

**PŘÍJEM A VYUŽITÍ MINERÁLNÍCH ŽIVIN V PODMÍNKÁCH ZVYŠUJÍCÍ SE
KONCENTRACE CO₂**
THE UPTAKE AND ASSIMILATION OF MINERAL NUTRIENTS UNDER
ELEVATED CO₂ CONCENTRATION

Nátr L.

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, Katedra fyziologie rostlin,
Viničná 5, 128 44 Praha 2, Česká republika, e-mail: natr@natur.cuni.cz

Abstract

Mineral nutrient uptake and assimilation under enhanced CO₂ concentration.

This contribution reviews the importance of both plant mineral nutrition and photosynthesis as influenced by enhanced atmospheric CO₂ concentration. The interdependence among mineral nutrition, photosynthesis, respiration and growth is briefly summarized. Special attention is paid to the manifold direct and indirect effects of CO₂ concentration changes on the rate of photosynthesis, rate of photorespiration, stomata conductance and respiration. Potential measures of crop management under future climate conditions include selection of suitable genotypes, adequate mineral nutrient supply and crop management.

Minerální výživa a fotosyntéza rostlin

Z historických důvodů je výživa rostlin tradičně členěna na

- (1) fotosyntézu, kdy „minerální“ a energeticky chudý oxid uhličitý je nadzemními orgány rostlin s využitím energie slunečního záření zabudován do organických, energeticky velmi bohatých sloučenin, a
- (2) minerální výživu, která zahrnuje příjem anorganických iontů převážně kořeny z půdy a jejich zapojení, asimilaci, do metabolismu všech buněk rostliny.

Propojení a vzájemná závislost a podmíněnost procesů obou uvedených skupin je zcela nesporná a lze ji dokumentovat jak obecnými schématy rostlinného metabolismu (Taiz a Zeiger, 2006) tak i mnoha experimentálními poznatky (Romanova, 2005; Tuba, 2005).

Vztah mezi minerální výživou, fotosyntézou, dýcháním a růstem

V semenech nebo plodech má většina druhů rostlin dostatečné zásoby minerálních živin i organických látek pro zajištění počátečního růstu. Živé embryo také vykazuje alespoň minimální dýchání. Přijetím vody z vnějšího prostředí s vhodnou teplotou indukuje vlastní růst, který je charakterizován zvýšenou rychlostí dýchání. Po vytvoření prvních kořenů i asimilačních orgánů začíná skutečný růst rostliny charakterizovaný nevratným zvyšováním hmotnosti sušiny. Přitom prakticky až do dospělosti je růst spoluurčován naznačenými fyziologickými procesy. Jejich vzájemnou podmíněnost lze stručně charakterizovat takto:

- (1) Fotosyntetická asimilace atmosférického oxidu uhličitého a tvorba organických látek vyžaduje řadu struktur i procesů, jejichž nenahraditelnou složkou jsou četné minerální živiny. Jejich dostupnost pro rostlinu tedy může podpořit nebo naopak inhibovat rychlost fotosyntézy.
- (2) Příjem minerálních živin je ve většině případů proces vyžadující dostupnou energii. Tuto poskytují produkty fotosyntézy transportované z listů do kořenů. Následné zabudování přijatých anorganických iontů vyžaduje jak příslušné uhlíkové skelety (molekuly), tak další metabolickou energii. Z toho vyplývá, že jak příjem tak i asimilace živin je spolurčena rychlostí fotosyntézy.

- (3) Dýchání je obvykle považováno za soubor procesů, které v rostlině zpřístupňují energii ve formě ATP a redukční ekvivalenty (NADH). Ovšem kromě toho vznikají během dýchání četné meziprodukty, které jsou základem pro syntézu nespočetných molekul potřebných jak pro fotosyntézu tak i pro příjem minerálních živin.

Růst je tedy podmíněn nejen rychlostí fotosyntézy, příjmu živin a dýchání, ale také jejich vzájemnou koordinací.

Změny atmosférické koncentrace CO₂

V průběhu řady statisíců let se koncentrace v atmosféře Země pohybovala mezi 180 a 280 ppm. Teprve od 19. století začala výrazně stoupat, takže v současnosti dosahuje téměř 390 ppm. Přitom roční zvýšení kolísá kolem 1,5 ppm.

Atmosférický CO₂ je jedním ze skleníkových plynů, takže zvyšování jeho koncentrace zvyšuje také účinky skleníkového efektu, a tím i klima naší planety (Nátr, 2006). Kromě toho však výrazně ovlivňuje fyziologické procesy rostlin, a to především

- (1) rychlost fotosyntézy (viz níže),
- (2) rychlost fotorespirace, což se projevuje dalším zvýšením rychlosti fotosyntézy a omezením ztrát organických látek rostliny,
- (3) otevřenost průduchů s mnoha následnými změnami nejen v rychlosti fotosyntézy a transpirace, ale také teploty listů aj.
- (4) rychlost dýchání, i když dosavadní výsledky zde nejsou jednoznačné,
- (5) další procesy, které zatím nejsou známy. Toto neurčité vyjádření se odvozuje z některých experimentálních výsledků, které se nepodařilo spolehlivě vysvětlit výše uvedenými čtyřmi vlivy.

