

Metabolizam i rast biljaka

Prof. dr. sc. Vladimir Vukadinović

Fotosinteza je jedinstven fizikalno-kemijski mehanizam energetskog *inputa* kojim biljke, alge i fotosintetske bakterije koriste svjetlosnu energiju za sintezu organske tvari. To je temeljni fiziološki proces koji omogućuje gotovo cjelokupan život na Zemlji. S kemijskog aspekta fotosinteza predstavlja niz reakcija oksidacije i redukcije u kojima se pomoću svjetlosne energije iz nisko molekularnih organskih spojeva, vode i ugljičnog dioksida, u zelenim biljkama sintetizira složena organska tvar, najprije ugljikohidrati iz kojih transformacijama i resintezama nastaju svi ostali organski spojevi. Tijekom fotosinteze oslobađa se molekularni kisik (O_2), a njegova koncentracija u atmosferi neprestano raste te trenutno iznosi 20,946 % (volumno). Većina zelenih biljaka su *fotoautotrofi*, što znači da su u stanju sintetizirati hranu izravno iz anorganskih spojeva uz pomoć sunčeve energije, umjesto da jedu druge organizme. Razlikuju se od *kemoautotrofa* koji ne ovise o svjetlosnoj energiji, ali za sintezu hrane koriste energiju iz anorganskih spojeva.

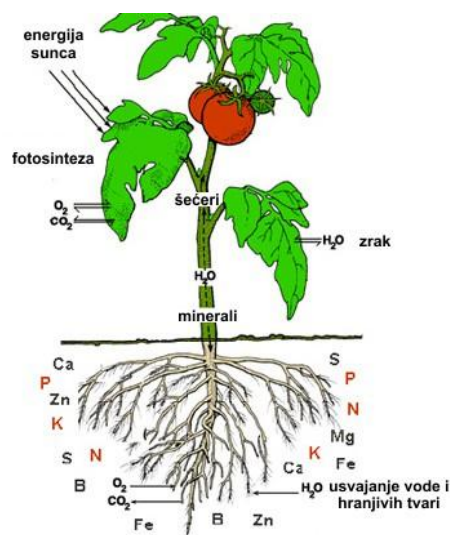
Zelena biljka je prirodni i za sada jedini sustav pomoću kojeg se usvaja ugljik iz zraka i koji svjetlost kontinuirano transformira u kemijski oblik energije, odnosno organsku tvar (Slika 1.), premda u novije vrijeme ima i laboratorijskih pokušaja oponašanja takovog sustava konverzije svjetlosne energije.

Disanje je suprotan proces *fotosintezi* koji predstavlja energetski *output*, također kontroliran enzimatskim sustavima. Procesom disanja razgrađuju se organska tvar (temelj su ulančane ili prstenasto povezane molekule četverovalentnog ugljika), koje se prvo transformiraju do šećera, a oslobođeni, energijom bogati elektroni premještaju se u više etapa niz energetski gradijent sve do H^+ koji s kisikom tvori stabilnu anorgansku molekulu vode.

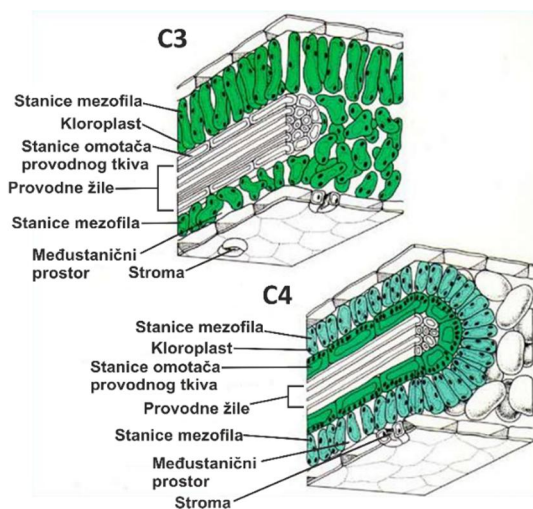
Biljke C4 tipa fotosinteze rastu i razvijaju se 20 - 100 % brže u odnosu na C3 biljke. Istraživanje je koje je provedeno na sveučilištu u *Sheffieldu* otkrilo je zašto biljke koje koriste C4 tip fotosinteze rastu tako brzo. Takve biljke razvijaju do 50 % veću masu korijena te lakše i brže usvajaju vodu i hranjive tvari što im daje

značajnu prednost u toplim i sušnim uvjetima. Budući da fotosinteza održava život svih bića na Zemlji, evolucija u pravcu C4 tipa fotosinteze kod tropskih biljaka omogućila im je intenzivniju proizvodnju šećera u odnosu na C3 tip. Npr., trave koje dominiraju savanama koriste *C4 tip fotosinteze*, a tom tipu pripadaju kukuruz i šećerna trska.

