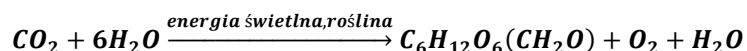


FOTOSYTEZA

Fotosynteza jest najważniejszym procesem zachodzącym w zielonych roślinach. Jedynie w tym procesie energia promienista słońca zostaje zamieniona na energię chemiczną związków organicznych, czyli bogatych w wodór zredukowanych związków węgla. W obecnie panujących warunkach fotosynteza jest niezbędna do podtrzymania życia na Ziemi. Prawie wszystkie związki organiczne, jakie się dziś na Ziemi znajdują zawdzięczają swe powstanie fotosyntezie: wszystkie zużywane przez nas pokarmy oraz wszystkie organiczne paliwa i surowce są jej produktami. Fotosyntetyczna produkcja tlenu przez rośliny jest jedynym naturalnym źródłem tlenu na ziemi.

Sumaryczne równanie fotosyntezy można przedstawić następująco:



Produkt fotosyntezy przedstawiony jest we wzorze jako (CH₂O), co ma oznaczać związek zredukowany do poziomu cukru. Redukcyjny charakter fotosyntezy wyraża stosunek O:C, który wynosi 2:1 w dwutlenku węgla, natomiast w cukrach 1:1. Elektrony służące do redukcji pochodzą z wody, która zostaje przy tym utleniona do O₂. Fotosyntezie towarzyszy charakterystyczna wymiana gazowa: pobieranie dwutlenku węgla i wydzielanie tlenu. Rezultatem produkcji związków organicznych przez fotosyntezę jest przyrost suchej masy rośliny.

Liść jako organ fotosyntezy

Fotosynteza zachodzi we wszystkich żywych komórkach, które zawierają barwniki fotosyntetyczne i do których dociera światło i CO₂. **Zatem u roślin wyższych fotosyntetyzują wszystkie niezdrewniałe, zielone części nadziemne np.: zielone owoce, miękisz niezdrewniałych łodyg, ogonki liściowe itd. Głównym jednak organem asymilującym CO₂ jest liść.** Duża powierzchnia spłaszczonej blaszki liściowej w porównaniu z objętością umożliwia dobrą absorpcję światła i CO₂.

Pozbawione chloroplastów komórki **epidermy** tworzą warstwę ochronną, przez którą światło dociera do bogatych w chloroplasty komórek miękiszu liściowego. Poniżej górnej epidermy znajduje się jedna lub kilka warstw komórek o wydłużonym kształcie zwanych **miękiszem palisadowym**. Pod nimi znajduje się **miękisz gąbczasty** zbudowany z owalnych komórek, między którymi występują przestwory międzykomórkowe wypełnione powietrzem kontaktujące się ze **szparkami**.

Miękisz gąbczasty ma największy udział w procesie fotosyntezy i produkcji fotosyntetycznej.

Mezofil palisadowy poza udziałem w fotosyntezie jest pewnego rodzaju filtrem absorbującym nadmiar światła słonecznego docierającego do komórek gąbczastych, chroniąc je przed fotoutlenianiem chlorofilu. Komórki miękiszu palisadowego mają stężenie chlorofilu ponad optymalne, a ich aparat fotosyntetyczny częściej ulega inaktywacji pod wpływem nadmiernej intensywności promieniowania. Miękisz gąbczasty sąsiaduje z wiązkami przewodzącymi i jest przez to lepiej zaopatrzony w H₂O i składniki mineralne. Ma łatwiejszy dostęp do fazy gazowej a więc też do CO₂. Bliskość tkanki sitowej ułatwia odpływ asymilatów.

Miejscem fotosyntezy są **chloroplasty**. Są to stosunkowo duże, otoczone podwójną błoną plastydową organelle. Wewnątrz znajduje się bezpostaciowa **stroma** i silnie rozbudowany system wewnętrznych błon w postaci równoległe ułożonych spłaszczonych woreczków – **tylakoidów**. W układzie tylakoidów wyróżnia się **grana**, czyli zwarte stopy mniejszych tylakoidów, oraz luźno ułożone **tylakoidy stromy**.

Powstanie chloroplastów w filogenezie

W chloroplastach stwierdzono występowanie RNA w polirybosomach (rRNA), a także tRNA, i mRNA. DNA występuje tu w formie kolistej, jak u bakterii.

Powstawanie chloroplastów w ontogenezie

U roślin wyższych chloroplasty powstają z leukoplastów czyli bezbarwnych plastydów lub proplastydów. Przemiana leukoplastów w chloroplasty odbywa się w wyniku stopniowego zanikania ziaren skrobi. Następnie powstaje system lamellarny poprzez wpuklanie się wewnętrznej błony plastydu i dalej poprzez powiększanie istniejących błon. W czasie stopniowej rozbudowy systemu lamellarnego zachodzi także zróżnicowanie na lamelle gran i lamelle stromy.

