

MARIAN CZARNOWSKI

SPEKTRALNA WYDAJNOŚĆ FOTOSYNTETY ROŚLIN WYŻSZYCH

Wstęp

Efektywność oddziaływania różnych długości fali promieniowania w zakresie fotosyntetycznie czynnym (400—700 nm) na natężenie wiązania CO_2 przez rośliny zielone jest określana jako spektralna wydajność fotosyntezy. **Spektrum działania fotosyntezy** (widmo czynne) jest to wydajność tego procesu odnoszona do jednostki gęstości strumienia energii promienistej (natężenia napromieniowania), względnie do jednostki gęstości strumienia fotonów (kwantów) w różnych długościach fali promieniowania fotosyntetycznie czynnego (PAR) padającego na organa asymilacyjne roślin. Spektralną gęstość strumienia energii promienistej (spektralne natężenie napromieniowania) wyrażamy w $\text{W} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{nm}^{-1}$, natomiast spektralną gęstość strumienia fotonów (kwantów) wyrażamy w $\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{nm}^{-1}$ (E, 1 ajnsztajn = 1 mol = $6,022 \cdot 10^{23}$ kwantów). Energia kwantu jak i energia ajnsztajna zmniejsza się ze wzrostem długości fali i tak w zakresie od 400—700 nm zmniejszenie to wynosi 1,75 razy [10].

Wydajność fotosyntezy, podobnie jak i innych procesów fotochemicznych jest proporcjonalna do liczby zaabsorbowanych kwantów, a nie do zawartej w nich energii [34]. Dlatego też zapotrzebowanie na promieniowanie biorące udział w fotosyntezie poprawniej jest wyrażać w jednostkach gęstości strumienia kwantów ($\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), a nie w jednostkach gęstości strumienia energii promienistej ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$). Jeden ajnsztajn (E) monochromatycznego promieniowania niesie energię $119,778 \cdot 10^6 / \lambda$ J. Strumień energii promienistej 1 W jest równoważny strumieniowi kwantów $8,35 \cdot 10^{-9} \cdot \lambda$ (nm) $\text{E} \cdot \text{s}^{-1}$ [44].

Wydajność kwantowa fotosyntezy jest to stosunek liczby związanych cząsteczek CO_2 do liczby zaabsorbowanych kwantów (względnie stosunek liczby związanych moli CO_2 do liczby zaabsorbowanych ajnsztajnow), [43, 44]. Teoretyczna wartość wydajności kwantowej fotosyntezy mieści się w granicach od 0,36 mol $\text{CO}_2 \cdot \text{E}^{-1}$ przy długości fali 700 nm do 0,63 mol $\text{CO}_2 \cdot \text{E}^{-1}$ przy 400 nm [9], podczas gdy praktycznie u roślin wyższych jest ona 6—8 razy mniejsza [4]. Wydajność energetyczna reakcji fotochemicznych jest zazwyczaj niższa niż wydajność kwantowa [47].

Odwrotność wydajności kwantowej, czyli stosunek liczby zaabsorbowanych

kwantów (lub ajnsztajnow) do liczby związanych cząsteczek (lub moli) CO_2 jest określana jako **zapotrzebowanie kwantowe**. Teoretyczna wartość zapotrzebowania (wymogu) kwantowego przy długości fali 400 nm wynosi 1,6 ajnsztajnow na związanie 1 mola CO_2 , a przy 700 nm $2,8 \text{ E} \cdot \text{mol CO}_2^{-1}$. Jednakże doświadczalnie stwierdzono, że zapotrzebowanie kwantowe roślin wyższych jest kilka razy większe (np. u kukurydzy $16 \text{ E} \cdot \text{mol CO}_2^{-1}$), gdyż znaczna część zaabsorbowanej energii PAR zostaje rozproszona w postaci ciepła [9].

Absorpcja promieniowania fotosyntetycznie czynnego przez zielone rośliny jest pierwszym etapem procesu fotosyntezy. Dlatego też zajmiemy się głównie przedstawieniem zależności spektralnej wydajności fotosyntezy od spektrum absorpcyjnego organów asymilacyjnych roślin wyższych.

Spektralne właściwości absorpcyjne barwników fotosyntetycznych

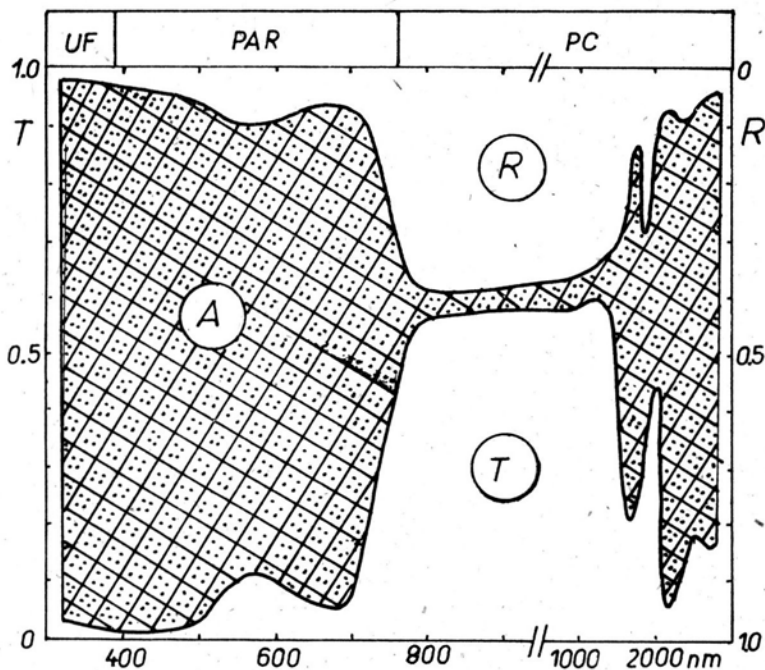
Promieniowanie fotosyntetycznie czynne (PAR) stanowi przeciętnie 45% całkowitego promieniowania słonecznego (s.). Absorpcje (A) promieniowania obliczamy z różnicy pomiędzy gęstością strumienia kwantów czy też energii promienistej docierającej do organów asymilacyjnych rośliny (I) a jej refleksją (R) i transmisją (T), [29].

$$A = I - (R + T)$$

Ross [48] podaje, że właściwości optyczne „średniozielonego” liścia przedstawiają się następująco: $A_s = 50\%$ ($A_{\text{PAR}} = 85\%$), $R_s = 30\%$ ($R_{\text{PAR}} = 9\%$) i $T_s = 20\%$ ($T_{\text{PAR}} = 6\%$) gęstości strumienia energii promienistej docierającej do rośliny. Jednakże u większości roślin wyższych absorpcja PAR mieści się w granicach od 70–85%, refleksja 5–20%, a transmisja 5–15% energii docierającej do blaszek liściowych (ryc. 1). Natomiast w podczerwieni zmniejsza się absorpcja, a zwiększa refleksja i transmisja [11, 19, 36, 48, 49, 59]. Wartość absorpcji zależy nie tylko od kąta padania promieniowania słonecznego i stosunku promieniowania bezpośredniego do rozproszonego, ale również od morfologii i anatomii liści [2, 53, 54, 56, 57]. Stąd też istnieją różnice w absorpcji promieniowania między gatunkami, a nawet odmianami roślin (tab. I.). Mimo tak znacznej absorpcji energii PAR tylko 1–5% zostaje wykorzystane bezpośrednio w procesie fotosyntezy, natomiast reszta ulega zamianie na ciepło i rozproszeniu, względnie jest zużywana w innych procesach fizjologicznych.

