

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Katedra fyziologie rostlin



Jak je list vyšší rostliny přizpůsoben k vykonávání své fotosyntetické funkce?

How is the leaf of a higher plant adapted to its photosynthetic function?



Eva Matušková

Bakalářská práce

Praha, 2009

Školitelka: Doc. RNDr. Ingrid Tichá, CSc.

Konzultantka: Doc. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Obsah

Abstrakt	3
Abstract	4
Poděkování	5
Prohlášení	5
1. Úvod	6
1.1 Anatomická stavba asimilačního listu	7
1.2 Fotosyntéza	10
2. Průnik světelného záření do listu	13
2.1 Průnik světelného záření listovou pokožkou	13
2.2 Průnik světelného záření listovým mezofylem	16
2.3 Adaptace na změnu světelných podmínek prostředí	17
2.4 Světelná křivka fotosyntézy	20
3. List a CO ₂	21
3.1 Transport CO ₂ do listu	22
4. Závěr	24
5. Seznam použité literatury	26

Abstrakt

Fotosyntéza je souborem složitých biochemických dějů, který probíhá ve fotosyntetické struktuře, v našem případě v listu vyšší rostliny.

List je hlavní fotosyntetický orgán vyšší rostliny, který je výborně přizpůsoben k vykonávání fotosyntetické činnosti. List bývá tenký (krátké transportní dráhy) a má velkou plochu, která umožňuje zachytit co nejvíce dopadajícího světelného záření. Světelné záření dopadá na pokožku listu. Epidermální buňky neobsahují chloroplasty a fungují v podstatě jako soustava čoček koncentrujících světelné paprsky do listového mezofylu a v něm se tak vytváří světelný gradient. Buňky palisádového parenchymu jsou válcovité a protáhlé a mezibuněčné prostory tvoří jakési „světlovody“, které umožňují průnik světla hlouběji do listového mezofylu. Na povrchích palisádových buněk dochází ještě k mnohonásobnému odrazu fotonů, čímž se ještě zvyšuje pravděpodobnost, že se dostanou do fotosystémů v chloroplastech. Buňky houbovitého parenchymu mají velmi nepravidelný tvar a tak se ještě zvyšuje mnohonásobný odraz fotonů.

Podstatným substrátem pro fotosyntézu je množství CO_2 . CO_2 je obsažen v atmosféře obklopující rostlinu a proniká do listu nejvíce průduchy, což může být první bariéra omezující tok CO_2 do listu, pokud jsou průduchy přivřené nebo zavřené. Dále difunduje plynný CO_2 intercelulárami až k povrchu mezofylové buňky, kde se rozpustí ve vodě obsažené v buněčných stěnách a další transport CO_2 se děje již ve fázi kapalné. Transport CO_2 v kapalné fázi je mnohem pomalejší než v plynné fázi, ale difúzní dráha od buněčné stěny až do fotosyntetizujících center v chloroplastu je krátká. Největší odpor na cestě CO_2 z atmosféry do chloroplastů kladou průduchy, které jsou zároveň i místem výdeje vodní páry při transpiraci. Otevřenost průduchové štěrbině se musí nastavit tak, aby byl zajištěn dostatečný přísun CO_2 do listu pro fotosyntézu a přitom list zbytečně neztrácel příliš mnoho vody v podobě vodní páry při transpiraci s ohledem na aktuální podmínky prostředí. Průduchová regulace je ojedinělým přizpůsobením k fotosyntetickým procesům.

Abstract

Photosynthesis is a complex of complete biochemical processes which are working in photosynthetic structures, in our case in the leaf of higher plant.

Leaf is the main photosynthetic organ of the higher plant which is excellently adapted to its photosynthetic function. Leaf used to be thin (short transport pathways) and used to have a big leaf area which enables to catch as much as possible of incoming irradiance. Light is falling to leaf epidermis. Epidermal cells do not contain chloroplasts and they represent a system of lenses which concentrate the light to the leaf mesophyll so that a light gradient appears. The cells of the palisade parenchyma are columnar and prolonged and the intercellular spaces enable the light going deeper into the leaf mesophyll. On the surface of the palisade parenchyma cells light is scattered and reflected and thus a significant proportion of down-welling light is sent back and will be absorbed for photosynthesis. The cells of spongy parenchyma have a very irregular shape and that amplifies multiple photon scattering.

Important substrate for photosynthesis is a quantity of CO₂. CO₂ is in surrounding atmosphere and enters the leaf mainly through stomata what is the first barrier limiting CO₂ flux into the leaf if the stomata are half-open or closed. Further on, CO₂ diffuses to surface of mesophyll cells via intercellular spaces, where it dilutes in water present in cell walls. Following transport of CO₂ continues in the liquid phase. The transport of CO₂ in the liquid phase is slower than in the gas phase but the diffusion pathway from the cell wall to the photosynthesising centers in the chloroplasts is short. Stomata are representing the highest resistance to CO₂ on its pathway from the atmosphere into the chloroplasts. Stomata are also the place of exchange of water vapour into the atmosphere during transpiration process. Openness of stomatal aperture has to be set in such a manner that sufficient CO₂ supply would be available for photosynthesis in the leaf and simultaneously the leaf should not lose too much water in a form of water vapour during transpiration in regard to actual environmental conditions. Regulation of stomata is unique adaptation to photosynthetic processes.

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala Doc. RNDr. Ingrid Tiché, CSc. za velkou trpělivost, vstřícnost a cenné připomínky v průběhu psaní této práce. Rovněž bych chtěla za podnětné rady poděkovat Doc. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci vypracovala samostatně a použila jsem k tomu pouze podklady uvedené v Seznamu použité literatury.

V Praze dne

.....

podpis

1. Úvod

List je rostlinný orgán sloužící především k fotosyntéze, transpiraci a výměně plynů mezi rostlinou a prostředím. Během evolučního vývoje se vyvinulo mnoho typů listů s různými funkcemi. Funkcí asimilačního listu, který se vyskytuje u rostlin nejběžněji, je zejména fotosyntéza a transpirace. K vykonávání těchto funkcí je list patřičně přizpůsoben svou stavbou.

Asimilační listy mají různé tvary, tedy různou morfologii. Vnitřní anatomická stavba též vykazuje velkou variabilitu především v závislosti na faktorech prostředí, jako je ozáření a dostupnost vody. Při vysoké ozáření se diferencují slunné listy a při nízké ozáření listy stinné. Oba tyto typy listů se mohou vyskytovat na jedné rostlině. Naproti tomu adaptace k dostupnosti vody je výrazně fylogeneticky podmíněna a vede k utváření typických listů xeromorfních – u rostlin suchobytných – a hydromorfních – u rostlin vodních. Xeromorfní listy mívají pokožkové buňky pokryté silnou vrstvou kutikuly a jsou hustě porostlé trichomy, brání se tak ztrátám vody. Hydromorfní listy mají pouze tenkou vrstvu kutikuly, což umožňuje pronikání vody s rozpuštěnými anorganickými látkami a je značně snadnější pronikání plynů. Uvnitř hydromorfních listů najdeme také velké mezibuněčné prostory.

Vnitřní stavba listu úzce souvisí s funkcí listu. U listu asimilačního, kde je hlavní funkcí fotosyntéza a asimilace organických látek, je důležitá strukturální podmíněnost výměny plynů mezi listem a vnějším prostředím. CO_2 je substrátem pro fotosyntézu a jelikož se v atmosféře nachází v malé koncentraci (blíží se 390 ppm), musí být zajištěn jeho trvalý přísun bez strukturálních bariér, což je umožněno díky existenci a funkčnosti průduchů. Rostliny mají schopnost průduchy otvírat a zavírat a umožňují tak kompromis mezi přiváděním dostatečného množství CO_2 k mezofylovým buňkám pro fotosyntézu a výdejem co nejmenšího množství vody z listu ve formě vodní páry při transpiraci. Další strukturální adaptace jsou cíleny na ochranu listu proti nadměrnému výparu (trichomy apod.). Fotosyntéza, její reakce a procesy, probíhají v určitých strukturách, proto se nejprve probírá anatomická stavba listu, ale i jak list absorbuje světelné záření a jaká je cesta oxidu uhličitého z atmosféry až do fotosyntetizujících center.

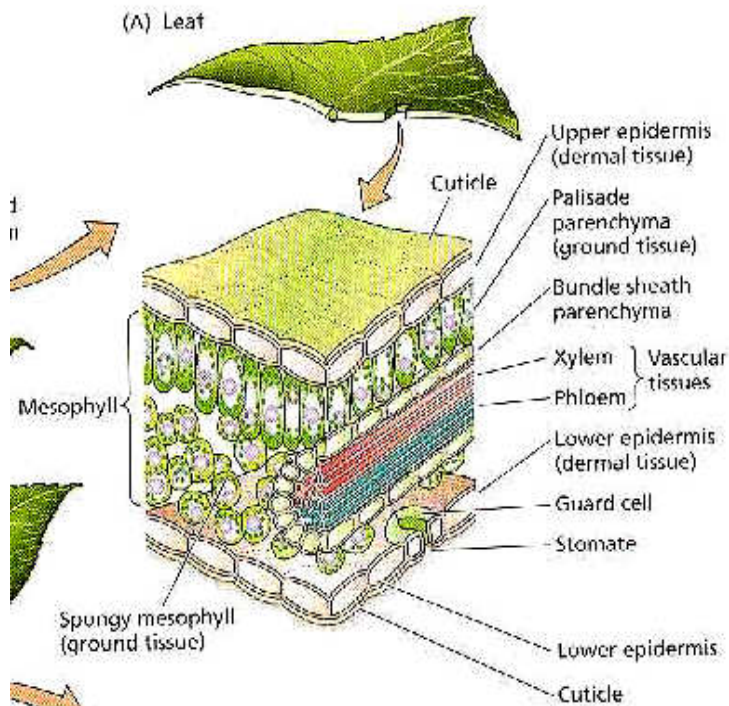
Tato práce je literární rešerší, ve které jsem se snažila shromáždit vědomosti a znalosti o tom, jak je list vybaven, přizpůsoben pro vykonávání své nejdůležitější funkce – fotosyntézy. Protože je to téma široké, vybrala jsem si list vyšší rostliny jako objekt zkoumání. V první části práce jsem v krátkém přehledu popsala anatomickou strukturu asimilačního listu vyšších rostlin a též v krátkosti probírám základní procesy fotosyntézy. V další části práce jsem se soustředila na dva velmi důležité faktory, bez kterých by fotosyntéza nemohla probíhat – na světelné záření a jeho průnik listem, energetický pohon fotosyntézy, a obsah CO₂, základní substrát pro fotosyntézu.

