między stężeniem CO_2 a fotosyntezą w wodzie (fototrofy wodne). Dwutlenek węgla rozpuszczony w wodzie może występować w fazie cząsteczkowej lub jako jony HCO_3^- i CO_3^{2-} . Proporcje występowania tych form zależą od odczynu wody i zawartości substancji buforujących, np. jonów wapnia tworzących bufor wodorowęglanowy. Przy wysokim pH przeważającą formą jest HCO_3^- i CO_3^{2-} , przy niskim pH wzrasta zawartość CO_2 w postaci rozpuszczonego gazu. Postacie rozpuszczonego węgla nieorganicznego ((ang.) *DIC*, *dissolved inorganic carbon*) są w różnym stopniu dostępne dla organizmów fotosyntetyzujących. Większość wykorzystuje niemal wyłącznie cząsteczkowy dwutlenek węgla; z kolei do przyswajania jonów wodorowęglanowych przystosowane jest mniej gatunków (np. zielenica *Hydrodictyon africanum*^[82], niektóre okrzemki^[83], niektóre rośliny naczyniowe). Zdolność do wiązania węgla w postaci jonów wodorowęglanowych daje organizmom przewagę konkurencyjną, gdyż zwiększa wydajność pozyskiwania węgla. W niektórych badaniach organizmy zdolne do asymilacji HCO_3^- wykorzystywały większość całego dostępnego węgla (glony z rodzajów *Anabaena*, *Microcystis* i *Scenedesmus* do 90%, makrofity takie jak wyłóćznik kłosowy i rdestnica przeszyta do 70%), podczas gdy organizmy do tego niezdolne – zaledwie do 5%^[84]. Poza tym organizmy zdolne do asymilacji jonów wodorowęglanowych mogą żyć w wodach o odczynie pH = 11, w których rozpuszczony dwutlenek węgla już nie występuje^[85]. Często glony najpierw zużywają jony wodorowęglanowe, a po ich wyczerpaniu natężenie fotosyntezy spada. Ten efekt jest szczególnie silny w wodach zasadowych, gdzie wodorowęglany i węglany to główna postać węgla nieorganicznego^[86]. Z drugiej strony, zanurzone rośliny wodne niepotrafiące wykorzystywać HCO_3^- i dla których niedostępny jest atmosferyczny dwutlenek węgla, mają punkt kompensacyjny pozwalający na wykorzystywanie mniejszych stężeń rozpuszczonego CO_2 (2–12 μM), niż rośliny zdolne do zdobywania nieorganicznego węgla z innych źródeł (60–110 μM)^[85]. Jony wodorowęglanowe nie są bezpośrednio włączane do cyklu Calvina, lecz po ich uprzedniej **dehydratacji** przy użyciu powszechnie występującego u różnych organizmów enzymu – **anhidrazy węglanowej**, a więc jako dwutlenek węgla. W tej postaci są wiązane przez RuBisCO^[17]. Aktywność anhidrazy

enzymu – **anhydrazy węglanowej**, a więc jako dwutlenek węgla. W tej postaci są wiązane przez RuBisCO^[17]. Aktywność anhydrazy węglanowej jest uzależniona m.in. od stężenia dwutlenku węgla – u *Chlorella vulgaris* przy jego zwiększonej koncentracji spada i spowalnia fotosyntezę. Przy normalnych lub niskich stężeniach CO₂ – wzrasta i wzmagają natężenie fotosyntezy^[17]. Jest to wynik wpływu odczynu (zależnego od stężenia dwutlenku węgla) na właściwości tego enzymu.