Energia promienista jest absorbowana przez barwniki fotosyntetyczne roślin wyższych — **chlorofile** i **karotenoidy**. Zazwyczaj na 1 dm² liścia przypada 4–7 mg chlorofilu, przy czym chlorofilu *a* jest 1–3 razy więcej niż chlorofilu *b*. Karotenoidy (karoteny i ksantofile) występują w stężeniu 4–7 razy mniejszym od stężenia chlorofilu [3, 9, 39, 40, 52, 58]. Wydajność przekazywania energii z chlorofilu *b* na chlorofil *a* wynosi 1,0, podczas gdy z karotenoidów na chlorofil *a* tylko 0,2–0,5 [13]. U glonów energia absorbowana przez β -karoten jest przekazywana na chlorofil z wydajnością zbliżoną do 1,0 [21]. Stosunek zawartości β -karotenu do ksantofili w liściach ryżu wynosi 0,47, natomiast β -karotenu do ogólnej zawartości karotenoidów 0,32 [29].

Barwniki fotosyntetyczne występujące w chloroplastach tworzą systemy lub



Ryc. 1. Względne wartości refleksji (R), transmisji (T) i absorpcji (A) liści topoli przy różnych zakresach spektralnych promieniowania. UF — ultrafiolet, PAR — promieniowanie fotosyntetycznie czynne, PC podczerwień [33]

TABELA 1

Refleksja (R), transmisja (T) i absorpcja (A) promieniowania słonecznego przez liście drzew. Wartości są podane w procentach [2]

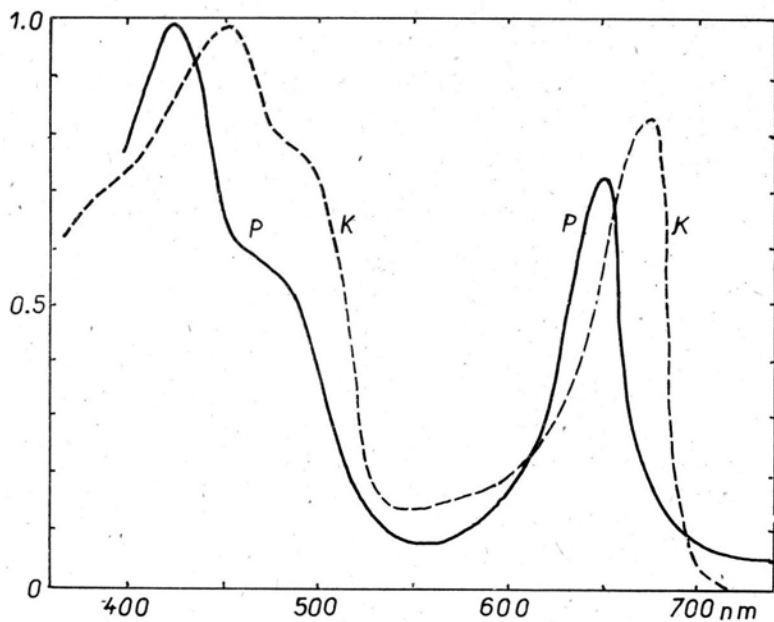
Gatunek	Liście górnej części korony			Liście dolnej części korony		
	R	T	A	R	T	A
<i>Populus alba</i>	28	18	54	44	18	38
<i>Populus tremuloides</i>	32	19	49	36	19	45
<i>Salix babylonica</i>	28	22	52	31	20	49
<i>Betula alba</i>	30	22	48	33	24	43
<i>Quercus rubra</i>	27	24	49	29	25	46
<i>Ulmus rubra</i>	24	27	49	31	22	47
<i>Prunus serotina</i>	24	19	57	39	21	46
<i>Acer platanoides</i>	25	24	51	29	25	46
<i>Acer negundo</i>	31	22	50	32	19	49
<i>Robinia pseudoacacia</i>	32	26	42	38	26	36
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	29	21	50	33	15	52
<i>Alocasia (= Canna) indica</i>	21	10	69	—	—	—
<i>Pinus strobus</i>	11	0	89	—	—	—

układy złożone z licznych cząsteczek chlorofilów, karotenoidów, białek i innych związków organicznych. U roślin wyższych występują dwa **fotosystemy** barwników, tzw. **PS-I** (chlorofil *a*, forma *P-700*) i **PS-II** (chlorofil *a*, forma *P-680* oraz chlorofil *b*). Karotenoidy występują w większej ilości w PS. II [22]. Grupa barwników obejmująca oba fotosystemy w jednym łańcuchu transportu elektronów jest nazwana jednostką fotosyntetyczną. W jej skład wchodzi od 300—5000 drobin chlorofilu, jednakże najwięcej jest jednostek zawierających około 2500 cząsteczek tego barwnika [58]. Bezpośredni udział w transporcie elektronów biorą tylko niektóre barwniki (*P-700* w PSI i *P-680* w PS II), natomiast pozostałe występujące w znacznie większych ilościach pełnią funkcje tzw. anten energetycznych, przekazując zaabsorbowaną energię do centrum reakcji.

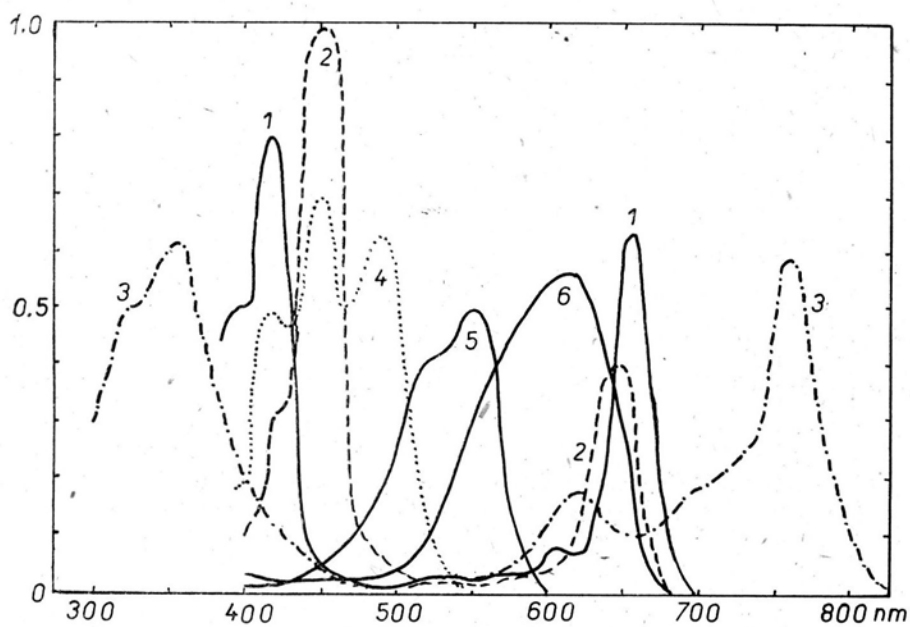
O istnieniu dwóch reakcji fotochemicznych w fotosyntezie świadczy tzw. **efekt Emersona**. Otóż przy równoczesnym napromieniowaniu roślin długościami fali 700 nm i 650 nm, wydajność kwantowa fotosyntezy jest znacznie wyższa niż łączna wartość wydajności tego procesu dla każdej długości fali oddzielnie [34]. Gdy oba centra fotochemiczne (PS I i PS II) zostaną wzbudzone równocześnie, to szybkość redukcji NADP^+ kosztem wodoru z wody będzie największa [58]. Promieniowanie o długości fali 700 nm jest absorbowane przez chlorofil *a* formę *P-700* w PS I, natomiast promieniowanie krótsze o długości fali 650 nm jest absorbowane przez chlorofil *b*, który głównie wchodzi w skład PS II. Wzrost aktywności fotochemicznej można również uzyskać przez przemienne (ale w krótkich odstępach czasu) napromieniowanie roślin długościami fali 700 nm i 650 nm, co nazwano **efektem Blinksa**. Zatem poprzez oddzielne napromieniowanie roślin długościami fali 700 nm i 650 nm wzbudza się tylko określone fragmenty łańcucha transportu elektronów, przez co funkcjonowanie całości systemu jest gorsze [58].