1.1 Anatomická stavba asimilačního listu

Anatomická stavba asimilačního listu byla zkoumána po mnoha staletí a znalost ohledně stavby je velmi rozsáhlá. Z toho důvodu v následující části provedu pouze krátký popis anatomické stavby listu vyšších rostlin jako úvod k dalším podkapitolám. V následujícím textu nebudu uvádět původní citace, ale poznatky ze souhrnných, přehledných textů (Pazourek a Votrubová 1997, Votrubová 2001, Taiz a Zeiger 2006).

Asimilační list bývá obvykle tenký a plochý. Vzniká tak dostatečná plocha pro zachycování světelného záření (při vhodném postavení listů v prostoru) i pro zajištění dostatečného přísunu CO₂ z atmosféry. Malá tloušťka listu umožňuje pronikání světla do vnitřních struktur listu. Plochá část listu se označuje jako listová čepel. Listová čepel může být se stonkem spojena úzkým řapíkem, pokud řapík není vyvinut, označují se takové listy jako přisedlé.

Jako ostatní orgány rostliny (kořen, stonk) je i list tvořen systémy pletiv – pletivy krycími, základními a vodivými (Obr. 1). Krycí pletiva jsou zde zastoupena pokožkou (epidermis). Epidermis je tvořena jednou vrstvou buněk, které k sobě těsně přiléhají a většinou neobsahují chloroplasty. Chloroplasty se vyskytují jen ve svěřacích buňkách průduchů. V pokožkových buňkách zpravidla najdeme velké vakuoly obsahující flavonoidy. Flavonoidy jsou rostlinná barviva schopná absorbovat UV záření a chránit tak vnitřní struktury (fotosyntetický aparát) před touto složkou záření. Na vnějším povrchu pokožky se obvykle nachází tenká vrstva kutikuly, čímž je podstatně snížena propustnost pokožky pro vodu. V epidermis mnoha druhů rostlin se nacházejí různé druhy chlupů (trichomů).



Obr. 1 Schéma vnitřní stavby listu. (Převzato z Zeiger a Taiz 2006.)

Svrchní (adaxiální) epidermis se od spodní (abaxiální) pokožky většinou liší. Svrchní pokožka má silnější vrstvu kutikuly a více vosků. Rozdíly najdeme i v rozšíření průduchů. Většinou se více průduchů nachází ve spodní pokožce – spodní pokožka není narozdíl od svrchní vystavena světelnému záření přímo. Není výjimkou, že se průduchy vyskytují výhradně ve spodní pokožce. Jen u vodních rostlin, jejichž listy splývají po hladině, jsou průduchy pouze ve svrchní epidermis (u rostlin úplně ponořených se průduchy nevyskytují vůbec). Epidermální buňky na okrajích listové čepele napomáhají zpevnění listu, jejich buněčné stěny jsou často zesílené.

Mezi adaxiální a abaxiální epidermis se nachází základní listové pletivo označované jako listový mezofyl. Listový mezofyl je tvořen parenchymatickými buňkami, které mají obvykle velkou centrální vakuolu a obsahují velké množství chloroplastů. Chloroplasty jsou umístěny v tenké vrstvě nástěnné cytoplazmy. Mezi buňkami listového mezofylu jsou dobře vyvinuty mezibuněčné prostory (interceluláry), které slouží k transportu plynů, především oxidu uhličitého. Vzhledem k lokalizaci chloroplastů (které jsou turgorem přitisknuty k buněčné stěně) je dráha,

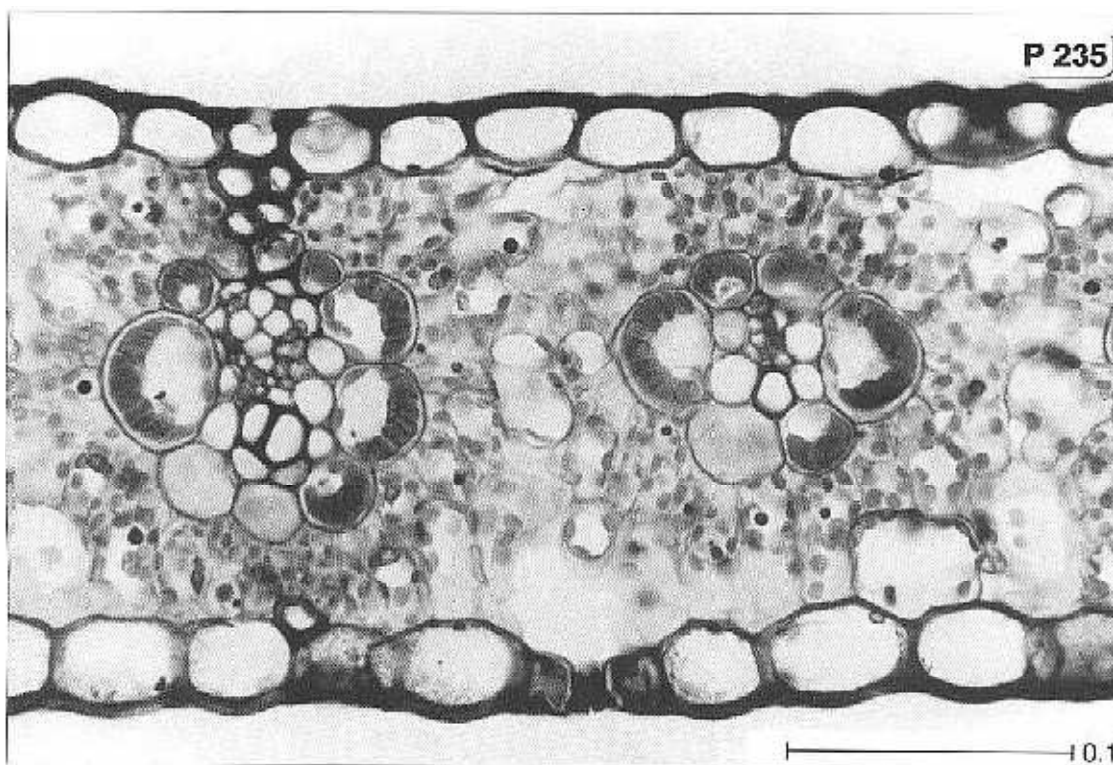
kteřou musí CO_2 urazit od povrchu buňky k fotosyntetickému aparátu (v chloroplastech) krátká.

Listový mezofyl je často rozlišen na palisádový a houbový parenchym. Palisádový parenchym je většinou umístěn pod svrchní pokožkou. Je složen z válcovitých buněk, které jsou protažené ve směru kolmém k povrchu listu. Vzhledem k jejich přibližně kruhovému průřezu se sousední buňky dotýkají jen malou částí svých stěn. Interceluláry mezi buňkami jsou úzké, vnitřní povrch palisádového parenchymu je však značný. Palisádový parenchym může být jednovrstevný i vícevrstevný – tento aspekt závisí zejména na světelných podmínkách. Listy, které vyrůstaly při vysoké ozářenosti, mívají více vrstev palisádového parenchymu, což umožňuje průnik světla i do nejhlubších vrstev. Stinné listy mívají naopak jen jednu vrstvu krátkých palisád.

Houbový parenchym se obvykle nachází mezi palisádovým parenchymem a spodní epidermis. Jeho nepravidelně uspořádané buňky mívají okrouhlý, laločnatý či hvězdicovitý tvar. Tvoří trojrozměrnou síť s velkými oky vyplněnými plynnou fází (převážná část buněk se stýká mezibuněčnými prostory), čímž je zaručen snadný vstup i transport CO_2 (spodní epidermis obsahuje více průduchů). Světelné záření sem prochází přes palisádový parenchym, díky nepravidelnému uspořádání buněk však neprochází volně, ale odráží se na površích buněk, čímž se zvyšuje pravděpodobnost jeho využití pro fotosyntézu.

Popsaný typ listu se označuje jako bifaciální (dorsiventrální) a vyskytuje se u většiny rostlin. U bifaciálních listů se svrchní strana listové čepele liší od spodní. Listy, které mají obě strany listu podobné, se nazývají ekvifaciální. U ekvifaciálního typu listu se např. palisádový parenchym nachází i pod pokožkou spodní strany listů, na obou stranách listů je stejné množství průduchů. Pokud dojde u listu k nadměrnému vyvinutí jedné strany listu, označuje se jako unifaciální. Ekvifaciální a unifaciální listy se někdy označují jako monofaciální listy.