W komórkach embrjonalnych występują pęcherzyki zamknięte otoczką zbudowaną z dwóch błon i wypełnione ziarnistościami. Pęcherzyki te noszą nazwę proplastydów. W miarę różnicowania się komórek proplastydy stopniowo przekształcają się w chloroplasty.

U roślin wyższych chloroplasty wytwarzają się tylko w obecności światła. U roślin rosnących w warunkach niepełnego oświetlenia lub w ciemności w proplastydach wyróżnicowuje się jedno lub kilka **ciał prolamellarnych**, będących skupiskiem drobnych, błoniastych pęcherzyków, otoczonych fragmentami błon o różnej długości. Po naświetleniu ciało prolamellarne przekształca się w typowy system lamellarny. U znacznej części glonów system lamellarny powstaje w ciemności. Światło i warunki beztlenowe stymulują rozwój **chromatoforów** u większości bakterii.

Fotosynteza obejmuje się całość procesu prowadzącego do redukcji CO₂.

W związku z tym wyróżniono dwie fazy fotosyntezy:

- **fazę reakcji fotochemicznych**, wymagającą światła (**faza świetlna**), wynikiem której jest redukcja NADP oraz synteza ATP
- **fazę reakcji enzymatycznych**, nie wymagającą światła (**faza ciemna**), lecz zużywającą produkty reakcji fotochemicznych, czyli zredukowany NADP i ATP; w tej fazie następuje związanie i redukcja CO₂.

Barwniki fotosyntetyczne

Aby mogła zajść reakcja fotochemiczna, światło musi zostać zaabsorbowane.

Do tego służą barwniki fotosyntetyczne:

- Chlorofile (niebieski)
 - a - niebiesko-zielony,
 - b – żółto-zielony
- karotenoidy (pomarańczowo żółty)
- barwniki fikobilinowe (fioletowo różowy)

Chlorofile są głównymi barwnikami fotosyntezy

U wszystkich organizmów fotosyntetyzujących, które produkują tlen występuje **chlorofil a**. W chloroplastach roślin wyższych jest ponadto **chlorofil b** (1/3 chlorofilu a). U większości glonów występuje **chlorofil c i d**. U bakterii występuje **bakteriochlorofil**. Chlorofil zbudowany jest z 5-pierścieniowej feoporfiryny. Z hydrofilnym układem **porfirynewym** związany jest estrowo **fitol** - długi lipofilowy alkohol, który umożliwia zakotwiczenie się chlorofilu w błonie tylakoidów. Luźno związane elektrony pierścienia porfirynewego uczestniczą w oksydoredukcyjnych przemianach chlorofilu. Różnice pomiędzy chlorofilami dotyczą podstawników bocznych w pierścieniach pirolowych porfiryny.

Absorpcja światła chlorofilu a i b. **Widmo absorpcji chlorofilu** w roztworze wykazuje 2 maksima, w **niebieskiej i czerwonej** części widma.

W tylakoidach chlorofil związany jest z białkami i każdy kompleks chlorofilu z białkiem ma nieco inne widmo absorpcji. W zależności od położenia maksimum w czerwonej części widma rozróżnia się chl **a 680**, chl **a 700** i inne.

Karotenoidy występują w każdym aparacie fotosyntetycznym, choć w stężeniu kilkakrotnie niższym od chlorofilu. Są pochodnymi tetraterpenów. Wyróżnia się wśród nich:

- **karoteny (pomarańczowo-czerwone)** - nienasycone węglowodory nie zawierające tlenu
- **ksantofile (żółto-pomarańczowe)** - węglowodory utlenione

Karotenoidy mają charakter lipofilny i są wbudowane w błony tylakoidów. Najważniejsze karotenoidy to powszechnie występujący β -karoten, a spośród ksantofili formą dominującą w liściach jest luteina.

Widma absorpcji głównych barwników fotosyntetycznych

Karotenoidy absorbują światło w **niebieskiej** części widma. Wspomagają one chlorofil w pochłanianiu światła dla celów fotosyntezy. Dodatkową rolą karotenoidów jest ochrona chlorofili przed fotooksydacją oraz błon tylakoidowych przed uszkodzeniem nadmiernym promieniowaniem.

Ksantofile

Grupa barwników roślinnych należących do karotenoidów, tlenowe pochodne karotenów. Ksantofile są też pomocniczymi barwnikami fotosyntezy. Pełnią także funkcję przeciwutleniaczy, przez co chronią komórkę, a zwłaszcza chloroplasty przed szkodliwym działaniem reaktywnych form tlenu. Nadają żółtą, pomarańczową lub czerwoną barwę kwiatom, owocom.

Do częściej występujących należą fukoksantyna i wiolaksantyna oraz zeaksantyna (odpowiedzialna za barwę kukurydzy). Niektóre z ksantofilów stosowane są jako barwniki spożywcze.

