

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze  
Katedra experimentální biologie rostlin

Zuzana Máhrlová

# Vliv teploty na procesy fotosyntézy a růst C3 a C4 rostlin ve výuce na biologii na školách



Bakalářská práce

Praha, 2010

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

Konzultanti: Prof. RNDr. Lubomír Nátr, DrSc.

Doc. RNDr. Věra Čížková, CSc.

## Poděkování

Chtěla bych poděkovat doc. Janě Albrechtové za cenné rady a nápady při vedení mé bakalářské práce. Velký dík patří také konzultantům prof. Lubomíru Nátrovi a doc. Věře Čížkové za podnětné připomínky.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím citované literatury pod vedením doc. Jany Albrechtové a souhlasím s jejím zveřejněním.

V Praze, dne 12. 8. 2010

Zuzana Máhrlová

## OBSAH

Seznam zkratk	4
Abstrakt	5
Abstract	6
1. Úvod	6
2. Teplo	8
2.1. Toky tepelné energie na zemském povrchu	9
2.2. Přirozené tepelné bariéry organismů	10
3. Rostliny C3 a C4	11
3.1. C3 – cyklus	12
3.1.1. Fotorespirace	13
3.1.2. C3 typy rostlin	14
3.2. C4 – cyklus	14
3.2.1. Typy C4 rostlin	16
3.3. CAM – cyklus	16
3.4. Rozdíly mezi rostlinami C3 a C4 rostlinami	16
4. Vliv teploty na fyziologické procesy rostlin	18
4.1. Stres	18
4.1.1. Efekt extrémních teplot	19
4.1.2. Obranné mechanismy rostlin na vysoké teploty	19
HS-proteiny	19
4.2. Vliv teploty na fotosyntézu	21
4.3. Vliv teploty na dýchání rostlin	22
4.3. Vliv teploty na fotorespiraci	23
5. C3 a C4 rostliny	23
5.1. Vliv teploty na C3 a C4 rostliny	23
5.2. Vliv koncentrace CO <sub>2</sub> na C3 a C4 rostliny	25
5. Globální důsledky na vývoj ekosystémů	25
5.1. Změny klimatu a skleníkový efekt	25
5.1.1. Změny v koncentraci CO <sub>2</sub>	26
5.1.2. Změny teplot	27
5.2. Změny ekosystémů	28
6. Zařazení tématu vliv teploty na C3 a C4 rostliny do gymnaziálního vzdělávání	29
6.1. Kurikulární dokumenty	29
6.1.1. Rámcové vzdělávací programy	29
6.1.2. Školní vzdělávací programy	31
6.2. Zařazení tématu vliv teploty na fotosyntézu a růst C3 a C4 rostlin do vzdělávacího obsahu	31
6.3. Analýza tématu vliv teploty na fotosyntézu a růst C3 a C4 rostlin ve vybraných českých učebnicích biologie pro gymnázia a střední školy	31
7. Závěr	32
8. Použitá literatura	33

## Seznam zkratek

ATP	– adenzin trifosfát
$\text{HCO}_3^-$	– hydrogenuhličitanový anion
IPCC	– Intergovernmental Panel on Climate Change (Mezivládní panel pro změny klimatu)
NADH	– nikotinamidadenin dinukleotid
NADPH	– nikotinamidadenin dinukleotid fosfát
$\text{NH}_3$	– amoniak
HSE	– heat shock element
HSF	– heat shock factor
HSP	– heat shock protein
NVP	– národní program vzdělání
$P_N$	– rychlost čisté fotosyntézy ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
PEP	– fosfoenolpyruvát
RVP	– rámcový vzdělávací program
RVP G	– rámcový vzdělávací program pro gymnázia
RVP ZV	– rámcový vzdělávací program pro základní školy
ŠVP	– školní vzdělávací program
3-PGA	– 3-P-glycerová kyselina

