



**PHOTOSYNTHESIS and COLD, FREEZE**

# ADAPTACE VERSUS AKLIMACE

Adaptace ... přizpůsobení druhu, event. ekotypu (změny přenosné, genetické)

Aklimace ... přizpůsobení jedince daným podmínkám

## STRESY ABIOTICKÉ A BIOTICKÉ

|                                       |                                              |
|---------------------------------------|----------------------------------------------|
| Fyzikální a mechanické účinky větru   | Nedostatek kyslíku (hypoxie, anoxie)         |
| Nadměrné záření (UV, viditelné)       | Nedostatek nebo nadbytek živin v půdě        |
| Extrémní teploty (horko, chlad, mráz) | Nadbytek iontů solí a vodíku v půdě          |
| Chemické                              | Toxické kovy a organické látky v půdě a vodě |
| Nedostatek vody                       | Toxické plyny ve vzduchu                     |

|          |
|----------|
| Okus     |
| Paraziti |
| Nemoci   |

## CHLAD VERSUS MRÁZ

Chlad (chilling) ... nízké teploty neklesající pod bod mrazu

Mráz (frost) ... teploty pod bodem mrazu

# CITLIVOST ORGANISMŮ K CHLADU, $t > 0^{\circ}\text{C}$ (CHILLING INJURY)

## JEDNA Z NEJVÝZNAMNĚJŠÍCH BARIÉR ROZŠÍŘENÍ ROSTLIN

Tropické druhy a druhy rostoucí v horkých klimatických podmínkách vůbec, nesnášejí nízké teploty. Po vystavení chladu zpomalují růst, na listové ploše se objevují chlorózy a léze a pletiva listů nabývají jakoby vodnatého vzhledu, hnědnou listy i plody a to často již po několika hodinách. U některých rostlin jsou citlivé jen některé orgány, např. květy.

**Teplomilné rostliny se k nízkým teplotám nedají otužit!**

### Fyziologická podstata poškození:

První příznaky poškození chladem: zpomalení proudění cytoplasmy, snížení rychlosti fotosyntézy. S klesající teplotou dále klesá rychlost chemických reakcí, mimo jiné oxidativní fosforylace (vznik ATP), stoupá respirace, je omezen příjem vody a živin, zpomaluje se biosyntéza, asimilace, zastaví se růst.

Zřejmě souvislost s fázovou přeměnou lipidů. Dochází ke změně z polotekuté mozaiky v strukturu pevného gelu, přestávají fungovat membránové proteiny včetně proteinů dýchacího řetězce, mění se propustnost membrán a dochází k „prosakování“ buněčného obsahu, je narušen příjem vody a iontů. Zdá se, že zvýšení zastoupení nenasycených mastných kyselin v membránách temperátních druhů zajišťuje lepší stabilitu membrán (experimentálně nedostatečně podloženo).

**Co je příčina a co následek? Problematické: při dosažení kritického prahu teploty náhlé narušení celé řady buněčných procesů**

# ARRHENIOVY DIAGRAMY

= logaritmická závislost rychlosti sledované reakce na převrácené hodnotě teploty

Běžné kinetice odpovídá lineární pokles rychlosti reakce s teplotou. **Zlom v lineárním průběhu ukazuje na fyziologickou změnu působenou citlivostí k dané teplotě.**

Tato závislost existuje v celé řadě metabolických, ale i nemetabolických procesů jako je např. příjem vody.

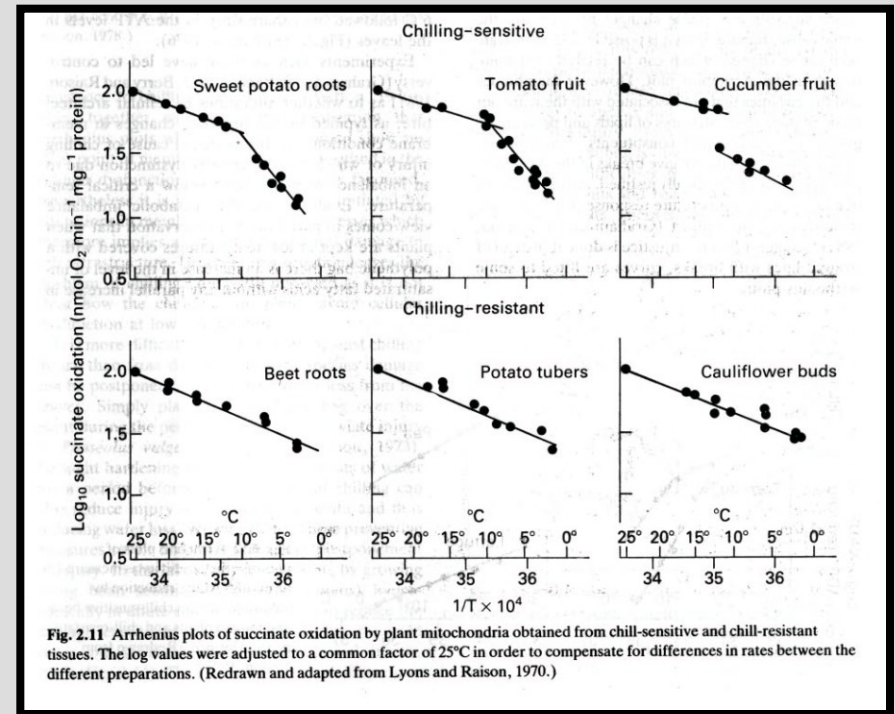


Fig. 2.11 Arrhenius plots of succinate oxidation by plant mitochondria obtained from chill-sensitive and chill-resistant tissues. The log values were adjusted to a common factor of 25°C in order to compensate for differences in rates between the different preparations. (Redrawn and adapted from Lyons and Raison, 1970.)

obr. 2.11: oxidace sukcinátu rostlinnými mitochondriemi, nahoře rostliny citlivé ke snížení teplot, v dolní trojici rostliny odolné.

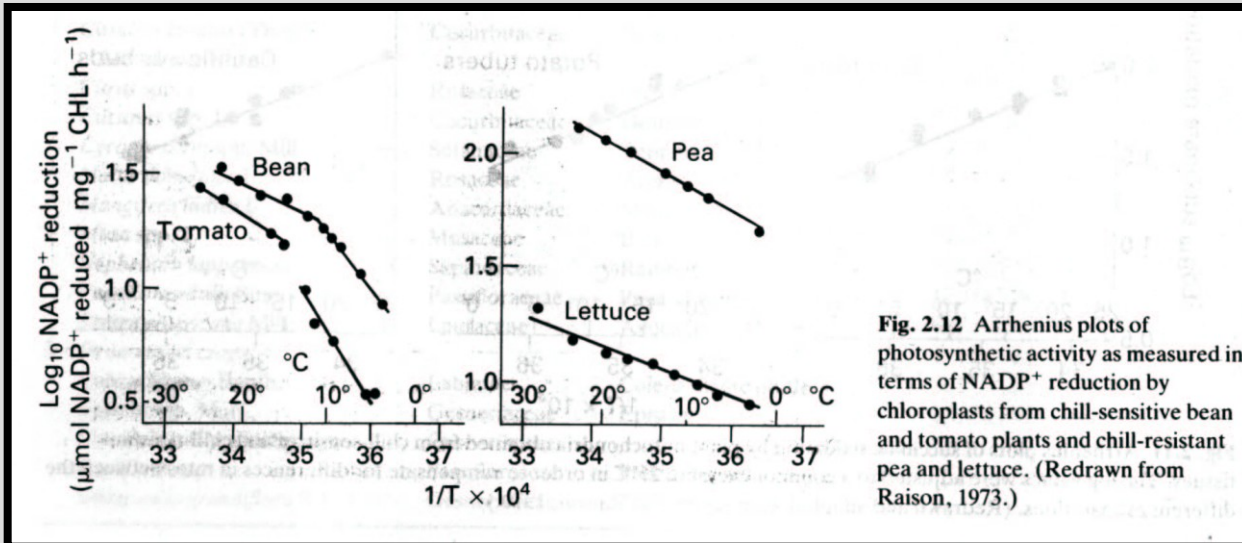


Fig. 2.12 Arrhenius plots of photosynthetic activity as measured in terms of NADP<sup>+</sup> reduction by chloroplasts from chill-sensitive bean and tomato plants and chill-resistant pea and lettuce. (Redrawn from Raison, 1973.)