U rostlin C_4 se vyvinula jiná cesta fixace CO_2 než jaká je typická pro většinu rostlin (nazývaných C_3 rostliny). Vnitřní stavba listu C_4 rostlin je proto také odlišná. Buňky pochev cévních svazků mají u C_4 rostlin ztlustlé buněčné stěny, impregnované suberinem, a jsou propojeny četnými plazmodezmy. Vytvářejí tak na příčném řezu patrné charakteristické věnčité struktury (Obr. 2).



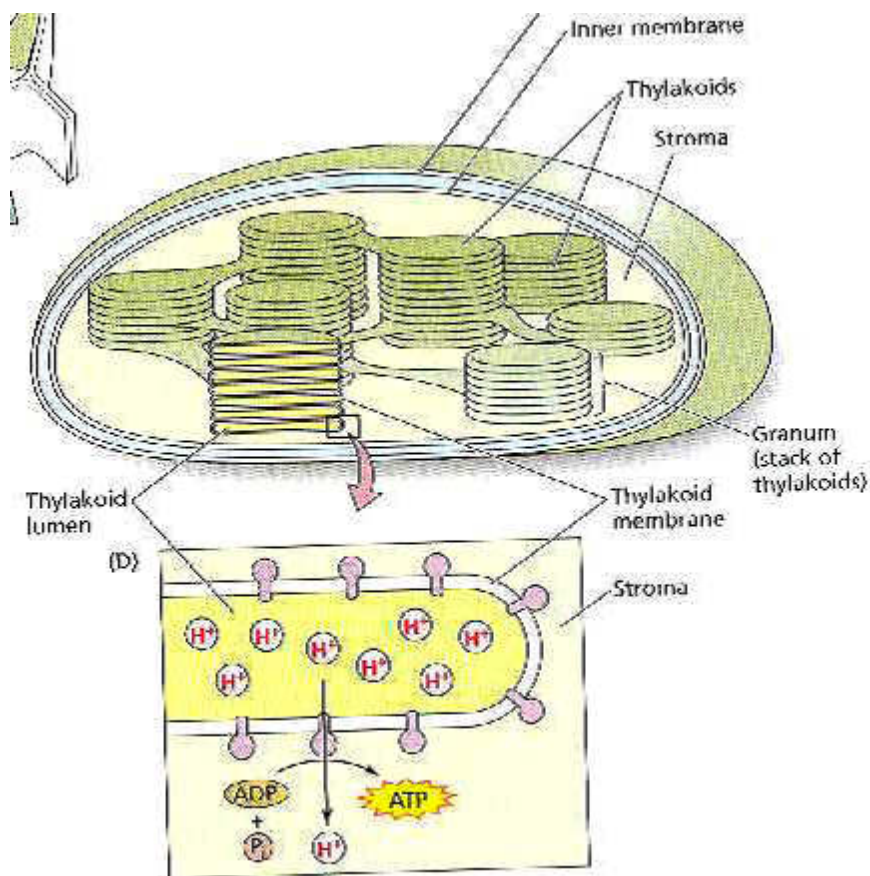
Obr. 2 Příčný řez listem kukuřice (*Zea mays*) s jasně patrnými charakteristickými většitými strukturami. (Převzato od Pazourka a Votrubové 1997.)

Asimilační listy rostlin jsou tedy svou stavbou zjevně uzpůsobeny k vykonávání fotosyntetických funkcí, kdy struktura umožňuje regulovanou výměnu plynů a dále umožňuje je efektivní průběh procesů fotosyntézy. V následující podkapitole se zaměřím na stručný popis procesů fotosyntézy.

1.2 Fotosyntéza

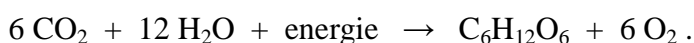
Fotosyntetické procesy byly opět předmětem dlouhodobého vědeckého výzkumu a není proto možné v rámci této bakalářské práce provést vyčerpávající výklad. Z toho důvodu v následující části provedu pouze stručný popis základních procesů fotosyntézy. V následujícím textu nebudu uvádět původní citace, ale poznatky ze souhrnných, přehledných textů (Procházka a kol. 1998, Nátr 1998, Pavlová 2006, Taiz a Zeiger 2006).

Fotosyntéza je biologický proces, při kterém dochází k přeměně absorbované energie světelného záření v energii chemických vazeb organických sloučenin. V molekulách těchto látek může být energie uchovávána i po desítky milionů let. Energie chemických vazeb se dále využívá v životních procesech rostlin samotných, je však také jediným zdrojem energie pro život všech heterotrofních organismů. Fotosyntetické děje probíhají v zelených částech rostliny, zejména v buňkách listového mezofylu, ve funkčně specializovaných plastidech – chloroplastech (Obr. 3). Uvnitř chloroplastu se nachází charakteristický membránový systém, který se skládá z thylakoidů a periferního retikula. Fotosyntéza probíhá v membráně thylakoidů a ve stromatu. Membrána thylakoidu obsahuje struktury, ve kterých probíhá primární fáze fotosyntézy – tj. fotosystémy II a I, cytochromový komplex b_6/f a ATPsyntáza. Procesy sekundární fáze fotosyntézy probíhají ve stromatu.



Obr. 3 Schéma chloroplastu. (Převzato z Zeiger a Taiz 2006.)

Fotosyntéza bývá většinou pojímána jako fotosyntetická asimilace oxidu uhličitého – nejvíce získané energie je použito k redukci CO₂ a k tvorbě organických asimilátů, zejména sacharidů. Toto chápání se často ilustruje zápisem:



Vyjádření fotosyntézy takovým schématem je však nutné brát s rezervou. Pochází z doby, kdy byly znalosti o fotosyntetických dějích omezené. Nyní je známo, že do reakce nevstupuje 6 molekul oxidu uhličitého, ale jedna molekula CO₂, jenž se váže na organický substrát s 5 atomy uhlíku. Molekula vody je mimo jiné nutná k hydrolyze nestálého šestiuhlíkatého meziprojektu (vzniklého karboxylací).

Asimilace CO₂ (ale také NO₃⁻, SO₄²⁻) je záležitostí druhé fáze fotosyntézy. V první (primární, světelné) fázi se absorbovaná energie světelného záření využívá k syntéze ATP a redukováných forem redukujících ekvivalentů – ferredoxinu a NADPH. V primární fázi se také uvolňuje kyslík. Produkty vzniklé ve světelné fázi (ATP, redukovaný ferredoxin, NADPH) se pak zužitkují k tvorbě organických látek v sekundární (syntetické) fázi fotosyntézy. V sekundární fázi se odehrává výše zmiňovaná asimilace CO₂ a syntéza sacharidů. Energie uložená v molekulách sacharidů se transportuje z chloroplastů do cytoplazmy a dále do buněk, pletiv a orgánů, které nejsou schopny fotosyntézy (nebo je míra této schopnosti nedostačující). V zásobních polysacharidech může být energie uložena mnoho let. Získávání energie ze sacharidů v podobě ATP probíhá v procesech označovaných souhrnně jako respirace (dýchání). Produkty světelné fáze se v chloroplastu používají k asimilaci anorganicky vázaného dusíku a síry a k syntéze mastných kyselin. Ukládání energie do relativně stabilních chemických vazeb zvyšuje množství organicky vázaného uhlíku – poskytuje uhlíkaté řetězce pro tvorbu dalších organických látek.

Na fotosyntézu působí různé faktory, které jsou určeny nejen samotnou rostlinou, ale i okolním prostředím. Všechny faktory jsou spolu vzájemně provázány a je možné je rozdělit na vnitřní a vnější. Mezi vnitřní řadíme např. genetickou výbavu rostliny, její ontogenetický stav a aktuální množství vytvořených asimilátů. Nejpodstatnějšími vnějšími faktory jsou světelné záření, teplota, přísun CO₂, vody a minerálních látek.

Jak již jsem uvedla výše, zelené listy rostlin, ve kterých fotosyntéza převážně probíhá, jsou těmto faktorům přizpůsobeny. Adaptací listů na světelné záření a příjem oxidu uhličitého se budu zabývat podrobněji.