Primarni produkt C4 tipa fotosinteze nije fosfoglicerat koji sadrži 3 C, već malat i aspartat s 4 ugljikova atoma. Specifičnost ovih biljaka je tzv. *kranz anatomija* (njem. *kranz* = vijenac), tj. dvije vrste fotosintetskih stanica (Slika 2.). Stanice *mezofila* (unutarnje tkivo lista) jednake su u oba tipa fotosinteze, dok stanice *omotača* provodnih snopova kod C4 tipa fotosinteze, osim uobičajenih granularnih kloroplasta (grč. *chloros* = zelen) imaju i agranularne. U mezofilnim



Slika 1. Zelena biljka i njene potrebe kao primarnog proizvođača org. tvari

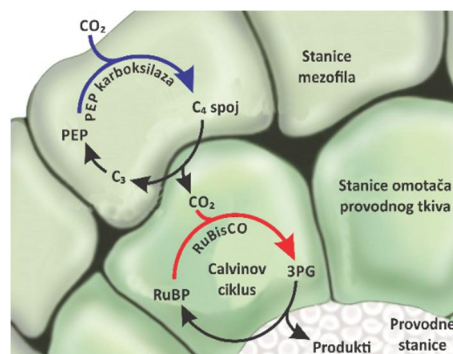


Slika 2. Anatomska građa lista C3 i C4 tipa fotosinteze

stanicama ugljični dioksid se veže na *fosfo-enol-pirogroždanu kiselinu* pri čemu nastaje *oksaloktenu kiselina* od koje nastaje *malat* koji veže amonijev ion te tako nastaje *aspartat*, dakle C4 spoj.

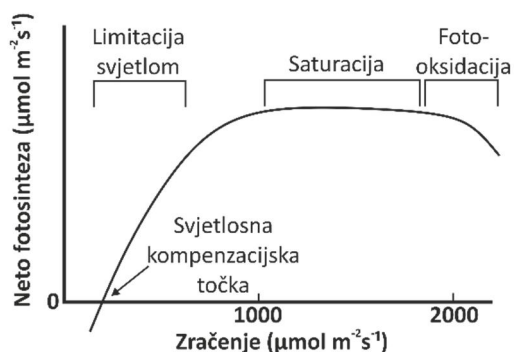
Nastali primarni produkti s četiri ugljikova atoma transportiraju se u štapičaste stanice koje poput vijenca obavijaju provodnu žilu (Slika 2.), a u njima se oslobađa CO₂ potreban za *Calvinov ciklus* (kružni proces u kojem se veže CO₂). Nastala *pirogroždana kiselina (piruvat)* vraća se u mezofil te se nakon *fosforilacije* (energetska aktivacija molekula fosforom), uključuje u sljedeći ciklus, a dekarboksilacijom izdvojeni CO₂ se u kloroplastima parenhimskog omotača uključuje u *Calvinov ciklus* iz kojeg se može izdvojiti pirogroždana kiselina (3C atoma) te ponovo ući u ciklus asimilacije CO₂ u mezofilu (Slika 3.). C4 tip fotosinteze (asimilacije CO₂) ima nekoliko podvarijanta, ovisno o enzimima koji sudjeluju i produktima *karboksilacije*.

Usporedbom gotovo 400 vrsta trava istraživanje je dovelo do neočekivanog otkrića koja će korjenito promijeniti mišljenje o C4 tipu fotosinteze. Samo 3 % postojećih vrsta biljaka imaju C4 tip fotosinteze, ali one asimiliraju ~25 % ugljika u odnosu na cjelokupnu vegetaciju Zemlje. Njihov metabolizam znatno je učinkovitiji u odnosu na C3 tip fotosinteze, njihova lisna površina po jedinici površine tla (LAI) znatno je veća, a gubitci disanjem su znatno manji.