Fikobiliproteiny (niebieskie lub czerwone) absorbują światło zielone. Jest to szczególnie ważne w środowisku wodnym, które pochłania energię świetlną i zmienia skład spektralny światła słonecznego na znacznych głębokościach, gdzie dociera głównie światło zielone. Fikobiliproteiny występują u krasnorostów i niektórych kryptofitów.

Barwniki fotosyntetyczne tworzą kompleksy, w których większość cząsteczek barwnikowych, w połączeniu z białkami, pełni rolę **anten zbierających światło** i przekazujących je do centrum, w którym zachodzi właściwa reakcja fotochemiczna. W skład **kompleksu barwnikowego** wchodzi kilkaset cząsteczek chlorofilu a i b oraz dodatkowo karotenoidy. Tylko jedna para (dimer) cząsteczek chlorofilu a stanowi **centrum reakcji**. Pozostałe pełnią funkcje **anten** pochłaniających fotony i przekazujących pobudzenie do centrum reakcji.

Wynikiem pobudzenia centrum reakcji jest zmiana stanu energetycznego **chlorofilu a** i znaczna niestabilność. Powrót do stanu wyjściowego wiąże się z oddaniem części energii w postaci fluorescencji i ciepła, głównie jednak z przejściem elektronów na odpowiedni akceptor. Jest to początek wędrówki elektronów przez kolejne układy oksydoredukcyjne. Po oddaniu elektronów chlorofil a nabiera silnych właściwości utleniających pozwalających na odciąganie elektronów od odpowiedniego donora. Po przyjęciu elektronu chlorofil może zostać ponownie pobudzony przez kwant energii świetlnej. Donorem elektronów jest woda. Elektrony wędrują z **H₂O** na **NADP⁺** przez łańcuch przenośników.

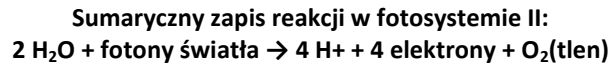
Faza świetlna fotosyntezy

W błonach tylakoidów znajduje się białkowy czynnik sprzęgający, który służy do przeniesienia protonów i syntezy ATP. Składa się on z CF₀, wbudowanego w błonę, który stanowi kanał dla przepływu protonów oraz z CF₁, który wykazuje aktywność enzymatyczną, wynikającą z obecności syntazy ATP.

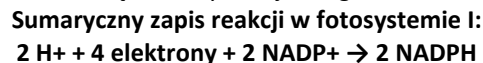
Składa się ona z dwóch faz: **faza jasna i faza ciemna**. Do przebiegu pierwszej fazy niezbędne jest światło, natomiast druga faza zachodzi bez względu na warunki oświetleniowe. Faza jasna przebiega w błonach tylakoidów gran - struktur, znajdujących się wewnątrz chloroplastów. Uczestniczą w niej dwa, powiązane ze sobą rodzaje układów: **fotosystem I i fotosystem II. Fotosystem II rozbija wodę na tlen, jony wodorowe i elektrony**. W tym procesie uczestniczy białko, zawierające jako kofaktor 4 jony manganu. Jony wodoru

pompowane są do wnętrza tylakoidów, dzięki czemu tworzy się gradient ich stężenia. Wykorzystywany on jest do produkcji ATP.

Natomiast elektrony przekazywane są na chlorofil, gdzie zostają wzbudzone przez padające fotony światła słonecznego. Przy powrocie ze stanu wzbudzenia, elektrony, za pośrednictwem specjalnych białek i cząsteczek (plastochinony, cytochrom bf), dalej pompują jony wodoru do wnętrza tylakoidów, co później zamieniane jest również na energię wiązań ATP.



Następnie, elektrony z fotosystemu II przechodzą do fotosystemu I, gdzie znów trafiają na cząsteczki chlorofilu i znów zostają wzbudzone. Ale tym razem ich powrót do stanu normalnego odbywa się z pomocą białka - ferredoksyny, która redukuje NADP⁺ do związku o wysokiej energii - NADPH.



Podsumowując: w fazie jasnej woda rozbijana jest na tlen, elektrony i jony wodoru. Te dwa ostatnie produkty służą do syntezy wysokoenergetycznego NADPH. **Reakcje tej fazy można zbiorczo zapisać:**



Wiemy też, że jony wodoru, które nie zostały związane przez NADP⁺, a są produktami tej reakcji (prawa strona), służą do syntezy wysokoenergetycznego ATP (3 cząsteczki ATP na 2H⁺). **Dlaczego obydwa związki wysokoenergetyczne: ATP i NADPH są tak ważne? Otóż biorą one dalej udział w fazie ciemnej fotosyntezy.**

Fotosystem I składa się z centrum reakcji - chlorofilu a o maksimum absorpcji 700 nm (P-700) oraz kompleksu antenowego złożonego z białek i barwników - chlorofilu a i b oraz karotenoidów. Centrum reakcji PS I po wybicie z niego elektronu przez kolejny foton staje się słabym utleniaczem, odbierającym elektrony od plastocyjaniny. Równocześnie PS I staje się silnym reduktantem oddającym elektrony na kolejne przENOŚNIKI. Są to A0 (chlorofil a), A1 (witamina K1), żelazo-siarkowe białka, które przenoszą elektrony na ferredoksynę. W końcu enzym reduktaza ferredoksyna-NADP przenosi elektrony na NADP⁺ i redukuje go do NADPH. NADPH stanowi końcowy produkt transportu elektronów z wody.