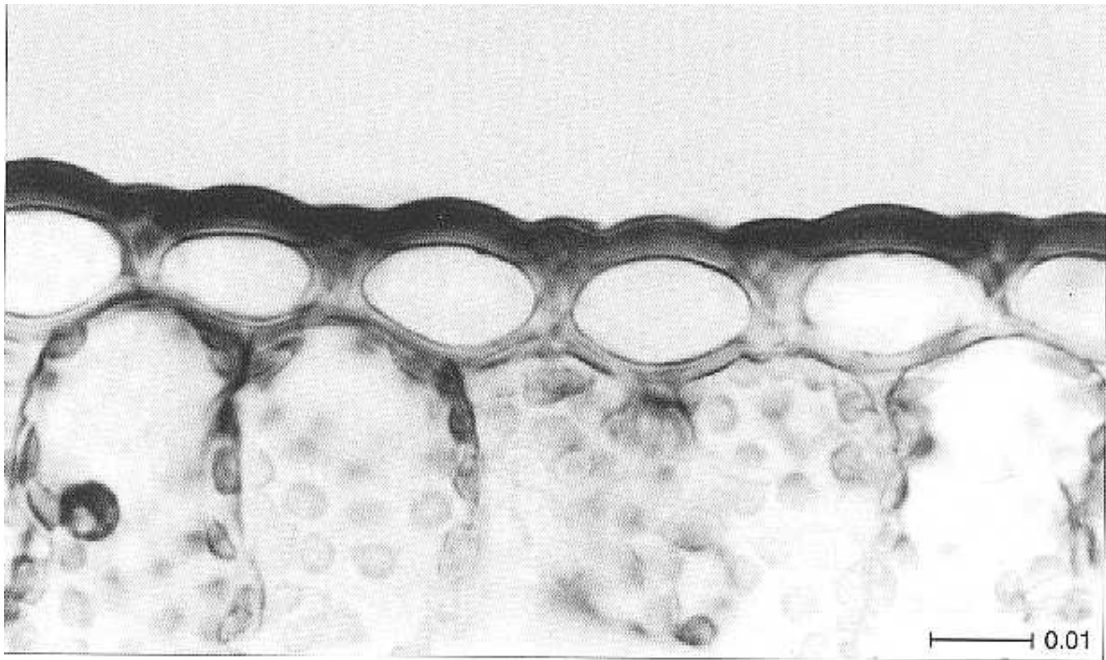
2. Průnik světelného záření do listu

Světelné záření dopadající na povrch listů se odrazí, pohltí (absorbuje) nebo listem projde a opět se vyzáří. Poměrně malá část absorbovaného světelného záření je využita k fotosyntéze. Pro fotosyntézu se využívá energie fotonů vlnových délek 400 – 700 nm, záření v této oblasti se nazývá fotosynteticky aktivní radiace (PAR, photosynthetically active radiation). Světelné záření vstupující do listu je zeslabováno absorpcí a rozptylem světla (Obr. 4). Uvnitř listu se tak vytváří světelný gradient, který se vyjadřuje jako míra absorbovaného světla mezofylem. Šíření světelného záření uvnitř listu je ovlivněno úhlem dopadu. Paprsky světelného záření, které dopadají na porost v méně strmém úhlu, jsou pro rostliny v porostu výhodnější spíše než paprsky světelného záření, které na listy porostu dopadají kolmo (Cowan 1968). Rozptýlené paprsky světelného záření se dostanou hlouběji do porostu a navíc není jejich spektrální kvalita závislá na solární elevaci (Navrátil a kol. 2007).

2.1 Průnik světelného záření listovou pokožkou

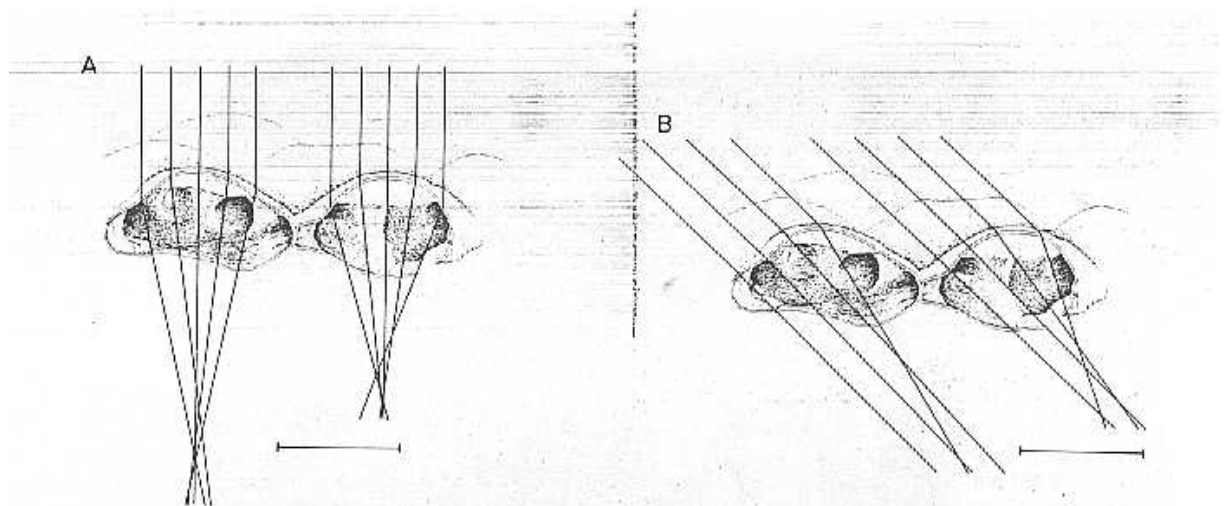
Konvexní buňky pokožky fungují jako čočky, jak si povšiml Haberlandt (1914), který se domníval, že tyto buňky slouží pro orientaci listu za světlem. Postupně se ukázalo, že čočkovité epidermální buňky soustřeďují světelné záření a směřují ho do vnitřku listu (Bone a kol. 1985, Lee 1986, Martin a kol. 1989, Poulson a Vogelmann 1990). Sférický tvar pokožkových buněk je důsledkem spolupůsobení jejich vnitřního tlaku (turgoru) a zároveň vnějšího ohraničení buňky buněčnou stěnou, která má pevnou strukturu s omezenou flexibilitou a buňky nejsou ploché. U mnoha druhů rostlin však nacházíme mezofylové buňky, které mají více čočkovitý tvar, než bychom očekávali vzhledem k turgoru. Tyto rostliny rostou zastíněny porostem, jedná

se většinou o tropické druhy a jejich pokožkové buňky silně koncentrují dopadající světelné záření (Bone a kol. 1985, Lee 1986). V nižších patrech rostlinného porostu se světelné záření více rozptyluje, k listům se dostává jen malá část plného světelného záření, čočkovité epidermální buňky jsou tak schopny zachytit více dopadajícího rozptýleného záření (Smith a kol. 1989).



Obr. 4 Část příčného řezu listem žita setého (*Secale cereale*) zachycující buňky adaxiální epidermis. (Převzato od Pazourka a Votrubové 1997.)

Martin a kol. (1989) však prokázali, že čočkovité buňky epidermis mají svou funkci i u listů rostoucích při vysoké ozáření. Z listů vojtěšky seté (*Medicago sativa*) izolovali vrchní pokožkovou vrstvu a sledovali průchod přímých světelných paprsků buňkami. Světelné paprsky směřovaly pod úroveň epidermální vrstvy. Buňky však během 15 – 30 sekund rychle ztrácely konvexní tvar a tím se jejich funkce eliminovala. Proto bylo nutné potvrdit jejich hypotézu dalšími metodami. Martin a kol. zkonstruovali diagramy, které ukazovaly cestu paralelních světlených paprsků dopadajících na a procházejících každou pokožkovou buňkou (Obr. 5).



Obr. 5 Diagramy znázorňující cestu světelných paprsků buňkami adaxiální epidermis vojtěšky (*Medicago sativa*). A. Světelné paprsky dopadají na povrch buněk kolmo. B. Světelné paprsky dopadají na povrch buněk v úhlu 45°. Délka úsečky = 25 μm. (Převzato z Martin a kol. 1989.)

Pokud byl úhel dopadu 90°, bylo ohnisko umístěno 30 – 50 μm pod pokožkou, tedy v palisádovém parenchymu. Při úhlu dopadu 45° se zvýšil průměr ohniska a jeho pozice se uvnitř palisád laterálně posunula. Cesty jednotlivých paprsků byly počítány s indexem lomu 1,425 pro buněčnou stěnu (Gausman a kol. 1974) a s indexem lomu 1,36 pro cytoplazmu a vakuoly (Charney a Brackett 1961). Odraz a rozptyl světla byly přitom zanedbány. Ke konečnému potvrzení faktu, že se světelné záření po průchodu epidermálními buňkami koncentruje do palisádové vrstvy mezofylu, využili autoři přímé měření světelného záření uvnitř palisádových buněk pomocí světlovodů. Zjistili, že se světelné záření v listu koncentruje 55 μm pod pokožkou, což přibližně odpovídá odhadu získanému z diagramů.