## Abstrakt

Fotosyntéza nebo-li fotosyntetická asimilace je soubor biochemických procesů, při kterém se mění přijatá energie světelného záření na energii chemických vazeb. K tvorbě organických sloučenin využívá jako energii pouze světelnou, dalšími zdroji jsou  $\text{CO}_2$ , minerální živiny a voda. Teplo je jeden z nejdůležitějších vnějších faktorů podílející se na životním prostředí rostlin, jeho nadbytečné nebo nedostatečné množství způsobuje rostlinám stres a ovlivňuje všechny biochemické procesy. Podle způsobu fixace atmosférického  $\text{CO}_2$  můžeme rozlišit celkem tři typy fotosyntézy, C3, C4 a CAM. Rostliny typu C3 a C4 se dále liší rozmezím svých optimálních teplot, kdy rostliny C4 mají teplotní optima obecně vyšší než rostliny C3. Další rozdíly mezi těmito rostlinami spočívají v odlišné fyziologické odpovědi na měnící se klima, tedy především na zvyšující se koncentraci atmosférického  $\text{CO}_2$  a současně rostoucí teploty. Zvýšená koncentrace  $\text{CO}_2$  zvyšuje rychlost fotosyntézy u C3 rostlin, kdežto při vyšších teplotách je rychlost čisté fotosyntézy vyšší u rostlin C4. Tyto rozdílné reakce C3 a C4 rostlin na různé faktory prostředí se podepisují na změně rychlosti čisté fotosyntézy, což v důsledku ovlivňuje i růst, tvorbu biomasy a vývoj rostlin a v neposlední řadě samozřejmě i druhové složení porostu v přirozeném ekosystému a výnos hospodářsky významných plodin.

Cílem této práce učitelského studia je přinést úvod do souhrnu současných informací o vlivu teploty na fyziologické procesy především spjaté s nárůstem biomasy, u C3 a C4 rostlin, které se liší typem fixace  $\text{CO}_2$ . Tento souhrn tak může sloužit jako vytvoření teoretického základu pro řešení praktických pokusných úloh dané problematiky na středních školách a gymnáziích. Tato část byla čerpána především z vysokoškolských učebnic a vědeckých článků a může sloužit jako podkladový studijní materiál pro středoškolské učitele a jejich studenty.

V kapitole 6 tato práce poukazuje na to, jak se mohou s problematikou vlivu teploty na vývoj a růst rostlin C3 a C4 rostlin setkat studenti na středních školách. Přináší souhrn současných kurikulárních dokumentů, které poskytují vzor pro samotnou výuku. Práce se zabývá též analýzou středoškolských učebnic – zda a nakolik je toto téma v nich popsáno.

**Klíčová slova:** teplo, energie, C3 rostliny, C4 rostliny, stres, HS-proteiny, fotosyntéza, respirace, fotorespirace,  $\text{CO}_2$ , teplota, klima, skleníkový efekt, ekosystém, RVP

## Abstract

Photosynthesis, or photosynthetic assimilation, is a set of biochemical processes during which received light radiation energy is changed into energy of chemical bonds. To produce organic compounds, the photosynthesis uses as energy source only light energy and other sources of energy are CO<sub>2</sub>, mineral nutrients and water. The heat (infrared radiation) is one of the most important external environmental factors affecting plants. Too much of heat or its lack cause plant stress and influence all biochemical processes. According to the way of CO<sub>2</sub> fixation, three types of photosynthesis can be recognized – C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> and CAM. Furthermore, C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> types of plants can be distinguished according to their optimum temperature range, when C<sub>4</sub> plants have optimum temperature ranges generally higher than C<sub>3</sub> plants. Another differences between these types of plants consist in different physiological response to the changing climate, above all to the increasing concentration of atmospheric CO<sub>2</sub> and simultaneously increasing temperature. The higher the concentration of CO<sub>2</sub>, the higher the rate of photosynthesis of C<sub>3</sub> plants, whereas increased temperature increases the rate of photosynthesis of C<sub>4</sub> plants. These different reactions of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants in different environmental factors have consequences in a rate of net photosynthesis, which consequently influences biomass production, plant growth and development and last but not least also species composition of plant communities in natural ecosystems and yield of main agriculture crops.