Kompleks cytochromowy b6-f obejmuje związki hemowe zawierające żelazo oraz białko zawierające żelazo i siarkę. Zredukowany kompleks przekazuje elektrony na plastocyjaninę, białko zawierające miedź. Zredukowana plastocyjanina przenosi elektrony na PSI.

Wybicie elektronów z centrum reakcji PSII powoduje odciążenie elektronów z wody, co wiąże się z wydzieleniem się tlenu i uwolnieniem protonów, które pozostają we wnętrzu tylakoidu. W procesie utleniania (**fotolizy**) wody uczestniczy enzymatyczny kompleks, jony manganowe, chlorkowe i wapniowe.

Przyjęcie elektronów z wody powoduje powrót chlorofilu P-680 (w PSII) do formy zredukowanej, a elektron wybity przedtem przez foton zostaje przekazany na feofitynę, związek różniący się od chlorofilu brakiem magnezu w centrum cząsteczki. Dalej elektrony przechodzą na plastochinony. Ostatni z nich przyjmując elektrony pobiera ze stromy protony i przekształca się w plastochinol. W tej postaci przekazuje elektrony na układ cytochromowy, a protony uwalnia do wnętrza tylakoidu.

Niecykliczny przepływ elektronów może być uzupełniony przez **przepływ cykliczny**, w którym **ferredoksyna** przekazuje elektrony z powrotem na **układ cytochromowy**, a następnie za pośrednictwem **plastocyjaniny** na **PSI**. Przy okazji do wnętrza tylakoidu zostają przeniesione dodatkowe protony.

Oprócz NADPH, podczas transportu elektronów w fazie świetlnej, powstaje również ATP. Mechanizm fosforylacji fotosyntetycznej tłumaczy hipoteza chemiosmotyczna Mitchella. Podstawą tej hipotezy jest duża różnica stężenia protonów między wnętrzem tylakoidów i stromą, która powstaje wskutek uwalniania protonów podczas utleniania (fotolizy) wody oraz w wyniku przenoszenia protonów przez plastochinon ze

stromy do wnętrza tylakoidów. W gradiencie tym zmagazynowana jest energia. Gdy różnica pH pomiędzy wnętrzem tylakoidu a stromą wyniesie powyżej dwóch jednostek, strumień protonów przepływa z tylakoidu do stromy. Uwalnia się przy tym energia, która zostaje wykorzystana do syntezy ATP.

Faza ciemna fotosyntezy

Podstawowym szlakiem wiązania i redukcji CO₂ jest cykl Calvina-Bensona, którego pierwszym trwałym produktem jest fosfoglicerynian, związek 3-węglowy, skąd też nazwa cykl C₃. Zasadnicze etapy cyklu to:

- karboksylacja rybulozo-1,5-bisfosforanu,
- redukcja 3-fosfoglicerynianu
- regeneracja rybulozo-1,5-bisfosforanu.

Akceptorem dwutlenku węgla jest rybulozo-1,5-bisfosforan (**RuBP**). CO₂ przyłącza się do drugiego węgla RuBP, powstaje 6-węglowy produkt, rozpadający się natychmiast na dwie cząsteczki 3-fosfoglicerynianu (**PGA**). Reakcja jest katalizowana przez enzym karboksylazę/oksygenazę rybulozo-1,5-bisfosforanu (**RuBisCO**). Rubisco to białko o masie 560 kDa zbudowane z 8 dużych i 8 małych podjednostek.

Dalsze przemiany 3-fosfoglicerynianu obejmują **fosforylację** do 1,3-fosfoglicerynianu przy udziale ATP, a następnie **redukcję** za pomocą NADPH do aldehydu 3-fosfoglicerynowego, który jest pierwszym najprostszym cukrem, fosfotriozą. Redukcja jest najważniejszą reakcją cyklu C₃. Zostają w niej wykorzystane produkty fazy świetlnej fotosyntezy - ATP i NADPH.

Część powstałego aldehydu fosfoglicerynowego służy do syntezy cukrów: fruktozy, sacharozy i skrobi. Większość zostaje jednak skierowana na szlak prowadzący do **regeneracji** akceptora CO₂, rybulozo-1,5-bisfosforanu. Z każdych 3 cząsteczek RuBP, po karboksylacji i redukcji, powstaje 6 cząsteczek fosfotriozy, z czego 1 zostaje wykorzystana do syntezy asymilatów, natomiast 5 pozostałych, w wyniku szeregu przekształceń odtwarza 3 cząsteczki RuBP. W końcowej fazie regeneracji ATP zostaje zużyty do fosforylacji 5-fosforybulozy.