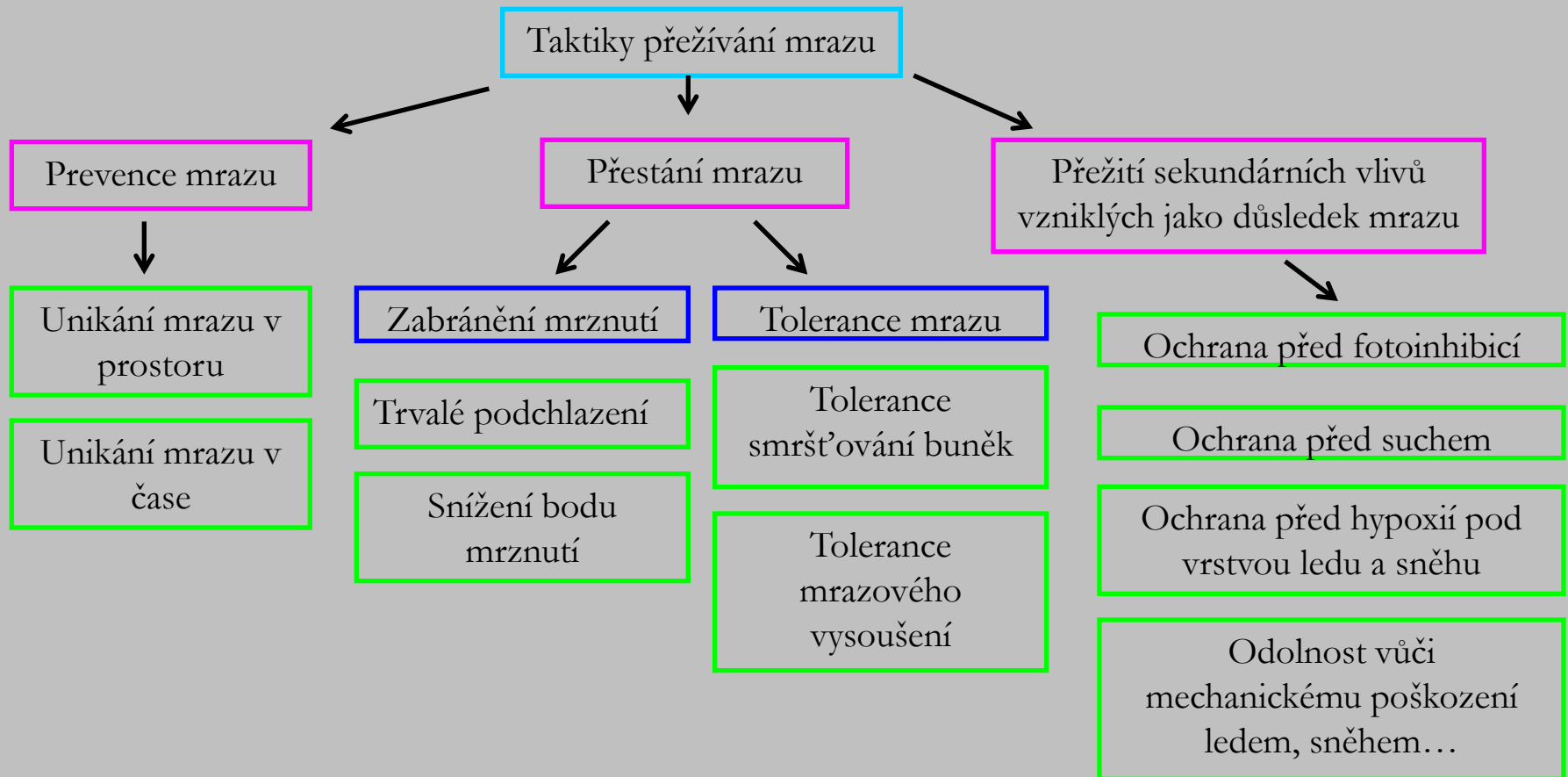
obr. 2.12: fotosyntetická redukce NADP

# ODOLNOST ROSTLIN VŮČI MRAZU

většinou jsou rezistentní jen ty rostliny, které pochází z oblastí, kde se s mrazem setkávají, výjimka vrby z oblastí tropických nížin, které odolávají mrazu -30 až -50°C

Mráz způsobuje tvorbu ledu. Dvě možnosti:

- a) **Intracelulární tvorba ledu**... roztrhání buňky
- b) **Extracelulární tvorba ledu**... vysychání buňky



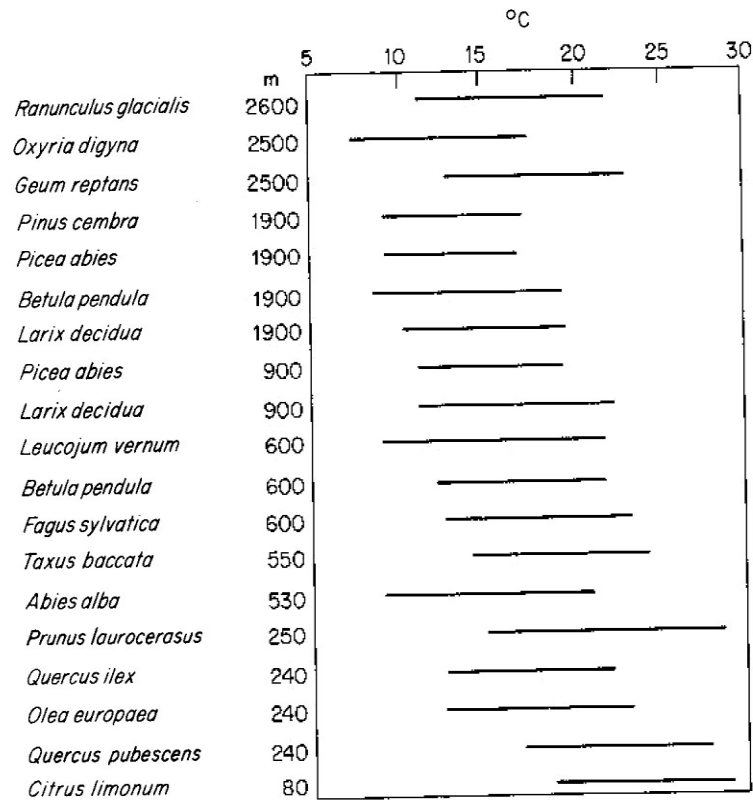


FIG. 5.7. Optimum temperature ranges for net photosynthesis at low radiant flux density ( $70 \text{ W m}^{-2}$ ), in species originating from warm temperate lowland (80–250 m), mountain valley (530–900 m), treeline (1900 m) and high mountain (2500–2600 m) regions of the Alps. At higher radiant flux densities, each optimum temperature range tends to move upwards by several degrees (redrawn from Pisek *et al.*, 1973).

Optimální teplotní rozmezí pro fotosyntézu druhů rostoucích v Alpách se snižuje s nadmořskou výškou jejich původu.