The aim of this study of the biology teaching programme is to bring introduction to overview of recent information about effects of heat on the physiological processes mostly connected with increase in biomass of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants, which differ in modes of CO<sub>2</sub> fixation. This overview can be available as a theoretical basis for high school hands-on experimental activities dealing with this topic. The sources for this part were mainly academic textbooks and scientific papers. The present review can work as background of study material for high school teachers and their students.

In the Chapter 6, the study points to the fact, how high school students are acquainted with the topic of heat effects on growth and development of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants during their high school study. The chapter brings review of recent curricular documents, which are used as educational models. The present thesis also deals with analysis of high school textbooks – whether and how deeply this topic is dealt in them.

**Keywords:** heat, energy, C3 plants, C4 plants, stress, HS-proteins, photosynthesis, respiration, photorespiration, CO<sub>2</sub>, temperature, climate, greenhouse effect, ecosystem, RVP

## 1. Úvod

Fotosyntéza, vývoj a růst rostlin jsou ovlivňovány vnitřními a vnějšími faktory. Mezi vnější faktory řadíme i pro rostliny velmi důležitou teplotu okolního prostředí. Teplo nebo-li tepelná energie je přenášena jako součást světelného záření. Sluneční záření je elektromagnetické vlnění o spektru vlnových délek. Světelné spektrum (Obr. 1) se obvykle dělí na tři hlavní části a podle toho rozlišujeme:

1. **ultrafialové sluneční záření** s vlnovými délkami menšími než 390 nm, které před vstupem do zemské atmosféry tvoří asi 7 % energie celkového elektromagnetického slunečního záření a jež je ze značné části absorbováno atmosférickým ozónem ve stratosféře,

2. **viditelné sluneční záření** s vlnovými délkami od 390 nm do 760 nm vytvářející spektrum barev od fialové po červenou (asi 48 % energie celkového elektromagnetického slunečního záření před vstupem do atmosféry),

3. **infračervené sluneční záření**, které má vlnové délky větší než 760 nm a před vstupem do atmosféry tvoří přibližně 45 % z toku energie slunečního záření.

Infračervené záření zapříčiňuje pouze 50 % zahřívání zemského povrchu, zbytek je způsoben viditelným zářením (390-760 nm). Teplota dokáže ovlivnit různé biochemické reakce odehrávající se v rostlinné buňce a tím ovlivňuje i rychlost fotosyntézy, tedy zcela jistě teplota celkově působí na vývoj a rychlost růstu rostlin. Teploty, které rostlinám umožní maximálně fotosyntetizovat, se nazývají teplotní optima pro fotosyntézu. Teplotní optima se s rostlinnými druhy značně liší a odlišují se i u typů C3 a C4 rostlin. Obecně rostliny C4 mají vyšší teplotní optima, obvykle v rozmezí 25 – 40 °C než rostliny C3, jejichž teplotní optimum se pohybuje v rozsahu 15 – 25 °C. Tento rozdíl v toleranci vysokých teplot mezi C3 a C4 rostlinami nabývá významu obzvláště v období klimatických změn, kdy dochází ke zvyšování průměrných teplot a ke zvýšenému výskytu extrémních teplotních událostí.

Práce je zaměřena na rozdílné odpovědi rostlin C3 a C4 při vzrůstající teplotě. Toto je vzhledem ke klimatickým změnám a globálnímu oteplování doajista velmi aktuální téma. Díky vzrůstající koncentraci skleníkových plynů, mezi něž řadíme v první řadě CO<sub>2</sub>, rostou

i průměrné roční teploty přibližnou rychlostí 0,1 – 0,2 °C za deset let (<http://cdiac.ornl.gov/ftp/trends/co2/maunaloa.co2>). Postupně vyšší koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře a rostoucí teplota rozdílně působí na fyziologické procesy C3 a C4 rostlin natolik, že je možné očekávat změny skladby porostu v přirozeném ekosystému i ke změnám hospodářského výnosu kulturních plodin. Což zcela logicky bude mít obrovský dopad na další živé organismy, včetně člověka samotného.