Slika 3. Lokalizacija C4 tipa fotosinteze

Što se događa u metabolizmu biljaka i kako one reagiraju na podražaje, posebno na ekscese vezanu uz vodu i temperaturu, obzirom na njihov vanjski izgled (*fenotip*) istražuje se evropskim projektom EMPHASIS (*European Multi-Environment Plant Phenomics and Simulation Infrastructure*). Jedan od ciljeva projekta je ubrzati i poboljšati uzgoj novih sorti, a istraživanja se provode neinvazivnim tehnikama (bez oštećenja biljaka) u kontroliranim uvjetima i na terenu, simulirajući buduće ekološke uvjete, npr. promjena koncentracije ugljičnog dioksida te porast temperature tla i zraka. U tu svrhu koriste se automatizirani sustavi s različitim sensorima te se očekuje da će do 2020. god. biti završena *fenotipizacija* bitna za sigurnost hrane i održivu *bioekonomiju*.



Slika 4. Odnos neto fotosinteze i fotosintetski aktivne radijacije (FAR)

dok drugi faktori (voda, hranjive tvari itd.) najčešće nisu ograničavajući čimbenik u hladnijem dijelu godine (jesen-zima-proljeće).

Temeljni uvjet efikasnog usvajanja svjetlosne energije je optimalan razvoj asimilacijske površine biljaka, njena trajnost, odnosno fotosintetska duljina života i što bolja pokrivenost tla usjevom tijekom godine. Fotosinteza je usko povezana s intenzitetom FAR (*fotosintetski aktivne radijacije*, Slika 4.) i temperaturom, ali i visinom usjeva, indeksom lisne pokrovnosti (LAI), položajem, rasporedom i bojom lišća, gustoćom usjeva, rasporedom biljaka, zadovoljenjem potreba za vodom i hranivima i dr. U umjerenom klimatskom području, kakvo je naše, ukupna suha tvar usjeva proporcionalna je sunčevom zračenju (FAR),

Koncentracija klorofila u lišću rijetko je uzrok smanjenom intenzitetu fotosinteze te se rijetko može utvrditi njena značajna i pozitivna korelacija s neto produkcijom, izuzev u uvjetima niske osvjetljenosti (npr. suviše gust usjev). Međutim, slaba opskrbljenost nekim biogenim elementima (Fe, Mg, N i dr.) izaziva pojavu *kloroze* i pad intenziteta fotosinteze, npr. kad je koncentracija pigmenta relativno niska (jesen).

Intenzitet fotosinteze usjeva proporcionalan je veličini lisne površine samo do određene razine, odnosno do pojave zasjenjivanja donjeg lišća. Indeks lisne pokrovnosti (LAI) je kod ratarskih usjeva najčešće je 4 - 8, ali se

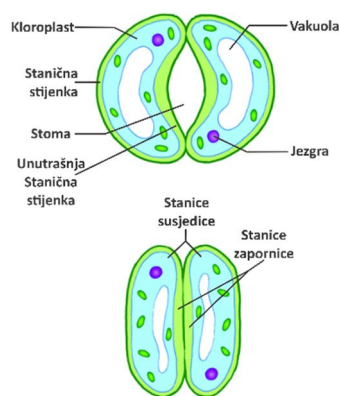
kod pšenice visoki prinosi postižu samo kad je LAI u cvjetanju 6 - 10. U slučaju da je LAI veći od optimalnog (LAI > 5), fotosinteza donjeg lišća usjeva može pasti ispod tzv. *kompensacijske točke* (negativni neto prirast, ispod intenziteta disanja), posebice ujutro i uvečer. U takvom usjevu mikroklimatski uvjeti pogoduju pojavi bolesti i štetnika, usjev je neotporan na sušu i ima veće potrebe za mineralnim elementima ishrane.

Položaj lišća u prostoru (posebice donjeg) i LAI određuju *svjetlosni režim usjeva*. Brojna istraživanja pokazuju da kultivari i hibridi s uspravnijim lišćem bolje podnose veći sklop i često imaju veći intenzitet te efikasnost fotosinteze uz veći poljoprivredni prinos. Biljke će najviše svjetlosti apsorbirati kad je lišće pod kutom 30 - 60° jer će tada, zbog dnevne promjene kuta Sunčeve svjetlosti, dio listova uvijek biti osvjetljen pod kutom od 90°. Kod visokih usjeva, npr. kukuruza, povoljnije je da gornje lišće ima uspravniji (*erektofilan*), a donje više položen (*horizontalan*) smještaj.