Výjimka: údolní stálezelené stromy (*Abies alba*), jejichž optimum umožňuje fotosyntézu po většinu roku, a vysokohorské zakrslé vytrvalé rostliny, jejichž optimum je pravděpodobně přizpůsobeno vysokým teplotám, které v jejich prostředí jsou přes den (*Ranunculus glacialis* a *Geum reptans*)

# OTUŽOVÁNÍ ROSTLIN

není možné v kterékoliv fázi fenologického cyklu. Dřeviny mohou zahájit otužování až po vystavení teplotám těsně nad nulou po několik dnů až týdnů. Travniny se otužují hned jak se setkají s mrazem, nepotřebují k přechodu k otužování přípravnou fází

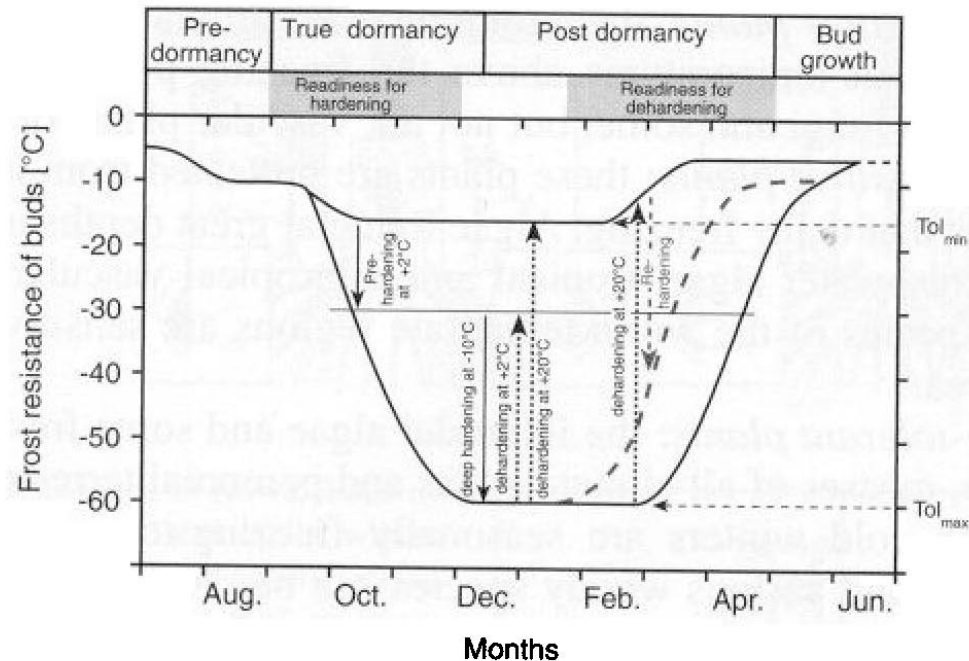
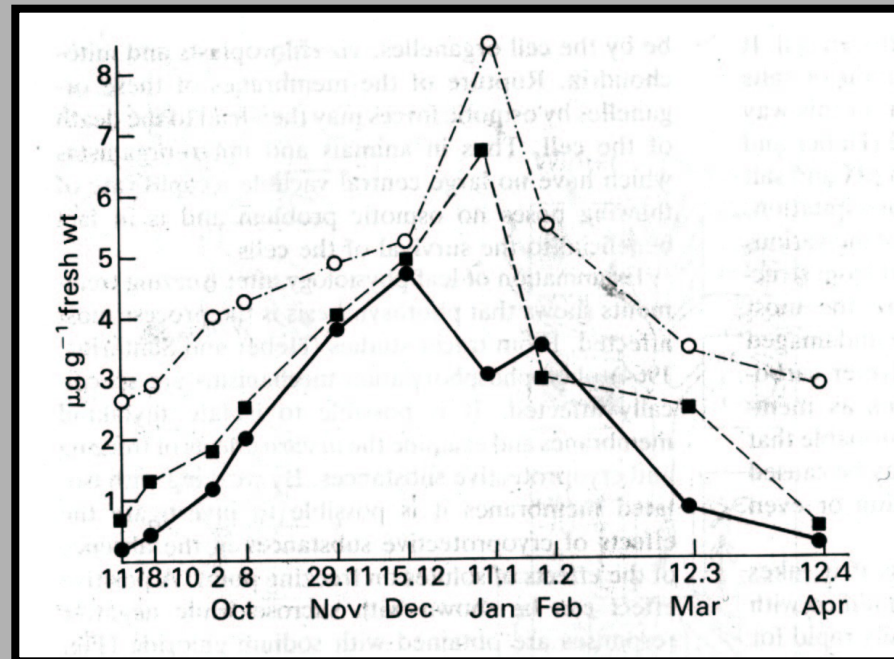


Fig. 6.36. Stepwise frost hardening of vegetative buds of apple tree (cv. Antonovka). The different stages of winter dormancy are described in Chapter 5.3.2. *Upper curve* (Tol<sub>min</sub>) lowest frost tolerance level of trees protected from frost in a greenhouse; *lower curve* (Tol<sub>max</sub>) highest frost tolerance attained after progressive hardening and uninterrupted freezing stress at -10 °C. *Grey dashed line* Reduced frost tolerance in late winter and spring after dehardening and rehardening. (After Tyurina and Gogoleva 1975)

## Rožec rolní (*Cerastium arvense*)

...změny koncentrací oligosacharidů v listech během zimního období.

Obsah rozpustných sacharidů se zvyšuje s poklesem teplot.



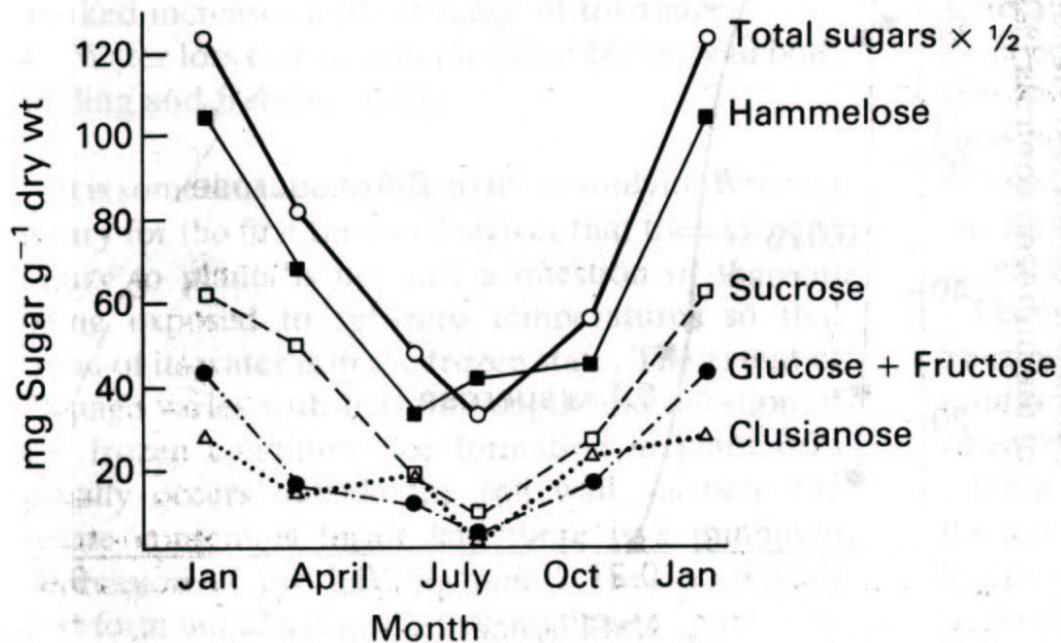
Change in oligosaccharide concentration in leaves of *Cerastium arvense* (Caryophyllaceae) during winter in plants that were cultivated for three years in the open; empty circle...sucrose, full circle...lychnose, squares... raffinose (from Hopf et al., 1984)





## Roční průběh hromadění sacharidů v mladých listech *Primula clusiana*.

...hromadění rozpustných (nestrukturních) sacharidů koresponduje s otužováním rostlin k nízkým teplotám