Základním zdrojem informací této práce, přístupným i na středních školách , jsou především:

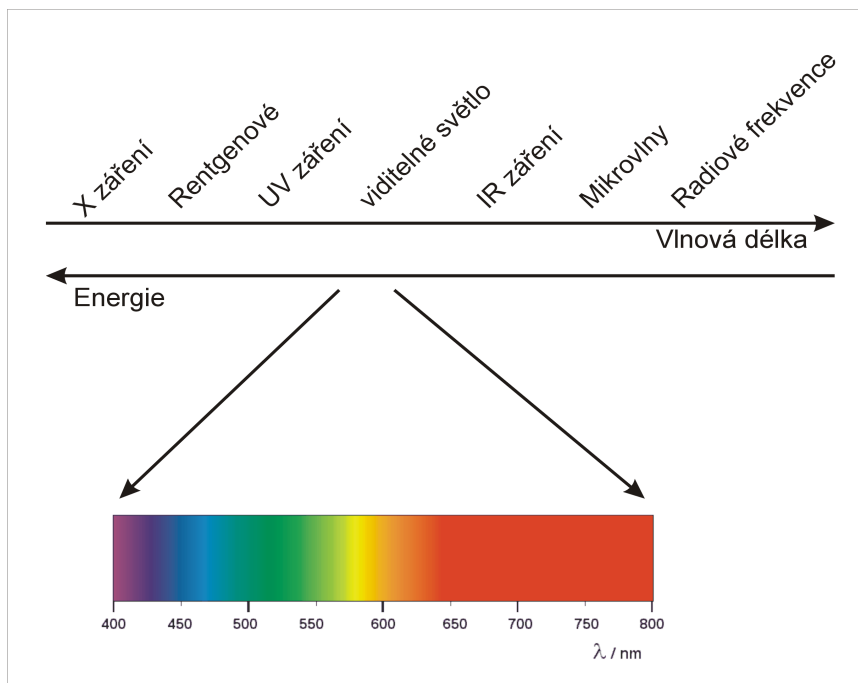
- Pavlová, 2002. Fyziologie rostlin. Karolinum, 248. ISBN 80-246-0985-1
- Procházka a kol. 2003. Fyziologie rostlin. Academia Praha, 484. ISBN 80-200-0586-2
- Walter Larcher, 1988. Fyziologická ekologie rostlin. Academia Praha, 361.
- Taiz, L. Zeiger, E. 2002. Plant Physiology. Sinauer Associates. Inc. Sunderland, USA, 690. ISBN 0-87893-823-0

Proto zdrojové citace původních prací, pokud nejsou uvedeny v textu, je možno dohledat v těchto učebnicových zdrojích. Navíc byly použity údaje z dalších prací, které jsou v textu citovány.

## 2. Teplo

Teplo je určitá forma energie, spojená energií všech pohybujících se molekul, zatímco teplota je pouze mírou průměrné rychlosti molekul. Teplo je v podstatě záležitost pohybu molekul, malých částic, které jsou stavebními kameny veškeré hmoty. Teplo neboli tepelná energie v kmitajících atomech nebo molekulách se může různě převádět a využívat. Tepelná výměna je termodynamický děj, při kterém dochází k výměně tepla mezi dvěma tělesy s různou teplotou. Tepelná výměna vždy probíhá tak, že teplejší těleso předává část své vnitřní energie chladnějšímu tělesu. Dva hlavní způsoby jsou vedení (kondukce) a záření (radiace). Teplo lze převádět také konvekcí čili prouděním. Kdekoliv se atomy nebo molekuly srazí, energie se převádí, ať už v tuhých látkách nebo v kapalinách či plynech.