Podstawowymi asymilatami, produktami netto fotosyntezy są skrobia, której synteza odbywa się w chloroplastach, oraz **sacharoza** syntetyzowana w cytozolu. Powstają one z nadwyżki fosfotriozy nie wykorzystanych do regeneracji RuBP.

Kwantowa wydajność fotosyntezy

Minimalna teoretyczna kwantowa wydajność fotosyntezy, czyli ilość fotonów niezbędna do związania **1 cząsteczki CO₂ wynosi 8, po 4 fotony na każdy fotoukład**, zatem do 1 cz. glukozy wymaga absorpcji 48 fotonów. Jeden foton to 176 kJ, tj razem na cząsteczkę glukozy 8448 kJ. W 1 glukozie związane jest więc ok. 33% energii świetlnej zużywanej do jej wytworzenia.

Zależności energetyczne w wiązaniu CO₂

Związanie 1 cząsteczki CO₂ w cyklu Calvina-Bensona wymaga nakładu energii w postaci **3 cząsteczek ATP i 2 cząsteczek NADPH**. Do syntezy 1 cząsteczki glukozy potrzebne jest 6 CO₂ oraz 12 NADPH i 18 ATP. Całkowita ilość energii zawartej w NADPH i ATP do syntezy 1 mola glukozy wynosi 3198 kJ. 2796 kJ zostaje zawarte w wytworzonej glukozie, a więc wydajność cyklu wynosi prawie 90%.

Fotooddychanie

Zjawisko to jest ściśle związane z fotosyntezą - występuje tylko w komórkach fotosyntetyzujących. Zostało ono nazwane fotorespiracją, czyli oddychaniem świetlnym. Różni się ono od oddychania mitochondrialnego reakcją na niektóre czynniki: wymaga wysokiego stężenia tlenu i jest silnie stymulowane przez temperaturę.

Przyczyną fotooddychania jest podwójna funkcja katalityczna RuBisCO. Enzym ten może funkcjonować zarówno jako karboksylaza i oksygenaza. Dwa substraty CO₂ i O₂ konkurują ze sobą o miejsce aktywne na enzymie. Powinowactwo RuBisCO do CO₂ jest 80 razy wyższe niż do O₂. Jednak w powietrzu stężenie tlenu wielokrotnie

przewyższa stężenie dwutlenku węgla. Stąd w powietrzu karboksylacja tylko 3-krotnie przeważa nad oksigenacją. Podczas intensywnej fotosyntezy stężenie CO_2 w tkankach dodatkowo znacznie się obniża, natomiast wzrasta stężenie O_2 oraz temperatura. W tych warunkach nasila się fotorespiracja: przyłączenie tlenu do RuBP.

Przyłączenie tlenu do **RuBP** powoduje, że rozpada się on na cząsteczkę **fosfoglicerynianu** i cząsteczkę **fosfoglikolanu**, związku dwuwęglowego, skąd nazwa cyklu **C_2** .

W procesie fotooddychania współdziałają ze sobą 3 organelle: **chloroplasty**, **peroksosomy** i **mitochondria**. Organelle te w komórkach fotosyntetyzujących znajdują się blisko siebie.

Obecność fotorespiracji obniża wydajność asymilacji CO_2 . Fotooddychanie prowadzi do strat energii uzyskanej w fotosyntezie.

Istnieją jednak rośliny mające specjalne mechanizmy pozwalające na **ograniczenie fotooddychania** i znaczne zwiększenie efektywności fotosyntezy. Mechanizmy te polegają na zapewnieniu w asymilujących komórkach wysokiego stężenia CO_2 .

U niektórych roślin naczyniowych występuje dodatkowy mechanizm wiązania CO_2 w cyklu zwanym cyklem **C_4** . Cykl ten występuje obok cyklu C_3 , ale jest od niego oddzielony albo przestrzennie w specjalnych komórkach u roślin C_4 , albo czasowo - C_3 w dzień, C_4 w nocy u **roślin kwasowych**.

Fotosynteza roślin C_4

Rośliny C_4 charakteryzują się szczególnymi cechami **budowy liści**. Mięksisz asymilacyjny liścia występuje tu w dwóch postaciach: jako **mezofil C_4** zbudowany z małych komórek z małymi chloroplastami i jako **mezofil wieńcowy** otaczający wiązki przewodzące, złożony z dużych komórek z dużymi chloroplastami.

Akceptorem CO_2 ulegającym karboksylacji w komórkach mezofilu jest tutaj fosfoenolopirogronian (PEP). Produktem reakcji katalizowanej przez karboksylazę PEP-u jest szczawiooctan, który zostaje szybko zredukowany do jabłczanu. Jabłczan jest transportowany do komórek mezofilu wieńcowego (pochwy okołowiązkowej). Tu zostaje utleniony do pirogronianu i zostaje uwolniony CO_2 . Następnie dochodzi do odtworzenia PEP-u, pierwotnego akceptora CO_2 i cykl może zostać powtórzony. CO_2 uwolniony przy dekarboksylacji jabłczanu może zostać przyłączony do RuBP i wykorzystany w cyklu C_3 .