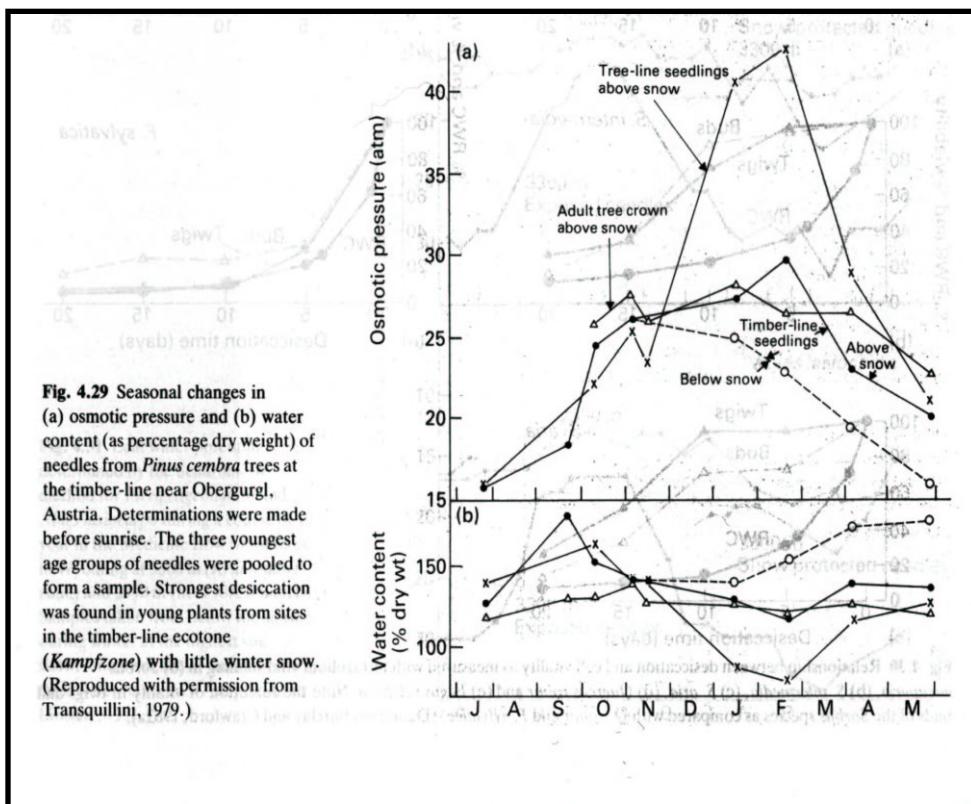


**Fig. 2.21** The annual course of sugar content of young leaves of *Primula clusiana*. (Redrawn from Sellmair and Kandler, 1970.)

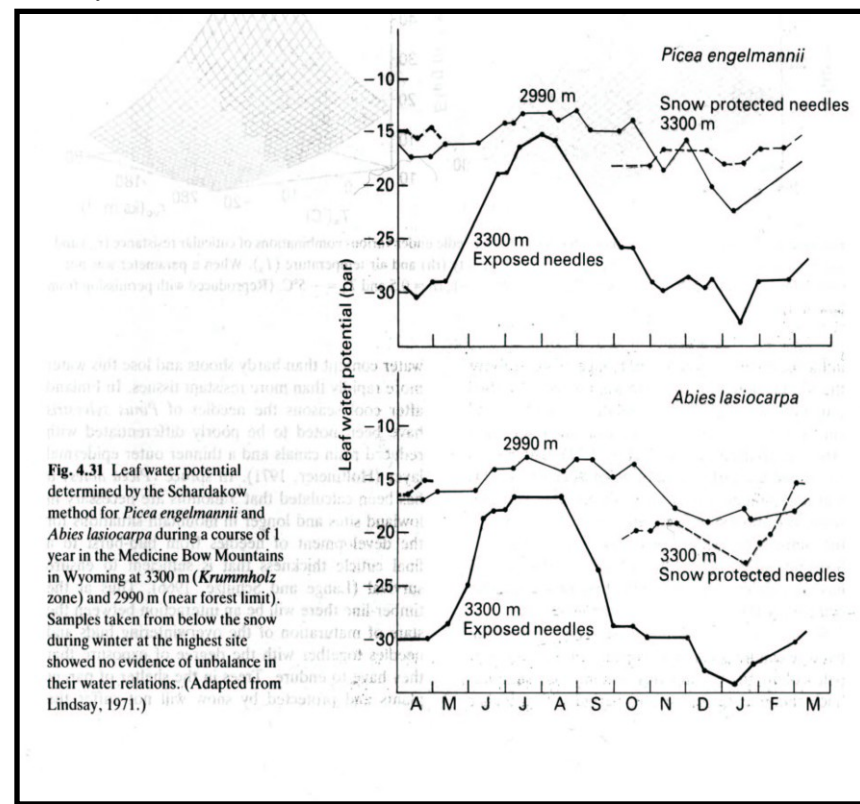
# OCHRANA PŘED MRAZEM

V zimních měsících se rostliny vystavené mrazu snaží syntézou osmoticky aktivních látek (např. rozpustné sacharidy, některé aminokyseliny...) snížit svůj vodní potenciál, aby udržely pokud možno co nejvíce vody ve svých buňkách.

**Obř. 4.29:** Sezónní změny v osmotickém tlaku (a) a v obsahu vody (b) v jehlicích *Pinus cembra*



**Obř. 4.31:** Roční průběh vodního potenciálu u *Picea engelmannii* a *Abies lasiocarpa* v Medicine Bow Mountains. Jehličky chráněné pod sněhem vystavěné mrazu



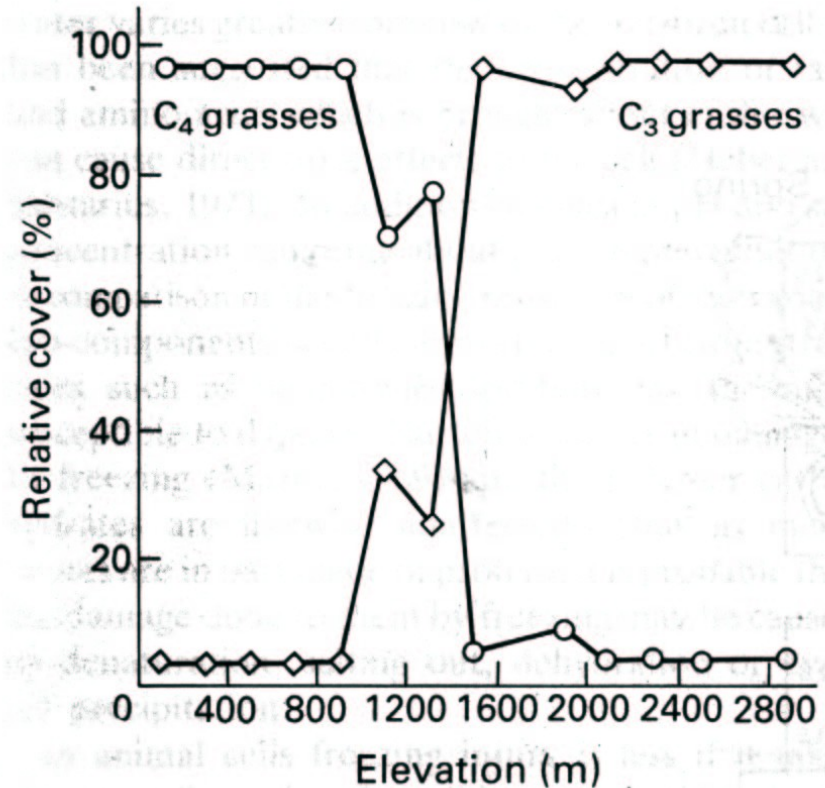
# SROVNÁNÍ CITLIVOSTI C3, C4 A CAM ROSTLIN K NÍZKÉ TEPLOTĚ

**C3 rostliny** :obecně chladnomilnější, teplotní optimum mezi 15 a 25°C, minimum okolo 0°C (u některých druhů probíhá fotosyntéza i při  $t < 0^\circ\text{C}$ ), teplotní maximum je kolem 30°C.

**C4 rostliny**: teplomilnější; optimální teplota pro reakce fotosyntézy v rozmezí 25 až 40°C. Při  $t < 10^\circ\text{C}$  rychlost C4 fotosyntézy velmi rychle klesá.

**CAM rostliny**: mají optimum okolo 40°C.

Rozdílná citlivost C3 a C4 rostlin k teplotě se odráží v relativní pokryvnosti C3 a C4 rostlin v závislosti na teplotě, potažmo nadmořské výšce. Arktické rostliny jsou výhradně C3 rostliny.



**Fig. 2.17** The relative ground cover of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grass species, showing the abrupt replacement of C<sub>4</sub> species with increasing altitude in the Hawaii Volcanoes National Park. (Redrawn from Rundel, 1980.)

obr. 2.17, zvyšování zastoupení C3 rostlin se stoupající nadmořskou výškou na havajském vulkánu.

# ROZŠÍŘENÍ ROSTLIN JE VYMEZENO JAK LETNÍMI, TAK ZIMNÍMI TEPLOTAMI

Zdánlivý paradox (neplatí paušálně):  
vysoké letní teploty podporují odolnost rostlin vůči zimním nízkým teplotám...