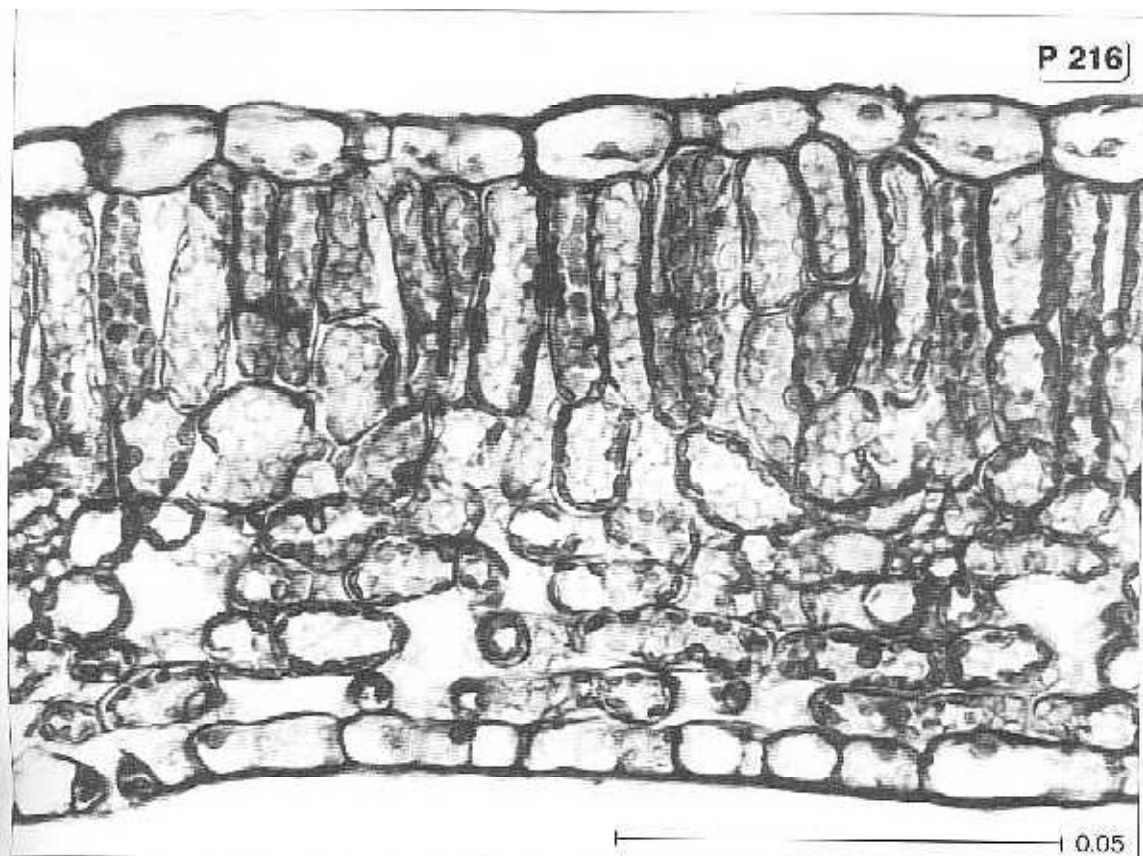
Epidermální buňky čočkovitého tvaru jsou významné i u listů rostoucích při vysoké ozářenosti. Pokožkové buňky lámou paprsky světelného záření, čímž prodlužují jejich cestu do listového mezofylu a zvyšuje se pravděpodobnost, že se fotony světelného záření dostanou přímo do fotosyntetizujícího aparátu uvnitř buněk listového mezofylu (Vogelmann a kol. 1996b).

I buněčné stěny spodní epidermis poskytují listu plochu, která odráží fotony záření, zadržuje je uvnitř listu, takže dochází ke snížení transmitance (Lin a Ehleringer 1983,

Smith 1981, Woolley 1971). Studie prokázaly, že při odstranění abaxiální vrstvy epidermis se zvýší propustnost a sníží absorpce světelného záření listovým mezofylem.

2.2 Průnik světelného záření listovým mezofylem

Struktura listového mezofylu má také zásadní vliv na distribuci světelného záření uvnitř listu a tudíž na jeho fotosyntetickou aktivitu (Vogelmann 1993, Vogelmann a kol. 1996a). Palisádový parenchym u bifaciálních listů bývá zvlášť dobře vyvinut u rostlin rostoucích při vysoké ozářenosti, je vícevrstevný, a soustava mezibuněčných prostor se považuje za jakýsi soubor světlovodných kanálů, které spolu s mnohonásobným odrazem fotonů na buněčných stěnách usnadňují pronikání světelného záření do spodnějších vrstev listového mezofyl (tzv. ping-pong efekt).



Obr. 6 Příčný řez listem kuklíku městského (*Geum urbanum*), který představuje typický bifaciální list s mezofylem rozlišeným na palisádový a houbový parenchym. (Převzato od Pazourka a Votrubové 1997.)

K podobnému závěru dospěli i autoři, kteří měřili světelné gradienty v listech, jejichž mezofyl se skládal z palisádového a houbového parenchymu, a v listech, které měly pouze houbový parenchym (Terashima 1989, Vogelmann a Martin 1993). Vliv palisádového parenchymu je ovšem jiný, je-li pronikající světlo rozptýlené či přímé. Pokud se do palisádového parenchymu dostává rozptýlené světlo, vnitřní světelné gradienty jsou strmější než při dopadu přímého světla (Vogelmann a Martin 1993). Jestliže v listu palisádový parenchym chybí, nachází se zde pouze houbový parenchym, světelné gradienty jsou bez ohledu na kvalitu dopadajícího záření podobné. Ukazuje se tedy, že palisádový parenchym usnadňuje spíše průnik přímého světla.

Světelné záření, které projde palisádovou vrstvou, se dostává k houbovému parenchymu, který se skládá z buněk nepravidelného tvaru a obsahuje mnoho mezibuněčných prostor. Buněčné stěny buněk houbového parenchymu fungují jako zrcadlo a přicházející světelné záření se zde odráží a rozptyluje (Terashima a Saeki 1983, Knapp a kol. 1988). Fotony světelného záření tedy hned neopouští list, ale velká část se vrací do palisádového parenchymu, čímž se zvyšuje šance jejich využití pro fotosyntézu. Rozptyl světelného záření napomáhá šíření fotonů i v samotném houbovém mezofylu (DeLucia a kol. 1996). Mezibuněčné prostory slouží jako odrazová plocha díky velkému rozdílu mezi indexem lomu buněk mezofylu a indexem lomu vzduchu. Vzduch tvoří až 40 % objemu listu, vzniká tedy mnoho „zrcadel“ k odrazu a cesta fotonu listem je delší, dochází k mnohonásobným odrazům (Vogelmann 1993). Uvnitř listu je tak mnohem větší hustota fotonů (třikrát až čtyřikrát), než jaká je vně listu, foton zůstává v listu delší dobu (Seyfried a Fukshansky 1983, Vogelmann 1993).

2.3 Adaptace na změnu světelných podmínek prostředí

Dostupnost světelného záření v prostředí se mění, pro rostliny je nezbytné se přizpůsobovat aktuálním podmínkám. U rostlin se diferencovaly dva typy listů – slunné a stinné listy. Slunné listy mají vyšší fotosyntetickou kapacitu (rychlost čisté fotosyntézy) a obsah dusíku a jsou tlustší než stinné listy (Björkman 1981, Murchie a Horton 1997).

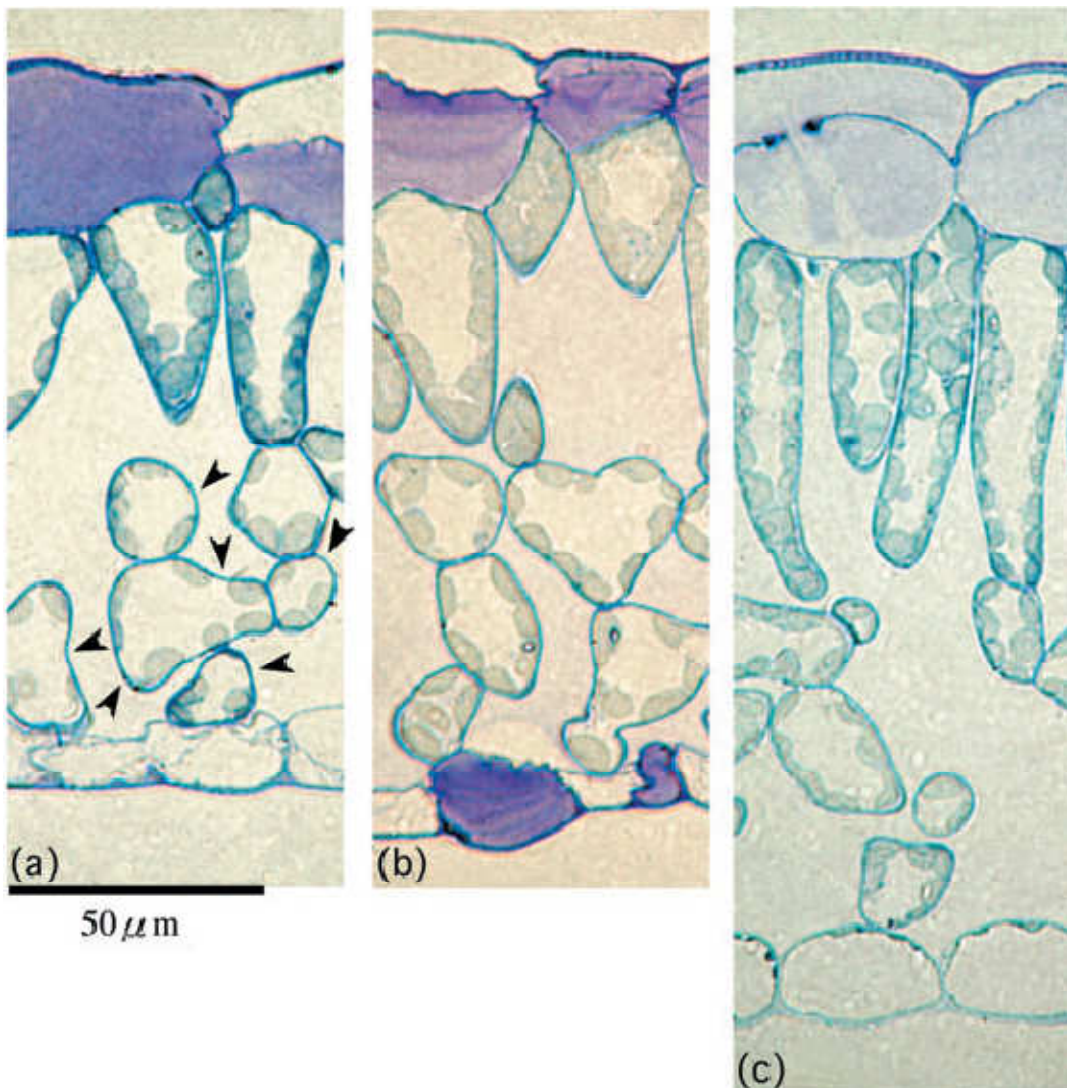
Vysoká fotosyntetická kapacita slunných listů je umožněna právě strukturou jejich mezofylu (Terashima a kol. 2001) a vyšším obsahem dusíku v enzymech (Boardman 1977, Björkman 1981, von Caemmerer a Farquhar 1981). Jestliže jsou všechny fotosyntetické enzymy obsaženy v chloroplastech, rostliny potřebují pro zvýšení fotosyntetické kapacity více chloroplastů v mezofylových buňkách. Difúze oxidu uhličitého tekutou fází je pomalá, chloroplasty jsou tedy umístěny blízko buněčných stěn. Pokud by se pouze zvýšil počet chloroplastů bez zvětšení tloušťky mezofylové vrstvy, do chloroplastů by se nedostávalo dostatečné množství oxidu uhličitého a rychlost fotosyntézy by se nezvýšila.