Cykl C_4 występuje u roślin należących do 16 rodzin.

- **Sorgo**
- **Kukurydza**
- **Trzcina cukrowa**

Wysoka efektywność fotosyntezy u roślin C_4 wynika z kilku przyczyn. Następstwem wysokiego powinowactwa karboksylazy PEP-u do CO_2 jest wysokie stężenie tego gazu w mezofilu wieńcowym. Z tego powodu oksygenazowa aktywność RuBisCO zostaje ograniczona. Sprzyja temu też znikoma produkcja tlenu w chloroplastach mezofilu wieńcowego w związku ze słabym wykształceniem gran i niską zawartością PSII odpowiedzialnego za produkcję O_2 . W tych warunkach fotooddychanie zostaje wyeliminowane. Cykl C_4 umożliwia lepsze wykorzystanie nawet niskich stężeń CO_2 w powietrzu i wyższych temperatur środowiska mimo wyższego nakładu energii w postaci ATP.

Rośliny C_4 lepiej wykorzystują wysokie stężenia CO_2 , intensywność światła i temperaturę

U **roślin kwasowych (CAM)** cykle C_4 i C_3 są **rozdzielone czasowo** a nie przestrzennie. Roślinami kwasowymi są głównie **sukulenty**. W nocy odbywa się przyłączenie CO_2 do PEP-u i gromadzenie się jabłczanu. W dzień jabłczan ulega dekarboksylacji a uwolniony CO_2 zostaje wykorzystany w cyklu C_3 . Ten typ fotosyntezy pozwala roślinom przystosować się do warunków suszy. Zamknięcie aparatów szparkowych w dzień powoduje znaczne ograniczenie utraty wody.

Wpływ czynników zewnętrznych na fotosyntezę

W warunkach naturalnych fotosynteza jest poddawana wpływom różnych czynników środowiska, z których najważniejsze to: woda, dwutlenek węgla, światło i temperatura. W przypadku braku wody aparaty szparkowe zamykają się i zostaje odcięty dopływ CO₂. Energia świetlna ulega w procesie fotosyntezy przekształceniu w energię chemiczną w asymilatach. Wydajność tego procesu jest nie wysoka. Jedynie 0,5 - 3,5% całkowitej energii świetlnej padającej na liść zostaje zmagazynowane w asymilatach, 10 - 15% zostaje odbite od powierzchni liścia, 80 - 85% zostaje zużyte w innych procesach, głównie transpiracji.

Analiza wpływu intensywności światła na fotosyntezę.

- w ciemności fotosynteza nie zachodzi. Wydziela się CO₂ w procesie oddychania.
- punkt kompensacyjny. Przy określonej intensywności światła oba przeciwstawne procesy - fotosynteza i oddychanie zostają wzajemnie skompensowane, czyli przebiegają z równym natężeniem. Intensywność światła wywołującą taki stan nazywamy punktem kompensacyjnym. Zależy on od gatunku rośliny (cieniolubne, światłolubne) i od temperatury.
- punktem wysycenia nazywamy najmniejszą intensywność światła, której podwyższenie nie ma wpływu na fotosyntezę. Procesy biochemiczne fazy ciemnej nie nadążają wtedy z przerobieniem całej doprowadzonej do liścia energii słonecznej. Wysokość punktu wysycenia zależy od gatunku rośliny (cienio- i światłolubne).
- hamowanie - zbyt silne światło powoduje fotooksydację chlorofilu. Zwiększa się też transpiracja i zamykają szparki, co hamuje dostęp CO₂. Liść rozgrzewa się, co może prowadzić do inaktywacji enzymów.

Udział CO₂ w fotosyntezie

Stężenie CO₂ w atmosferze wynosi 0,036 % objętościowych. Jest to wartość poniżej wartości optymalnej, która wynosi około 0,1%. Przy odpowiednim oświetleniu można zwiększyć fotosyntezę poprzez podniesienie zawartości CO₂ do 1%, ponieważ wyższa jest trująca. W okresie karbońskim stężenie CO₂ było znacznie wyższe niż obecnie, dzięki temu fotosynteza była intensywniejsza. Powstały wtedy pokłady węgla kamiennego i ropy naftowej. Głównym źródłem CO₂ jest rozkład substancji organicznej w glebie, wodach słodkich i oceanach, przeprowadzany przez mikroorganizmy. Źródłem CO₂ o mniejszym znaczeniu są procesy spalania, oddychanie ludzi i zwierząt a także rozkład skał wapiennych.