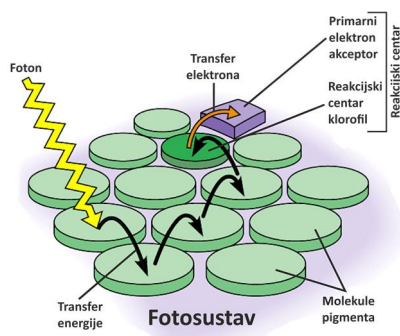
Mlađe lišće je fotosintetski aktivnije od starijeg, ali najveći dio *fotosintata* koristi za vlastiti rast, dok starije lišće postupno gubi fotosintetsku sposobnost te je najaktivnije *fiziološki zrelo lišće* (~2/3 najveće površine lista). Međutim i drugi zeleni organi doprinose ukupnoj fotosintetskoj produkciji, npr. na klas pšenice otpada ~30 % (s osjem i više) koliko i na najviši list (*zastavičar*). Kod kukuruza najznačajniji su listovi odmah iznad i ispod klipa, kod suncokreta vršni listovi u fenofazi nalijeivanja zrna, itd.

Postoji sumnja da današnja visoka razina kisika može ograničiti produktivnost biljaka. Istraživači sa Sveučilišta *Umea* pokazali su da to nije slučaj u pokusima s izotopskom vodom ($H_2^{18}O$), što je veoma ohrabrujuće za daljnji rast produkcije biomase, jer sunčeva energija nije ograničavajući resurs. Naime, u trenutku evolucijske pojave fotosinteze, prije gotovo tri milijarde godina, atmosfera je sadržavala vrlo malo kisika pa se razmišljalo kako njegova visoka koncentracija može inhibirati fotosintezu i ograničiti produkciju hrane.

Istraživači sveučilišta u Nagoji (*Nagoya University Institute*) uspjeli su povećati asimilaciju ugljičnog dioksida, odnosno intenzitet fotosinteze i rast biljaka kroz



Slika 5. Anatomija puči



Slika 6. Antena sustav apsorpcije svjetlosti pigmentima

stimulaciju otvaranja puči. *Puči* (grč. *stoma* = usta) su mali otvori na površini lišća koji (Slika 5.) kontroliraju izmjenu plinova biljaka s vanjskim okruženjem. Površina puči prosječno iznosi 2 % površine lista i kroz tako male otvore (oko $30 \times 7 \mu m$) plinovi, a posebice tekućine, teško ulaze. Otpor puči u razmjeni plinova ograničavajući je faktor tijekom fotosinteze pa je stimulacijom njihovog otvaranja asimilacija povećana ~15 %, a 1,4 do 1,6 puta povećan je rast biljke *Arabidopsis*.

Znanstvenici sa Sveučilišta *Wageningen* i *Amsterdam* zaključili su da je moguće razviti biljke koje proizvode još više hrane smanjujući im razinu pigmenta koji izravno ne doprinose fotosintezi. Naime, kloroplastni pigmenti koji nisu izravno uključeni u fotosintezu neučinkovito apsorbiraju i prenose svjetlosnu energiju do aktivnih molekula *klorofila a* (Slika 6.). Stoga biljke s manje kloroplastnih pigmenta, svjetlije lišće, učinkovitije koriste dostupno svjetlo i brže rastu. Ovo otkriće moglo bi dovesti do razvoja biljaka s manje *nefotosintetskih pigmenta* koje proizvode više hrane. To se uglavnom odnosi na zaštićeni prostor (uzgoj u plastenicima i staklenicima) jer neki kloroplastni pigmenti, npr. *karotenoidi*, imaju zaštitnu funkciju (UV zračenje, oštećenja insektima i dr.).

Osijek, svibnja 2016.

Za više detalja o kemizmu fotosinteze i disanja, kao i odnosu biljaka prema svom živom i neživom okruženju, pročitajte u knjizi [Ekofiziologija biljaka, V. Vukadinović, Irena Jug i B. Đurđević, 2014.](#)