Zvýšení fotosyntetické kapacity listu však nemusí vždy provázet zvětšení tloušťky mezofylové vrstvy. Tloušťka listu je dána ozářeností během ontogeneze listu, k malým změnám dochází i po jeho plném rozvinutí (Milthorpe a Newton 1963, Wilson 1966, Verbelen a De Greef 1979, Sims a Pearcy 1992). Jsou-li listy vystaveny vysoké ozářenosti až po úplném rozvinutí, jejich fotosyntetická kapacita se zvýší (Jurik, Chabot a Chabot 1979, Turnbull a kol. 1993, Pearcy a Sims 1994, Yamashita a kol. 2000), pravděpodobně však nedosáhne takových hodnot, jako kdyby se list při vysoké ozářenosti vyvíjel (Frak a kol. 2001). Oguchi, Hirosaka a Hirose (2003) zkoumali mechanismus zvýšení fotosyntetické kapacity u merlíku bílého (*Chenopodium album*), který přemístili z prostředí s nízkou ozářeností do prostředí s vysokou ozářeností a pozorovali anatomické a fyziologické změny. Předpokládali, že fotosyntetická kapacita je dána množstvím enzymu Rubisco (ribulóza-1,5-bisfosfátkarboxyláza/oxygenáza) v chloroplastech (Björkman 1968, 1981) a vyslovili hypotézu, že zvýšení fotosyntetické kapacity v důsledku vysoké ozářenosti je způsobeno zvýšením aktivity enzymu Rubisco, zvýšením koncentrace tohoto enzymu v chloroplastech, zvýšením počtu chloroplastů, zvýšením objemu chloroplastů nebo kombinací uvedených možností.

Oguchi, Hikosaka a Hirose zjistili, že při přenesení rostliny z prostředí s nízkou ozářeností do prostředí s vysokou ozářeností nedošlo se nezvýšil počet chloroplastů ani jejich tloušťka, nezvýšila se koncentrace Rubisca, nezvětšil se povrch mezofylových buněk, i když tloušťka vrstvy mezofylu narostla.

Oguchi, Hikosaka a Hirose (2003) prokázali zvýšení fotosyntetické kapacity po přenesení rostliny vyrostlé při nízké ozářenosti do prostředí s vysokou ozářeností. Došli k závěru, že k navýšení došlo díky volnému prostoru podél buněčných stěn

buněk mezofylu, což umožnilo chloroplastům zvětšit velikost povrchu pro kontakt s mezibuněčnými prostory (Obr. 7). Chloroplasty zvětšily svůj objem a zaplnily volný prostor. Zvýšená fotosyntetická kapacita takového listu však nedosáhla hodnot kapacity listu, který při vysoké ozáření už vyrostl. Fotosyntetickou kapacitu listu limituje jeho tloušťka, závisí na ní velikost prostoru pro rozmístění chloroplastů.



Obr. 7 Příčné řezy dospělými listy vyrostlými za nízké (a) vysoké nebo (b) ozáření a příčný řez listem přeneseným z oblasti nízké ozáření do vysoké (c). Zvětšení: 400x. Šipky (obr. a) ukazují volný prostor pro chloroplasty. (Převzato z Oguchi a kol. 2005.)

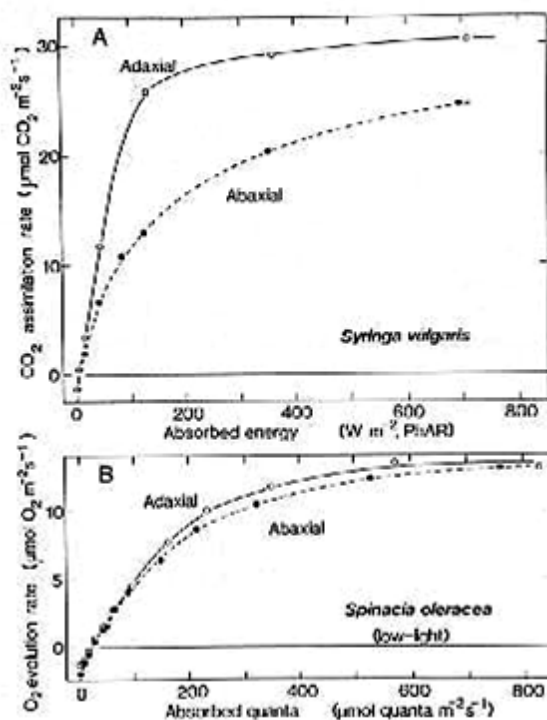
Některé rostliny však při vyšší ozáření svou fotosyntetickou kapacitu nezvýší. Oguchi, Hikosaka a Hirose (2005) přišli s hypotézou, že takové rostliny

nemají dostatek volného prostoru podél buněčné stěny uvnitř buněk, který by mohl být při zvýšení ozáření zaplněn chloroplasty. Na druhou stranu některé druhy rostlin mají tlusté listy s dostatkem prostoru pro chloroplasty, i když vyrostou při nízké ozáření. Při porovnání aklimatizace na vyšší ozáření tří druhů stromů (*Betula ermanii*, *Acer rufileve*, *Fagus crenata*) se získané údaje výrazně liší (Oguchi, Hikosaka a Hirose 2005). Existují důkazy, že s neschopností adaptace listů některých druhů rostlin na nové světelné podmínky, má co dělat složení buněčných stěn mezofylových buněk (Cassab a Varner 1988). Buněčné stěny po dozrání ztratí svou pružnost, jejich komponenty se vážou na hromadí se glykoproteiny bohaté na hydroxyprolin (Mohr a Schopfer 1992). Tyto změny ve struktuře buněčné stěny zajistí buňce mechanickou odolnost a ochranu vůči útokům patogenů (Keller 1993, Sommer-Knudsen, Bacic a Clarke 1998). Malá schopnost adaptace na měnící se světelné podmínky tedy není nutně nevýhodou, takové druhy rostlin mohou být odolnější vůči nepříznivým světelným podmínkám, herbivorům a patogenům.

Různé vytvářené modely klimatických změn předpovídají do budoucna zvýšení míry rozptýleného světla vzhledem ke zvýšení výparu vody do atmosféry a následnému zvýšení oblačnosti (Pounds a Puschedorf 2004, Feddema a kol. 2005, Schiermeier 2006). Takové změny budou mít nepochybně vliv na fotosyntetické procesy rostlin a důsledku toho např. i na druhové složení rostlin.

2.4 Světelná křivka fotosyntézy

Obecně se závislost rychlosti fotosyntézy na zvyšující se ozáření vyjadřuje jako tzv. světelná křivka fotosyntézy (Obr. 8), ze které můžeme získat, odečíst mnoho důležitých parametrů jako rychlost temnotního dýchání, světelný kompenzační bod, kdy fotosyntéza se rovná dýchání, fotosyntetickou účinnost z lineární části světelné křivky. Ze světelné křivky fotosyntézy zjistíme, kdy rychlost čisté fotosyntézy při zvýšení ozáření ještě stoupá a kdy už je světelným zářením nasycená a další zvyšování ozáření už fotosyntézu nezvýší, naopak se může začít projevovat fotoinhibice (snížení fotosyntézy příliš vysokou ozáření, která vede až k poškození fotosyntetického aparátu). Změření světelné křivky fotosyntézy je základním experimentem, který charakterizuje daný rostlinný pokusný materiál.



Obř. 8 Světelná křivka fotosyntézy pro list osvětlený z vrchní (adaxiální) nebo spodní (abaxiální) strany. A, křivka pro list *Syringa vulgaris* L. s měřením asimilace CO₂. B, křivka pro list *Spinacia oleracea* L. rostoucí při nízké ozáření s měřením uvolněného kyslíku. (A – převzato z Oya a Laisk 1976, B – převzato z Terashima 1989.)

3. List a CO₂

Oxid uhličitý (CO₂) je základní substrát pro fotosyntetickou asimilaci uhlíku. Rostlina ho přijímá z okolního prostředí, také ho však uvolňuje při respiraci a fotorespiraci. Tento CO₂ uvolněný rostlinou může být zase asimilován, záleží na aktuálních podmínkách prostředí a fyziologickém stavu rostliny. Pro rostliny je však nejpodstatnější příjem oxidu uhličitého z okolního prostředí, kde je však jeho koncentrace relativně nízká.