## kontinentální podnebí

- *Viscum* within the station area
- x *Viscum* absent from station area
- Station on the area boundary of *Viscum*

(a)

- Develops normally within the station area
- Mostly sterile, only exceptionally bearing fruit
- Never bears ripe fruit
- x *Hedera* missing within the station area

(b)

- *Ilex* within the station
- Sterile only within the area
- Station on *Ilex* area boundary
- x *Ilex* missing in the station area

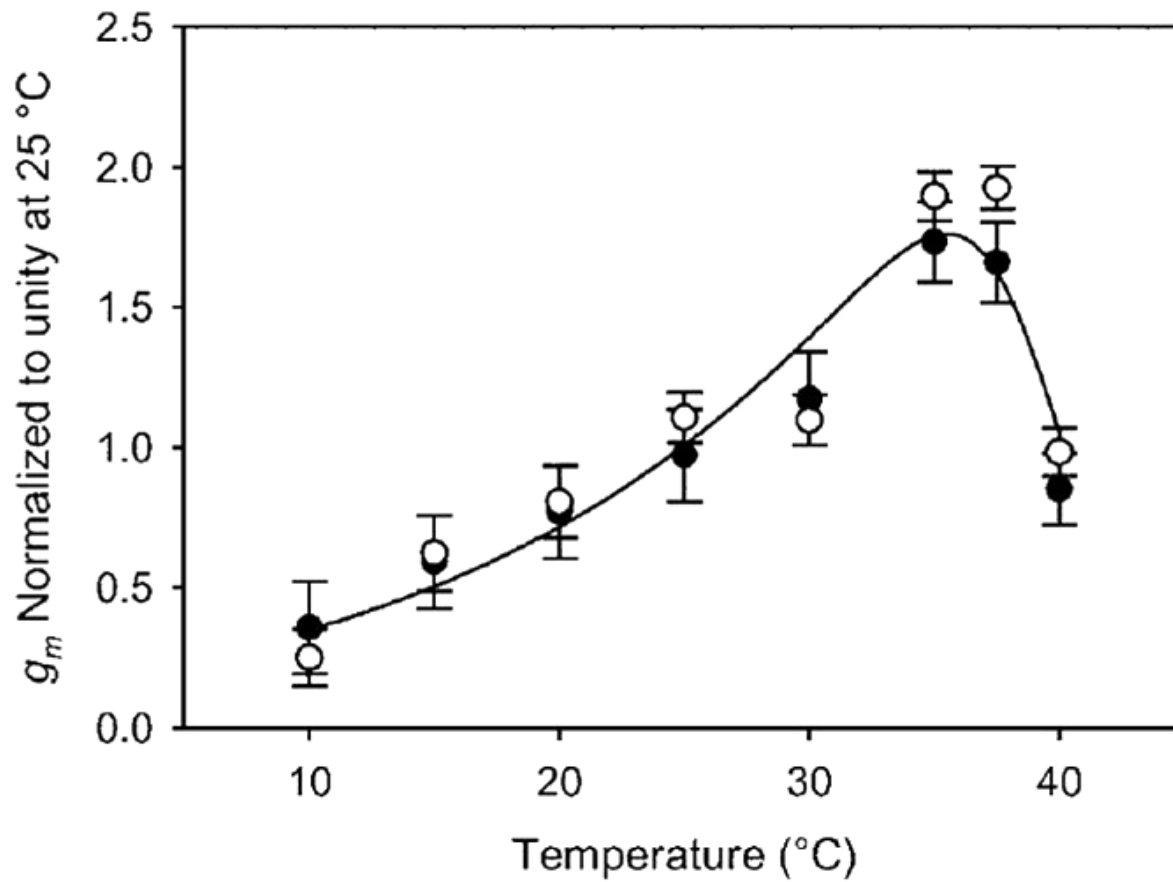
(c)

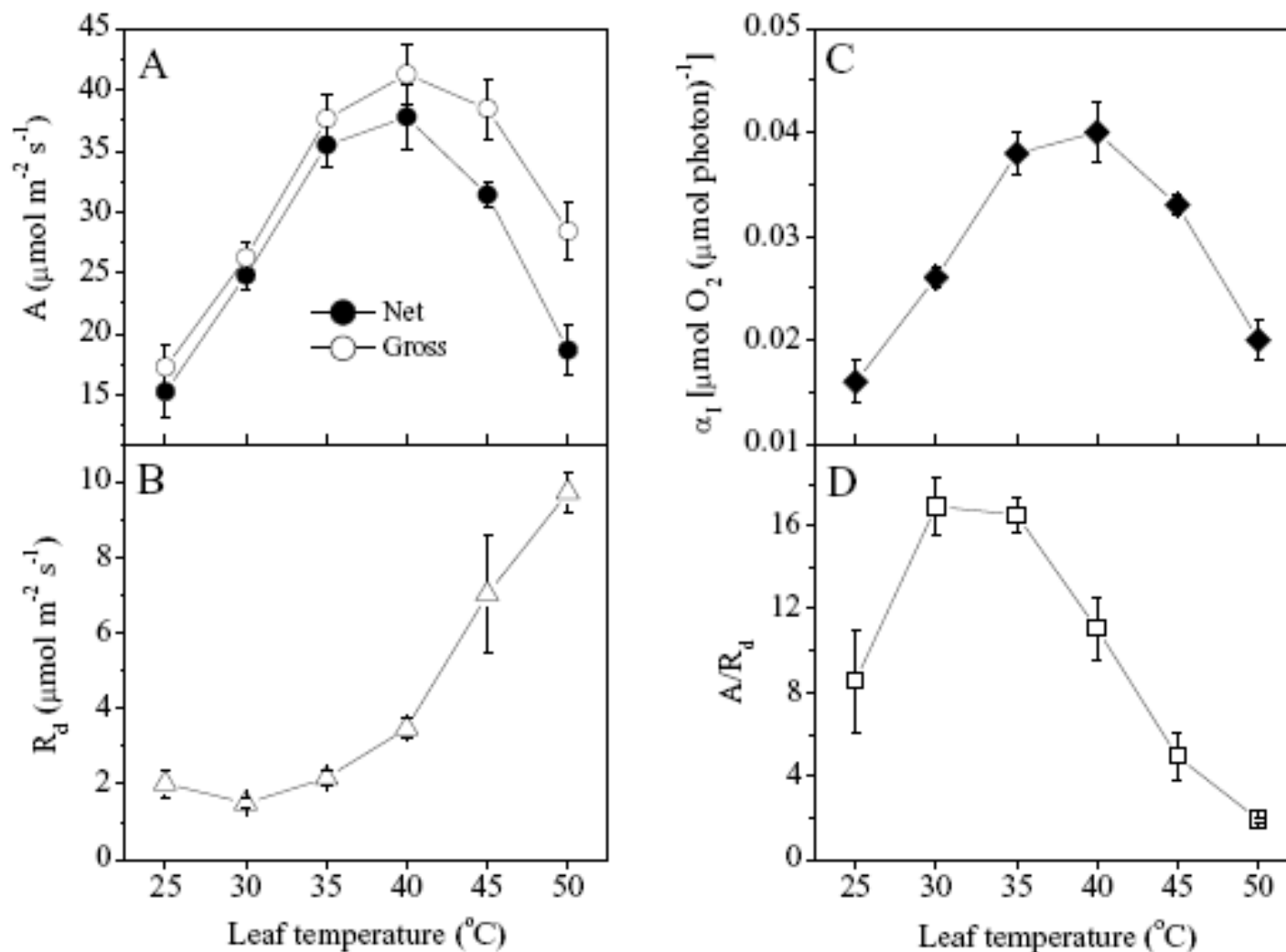
Fig. 2.26 Thermal limits to the distribution of three European species. (a) *Viscum album*, (b) *Hedera helix* and (c) *Ilex aquifolium*. (Taken from Iversen 1944 as adapted by Seddon, 1971.)