Temperatura

Temperatura również wpływa na intensywność fotosyntezy. Współczynnik van Hoffa Q₁₀ dla fotosyntezy wynosi zwykle od 1,2 do 2,7. Dolna granica temperatury dla fotosyntezy zależy od gatunku. Gatunki arktyczne, alpejskie a także zboża ozime i rośliny szpilkowe przeprowadzają fotosyntezę nawet poniżej 0. Rośliny ciepłolubne (np. ogórki) asymilują dopiero powyżej 5°C. Dla większości roślin klimatu umiarkowanego temperatura 25°C jest optymalna dla fotosyntezy. W wyższych temperaturach natężenie fotosyntezy początkowo wysokie opada w miarę upływu czasu i to tym wyraźniej im temperatura jest wyższa.

Woda

Wpływ wody na proces fotosyntezy jest złożony. Jest ona nie tylko źródłem wodoru dla siły asymilacyjnej, lecz także uwadnia protoplast, co wpływa na metabolizm komórki. Fotosynteza jest bardziej wrażliwa na odwodnienie niż inne procesy metaboliczne. Wiednięcie wywołuje poważne zaburzenia w strukturze komórki i aparatu fotosyntetycznego.

Odżywianie mineralne wywiera duży wpływ na fotosyntezę. Niedostatek Fe, Mg, N hamuje syntezę chlorofilu, cytochromów, nukleotydów itd. K, Mn, Cl są aktywatorami poszczególnych reakcji fotosyntezy.

Tlen w stężeniu atmosferycznym (21%) wywiera hamujący wpływ na fotosyntezę.

W przypadku fotosyntezy obowiązuje **prawo czynników ograniczających**, które znamy z odżywiania mineralnego. Brzmi ono: jeżeli proces fizjologiczny zależy od kilku czynników, to jego natężenie można zwiększyć tylko przez zwiększenie czynnika będącego we względnym minimum. Czynnikiem minimum (ograniczającym) może być każdy czynnik, którego niedostatek hamuje szybkość reakcji. Czynniki ograniczającymi fotosyntezę mogą być wszystkie poprzednio omówione czynniki wpływające na natężenie fotosyntezy.

Efekt cieplarniany

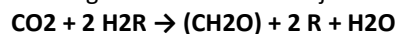
Dwutlenek węgla obok innych gazów takich jak metan, para wodna, chlorowcopochodne związki węgla, jest główną przyczyną efektu cieplarnianego. Światło słoneczne może bez przeszkód przenikać przez ściany szklarni. Energia zaabsorbowana we wnętrzu szklarni jest częściowo reemitowana jako promieniowanie podczerwone, które jednak jest zatrzymywane przez szyby szklarni, co dodatkowo ogrzewa ją od wewnątrz. Gazy cieplarniane pełnią rolę analogiczną do szklanych ścian szklarni.

Zwiększenie zawartości CO₂ i nasilenie efektu cieplarnianego może prowadzić do wzrostu temperatury i zmian klimatycznych na Ziemi. Prawdopodobnie podwojenie zawartości CO₂ w powietrzu może spowodować podwyższenie średniej temperatury na Ziemi o 1,5 do 4,5 °C. Spowodowałoby to topnienie lodowców i podniesienie poziomu oceanu światowego. Z drugiej strony większa zawartość CO₂ w atmosferze powinna wpłynąć korzystnie na intensywność procesu fotosyntezy i zwiększenie produkcji biomasy roślinnej.

Fotoautotrofy bakteryjne

Istnieje nieliczna grupa bakterii, które odżywiają się w sposób samożywny. Wiele z nich prowadzi samożywny lub cudzożywny tryb życia w zależności od warunków środowiska. Bakteryjne autotrofy to albo bakterie zdolne do fotosyntezy lub do chemosyntezy. Fotosyntetyzujące, zwane fotoautotrofami, zawierają barwniki fotosyntetyczne (bakteriochlorofile i karotenoidy). Redukcja NAD⁺ odbywa się tu przy udziale jednego fotosystemu, który odpowiada PSI u glonów i roślin wyższych. Redukcja zachodzi tu kosztem wodoru, który nie pochodzi z wody a z siarkowodoru, wodoru cząsteczkowego, tiosiarczanów, lub prostych związków organicznych. Jest to **anoksygeniczny** typ fotosyntezy, w odróżnieniu od sinic i roślin, które prowadzą **oksygeniczny** typ fotosyntezy z wydzieleniem tlenu.

Ogólne równanie reakcji:



Do fotoautotrofów bakteryjnych zalicza się:

- sinice czyli cyjanobakterie
- zielone bakterie siarkowe
- zielone bakterie nitkowate
- bakterie purpurowe siarkowe
- bakterie purpurowe niesiarkowe
- heliobakterie

Wszystkie one wykorzystują energię świetlną w procesie fotosyntezy.

W odmienny sposób wykorzystują światło halobakterie. Fotoreceptorem jest tu bakteriorodopsyna, stanowiąca jednocześnie specyficzną pompę protonową. Wytworzony gradient protonów jest wykorzystany do syntezy ATP przez odpowiednią syntazę zlokalizowaną w błonie komórkowej.