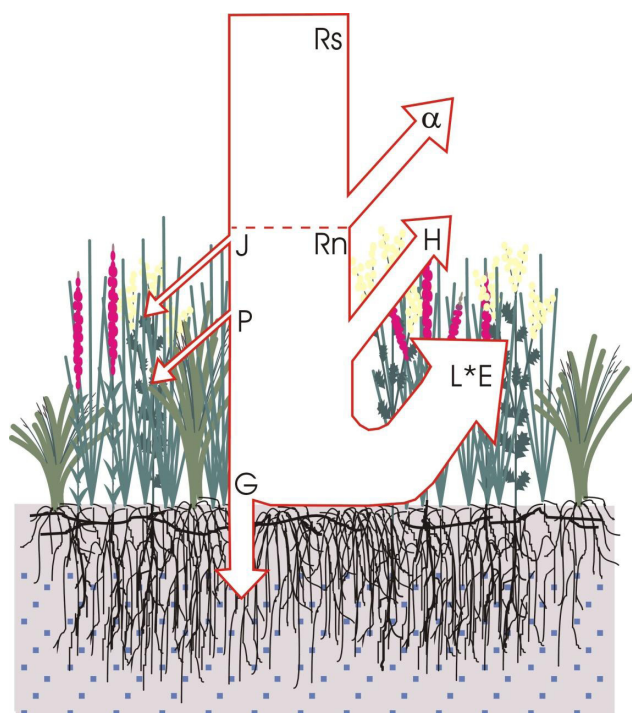




**Obrázek 1:** Světelné spektrum elektromagnetického vlnění. Oblast 760 nm – 1 mm odpovídá oblasti infračerveného záření. Na měřítku dole je vidět barva odpovídající příslušné vlnové délce ve viditelném spektru záření.  
Zdroj: <http://www.jbrom.wz.cz/vyuk/Toky%20energie.pdf>

## 2.1. Toky tepelné energie na zemském povrchu

Povrch Země je především zahříván slunečním zářením, nepatrným (přibližně 0,02%) zdrojem tepla na Zemi je tzv. geotermální teplo, tj. teplo z nitra Země. Záření se šíří vesmírem i ve vakuu. Na povrch zemské atmosféry dopadá sluneční záření o hustotě  $1,38 \text{ kW} \cdot \text{m}^{-2}$ , tato hodnota se nazývá solární koeficient a v průběhu roku se mění. Záření je průchodem atmosférou oslabováno a na zemský povrch dopadá pouze asi 47% z tohoto množství. Elektromagnetické spektrum zahrnuje elektromagnetické záření vlnových délek včetně viditelného světla (400 – 800 nm), které je využíváno rostlinou při procesu fotosyntéza Tepelné záření označováno také jako IR (infrared) záření, je součástí světelného spektra



**Obrázek 2:** Distribuce slunečné energie přicházející do prostoru, převzato: Pokorný a Květ, 2001.  
Rs- dopadající záření, Rn- čisté záření,  $\alpha$ - albedo, J- akumulované teplo v biomase, P- spotřeba energie na fotosyntézu, G- tok tepla do půdy, H- pocitové teplo, L\*E- skupenské teplo a evapotranspirace

elektromagnetického vlnění (Obr. 1). Infračervené záření zabírá ve spektru 3 dekády a má vlnovou délku větší než 760 nm. Energie přicházející na povrch (krátkovlnná) se z části