Pierwszymi produktami reakcji fotochemicznych w fotosyntezie są dwa związki: zredukowany fosforan dinukleotydu niktynamidoadeninowego — **NADPH** (prze-nośnik wodoru) oraz adenozyntrifosforan — **ATP** (związek wysokoenergetyczny). **NADPH** i **ATP** odgrywają bardzo ważną rolę w dalszych reakcjach ciemnych (enzymatycznych) fotosyntezy, jak również w innych procesach fizjologicznych roślin — syntezie białek i tłuszczów.

Spektrum absorpcyjne roślin wyższych posiada dwa główne maksima, jedno w zakresie promieniowania niebieskiego, a drugie mniejsze w zakresie promieniowania czerwonego. Minimum absorpcji przypada w zakresie światła zielonego (ryc. 2). O takim przebiegu krzywych decydują głównie chlorofile *a* i *b*, które różnią się między innymi intensywnością i zakresem absorpcji promieniowania niebieskiego i czerwonego oraz karotenoidy absorbujące głównie w zakresie niebieskim. Spektra absorpcyjne organów asymilacyjnych mogą być modyfikowane przez obecność w liściach również barwników towarzyszących, takich jak antocyjany i flawonoidy, które nie biorą udziału w przekazywaniu energii do centrum reakcji fotochemicznych [14]. U niektórych glonów występują również fikoerytryny (czerwone) o podwyższonej absorpcji w zakresie zielonym oraz fikocyjaniny (niebieskie) o maksymalnej absorpcji w zakresie żółtopomarańczowym [23, 51]. Bakteriochlorofile (bakterie, purpurowe) absorbują w zakresie od 300—400 nm i od 700—800 nm [30], (ryc. 3)



Ryc. 2. Spektre absorpcyjne zawiesiny chloroplastów pszenicy (P) i kukurydzy (K) [50]



Ryc. 3. Spektre absorpcyjne różnych barwników roślinnych. 1 — chlorofil a, 2 — chlorofil b, 3 — bakteriochlorofil a, 4 — β -karoten, 5 — fikoerytryna, 6 — fikocyjanina [34]

Stosunek natężenia fotosyntezy do gęstości strumienia kwantów i energii PAR

Wydajność fotosyntetyczna liścia jest proporcjonalna do gęstości strumienia zaabsorbowanych kwantów w zakresie od 400—700 nm [15, 44], co można wyrazić za pomocą równania:

$$PI = \int_{400}^{700} I_{\lambda} d\lambda$$

$$PPFD_a = 8,35 \cdot 10^{-9} \int_{400}^{700} I_{\lambda} a_{\lambda} d\lambda$$

$$P = 8,35 \cdot 10^{-9} \int_{400}^{700} I_{\lambda} a_{\lambda} \varphi_{\lambda} d\lambda$$

= φ PPFD_a, jeżeli φ jest niezależne od λ , jak podaje Gaastra [15].
gdzie: PI — natężenie napromieniowania fotosyntetycznego ($W \cdot m^{-2}$),

PPFD_a — zaabsorbowana gęstość strumienia fotonów (kwantów) fotosyntetycznych ($E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$),

P — natężenie fotosyntezy ($mol\ CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$),

I_{λ} — spektralne natężenie napromieniowania ($W \cdot m^{-2} \cdot nm^{-1}$),

a_{λ} — spektralna absorpcja liścia,

φ_{λ} — spektralna wydajność kwantowa fotosyntezy ($mol\ CO_2 \cdot E^{-1}$),

λ — długość fali (nm).

Z powyższego równania wynika, że stosunek P/PI zależy od I_{λ} i a_{λ} , podczas gdy P/PPFD_a nie wykazuje tej zależności (jeżeli φ jest niezależne od λ). McCree [42] obliczył stosunek P/PPFD_i (gdzie PPFD_i nie jest gęstością strumienia fotonów fotosyntetycznych padających na liść) stosując równanie:

$$PPFD_i = 8,35 \cdot 10^{-9} \int_{400}^{700} I_{\lambda} \lambda d\lambda (E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$$

Jak wynika z danych przedstawionych w tabeli II, odchylenia w stosunku P/PPFD_a i P/PPFD_i są znacznie mniejsze niż w P/PI. Stąd też McCree [42, 44] dochodzi do wniosku, że pomiar gęstości strumienia fotosyntetycznych fotonów docierających do organów asymilacyjnych roślin (PPFD_i), ($E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) jest bardziej dokładny dla określenia natężenia fotosyntezy niż pomiar gęstości strumienia energii promienistej czyli, natężenia napromieniowania fotosyntetycznego (PI), ($W \cdot m^{-2}$).

TABELA II

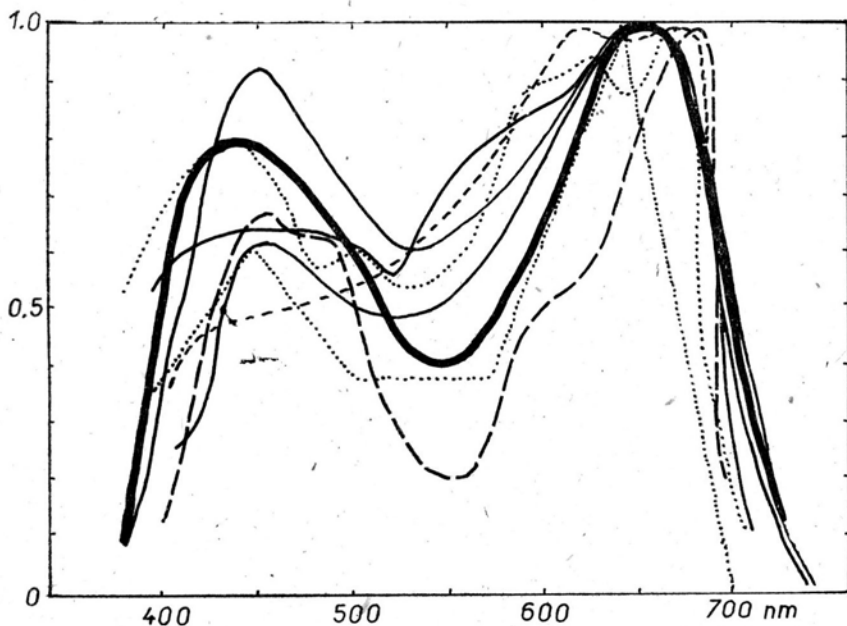
Zakresy odchyżeń w natężeniu fotosyntezy odnoszonej do: intensywności napromieniowania fotosyntetycznego — P/PI, gęstości strumienia fotosyntetycznych fotonów zaabsorbowanych — P/PPFD_a i gęstości strumienia fotosyntetycznych fotonów padających na liście — P/PPFD_i obliczone dla naturalnego i sztucznych źródeł światła [42]