Jmelí bílé, břech'an popínavý, cesmína ostrolistá

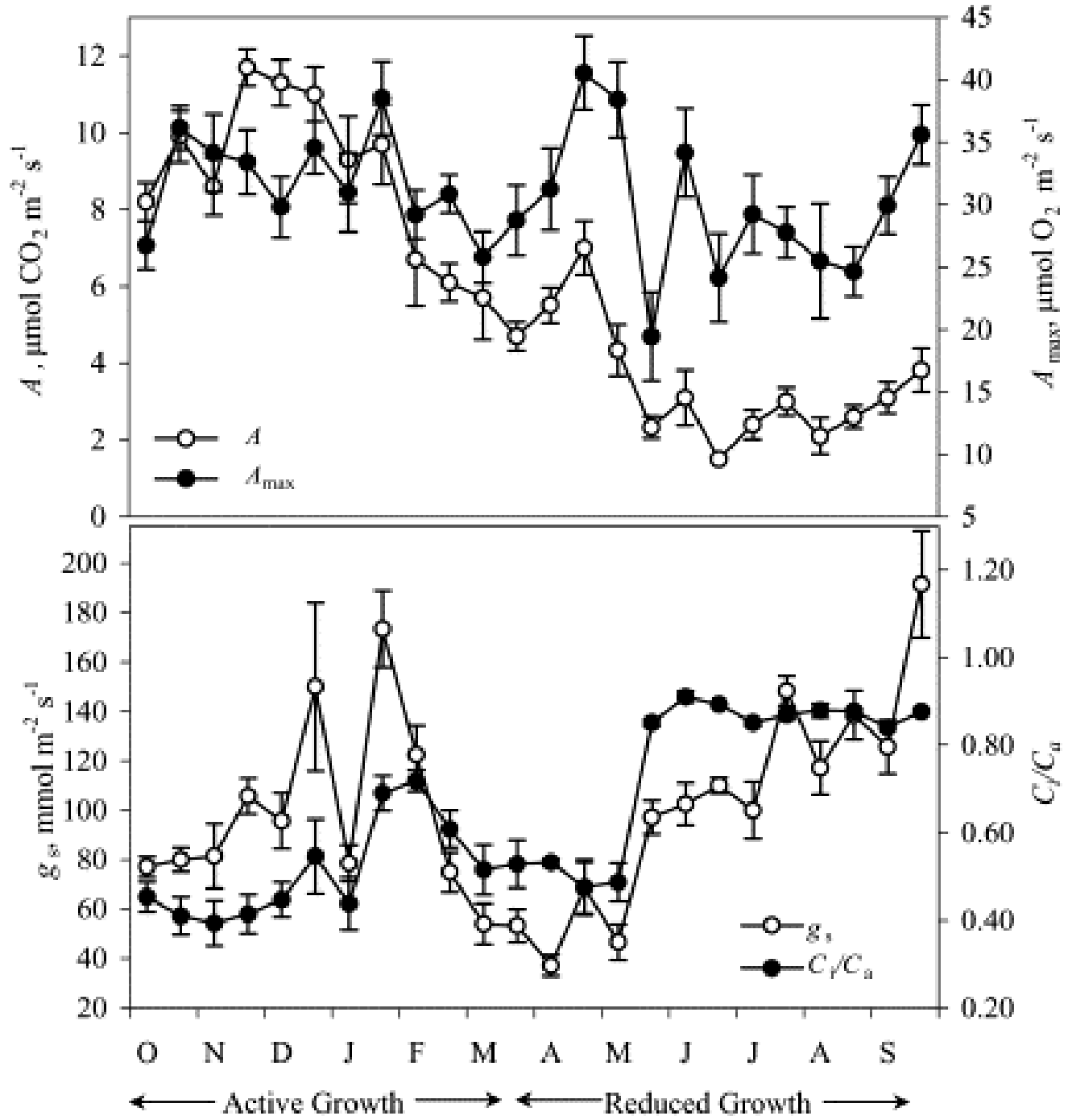
# Teplotní křivka fotosyntézy





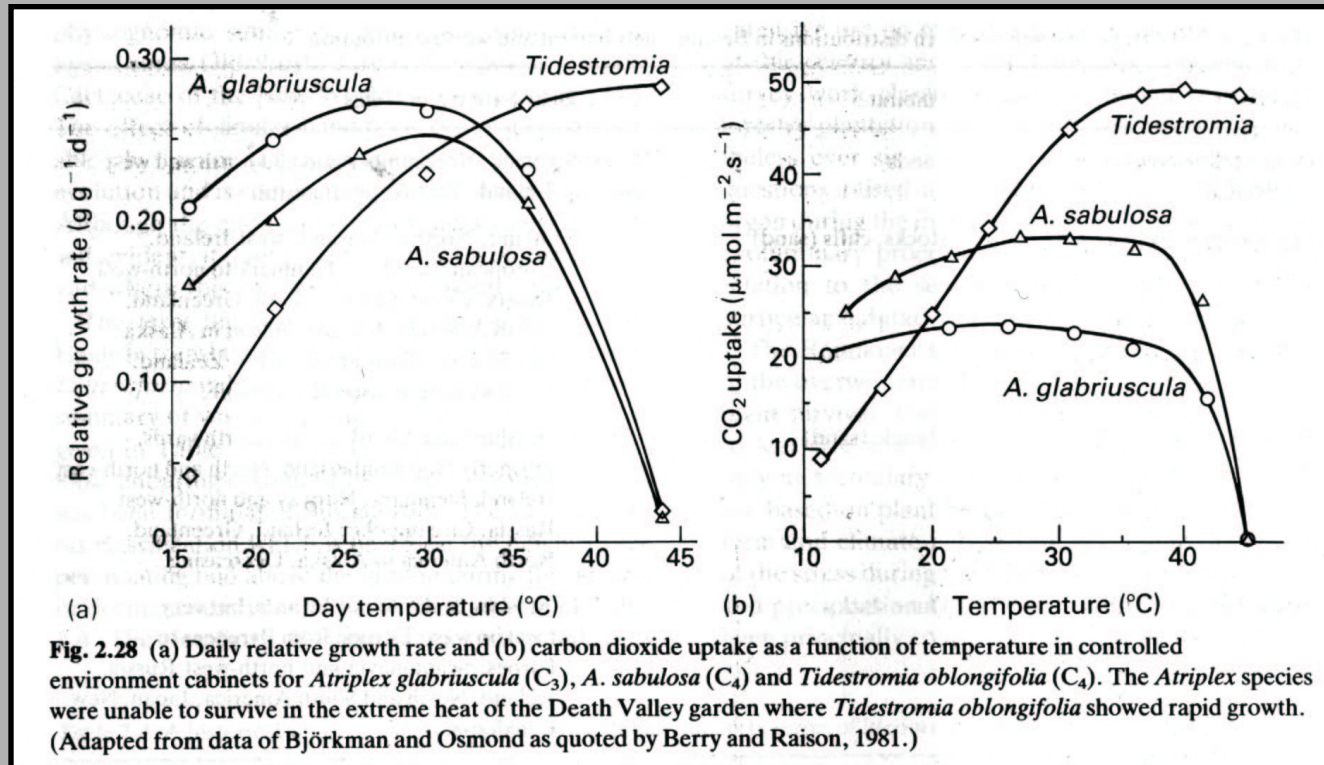
**FIGURE 1** – Net and gross photosynthesis ( $A$ , A), dark respiration ( $R_d$ , B), instantaneous quantum efficiency of photosynthesis ( $\alpha_p$ , C) and relationship between photosynthesis and respiration ( $A/R_d$ , D) as a function of leaf temperature in sweet orange leaf discs under non-photorespiratory condition. Gross photosynthesis refers to the sum of net photosynthesis and respiration. Each point represents the mean value ( $n=5$ )  $\pm$  SE. Leaf discs were excised from plants grown under greenhouse conditions.