Temperatura [edytuj | edytuj kod]



Jak dla wszystkich procesów przeprowadzanych z użyciem enzymów, tak i dla fotosyntezy temperatura jest czynnikiem ograniczającym. Rośliny są w stanie przeprowadzać fotosyntezę w temperaturach niewiele poniżej zera (rośliny górskie) aż do temperatur zbliżających się do 50 °C (rośliny pustyń). Nieco szerszy **zakres tolerancji** wykazują glony, zwłaszcza sinice. Eukariotyczne glony są w stanie żyć i fotosyntetyzować do temperatury 55–60 °C, choć dla większości gatunków granica ta sięga zaledwie do 40 °C. **Termofilne** gatunki sinic przeprowadzają fotosyntezę do ok. 75 °C w wodach obojętnych lub zasadowych i ok. 56 °C w wodach kwaśnych^[90]. Przy optymalnych warunkach świetlnych optimum temperaturowe wynosi około 30 °C^[91] i jest niższe dla roślin C₃ niż dla roślin C₄^[92]. Przy wyższych temperaturach natężenie fotosyntezy spada, co jest związane przede wszystkim ze wzrastającą intensywnością reakcji oddychania i fotooddychania w temperaturach powyżej 40 °C. W temperaturze powyżej 40 °C spada powinowactwo enzymu RuBisCO do CO₂, przez co większego znaczenia nabiera druga funkcja tego enzymu – oksydacja 1,5-bisfosforybulozy. W temperaturze 60–70 °C dochodzi do **denaturacji** kompleksów chlorofilowo-białkowych, co prowadzi do całkowitego zaniku aktywności fotosyntetycznej rośliny. Zmiana właściwości enzymów biorących udział w reakcjach fotosyntezy to niejedyna przyczyna zmian w natężeniu fotosyntezy. Wraz ze wzrostem temperatury zwiększa się płynność błon komórkowych, co prowadzi do wycieku jonów, między innymi protonów, z wnętrza tylakoidów. W efekcie pomimo transportu elektronów przez przenośniki nie jest wytwarzany gradient protonowy niezbędny do syntezy ATP. W niskich temperaturach płynność błon komórkowych ulega zmniejszeniu, co ogranicza tempo dyfuzji ruchliwych przenośników elektronów, głównie plastochinonu i plastocyaniny, a w konsekwencji obniża wydajność fazy jasnej fotosyntezy^[93]. Wrażliwość na fotooksydację wzrasta wraz z temperaturą, przez co postuluje się, że duże natlenienie wód po letnich zakwitach jest wraz z wysoką temperaturą przyczyną śmierci skądinąd ciepłolubnych gatunków sinic^[17]. Dla niektórych termofilnych sinic optymalna temperatura fotosyntezy wynosi 68–72 °C, podczas gdy dla gatunków umiarkowanie

sinic^[17]. Dla niektórych termofilnych sinic optymalna temperatura fotosyntezy wynosi 68–72 °C, podczas gdy dla gatunków umiarkowanie termofilnych – 45–50 °C. Z kolei niektóre kriofile szczepy zielenicy zawłotni śnieżnej *Chlamydomonas nivalis* optymalnie fotosyntetyzują przy temperaturze 3 °C (choć dla innych szczepów tego gatunku to może być nawet 20 °C)^[90]. U niektórych organizmów temperatura może modyfikować dominujący typ fotosyntezy. *Chlorella vulgaris* w temperaturze ok. 25 °C przeprowadza cykl Hatcha-Slacka, natomiast w temperaturze niższej lub wyższej – typ C_3 ^[17].

Woda [edytuj | edytuj kod]

Woda zwykle nie stanowi czynnika bezpośredniego wpływającego na wydajność fotosyntezy, jednak gospodarka wodna rośliny ma dla tego procesu pewne znaczenie. Zamknięcie aparatów szparkowych w sytuacji niedoboru wody w roślinie prowadzi do ograniczenia wnikania CO_2 do wnętrza liścia, a to z kolei powoduje zahamowanie fotosyntezy. Powstanie mechanizmów zapobiegających ograniczaniu fotosyntezy w warunkach niedoboru wody spowodowało wykształcenie roślin CAM i C_4 prowadzących dużo bardziej oszczędną gospodarkę wodą niż rośliny C_3 ^[94].