Rośliny	P/PI	P/PPFD _a	P/PPFD _i
z warunków polowych	±16%	±8%	±7%
z komór hodowlanych	±11%	±4%	±4%

Charakterystyka krzywych spektralnych — działania i wydajności kwantowej fotosyntezy

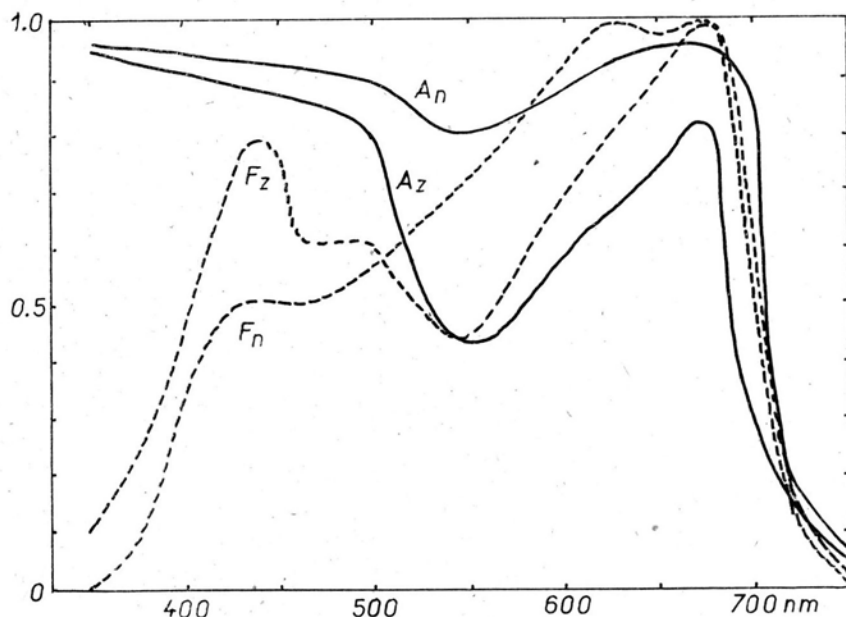
W szeregu publikacjach zajmowano się spektrum działania fotosyntezy i spektralną wydajnością kwantową fotosyntezy roślin wyższych, pochodzących z warunków polowych, szklarni i komór hodowlanych. Przedmiotem badań były przede wszystkim liście pszenicy [7, 12, 16, 17, 24, 55] i szeregu innych gatunków roślin uprawnych [1, 6, 16, 17, 22, 31, 32, 38, 41—45, 60], dziko rosnące rośliny zielne [4, 25—28] oraz drzewa liściaste i szpilkowe [7, 8, 16, 17, 25—28, 35, 38].

Spektra działania fotosyntezy odnoszone do jednostki padającego strumienia energii promienistej mogą mieć różny charakter. Krzywe spektralne otrzymane dla pszenicy przez Hoovera [24] mają dwa wyraźne wierzchołki, większy w czerwieni (względna wartość fotosyntezy 1,00) i mniejszy w zakresie niebieskim (0,78) oraz obniżenie w zakresie zielonym (0,65). Natomiast krzywe otrzymane przez Gabrielsena [16—18] również dla pszenicy są jednowierzchołkowe i najwyższą względną wartość fotosyntezy (1,00) mają w czerwieni, niższą w zieleni (0,61) i najniższą w zakresie niebieskim (0,43). Podobne jednowierzchołkowe krzywe otrzymał Gabrielsen [16—18] dla gorczycy, leszczyny i jesionu. Spektra działania fotosyntezy uzyskane dla wielu gatunków roślin należą do typu dwuwierzchołkowego (Hoovera) lub jednowierzchołkowego (Gabrielsena). W oparciu o dane z literatury Geutler i Krochmann [20] zestawili spektra działania fotosyntezy dla różnych gatunków roślin (ryc. 4), przy czym większość z nich miała charakter krzywych zbliżonych do typu Hoovera.



Ryc. 4. Spektra działania fotosyntezy różnych gatunków roślin. W oparciu o literaturę zestawili Geutler i Krochmann [20]

McCree [41] wskazał na przyczynę różnic w przebiegu krzywych spektralnych działania fotosyntezy liści pszenicy uzyskanych przez Hoovera [24] i Gabrielsena [16, 17]. Stwierdził on, że jeżeli rośliny pszenicy pochodzą z warunków polowych i są ciemnozielone, to charakteryzują się one wysoką absorpcją promieniowania fotosyntetycznie czynnego, a krzywe spektralne działania fotosyntezy mają zbliżone do typu Gabrielsena. Natomiast jeżeli pochodzą z gorszych warunków świetlnych (komór hodowlanych) i są jasnozielone to charakteryzują się one słabszą absorpcją PAR, a krzywe spektralne działania fotosyntezy mają podobne do typu Hoovera (ryc. 5).



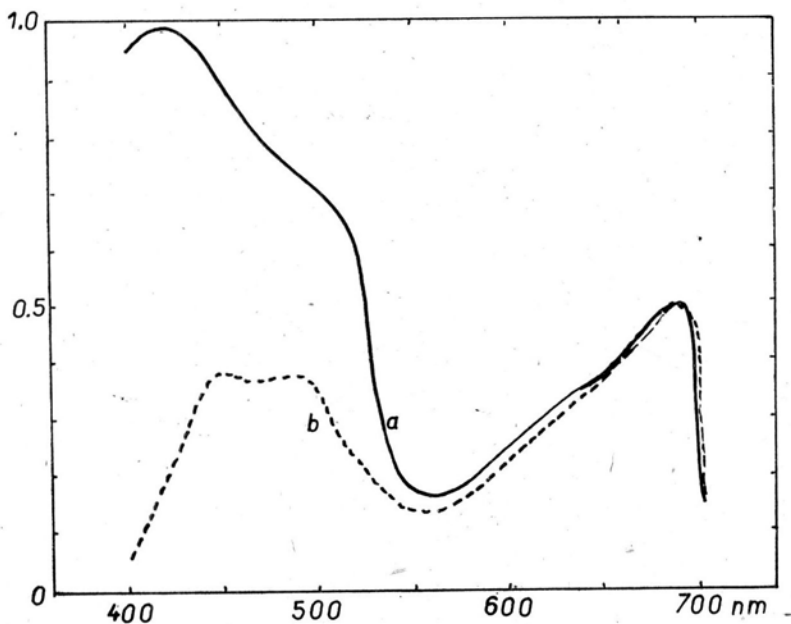
Ryc. 5. Spekttra absorpcyjne (A) i spektra działania fotosyntezy (F) liści pszenicy rosnących w polu (n) i jasnozielonych z komór hodowlanych (z) [41]

Również Burns [7] uzyskał wyższą wydajność fotosyntezy w zakresie promieniowania niebieskiego niż zielonego, w przypadku liczby padających kwantów na liście pszenicy, podczas gdy dla sosny i świerka efektywność obu zakresów promieniowania była prawie taka sama. Wyższa wydajność fotosyntezy w zakresie promieniowania niebieskiego w porównaniu z zielonym była również obserwowana u soi, sałaty, fasoli, ogórka, kapusty i buraka [31, 60], zatem charakter krzywych spektralnych dla tych roślin jest typu Hoovera.