Intensywność i produktywność fotosyntezy

Pomiar fotosyntezy opieramy na oznaczaniu ilości przyswojonego CO₂, ilości wydzielonego O₂ lub ilości wytworzonych asymilatów. W naturze praktycznie nigdy nie istnieją optymalne warunki do fotosyntezy. Jeśli nawet natężenie światła i zaopatrzenie w wodę są na odpowiednim poziomie, to prawie zawsze (przynajmniej u roślin lądowych) stężenie CO₂ jest poniżej optymalnego.

Dobowe zmiany natężenia światła temperatury i wilgotności warunkują okresowe dobowe zmiany natężenia fotosyntezy. W bezchmurny dzień letni występuje jedno maksimum aktywności fotosyntetycznej w godzinach

przedpołudniowych, najniższe wartości przypadają na godziny ranne i wieczorne. Przejściowe zachmurzenie lub spadek temperatury zmieniają ten obraz. W dni upalne i suche w skutek przegrzania liści może nastąpić depresja aktywności fotosyntetycznej w godzinach południowych. W tych warunkach występują dwa maksima: jedno przed południem, drugie po południu. Okres fotosyntezy zależy od długości dnia.

Maksymalne natężenie fotosyntezy, jakie stwierdzono w warunkach naturalnych, rzadko przekracza **20 mg CO₂·dm⁻²·h⁻¹**. Jedynie rośliny typu C₄ mogą asymilować CO₂ na świetle z natężeniem do wartości około **50 mg CO₂·dm⁻²·h⁻¹**. Potencjalna aktywność fotosyntetyczna roślin jest prawie trzykrotnie wyższa od maksymalnych wartości stwierdzonych w warunkach naturalnych.

Praktyków interesuje nie **aktywność fotosyntetyczna** a **produktywność zespołów roślinnych**, którą definiujemy jako ilość wytworzonej substancji organicznej (biomasy) wyrażonej w jednostkach suchej masy lub energii na jednostkę powierzchni gleby i na jednostkę czasu np. kg·ha⁻¹·okres wegetacyjny⁻¹ lub g·m⁻²·d⁻¹. Produktywność ekosystemów zależy od warunków klimatycznych, glebowych i składu gatunkowego zespołów roślinnych. Najmniejszą produktywność wykazują zespoły roślinne żyjące w oceanach; około 0,5 g s.m.·m⁻²·d⁻¹. Podobnie niska jest produktywność obszarów pustynnych. Zespoły łąkowe i leśne produkują 3-10 g s.m.·m⁻²·d⁻¹. Lasy równikowe wytwarzają do 30 ton biomasy na ha w ciągu roku, nasze lasy europejskie kilkanaście ton na ha w ciągu okresu wegetacyjnego.

Oceniając produktywność agrocenoz bierze się pod uwagę **plon biologiczny**, czyli całkowitą produkcję biomasy a także **plon użytkowy** zwany też rolniczym lub ekonomicznym. Plon rolniczy jest tą częścią rośliny uprawnej, która stanowi wartość gospodarczą. Zależy on od wielu czynników: wydajności wykorzystania światła podczas fotosyntezy oraz wody i jonów pobieranych ze środowiska, właściwości genetycznych roślin, stabilności plonowania a także sprawności dystrybucji asymilatów. Ułamkową wartość plonu użytkowego w stosunku do plonu biologicznego nazywamy **współczynnikiem plonowania HI** (harvest index). HI wynosi zwykle od 0,3 do 0,5, czasami osiąga 0,8.

Na produkcję fotosyntetyczną duży wpływ ma wielkość aparatu fotosyntetycznego. Wielokrotność powierzchni liści w stosunku do powierzchni zajmowanej przez łan nazywamy wskaźnikiem powierzchni liściowej (**LAI**). Mówi on ile razy powierzchnia liści jest większa od powierzchni łanu lub zbiorowiska. Dla roślin uprawnych wynosi on 3-5, dla lasu brzoźowego 2 (rośliny światłolubne), dla lasu świerkowego 8-10. Ta sama powierzchnia liści może produkować różną biomasę. W związku z tym wprowadzono jednostkową produktywność liści pojedynczej rośliny lub łanu **NAR** (net assimilation rate).

$$\text{NAR} = 1/A \cdot dW/dt$$

gdzie:

A – sumaryczna powierzchnia liści,

dW – przyrost suchej masy całej rośliny,

dt – przedział czasu między pomiarami.

Wskaźnikiem względnej intensywności wzrostu jest **RGR** (relative growth rate):

$$\text{RGR} = 1/W \cdot dW/dt$$

gdzie: W – masa rośliny, dW/dt – przyrost masy w jednostce czasu

Wskaźnik produktywności zbiorowiska roślinnego lub łanu **CGR** (crop growth rate)

$$\text{CGR} = \text{NAR} \cdot \text{LAI}$$

Jego jednostką są g s.m.·m⁻² pola·d⁻¹.