Tlen [edytuj | edytuj kod]

Stężenie tlenu w atmosferze jest stosunkowo stałe, jednak w komórce, do której tlen dociera przez aparaty szparkowe oraz jest wytwarzany w fazie jasnej fotosyntezy, lokalne stężenie tlenu może ulegać znaczącym wahaniom. Stężenie tlenu w cytoplazmie wzrasta przy intensywnym zachodzeniu fazy jasnej fotosyntezy. Jeśli aparaty szparkowe pozostają otwarte, O_2 zostaje usunięty z organów asymilacyjnych, jeśli jednak aparaty szparkowe pozostają zamknięte lub przymknięte, stężenie tlenu jest znacznie wyższe niż w roztworze, w którym rozpuszczone są składniki powietrza atmosferycznego. Tlen wpływa przede wszystkim na zachodzenie procesu utleniania 1,5-bisfosforybulozy, katalizowanego przez enzym RuBisCO. Zjawisko zwiększonego wydzielania CO_2 podczas oświetlania roślin oraz przez krótki okres po oświetlaniu nazywane jest fotooddychaniem, a jego bezpośrednią przyczyną jest dwufunkcyjność enzymu RuBisCO. Ze względu na konkurowanie o miejsce katalityczne karboksylazy 1,5-bisfosforybulozy przez CO_2 i O_2 wzrost stężenia tlenu, następujący podczas intensywnego zachodzenia fazy jasnej, prowadzi do zahamowania natężenia fotosyntezy. Jednocześnie intensywne zachodzenie fotosyntezy prowadzi do obniżenia stężenia CO_2 w komórce, co zwiększa udział reakcji rozpoczynającej fotooddychanie. Do zwiększenia stężenia tlenu dochodzi szczególnie podczas stresu, gdy w wyniku suszy, zasolenia lub wysokiej temperatury dochodzi do zamknięcia aparatów szparkowych, tlen nie może zostać usunięty z liści, a CO_2 dostarczany jest w niewystarczających ilościach. W tej sytuacji dochodzi do zwiększenia udziału fotooddychania. Prawdopodobnie fotooddychanie chroni rośliny rosnące w zmieniających się warunkach przed uszkodzeniem aparatu fotosyntetycznego poprzez wytwarzanie CO_2 i podtrzymywanie reakcji fazy ciemnej w warunkach niewystarczającego dostarczania CO_2 z atmosfery^[95]. Rośliny przeprowadzające fotosyntezę C_4 nie wykazują fotooddychania i nie obserwuje się u nich wpływu stężenia tlenu na natężenie fotosyntezy, w stężeniach zbliżonych do stężenia tlenu w powietrzu atmosferycznym. Wykazują jednak większą wrażliwość na niskie temperatury^[96].

W stężeniach tlenu wyższych od stężenia atmosferycznego także u roślin C_4 obserwuje się spadek natężenia fotosyntezy, co prawdopodobnie związane jest ze wzrostem natężenia reakcji Mehlera^{[97][98][99]}.

Wysokie stężenie tlenu powstającego przy intensywnej fotosyntezie może być przyczyną powstawania reaktywnych form tlenu i prowadzić do fotoooksydacji chlorofilu i degradacji fotoukładów^[100].

Bakterie fotosyntetyzujące mogą być fakultatywnymi lub obligatoryjnymi anaerobami. Zielone bakterie z rodziny *Chlorobiaceae* giną w obecności tlenu. Cześć bakterii purpurowych na świetle jest anaerobami, a w ciemności stają się heterotroficznymi aerobami.

~~Specjalizacja niektórych bakterii purpurowych na ciemności jest anaerobami, a w świetle stają się heterotroficznymi aerobami.~~

Wysokie stężenie tlenu jest toksyczne zwłaszcza dla sinic. Fotoooksydacja zachodzi zwykle przy dłuższym działaniu światła i zwiększana jest przez wysoką temperaturę i niskie stężenie CO_2 i mineralnych substancji pokarmowych. Prawdopodobnie łagodzona jest przez karotenoidy^[17].