Efektywność wykorzystania promieniowania fotosyntetycznie czynnego można ocenić przez porównanie spektrum absorpcyjnego liści ze spektrum działania fotosyntezy. W zakresie długości fali od 550—700 nm istnieje wyraźna zgodność tych krzywych spektralnych. Natomiast w części niebieskiej spektrum, oddziaływanie fotosyntetyczne jest mało porównywalne z absorpcją promieniowania przez liść [35]. Względne wartości natężenia fotosyntezy są zawsze niższe od względnych wartości

absorpcji w tym zakresie (ryc. 5), co szczególnie jaskrawo uwidacznia się u drzew szpilkowych (ryc. 6). Przyczyną znacznych rozbieżności między absorpcją promieniowania niebieskiego a jego efektywnością fotosyntetyczną w tym zakresie spektralnym może być między innymi fotooddychanie, które u drzew szpilkowych jest stymulowane przez promieniowanie niebieskie [46].

Clark i Lister [8] określili różnice w wysokości oddziaływania promieniowa-



Ryc. 6. Spektrum absorpcyjne (a) i spektrum działania fotosyntezy (b) szpilek sosny [35]

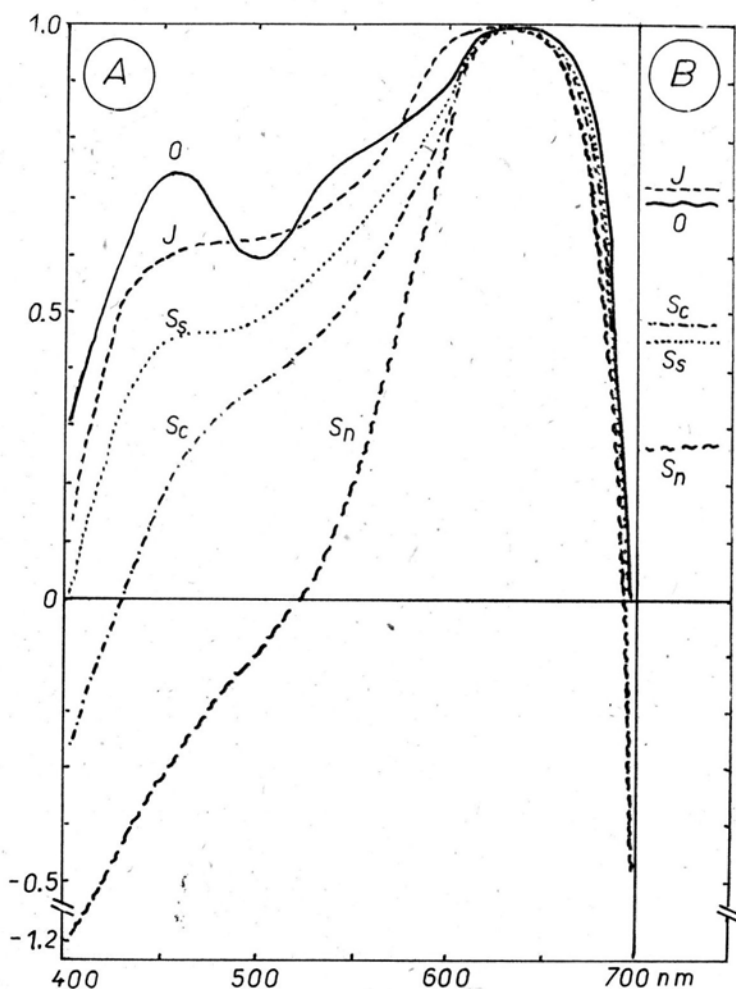
TABELA III

Związek między aktywnością fotosyntetyczną drzew przy napromieniowaniu w zakresie niebieskim a wizualną charakterystyką organów asymilacyjnych [8]

Gatunek	Fotosynteza przy napromieniowaniu w zakresie niebieskim	Stosunek fotosyntezy przy napromieniowaniu w zakresie niebieskim (455 nm) do czerwonego (619 nm)	Charakterystyka wizualna organów asymilacyjnych
Olcha czerwona	wierzchołek	0,72	ciemnozielone, szerokie liście
Jodła	wyrównanie	0,60	jasnozielone, płaskie szpilki
Świerk (Sitka)	obniżone wyrównanie	0,43	zielonożółte, spłaszczone szpilki
Świerk (Kolorado)	spadek	0,21	niebieskozielone, 4-kanciaste szpilki
Świerk niebieski	silny spadek	-0,28	niebieskobiałe, 4-kanciaste szpilki

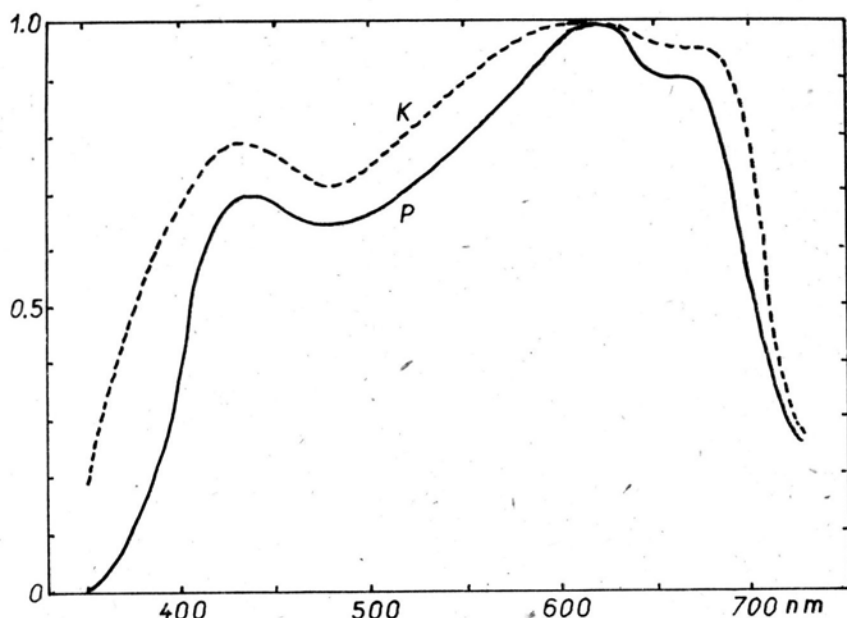
nia niebieskiego na jodłę i 3 gatunki świerka (tab. III). Spektra działania fotosyntezy szpilek świerka (ryc. 7) są zbliżone do krzywych typu Gabrielsena, jednak różnią się zdecydowanie w zależności do gatunku drzewa. Clark i Lister [8] stwierdzili, że u świerka niebieskiego bardzo niska względna wydajność fotosyntezy w zakresie promieniowania niebieskiego jest rezultatem selektywnej refleksji tego promieniowania, wywołanej obecnością epikutikularnej warstwy odkładanego wosku.