Oxid uhličitý a fotosyntéza

Základní surovinou pro fotosyntézu je atmosférický CO₂. Změny této hlavní suroviny fotosyntetických procesů spolurozhodují o rychlosti fotosyntézy a při jeho nedostatku mohou fotosyntézu doslova zastavit. Pro lepší pochopení funkcí CO₂ v rostlinách je vhodné rozdělit jeho funkci na

- (1) substrátovou, kdy CO₂ je využíván doslova jako surovina nezbytná pro fotosyntetickou produkci a tvorbu rostlinné biomasy, a
- (2) signální, kdy CO₂ „informuje“ o své dostupnosti rostlinu, která následně reguluje otevřenost svých průduchů: při zvýšené koncentraci CO₂ se průduchy přivírají, protože takto je fotosyntéza dostatečně zásobena touto surovinou i při menší vodivosti průduchů a navíc rostlina omezí výdej vody (transpiraci). Jistou nevýhodou takové situace je zvýšená teplota listů a případně celé nadzemní části rostliny.

S určitým zjednodušením lze změny fotosyntetických struktur a funkcí vyvolaných změnami koncentrace CO₂ shrnout (Nátr, 2000; Liberloo, 2007):

Při zvýšení koncentrace CO₂

- (1) Rychlost fotosyntézy se zvyšuje.
To znamená, že rostlina vytváří větší množství biomasy. Její alokace do listů nebo kořenů závisí především na minerální výživě. Při dostatku živin, především dusíku, je většina nadprodukce asimilátů alokována do prýtu. Tím se zvyšuje velikost asimilačního aparátu rostliny a zesiluje se pozitivní vliv zvýšené koncentrace CO₂. Naopak nedostatek minerálních živin v půdě indukuje zvýšený transport asimilátů do kořenů, což zvyšuje pravděpodobnost zvýšené absorpce minerálních živin z většího objemu rhizosféry.
- (2) Rychlost fotorespirace u rostlin C₃ klesá, což dále přispívá ke zvýšení rychlosti fotosyntézy.

Jakkoliv je fotorespirace z kvantitativního hlediska významnou složkou metabolismu dusíku v listech, tak četné experimentální výsledky zatím neprokázaly negativní důsledky inhibice fotorespirace na růst a produktivitu rostlin.

- (3) Štěrbinová průduchová se zmenšuje, tedy klesá vodivost průduchů, protože se snižuje vodivost průduchů pro difundující molekuly CO₂. Připomeňme, že s využitím teorie difusních odporů lze rychlost fotosyntézy (P_N) vyjádřit vztahem

$$P_N = (C_{\text{vzduch}} - C_{\text{chloroplast}}) / (r_a + r_s + r_m),$$

kde C je koncentrace CO₂ ve vzduchu nebo ve stromatu chloroplastů a r určuje difusní odpor hraniční vrstvy (a), průduchů (s) a mesofylu (m).

Tento efekt by se mohl projevit poklesem rychlosti fotosyntézy, protože se zvýší hodnota jmenovatele (člen r_s). Ovšem rozhodující je zvýšení gradientu koncentrací CO₂ mezi vzduchem (C_{vzduch}) a chloroplastem (C_{chloroplast}), takže výsledkem je zvýšení rychlosti fotosyntézy.

- (4) Snižuje se rychlost transpirace.

Difúze molekul vodní páry z intercelulár listu do atmosféry je poklesem vodivosti průduchů limitována stejně tak, jako rychlost difúze CO₂. Ale v tomto případě je gradient koncentrace vodní páry mezi listem a obklopujícím jej vzduchem nezměněn, takže zvýšení koncentrace CO₂ snižuje rychlost výdeje vodní páry z listů. Ovšem ani v tomto případě nemusí být výsledek tak jednoznačný. Naznačený pokles rychlosti transpirace se projeví při přepočtu na jednotku plochy listů. Ale zvýšená produkce biomasy může vést k tak výraznému zvýšení velikosti listové plochy, že při přepočtu na rostlinu nebo porost se pokles spotřeby vody v podmínkách zvýšené koncentrace CO₂ nemusí projevit.

- (5) Zvýší se teplota listů.

Tento jev je zákonitým důsledkem poklesu rychlosti transpirace vztaheného na jednotku plochy listů. Přeměna vody ze skupenství kapalného na plynné při transpiraci je spojena s velkou spotřebou tepla, což snižuje teplotu listů. Pokles rychlosti transpirace tedy zvyšuje teplotu listů, což se může projevit například zvýšenou rychlostí dýchání, a tedy ztrátou hmotnosti rostliny, nebo rychlejší senescencí – zkrácením vegetační doby.

Snížení koncentrace CO₂ pak vyvolává prakticky opak výše uvedených změn.