3.1 Transport CO₂ do listu

Aby se oxid uhličitý dostal z atmosféry až k fotosyntetickému aparátu v chloroplastech, musí projít řadou překážek. CO₂ je ve vzduchu rozptýlen rovnoměrně díky proudění. Listy představují pro proudící vzduch překážku. Na povrchu listu je různě silná hraniční vrstva vzduchu (záleží na struktuře listu, počtu trichomů apod.) V této vrstvě dochází k přenosu plynného CO₂ do listu, děje se tak difúzí. Oxid uhličitý tedy proniká do listu samovolně podle koncentračního spádu. Transport plynného CO₂ je dán délkou difúzní dráhy l , rozdílem gradientů koncentrací CO₂ (na začátku a na konci dráhy) Δc a difúzním koeficientem D .

$$F = \frac{D\Delta c}{l}.$$

Odpor difúzní dráhy r je roven poměru difúzní délky l a difúzního koeficientu D , můžeme tedy odvodit, že platí:

$$r = \frac{\Delta c}{F} \text{ (První Fickův zákon)}$$

V tomto případě je r odporem hraniční vrstvy (Čatský, Tichá 1981). Pomocí tohoto zákona lze jednoduchým odvozením vypočítat i tloušťku hraniční vrstvy, která bývá u rostlin mírného pásu až 1 mm.

Při přenosu CO₂ průduchem musí molekuly plynu překonávat stomatární odpor. Průduchy hrají důležitou roli při udržování vodní bilance listu, na pohyby průduchů má vliv současně působení vodního potenciálu i koncentrace CO₂ v mezibuněčných prostorách. Stomatární odpor je velmi variabilní. Pokud je list dostatečně hydratován, je při vysoké ozářenosti průduch plně otevřen. Molekuly CO₂ pak procházejí průduchem opět molekulární difúzí podle prvního Fickova zákona. Tok CO₂ není úměrný ploše štěrbin průduchů, ale jejich celkovému průměru nebo celkovému obvodu. Profily koncentrace tvoří v blízkosti konců trubice štěrbin jakýsi vějíř, čímž se prodlužuje efektivní difúzní délka o tzv. okrajovou korekci, která je úměrná obvodu štěrbin (Nobel 1974). Tuto okrajovou korekci lze vyjádřit pomocí Stephanova zákona, pro celkový stomatární odpor r_s tedy platí:

$$r_s = \frac{l + \left(\frac{\pi d}{8}\right)}{DA_s},$$

kde d je průměr štěrbin, A_s je podíl plochy štěrbin z celkové plochy listu A ($A = 1$) a $\pi d/8$ je okrajová korekce (Campbell 1977). Abychom dostali celkový stomatární odpor, musíme korigovat efektivní délku i pro vnitřní okraj štěrbin. Předpokládáme-li nulové proudění vzduchu, platí (Slavík 1974):

$$r_s = \frac{l + \left(\frac{\pi d}{4}\right)}{DA_s}.$$

Takto můžeme stomatární odpor vyjádřit jen přibližně, pro stanovení aktuálního stomatárního odporu bylo navrženo mnoho vzorců, všechny však vycházejí z Fickova zákona a výše uvedených rovnic (Parlange a Waggoner 1970).

Odpor při přenosu CO₂ v intercelulárách se děje také difúzí. Když molekula oxidu uhličitého dosáhne stěny mezofylové buňky, rozpustí se v pórech v buněčné stěně a CO₂ je transportován v kapalně fázi ve formě molekulární či ve formě bikarbonátové. Při tomto přenosu hraje roli i pohyb cytosolu či chloroplastů, při výpočtech se však toto zanedbává. Intracelulární odpor se obvykle stanovuje z rychlosti příjmu CO₂ listem a z koncentrace CO₂ v okolní atmosféře. Přitom je třeba vzít v úvahu také CO₂ uvolněný při fotorespiraci a dýchání.

Při přenosu CO₂ k chloroplastům musí molekuly nejprve překonat odpor buněčné stěny, který lze podle 1. Fickova zákona vyjádřit vztahem:

$$r_{cw} = \frac{l_{cw}}{DA_i\beta},$$

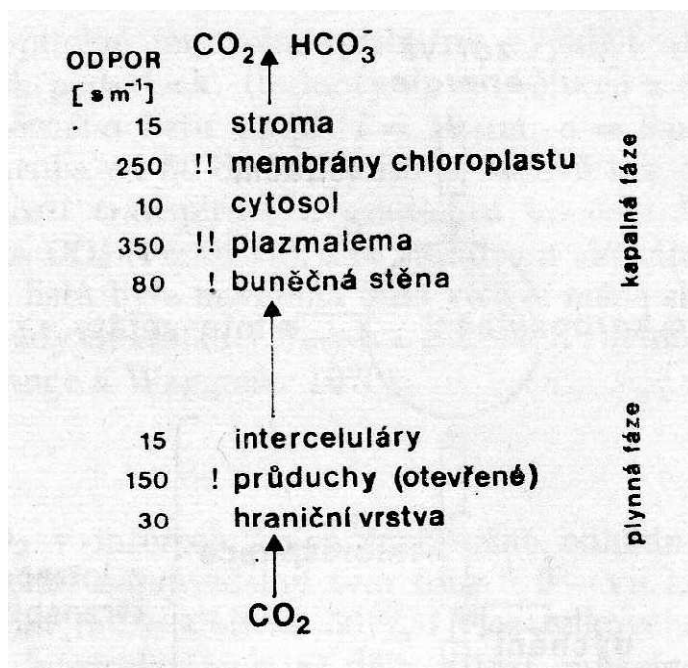
kde r_{cw} je odpor buněčné stěny, l_{cw} je tloušťka buněčné stěny A_i je koeficient udávající kolikrát je vnitřní povrch listu větší než jeho plocha, D je difúzní koeficient a β je koeficient rozpustnosti CO₂ ve vodě.

Přenos přes plazmalemu je složitější. Odpor pro přenos hydrogenuhlíčanových iontů je zde mnohem větší než odpor pro přenos CO₂, proto je oxid uhličitý přes plazmalemu transportován jako molekula CO₂, ne jako ion. Přenos se řídí zákonitostmi transportu přes membránu.

Chloroplasty jsou umístěny v tenké vrstvě nástěnného cytosolu. Odpor pro přenos v cytosolu je poměrně malý, difúzní koeficient cytosolu se blíží hodnotě D pro vodu.

Přenos přes membránu chloroplastu je podobný přenosu přes plazmalemu a přenos ve stromatu probíhá podobně jako v cytosolu.

Cestu CO₂ do listu takto poprvé popsal Gaastra (1959). Následující schéma vyjadřuje velikosti odporů, které musí CO₂ překonávat (Obr. 9).

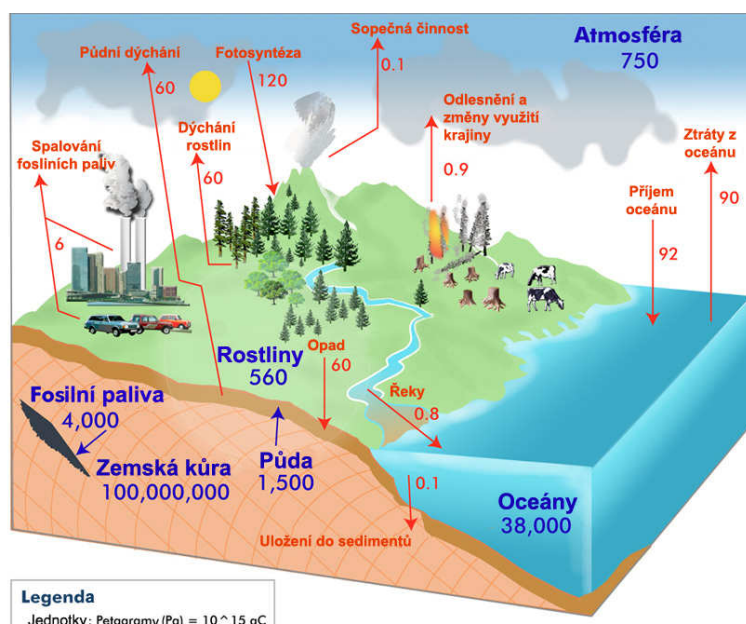


Obr. 9 Příklad velikosti odporů pro přenos CO₂ na jednotlivých strukturách buňky a listu. Vykřičníky značí významnost jednotlivých odporů pro limitaci transportu (!! velmi významný, ! významný). (Převzato od Čatského a Tiché 1981.)

4. Závěr

Fotosyntéza je souborem složitých biochemických dějů, který probíhá ve fotosyntetické struktuře, v našem případě v listu vyšší rostliny. List je hlavní fotosyntetický orgán vyšší rostliny, který je výborně přizpůsoben k vykonávání fotosyntetické činnosti. Je zřejmé, že strukturální uzpůsobení listu podmiňuje efektivní průběh fotosyntetických jevů, kdy umožňuje kompartmentaci různých fyziologických procesů, např. procesy probíhající v membránách chloroplastu či v jeho stromatu apod.

V současné době se stále více hovoří o globálních klimatických změnách a jejich souvislosti s obsahem oxidu uhličitého v atmosféře. Obsah oxidu uhličitého v atmosféře je podmíněn celkovým koloběhem uhlíku, kdy atmosféra je jeden ze zásobníků uhlíku. Na pevninách jsou nejdůležitějším zásobníkem rostliny – jejich biomasa.



Obr. 10 Globální koloběh uhlíku a postavení fotosyntézy v něm. (Převzato z projektu GLOBE, www.globe.gov.)

Fotosyntéza je tedy jedním z nejdůležitějších přírodních procesů na Zemi, neboť během něj je fixována energie slunečního záření a pohlcován oxid uhličitý. CO_2 je zabudováván do organických sloučenin a absorbovaná energie světelného záření je přeměněna na energii chemických vazeb v těchto látkách. Takto vznikající rostlinná biomasa je hlavním zásobníkem uhlíku v terestriálních ekosystémech, fotosyntéza je významným procesem v koloběhu uhlíku (Obr. 10). Vzhledem k závislosti lidské civilizace na rostlinách je třeba věnovat studiu fotosyntézy nadále velkou pozornost a tuto znalost co nejvíce přenést i během vzdělávacího procesu.