Björkman [4] stwierdził, że wydajność kwantowa fotosyntezy liści *Solidago virgaurea*, *Mimulus cardinalis* i *Plantago lanceolata* wynosi 0,074 mol $\text{CO}_2 \cdot \text{E}^{-1}$ w zakresie długości fali od 540—670 nm i zmniejsza się ona do 0,062 mol $\text{CO}_2 \cdot \text{E}^{-1}$ w zakresie od 450—520 nm. Dane te nie obejmują całego zakresu PAR. Dokładniejsze porównawcze dane w zakresie od 350—750 nm podaje McCree [41, 42] oraz McCree i Keener [45] dla liści 22 gatunków roślin uprawnych. Wyznaczone



Ryc. 7. Spektrum działania fotosyntezy (A) i natężenie fotosyntezy netto (B) drzew przy świetle białym (400—700 nm). O — olcha czerwona, J — jodła, S_s — świerk (Sitka), S_c — świerk (Kolorado), S_n — świerk niebieski [8]

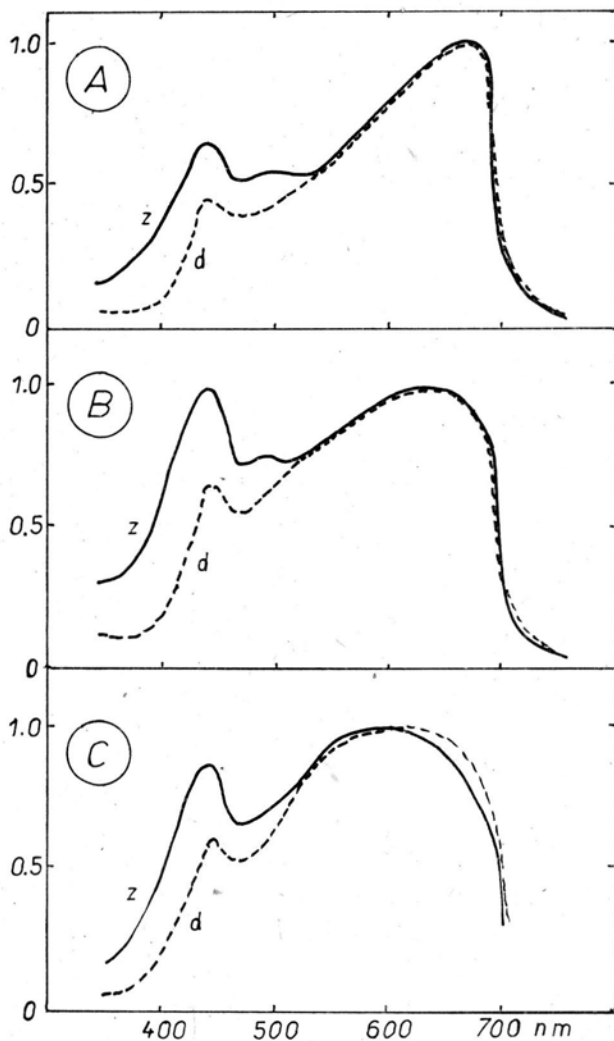
przez nich krzywe spektralnej wydajności kwantowej fotosyntezy we wszystkich przypadkach posiadają dwa charakterystyczne maksima przy 620 nm i 440 nm oraz silny spadek powyżej 670 nm (ryc. 8). Gatunki roślin rosnące w naturalnych warunkach polowych wykazują słabszą wydajność fotosyntezy w zakresie niebieskim niż gatunki o liściach jasnozielonych rosnące w komorach hodowlanych (ryc.5). Charakteryzują się one niską absorpcją w zieleni i stosunkowo wysoką wydajnością kwantową fotosyntezy w zakresie niebieskim [44].



Ryc. 8. Spektralna wydajność kwantowa fotosyntezy. Krzywe są średnią 22 gatunków roślin uprawnych rosnących w warunkach polowych (P) i w komorach hodowlanych (K) [41]

U roślin spotyka się znaczne różnice w zawartości chlorofilu w liściach od $0,21 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$ u *Sambucus canadensis* mutant *aurea* do $8,7 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$ u *Populus canadensis* [5, 17]. W zależności od stężenia chlorofilu ($a+b$) do wartości około $4 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$ wzrasta również wydajność kwantowa fotosyntezy osiągając $0,06 \text{ mol CO}_2 \cdot \text{E}^{-1}$. Stężenia chlorofilu powyżej $4 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$ nie wywierają już wpływu na wydajność tego procesu [5, 17].

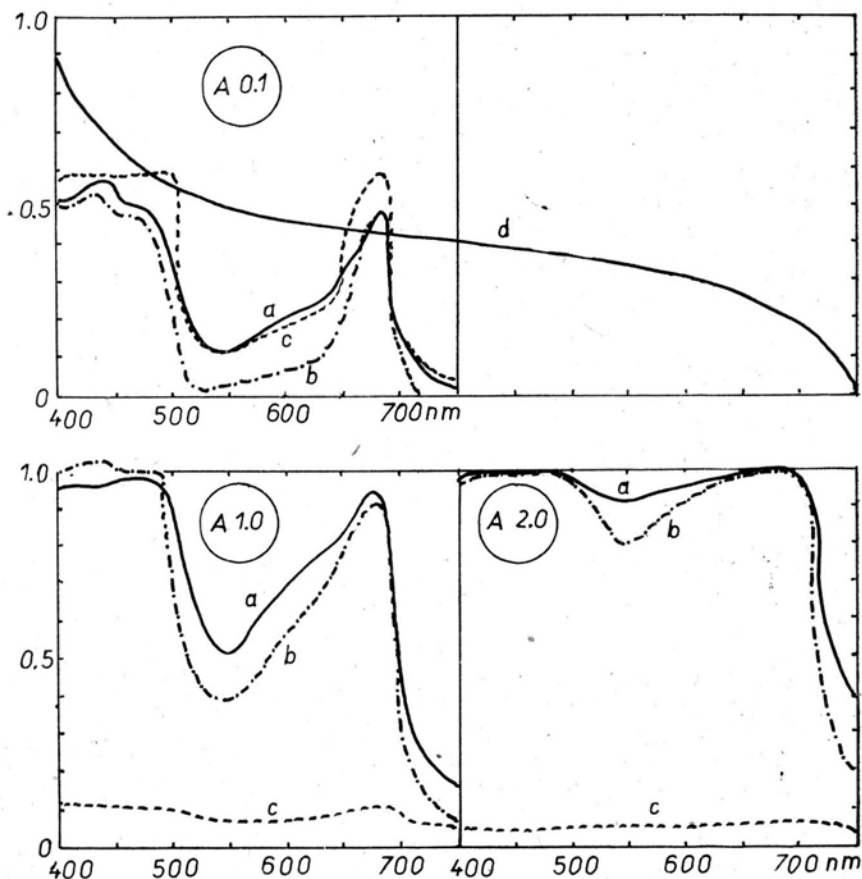
Spektra działania fotosyntezy i spektralne wydajności kwantowe fotosyntezy dla 26 gatunków roślin zielnych i 7 gatunków drzew (ryc. 9) przedstawił Inada [25]. Efektywność oddziaływania promieniowania w zakresie niebieskim jest wyższa u roślin zielnych niż u drzewiastych. Spektrum działania fotosyntezy w odniesieniu do padającej energii promienistej ma niższe wartości w zakresie niebieskim od spektrum działania fotosyntezy w odniesieniu do padającego strumienia kwantów. Krzywe spektralnej wydajności kwantowej fotosyntezy w zakresie niebieskim posiadają nieco niższe wartości od krzywych spektrum działania fotosyntezy w tym samym zakresie (ryc. 9). Typową krzywą Hoovera z podwójnym wierzchołkiem



Ryc. 9. Spektre działania fotosyntezy w odniesieniu do jednostki padającej energii promienistej (A) i liczby kwantów (B) oraz spektralna wydajność kwantowa fotosyntezy (C). Krzywe są średnią dla 26 gatunków roślin zielnych (z) i 7 gatunków roślin drzewiastych (d) [25]

uzyskał Inada [25] dla liści sałaty, natomiast drzewa dawały krzywe z pojedynczym wierzchołkiem typu Gabrielsena. Pośredni charakter krzywych uzyskano dla roślin uprawnych. Wyniki te są tłumaczone zależnością wydajności fotosyntezy od stężenia chlorofilu. Jasnozielone liście z niską zawartością chlorofilu dawały krzywe podobne do typu Hoovera, podczas gdy ciemnozielone z wysoką zawartością chlorofilu dają krzywe z pojedynczym wierzchołkiem w czerwieni typu Gabrielsena [16, 41, 42, 44, 55]. Wzrost absorpcji promieniowania w zakresie zieleni prowadzi do przejścia krzywej z typu Hoovera na typ Gabrielsena. Typową krzywą Hoovera wyznacza względna wartość absorpcji poniżej 0,6 przy 560 nm w stosunku do maksymalnej wartości (1,0) [25].