Emerson A Silva,  
 Fábio M DaMatta, , ,  
 Carlos Ducattib,  
 Adair J Regazzic,  
 Raimundo S Barros



- Coffea
- arabica

# ROZDÍLY V CITLIVOSTI FYZIOLOGICKÝCH PROCESŮ K VYSOKÝM TEPLITÁM U RŮZNÝCH PŘÍBUZNÝCH DRUHŮ ROSTLIN



Denní relativní přírůstek (a) a příjem CO<sub>2</sub> (b) u dvou přímořských druhů rodu *Atriplex* a druhu *Tidestromia*, který pochází z Death Valley

Limitní teploty jsou individuální pro různé druhy i ekotypy – pro arktické druhy může být limitní letní teplotní maximum 22 – 29°C



## TEPLOTY MIMO OPTIMUM NEMUSÍ ROSTLINU PŘÍMO POŠKODIT, ALE MOHOU JI VYČERPAT

Arktické rostliny jsou pozoruhodné vysokou rychlostí fotosyntézy při velmi nízkých teplotách, při vyšších teplotách však trpí nevyrovnaným metabolismem uhlíku – vysoká rychlost dýchání (= vyčerpání zásob).

U nás případ borůvky – je-li teplá zima a jaro, dochází k tzv. „jarnímu hladovění“. Rostlina nemá ještě listy, nemůže fotosyntetizovat, hladoví (její zásoby sacharidů se tenčí) a postupně se vyčerpává, event. mizí.

Srovnání rychlosti dýchání v závislosti na teplotě u druhů ze severních a jižních oblastí Skotska. Druh *Ligusticum scoticum* je význačný svou schopností extrémě rychle vytvořit listy jakmile se oteplí... to s sebou nese zvýšení rychlosti dýchání. ↓

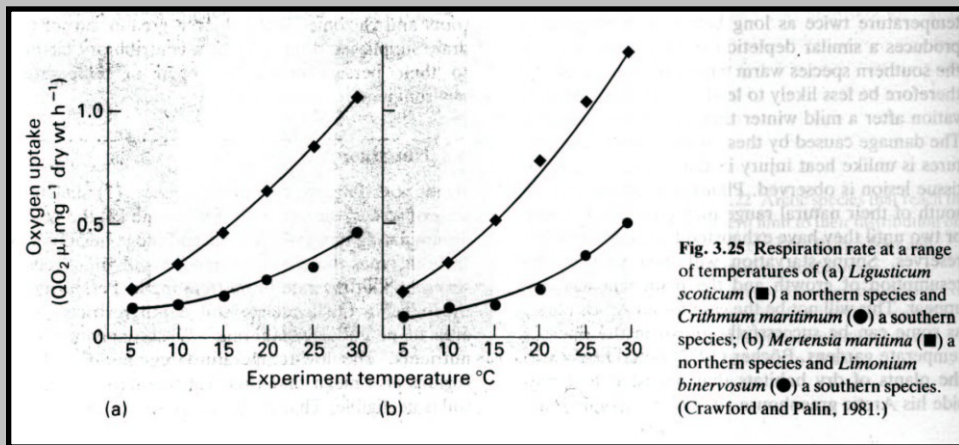


Fig. 3.25 Respiration rate at a range of temperatures of (a) *Ligusticum scoticum* (■) a northern species and *Crithmum maritimum* (●) a southern species; (b) *Mertensia maritima* (■) a northern species and *Limonium binervosum* (●) a southern species. (Crawford and Palin, 1981.)

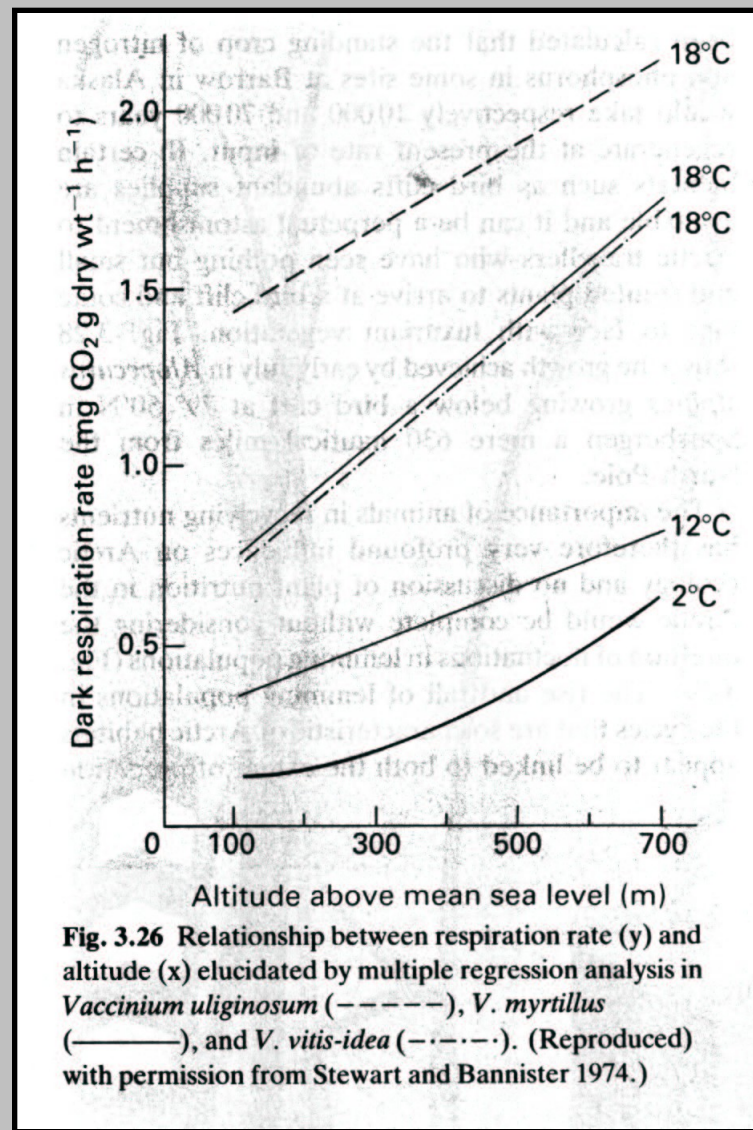


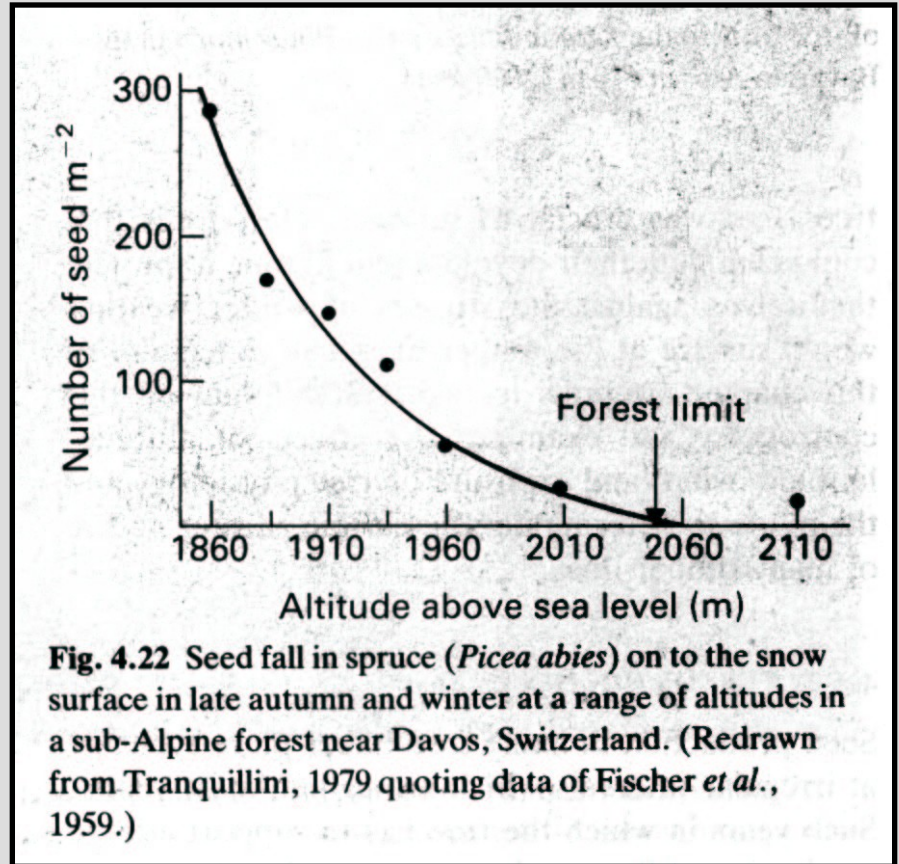
Fig. 3.26 Relationship between respiration rate (y) and altitude (x) elucidated by multiple regression analysis in *Vaccinium uliginosum* (-----), *V. myrtillus* (—), and *V. vitis-idea* (-·-·-). (Reproduced with permission from Stewart and Bannister 1974.)