5. Seznam použité literatury

- Björkman O.:** Carboxydismutase activity in shade-adapted and sun-adapted species of higher plants. – *Physiologia Plantarum* 21: 1 – 10, 1968.
- Björkman O.:** Response to different quantum flux densities – In: *Physiological Plant Ecology I. Response to the Physical Environment*, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series 12A. Pp. 57 – 107. Springer-Verlag, Berlin 1981.
- Boardman N. K.:** Comparative photosynthesis of sun and shade plants. – *Annual Review of Plant Physiology* 28: 355 -377, 1977.
- Bone R. A., Lee D. W., Norman J. M.:** Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain-forest shade plants. – *Applied Optics* 24: 1408 – 1412, 1985.
- von Caemmerer S., Farquhar G. D.:** Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. – *Planta* 153, 376 – 387, 1981.
- Campbell G. S.:** *An introduction to environmental biophysics*, Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 1977.
- Cassab G. I., Varner J. E.:** Cell-wall proteins. – *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39: 321–353, 1988.
- Cowan I.:** The interception and absorption of radiation in plant stands. – *Journal of Applied Ecology* 5: 367–379, 1968.
- Čatský J., Tichá I.:** Transport a cesty oxidu uhličitého ve fotosyntetizujícím listu – *Biologické listy* 46: 1 – 26, 1981.
- DeLucia E. H., Nelson K., Vogelmann T. C., Smith W. K.:** Contribution of internal reflectance to light absorption and photosynthesis of shade leaves. – *Plant, Cell and Environment* 19: 159 – 170, 1996.
- Frak E., Le Roux X., Millard P., Dreyer E., Jaouen G., Saint-Joanis B., Wendler R.:** Changes in total leaf nitrogen and partitioning, of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. – *Plant, Cell and Environment* 24: 1279 – 1288, 2001.
- Feddema J., Oleson K., Bonan G., Mearns L., Buja L., Meehl G., Washington W.:** The importance of land cover change in simulating future climates. – *Science* 310: 1674 – 1678, 2005.
- Gaastra P.:** Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. – *Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen* 59: 1 – 68, 1959.

- Gausman H. W., Allen W. A., Escobar D. E.:** Refractive index of plant cell walls. – Applied Optics 13: 109 – 111, 1974.
- Haberlandt G.:** Physiological plant anatomy, (4. Ed.). Pp. 613 – 630. MacMillan and Co., Ltd London 1914.
- Charney E., Brackett F. S.:** The spectral dependence of scattering from spherical alga and it's implications for the state of organization of the light-accepting pigments. – Archives of Biochemistry and Biophysics 92: 1 – 12, 1961.
- Jurik T. B., Chabot J. W., Chabot B. F.:** Ontogeny of photosynthetic performance in *Fragaria virginiana* under changing light regimes. – Plant Physiology 63: 542 – 547, 1979.
- Keller B.:** Structural cell-wall proteins. – Plant Physiology 101: 1127–1130, 1993.
- Knapp A. K., Vogelmann T. C., McClean T. M.:** Light and chlorophyll gradients within *Cucurbita* cotyledons. – Plant, Cell and Environment 11: 257 – 263, 1988.
- Lee D. W.:** Unusual strategies of light absorption in rain-forest herbs. – In: On the Economy of Plant Form and Function (Givinish, T. J. ed.). Pp. 105 – 126. Cambridge University Press, Cambridge 1986.
- Lin Z. F., Ehleringer J.:** Epidermis effects on spectral properties of leaves of four herbaceous species. – Physiologia Plantarum 59: 91- 94, 1983.
- Martin G., Vogelmann T. C., Josserand S.:** Epidermal focussing and the light microenvironment within leaves in *Medicago sativa*. – Physiologia Plantarum 76: 485 – 492, 1989.
- Milthorpe F. L., Newton P.:** Studies on the expansion of the leaf surface. III. The influence of radiation on cell division and leaf expansion. – Journal of Experimental Botany 14: 483 – 495, 1963.
- Mohr H., Schopfer P.:** Pflanzenphysiologie, 4. ed. – Springer-Verlag. Berlin, 1992.
- Murchie E. H., Horton P.:** Acclimation od photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. – Plant, Cell and Environment 20: 438 – 448, 1997.
- Nátr. L.:** Fotosyntéza. In: Procházka S., Macháčková I., Krekule J., Šebánek J., eds.: Fyziologie rostlin. Academia, Praha. 1998.
- Navrátil M., Špunda V., Marková I., Janouš D.:** Spectral composition of photosynthetically active radiation penetrating into a Norway spruce canopy: the opposite dynamics of the blue/red spectral ratio during clear and overcast days. – Trees 21: 311–320, 2007.
- Nobel P. S.:** Introduction to biophysical plant physiology – W. H. Freeman and Co., San Francisco 1974.

- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T.:** Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? – *Plant, Cell and Environment* 26: 505–512, 2003.
- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T.:** Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. – *Plant, Cell and Environment* 28: 916 – 927, 2005.
- Oya V., Laisk A.:** Adaptation of the photosynthetic apparatus to the profile of light in the leaf – *Fiziol Rast* 23: 445 – 451 (*Sov. Plant. Physiol.* 23: 381 – 386), 1976.
- Parlange J.-Y., Waggoner P. E.:** *Plant Physiology* 46: 337, 1970.
- Pavlová L.:** *Fyziologie rostlin*, Karolinum, Praha 2006.
- Pazourek J., Votrubová O.:** *Atlas of Plant Anatomy*, PERES Publishers, Praha 1997.
- Pearcy R. W., Sims D. A.:** Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the wholeplant. – In: *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above and Below Ground*. Pp. 145 – 174. Academic Press, San Diego 1994.
- Poulson M. E., Vogelmann T. C.:** Epidermal focussing and effects upon photosynthetic light-harvesting in leaves of *Oxalis*. – *Plant, Cell and Environment* 13: 803 – 811, 1990.
- Pounds J., Puschendorf R.:** Ecology: slouided futures. – *Nature* 427: 107 – 109, 2004.
- Procházka S., Macháčková I., Krekule J., Šebánek J.:** *Fyziologie rostlin*. Academia, Praha. 1998.
- Seyfried M., Fukshansky L.:** Light gradients in plant tissue. – *Applied Optics* 22: 1402 – 1408, 1983.
- Schiermeier Q.:** Oceans cool off in hottest years. – *Nature* 442: 854 – 855, 2006.
- Sims D. A., Pearcy R. W.:** 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, 1992.
- Slavík B.:** *Methods of studying plant water relations* – Academia, Praha, 1974.
- Smith W. K.:** Temperature and water relation patterns in subalpine understory plants. – *Oecologia* 48: 353 – 359, 1981.
- Smith W. K., Knapp A. K., Reiners W. A.:** Penumbral effects on sunlight penetration in plant communities. – *Ecology* 70: 1603 – 1609, 1989.
- Sommer-Knudsen J., Bacic A., Clarke A. E.:** Hydroxyproline-rich plant glycoproteins. – *Phytochemistry* 47: 483–497, 1998.
- Taiz L., Zeiger E.:** *Plant Physiology* (4. ed.), Sinauer Associates, Inc. Sunderland, USA, 2006.

- Terashima I.:** Productive structure of a leaf. – Briggs WR, ed. Photosynthesis, New York: Alan R. Liss: 207 – 226, 1989.
- Terashima I., Miyazawa S. I., Hanba Y. T.:** Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. – Journal of Plant Research 114: 93 – 105, 2001.
- Terashima I., Saeki T.:** Light environment within a leaf. I. Optical properties of parademal sections of *Camellia* leaves with special reference to differences in the optical properties of palisade and spongy tissues. – Plant, Cell and Environment 24: 1493 – 1501, 1983.
- Turnbull M. H., Doley D., Yates D. J.:** The dynamics of photosynthetic acclimation to changes in light quantity and quality in three Australian rainforest tree species. – Oecologia 94: 218 – 228, 1993.
- Verbelen J. P., De Greef J. A.:** Leaf development of *Phaseolus vulgaris* L. in light and darkness. – American Journal of Botany 66: 970 – 976, 1979.
- Vogelmann T. C.:** Plant tissue optics. – Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 44: 231 – 251, 1993.
- Vogelmann T. C., Martin G.:** The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. – Plant, Cell and Environment 16: 65 – 72, 1993.
- Vogelmann T. C., Nishio J. N., Smith W. K.:** Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. – Trends in Plant Science 1: 65 – 71, 1996a.
- Vogelmann T. C., Bornman J. F., Yates D. J.:** Focusing of light by leaf epidermal cells. – Physiologia Plantarum 98: 48 – 56, 1996b.
- Votrubová O.:** Anatomie rostlin, Karolinum, Praha 2001.
- Wilson G. L.:** Studies on the expansion of the leaf surface. V. Cell division and expansion in a developing leaf as influenced by light and upper leaves. – Journal of Experimental Botany 17: 440 – 451, 1966.
- Woolley J. T.:** Reflectance and transmittance of light by leaves. – Plant Physiology 47: 656 – 662, 1971.
- Yamashita N., Ishida A., Kushima H., Tanaka N.:** Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. – Oecologia 125: 412 – 419, 2000.