Maksymalna wydajność fotosyntezy drzew w zakresie niebieskim stanowi 50% wartości uzyskanych dla zakresu czerwonego [25], co łączy się z absorpcją kwantów przez fotosyntetycznie nieaktywne barwniki [37]. Zarówno krzywe spektralne działania fotosyntezy jak i wydajności kwantowej, w środkowym zakresie długości fali (500—600 nm) były silnie obniżone w liściach o barwie purpurowej w związku z fotosyntetycznie nieaktywną absorpcją promieniowania przez antocyjany [44]. Promieniowanie barwne stosowane w czasie wzrostu roślin nie wywierało wpływu na przesunięcia w spektralnej wydajności kwantowej fotosyntezy [26].



Ryc. 10. Teoretycznie obliczone krzywe spektralnej zależności fotosyntezy (spektrum działania) (b), wydajności kwantowej (c) i absorpcji (a) zawiesiny glonów (*Scenedesmus acutus*) od niskiej (0,1), średniej (1,0) i wysokiej (2,0) absorpcji (A) promieniowania. Obliczenia oparto na natężeniu wydzielenia O_2 w zależności od liczby zaabsorbowanych kwantów (d) [61]

Z szeregu badań wynika, że zmniejszeniu efektywności fotosyntezy w zakresie promieniowania niebieskiego towarzyszy wzrost wydajności fotosyntezy w zakresie zielonym. Ciemnozielone liście wykazują wysoką wydajność fotosyntezy w zieleni, jednakże nie zawsze łączy się to z obniżeniem wydajności tego procesu w zakresie niebieskim w porównaniu z liśćmi jasnozielonymi. W wielu przypadkach krzywe

obrazujące obniżenie w zielonej części spektrum działania fotosyntezy, równocześnie w tym samym zakresie wykazywały wyższą wydajność kwantową. Natomiast uzyskiwane niższe wartości w niebieskiej części spektrum działania fotosyntezy nie dawały efektywniejszej wydajności kwantowej w tym zakresie. Fakty te sugerują, że przyczyny zmian w efektywności fotosyntezy w niebieskiej części spektrum są różne i niezależne od modyfikacji wydajności fotosyntezy w zakresie promieniowania zielonego. Stąd też wniosek, że niższe względne wartości fotosyntezy w zakresie promieniowania niebieskiego są wynikiem głównie większej nieefektywności absorpcji w tym zakresie długości fali przez inne barwniki niż chlorofile, natomiast niższe wartości fotosyntezy w zakresie zielonym mogą być odnoszone do obniżonej zawartości chlorofilu w organach asymilacyjnych roślin [29].

U roślin niższych, a szczególnie u glonów, spektra działania fotosyntezy i wydajności kwantowej zmieniają się w zależności od spektralnej intensywności absorpcji promieniowania [61]. Przy niskiej intensywności absorpcji wszystkie 3 krzywe mają podobny charakter z wyraźnym obniżeniem w zakresie zielonym (ryc. 10). Natomiast ze wzrostem absorpcji promieniowania przez zawiesinę glonów wzrasta również względna wartość spektrum działania fotosyntezy, ale bardzo silnie zmniejsza się wydajność kwantowa fotosyntezy we wszystkich zakresach spektralnych.

LITERATURA

- [1] Balégh S. E. and Biddulph O., 1970. The photosynthetic action spectrum of the bean plant. *Plant Physiol.* 46, 1—5.
- [2] Bannister P., 1976. Introduction to Physiological Plant Ecology. Blackwell Sci. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, pp. 273.
- [3] Barber J., Horler D. N. H. and Chapman D. J., 1981. Photosynthetic pigments and efficiency in relation to the spectral quality of absorbed light. In: Smith H., *Plants and the Daylight Spectrum*, Academic Press, London, New York, Toronto, 341—354.
- [4] Björkman O., 1968. Further studies on differentiation of photosynthetic properties in sun and shade ecotypes of *Solidago virgaurea*. *Physiol. Plantarum* 21, 84—99.
- [5] Björkman O., 1981. Responses to Different Quantum Flux Densities. In: Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B. and Ziegler H., *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series 12 A. *Physiological Plant Ecology I*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 57—107.
- [6] Bulley N. R., Nelson C. D., Treguanna E. B., 1969. Photosynthesis: Action spectra for leaves in normal and low oxygen. *Plant Physiol.* 44, 678—684.
- [7] Burns G. R., 1942. Photosynthesis and absorption in blue radiation. *Amer. J. Bot.* 29, 381—387.
- [8] Clark J. B. and Lister G. R., 1975. Photosynthetic Action Spectra of Tress. I. Comparative photosynthetic action spectra of one deciduous and four coniferous species as related to photorespiration and pigment complements. *Plant Physiol.* 55, 401—406.
- [9] Czarnowski M., 1980. Fotosynteza a produktywność roślin warzywnych. *Biul. Warzyw.* 24, 15—83.
- [10] Czarnowski M., 1983. Promieniowanie fotosyntetycznie czynne. *Wiad. Bot.* 27, 271—288
- [11] Eckardt F. E., Berger A., Methy M., Heim G. et Sauvezon R., 1977. Interception de l'énergie rayonnante échanges de CO₂, regime hydrique et production chez différents types de vegetation sous climat mediterraneem. In: Moyses A., *Les processus de la production vegetale primaire*. Gauthier-villars, Paris, 1—75.