Citlivost k vyšším teplotám se liší u různých chladnomilných (i arktických) druhů, ale i ekotypů. Velmi záleží na podmínkách, ve kterých vyrostly. Obecně odolnější jsou rostliny ze suchých stanovišť.

**Generativní rozmnožování je energeticky asi 10000krát nákladnější než rozmnožování vegetativní (tvorba květů, semen, jen omezené přežití semenáčků...)**

Při omezeném přísunu uhlíku a energie (tepla) ...velmi časté rozmnožování asexuální (asi 80% druhů skandinávských krytosemenných rostlin disponuje nějakým způsobem asexuálního rozmnožování.

V chladných oblastech se téměř nevyskytují jednoletky, protože nestačí v krátké vegetační sezóně dokončit svůj cyklus.



**Obr.4.22:** Počet semen smrku spadných na sněhovou pokrývku v pozdním podzimu v subalpinském lese poblíž švýcarského Davosu v různé nadmořské výšce

# PŘEŽÍVÁNÍ ROSTLIN V ARKTICKÝCH OBLASTECH

## PODMÍNKY V ARKTICKÝCH OBLASTECH

- **Permafrost**, omezená hloubka půdy, zamezuje růstu většiny stromů (výjimka severoamerický smrk *Picea mariana* a sibiřský modřín *Larix dahurica*... mělké kořeny)
  - **Extrémně variabilní podmínky:** teploty, sucho/vlhko...
  - **Nízké srážky:** často nižší než 130mm/rok
  - **Krátká sezóna**
  - **Vítr:** ovlivňuje tepelný přísun, přísun živin, dostupnost vody. Snižuje sněhovou pokrývku, v sezóně vysušuje a snižuje teplotu, odfukuje odpadlé části, a tedy málo dostupné živiny, abraze (krystalky ledu, sníh, písek)
  - **Živiny:** ze všech ekosystémů na Zemi nejmenší množství živin v oběhu, z toho jen 1% je v živé biomase. Velmi nízká aktivita půdních mikroorganismů (fixace dusíku, mineralizace organického dusíku). Fixace dusíku je silně limitovaná nízkou teplotou, velmi omezený také fosfor, převážně odkázáno na to, co přinese vítr a srážky, výjimka útesy, kde hnízdí ptáci.
  - **Mechanické poškození:** mráz/tání způsobují posuny půdy.
  - Jediné prostředí, kde se často podmínky **zlepšují se zvyšující se nadmořskou výškou:** lepší postavení vůči slunci, únik studeným mlhám od moře

# FYZIOLOGIE ARKTICKÝCH ROSTLIN

**Tundra...** původně finsky nebo laponsky „pahorek bez lesa“

Dva typy vegetace:

- a) Low arctic: travnaté a keřovitá společenstva (zakrslé vrby a břízy)
- b) High arctic: řídká vegetace, převážně zakrslé stálezelené druhy (málo trav – nevýhoda: produkce listů následná, čili nejsou k užitku celou sezónu)

## NUTNÁ SCHOPNOST DOKONČIT VÝVOJOVÝ A ROZMNOŽOVACÍ CYKLUS ZA OMEZENÉHO PŘÍSTUPU TEPLA A SVĚTLA BĚHEM VELMI KRÁTKÉ SEZÓNY

- Fotosyntéza arktických rostlin dosahuje srovnatelných rychlostí jako temperátní rostliny. Je velmi dobře přizpůsobená chladu
- Je nutné, aby rostliny dosáhly čistého zisku uhlíku během sezóny. Arktické rostliny ukládají třeba 30% uhlíku rovnou do zásob (x préríjní trávy třeba 10%). Přežívají z podzemních zásob dlouhou zimu a na jaře z nich musí brát na růst. Některé roky jsou klimaticky tak špatné, že musí rostliny přežít ze zásob třeba i dvě a více sezón.
- Na jaře schopnost rychlého růstu ze zásob (při zvýšení teploty vysoká respirace)
- Šetření a sbírání tepla: heliotropismus (*Dryas octopetala*, *Papaver radicum*, *Ranunculus glacialis*), *Salix arctica* husté porosty trichomů odráží zpět IR (vlastní skleník)
- Proces sexuálního rozmnožování energeticky velmi náročný, některé arktické rostliny ho rozkládají do několika (až osmi) sezón: *Pyrola grandiflora*, *Pedicularis palustris* ad.

# HRANICE LESA (TREE LINE)

**Tropy:** hranice lesa ovlivněna hlavně nedostatkem srážek od určité nadmořské výšky, kde se stromy dostávají nad mraky. Hranice lesa pozvolná.

## **Temperátní oblasti:**

Dva typy přechodu lesa v horskou poušť:

- a) Ostrá hranice lesa. Převážně u listnatých opadavých stromů, jejichž semenáčky nemají šanci přežít mimo oblast ochrany starších stromů. Semenáčky tolerantní k zastínění, citlivé ke světlu.
- b) Pozvolný přechod lesa v horské louky (les→kleč→louky ). Dospělí jedinci ovlivňováni víc než semenáčky, které jsou chráněny sněhovou pokrývkou. Jehličnany na hranici lesa si nestačí během krátkého léta pořádně vyvinout kutikulu na nejnovějších jehlicích, které jsou proto extrémě citlivé.

S každým stupněm zeměpisné šířky dochází v severních oblastech k poklesu hranice lesa o zhruba 110 výškových metrů. Na jižní polokouli je méně země a více oceánů a jižní pól je kryt silnější ledovou vrstvou než severní. Trvalá sněhová pokrývka sestupuje proto do nižších nadmořských výšek, snižuje se tedy i hranice lesa ve srovnání s obdobnou zeměpisnou šířkou Severní polokoule.

**Snižování bodu mrazu:** zvýšení koncentrace rozpuštěných osmoticky aktivních látek

**Trvalé podchlazení:** nutno zabránit tvorbě krystalů (nukleační centra), pevné tlusté buněčné stěny (sklerofylické rostliny, dřevní parenchym), protimrznoucí proteiny (apoplast travin). Ve dřevě možno dosáhnout podchlazení až do teplot  $-30$  -  $-50^{\circ}\text{C}$ . Metastabilní stav, při překročení hranice se hroubí a v buňce se tvoří led.

**Tolerance mrazu:** zabudování fosfolipidů odolných k chladu do biomembrán, akumulace rozpustných sacharidů, polyolů, nízkomolekulárních dusíkatých sloučenin (aminokyseliny, polyaminy) a stresových proteinů

**Mrazové vysychání, zimní schnutí:** při nízkých teplotách se výrazně zvyšuje viskozita vody, navíc se snižuje hydraulická vodivost membránových kanálů v kořenech... snížení příjmu vody. Není-li dostatečná sněhová pokrývka, půda mrzne. Zvyšuje se vodní deficit, objevuje se fotoinhibice, fotodestrukce. Nejhorší v předjaří, když ještě neroztála půda, ale slunce už pálí

**Sníh:** chrání před mrazem a větrem, ale je těžký a brání přístupu světla. Pod ledovou krustou a kompaktním sněhem nízká koncentrace  $\text{CO}_2$  a  $\text{O}_2$ , srovnatelné s hypoxií při zatopení.

**Tvorba krystalků:** při pozvolném snižování teplot se tvoří led přednostně v apoplastu, čili extracelulárně, ale dochází k vymrazování buněk protože uvnitř buněk je vyšší koncentrace rozpuštěných látek. Nebezpečí rychlého rozmraznutí.

**Frost prevention:** založeno na tepelné izolaci a omezení ztrát tepla. Vytrvalá pletiva se stahují pod listy nebo pod vrstvu opadu nebo pod zem. Sensitivní části odumírají ještě před příchodem mrazů.

Při dehydraci cytoplasmy rovněž zahuštění iontů solí a organických kyselin...inaktivace enzymů, toxické koncentrace, denaturace proteinů, vysrážení některých organických látek