Ovlivnění vztahu mezi minerální výživou a fotosyntézou změnami koncentrace CO₂

Z výše uvedeného přehledu vlivů CO₂ na rostliny není patrné přímé působení změny koncentrace CO₂ na příjem a využití minerálních živin. Skutečně se jedná o účinky nepřímé, což však vůbec nezmenšuje možné důsledky. Připomeneme některé:

- (1) Zvýšená rychlost fotosyntézy vytváří větší množství sacharidů (jednoduché cukry a případně i škrob), tedy sloučenin obsahujících C, O a H. Tím se relativně snižuje obsah bílkovin (sloučeniny charakterizované obsahem N), takže výsledkem je změna kvality biomasy, a to zvýšení hodnoty poměru C/N.
- (2) V závislosti na dostupnosti minerálních živin v půdě, zejména N, je vytvářený „přebytek“ asimilátů ukládán do
 - (a) nadzemních orgánů, pokud stávající kořenový systém je schopen zajistit dostatek minerálních živin i pro větší a výkonnější fotosyntetické struktury,
 - (b) kořenů, pokud rostlina musí nedostatek živin v půdě kompenzovat zvětšením svého kořenového systému.

Tato zdánlivá nevýznamnost se může velmi výrazně projevit v celkové reakci rostliny na zvýšení koncentrace CO₂. Například mimořádná variabilita reakce odrůd rýže na zvýšení koncentrace CO₂ (Ziska *et al.*, 1996) je nepochybně vyvolána také uvedenými rozdíly.

- (3) Pokles vodivosti průduchů má za následek snížení rychlosti transpirace, a tedy také snížení rychlosti transpiračního proudu z kořenů do listů. Tímto proudem vody je však do nadzemních orgánů transportována většina minerálních živin. Tuto skutečnost znali již staří praktici – zahradníci (Mortensen, 1987), kteří ve sklenících se zvýšenou koncentrací CO₂ zvyšovali koncentraci živin v živných roztocích v hydroponiích. Obdobné důsledky jsou patrné i v polních podmínkách.

Potenciální opatření pro využití zvýšené koncentrace CO₂ polními plodinami

Využití zvyšující se koncentrace CO₂ na vyšší produkci biomasy i výnosů hospodářských plodin lze podpořit (Trnka *et al.*, 2004a, b, Ainsworth a Long, 2005):

- (1) Výběrem genotypů, které alokují asimiláty přednostně do nadzemních orgánů, a tím zvyšují celkovou produkci biomasy.
- (2) Zvýšenými dávkami a dostupností minerálních živin tak, aby zvýšený produkční potenciál nebyl omezen jejich deficitem.
- (3) Šlechtěním genotypů se zvýšenou akumulací kapacitou sinku i transportních drah, aby zvýšené množství dostupných asimilátů mohlo být transportováno a uloženo v hospodářsky nejcennějších orgánech.
- (4) V návaznosti na změny globálního klimatu, zejména vzestup teploty a změny v množství a distribuci srážek, včasnou modifikací osevních postupů a odrůdové skladby.

Literatura

- Ainsworth, E. A., Long, S. P. (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist* 165, 351-372
- Liberloo, M., Tulva, I., Raim, O., Kull, O., Ceulemans, R. (2007) Photosynthetic stimulation under long-term CO₂ enrichment and fertilization is sustained across a closed *Populus* canopy profile (EUROFACE). *New Phytologist* 173, 537-549
- Mortensen, L. M. (1987) Review: CO₂ enrichment in greenhouses. Crop responses. *Scientia Horticult.* 33, 1-25
- Nátr, L. (2000) *Koncentrace CO₂ a rostliny*. Praha : Nakl. SVI
- Nátr, L. (2006) *Země jako skleník. Proč se bát CO₂?* Praha : Academia
- Romanova, A. K. (2005) Physiological and biochemical aspects and molecular mechanisms of plant adaptation to the elevated concentration of atmospheric CO₂. *Russian J. Plant Physiol.* 52, 112-126
- Taiz, L., Zeiger, E. (2006) *Plant Physiology*. 4th Edition. Sunderland : Sinauer Associates, Inc., Publishers
- Trnka, M., Dubrovský, M., Žalud, Z. (2004a) Climate change impacts and adaptation strategies in spring barley production in the Czech republic. *Climatic Change* 64, 227-255
- Trnka, M., Dubrovský, M., Semerádová, D., Žalud, Z. (2004b) Projections of uncertainties in climate change scenarios into expected winter wheat yields. *Theor. Appl. Climatol.* 7, 229-249
- Tuba, Z. (2005) *Ecological Responses and Adaptations of Crops to Rising Atmospheric Carbon Dioxide*. Binghamton : The Haworth Press
- Ziska, L. H., Manalo, P. A., Ordonez, R. A. (1996) Interspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa* L.) to increased CO₂ and temperature: growth and yield response of 17 cultivars. *J. exp. Bot.* 47, 1353-1359