- [12] Egneus H., 1968. Action Spectra for the Transient and Normal Photosynthetic Evolution in Wheat Leaves. *Physiol. Plantarum* 21, 602—614.
- [13] Emerson R. and Rabinowitch E. I., 1960. Red drop and role of axiliary pigments in photosynthesis. *Plant Physiol.* 35, 477—485.
- [14] Fukshansky L., 1981. Optical properties of plants. In: Smith H., *Plants and the Daylight Spectrum*. Academic Press, London, New York, Toronto, 22—40.
- [15] Gaastra P., 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 59, 1—68.
- [16] Gabrielsen E. K., 1940. Einfluss der Lichtfactoren auf die Kohlensäureassimilation der Laubblätter. *Dansk Botan. Arkiv.* 10, 1—177.
- [17] Gabrielsen E. K., 1948. Influence of light of different wavelengths on photosynthesis in foliage leaves. *Physiol. Plantarum* 1, 113—123.
- [18] Gabrielsen E. K., 1960. Lichtwellenlänge und Photosynthese. In: Ruhland W., *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York V/2, 49—78.
- [19] Gates D. M., Keegan H. J., Schleter J. C., Weidner V. R., 1965. Spectral properties of plants. *App. Optics* 4, 11—20.
- [20] Geutler G. und Krochmann J., 1978. Die Messung der für die Photosynthese wirksamen Bestrahlungstärke. *Gartenbauwissenschaft* 43, 271—275.
- [21] Goedheer J. C., 1969. Energy transfer from carotenoids to chlorophyll in blue-green, red and green algae and greening leaf leaves. *Biochim. Biophys. Acta* 172, 252—265.
- [22] Govindjee M., 1975. Action spectra of chlorophyll fluorescence in spinach chloroplast fractions obtained by solvent extraction. *Plant Biochem. J.* 2, 51—60.
- [23] Haspelova-Horvatovičova A., 1981. Asimilačné farbiva v zdravej a chorej rastline. *Veda, Bratislava*, str. 267.
- [24] Hoover W. H., 1937. The dependence of carbon dioxide assimilation in a higher plant on wavelength of radiation. *Smithsonian Misc. Coll.* 95, 1—13.
- [25] Inada K., 1976. Action spectra for photosynthesis in higher plants. *Plant and Cell Physiol.* 17, 355—365.
- [26] Inada K., 1977. Effect of leaf color and the light quality applied to leaf-developing period on the photosynthetic response spectra in crop plants. *Proc. Crop. Sci. Japan* 46, 37—44.
- [27] Inada K., 1978a. Photosynthetic enhancement spectra in higher plants. *Plant and Cell Physiol.* 19, 1007—1017.
- [28] Inada K., 1978b. Spectral dependence of photosynthesis in crop plants. *Acta Hort.* 87, 177—184.
- [29] Inada K., 1980. Spectral Absorption Property of Pigments in Living Leaves and Its Contribution to Photosynthesis. *Jap. Jour. Crop Sci.* 49, 286—294.
- [30] Junge W., 1977. Physical Aspects of Light Harvesting, Elektron Transport and Electrochemical Potential Generation in Photosynthesis of Green Plants. In: Trebst A. and Avron M., *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series 5, Photosynthesis I. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 59—92.
- [31] Ko B. and Yabuki K., 1974. The dependence of the radiation between light quality and photosynthesis on optical and anatomical characteristics of leaves. 1. The relation between light quality and photosynthesis of leaves irradiated from both sides. *J. Agr. Meteorol. Japan* 29, 229—237.
- [32] Kumura A., 1969. Studies on the dry matter production of soybean plant. VI. Changes in spectral composition of solar radiation penetrating through leaf canopy and photosynthetic rate of single leaf as affected by light quality. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 38, 408—418.
- [33] Larcher W., 1975. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York pp. 252.
- [34] Libbert E., 1981. *Fizjologia roślin*. PWN, Warszawa, str. 527.
- [35] Linder S., 1971. Photosynthetic action spectrum of Scots pine needles of different ages from seedlings grown under different nursery conditions. *Physiol. Plant* 250, 58—63.
- [36] Loomis W. E., 1965. Absorption of radiant energy by leaves. *Ecology*, 46, 14—17.

- [37] Lundegårdh H., 1966. Action spectra and the role carotenoids in photosynthesis. *Physiol. Plantarum* 19, 754—769.
- [38] Nilsen S., Skogen D. and Haugstad M., 1980. Determination of Spectral Responses of Photorespiration in *Sinapsis alba* by CO₂ Burst. Effect of O₂ and CO₂ Compensation Concentrations. *Photosynthetica* 14, 363—372.
- [39] Masarovičova E. and Eliaš P. 1980. Chlorophyll Contents in Leaves of Plants in an Oak-Hornbeam Forest. 1. Herbaceous Species. *Photosynthetica* 14, 580—588.
- [40] Masarovičova E. and Elias P., 1981. Chlorophyll Contents in Leaves of Plants in an Oak-Hornbeam Forest. 2. Shrub Species. *Photosynthetica* 15, 16—20.
- [41] McCree K. J., 1972a. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agric. Meteorol.* 9, 191—216.
- [42] McCree K. J., 1972b. Significance of enhancement for calculation based on the action spectrum for photosynthesis. *Plant Physiol.* 49, 704—706.
- [43] McCree K. J., 1975. Practical applications of action spectra. In: Smith H., Light and plant development. University of Nottingham, 54—58.
- [44] McCree K. J., 1981. Photosynthetically active radiation. In: Lange, O. L., Nobel P., Osmond C. B. and Ziegler H., *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series 12A. Physiological Plant Ecology I.* Springer - Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 41—55.
- [45] McCree K. J. and Keener M. E., 1974. Effect of atmospheric turbidity on the photosynthetic rates of leaves. *Agric. Meteorol.*, 13, 349—357.
- [46] Poskuta J., 1968. Photosynthesis and respiration. I. Effect of light quality on the photorespiration in attached shoots of spruce. *Experientia* 24, 796—797.
- [47] Radmer R. J. and Kok B., 1977. Light Conversion Efficiency in Photosynthesis. In: Trebst A. and Avron M., *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series 5. Photosynthesis I.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 125—135.
- [48] Ross J., 1975. Radiative transfer in plant communities. In: Monteith J., *Vegetation and atmosphere I.* Academic Press, London, New York, Toronto, 13—55.
- [49] Roy J. and Methy M., 1980. Absorption of photosynthetically active radiation by the leaves of grass species: inter- and intraspecific variations and phenotypic response to water stress. *Acta OEcologica, OEcol. Plant* 1, 253—256.
- [50] Rozsa Z. S., Mustardy L. A. and Faludi D. A., 1980. Bleached Chloroplast as a Reference Sample for Light Scattering. *Photosynthetica* 14, 22—24.
- [51] Salagenau N., Atanasiu I., 1981. Fotosinteza. *Academia Romaniaa*, pp. 190.
- [52] Sarič R. M., Krstič B. and Milivojevič D., 1981. Pigment content and assimilation of ¹⁴CO₂ in light of different wavelengths by white and green leaves of *Acer negundo*. In: Akoyunoglou G., *Photosynthesis VI. Photosynthesis and Productivity, Photosynthesis and Environment Balaban International Science, Services, Philadelphia*, 333—338.
- [53] Smith H., 1981. *Plants and the Daylight Spectrum*, Academic Press, London, New York, Toronto, pp. 508.
- [54] Smith H., 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 481—518.
- [55] Stoy V., 1955. Action of different light qualities of simultaneous photosynthesis and nitrate assimilation in wheat leaves. *Physiol. Plantarum* 8, 963—986.
- [56] Varlet-Grancher C., Chartier M., Gosse G., Bonhomme R., 1981. Rayonnement utile pour la photosynthese des végétaux en conditions naturelles: caractérisation et variations. *Acta OEcologica, OEcol. Plant* 2, 189—202.
- [57] Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Artis P., 1982. Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert vegetal. *Acta OEcologica, OEcol. Plant* 3, 3—26.
- [58] Więckowski S., 1977. *Fotosinteza*. W: Zurzycki J. i Michniewicz M. — *Fizjologia roślin*, PWRiL, Warszawa, 139—184.
- [59] Uchijima Z., 1976. Water Consumption in Crop Production. In: *Science for better environment*.

- Proceedings of the International Congress on Human Environment (HESC), Kyoto, Nov. 17—26, 1975, 184—193.;
- [60] Yabuki K. and Ko B., 1973. The dependence of photosynthesis in several vegetables on light quality. *J. Agric. Meteorol. Japan* 29, 17—23.
- [61] Zeinalov Y. and Maslenkova L., 1980. Analysis of Action Spectra of Photosynthesis. *Photosynthetica* 14, 512—516.

Doc. dr hab. Marian Czarnowski
Pracownia Fotosyntezy
Zakład Fizjologii Roślin PAN
ul. Sławkowska 17, 31-016 Kraków