odráží zpět do prostoru. Schopnost povrchu odrážet záření je odrazivost (reflektance), poměr odraženého a přicházejícího záření je albedo. Tento poměr se s různými povrchy liší (Tab. 1). Mezi aktivním povrchem a atmosférou dochází kromě výměny krátkovlnné radiace též k výměně dlouhovlnné radiace. Krátkovlnné sluneční záření prochází zemskou atmosférou a ohřívá zemský povrch. Dlouhovlnné záření zemského povrchu je z části atmosférou pohlcováno a opětovně vyzařováno. Po odrazu krátkovlnné radiace a vyzáření dlouhovlnné složky zůstává na aktivním povrchu „zbytek“ energie, který označujeme jako celkovou čistou radiaci. Čistá radiace se na aktivním povrchu přeměňuje a transformuje (sluneční energie se disipuje). Část je spotřebována na vlastní ohřev porostu, část je využita v procesu fotosyntézy, část je spotřebována tepelným tokem do půdy, část se mění na pocitové teplo a zbytek se spotřebovuje na výpar ve formě latentního tepla výparu (Obr. 2) (Kravčík, 2007). Z hlediska zastoupení těchto složek, je největší část spotřebována na výpar a pocitové teplo.

**Tabulka 1:** Hodnoty albedo vzhledem k různým povrchům.  
Zdroj: <http://www.jbrom.wz.cz/vyuk/Toky%20energie.pdf>

<b>Povrch</b>	<b>Albedo</b>
vegetace	15 – 30%
jehličnaté porosty	10 – 20%
suchá půda, poušť	20 – 30%
vodní plochy	5 – 10%
čerstvý sníh	80 – 90%

## **2.2. Přirozené tepelné bariéry organismů**

Klíčovou rolí u živočichů a rostlin hrají přirozené tepelné bariéry, chránící před nadměrným ohřevem či ochlazením. Tyto bariéry jsou tvořeny jednak hraniční vrstvou (pokožkou) a jednak souhrnem fyziologických procesů napomáhajících udržení určité teploty organismu ve vztahu k teplotě prostředí, v němž se nachází. Funkce přirozených tepelných bariér spočívá v ochraně před takovým přetížením teplem nebo chladem, při němž by již došlo ke zkolabování vnitřního termoregulačního systému (Kuneš a kol., 2003). Každý živý organismus je vybaven svojí specifickou tepelnou bariérou. Tyto bariéry poskytují ochranu

těla organismům, ty však přes svou dokonalost mohou selhat, jsou-li překročeny omezující podmínky pro její řízení, či dojde-li k jejímu poškození. Organismy, které nejsou schopny udržet stálou teplotu a přizpůsobují svou teplotu okolnímu prostředí, se nazývají poikilotermní. Mezi ně řadíme obojživelníky, ryby, plazy, houby, mikroorganismy a rostliny. Poikilotermní organismy produkují málo tepla, které snadno ztrácejí, rychle však přijímají teplo ze svého okolí, v závislosti na změnách teploty okolí jsou jejich těla střídavě teplá a studená. Největší dokonalosti tepelné přirozené bariéry dospěli homoiotermní (endotermní) živočichové, patří sem pouze savci a ptáci, kteří si udržují v těle stálou teplotu.

Na rozdíl od živočichů rostliny mají tyto tepelné bariéry méně dokonalé, ačkoliv to neznamená, že nutně musí mít teplotu stejnou jako jejich vnější prostředí. U rostlin se na tepelné bariéře podílí především pokožka, řízená regulace otevírání průduchů, účinný systém hospodaření s vodou a různé přeměny listů v trichomy a ostny, které odráží sluneční záření a tím předcházejí přehřátí rostliny. Vnitřní teplota rostlin od teploty okolního vzduchu se může lišit i o několik stupňů Celsia.

Přijatá tepelná energie může být po nějaký čas zadržena rostlinami, např. když porost přijímá více energie, než odvádí do atmosféry nebo do půdy. To se děje při intenzivním záření a malých tepelných ztrátách konvekci nebo výparem. Za těchto okolností se mohou listy ohřát na teplotu až o 10 °C nebo ve výjimečných případech i více než je teplota okolí. Výměna tepla s okolím konvekci je tím účinnější, čím menší a členitější jsou listy a čím větší je pohyb vzduchu. Za silného záření je rostlina obklopena přehřátou vrstvou vzduchu bezprostředně při jejím povrchu. Vítr zmenšuje tuto hraniční vrstvu až na několik desetin milimetrů a tím zvyšuje rychlost tepelné výměny

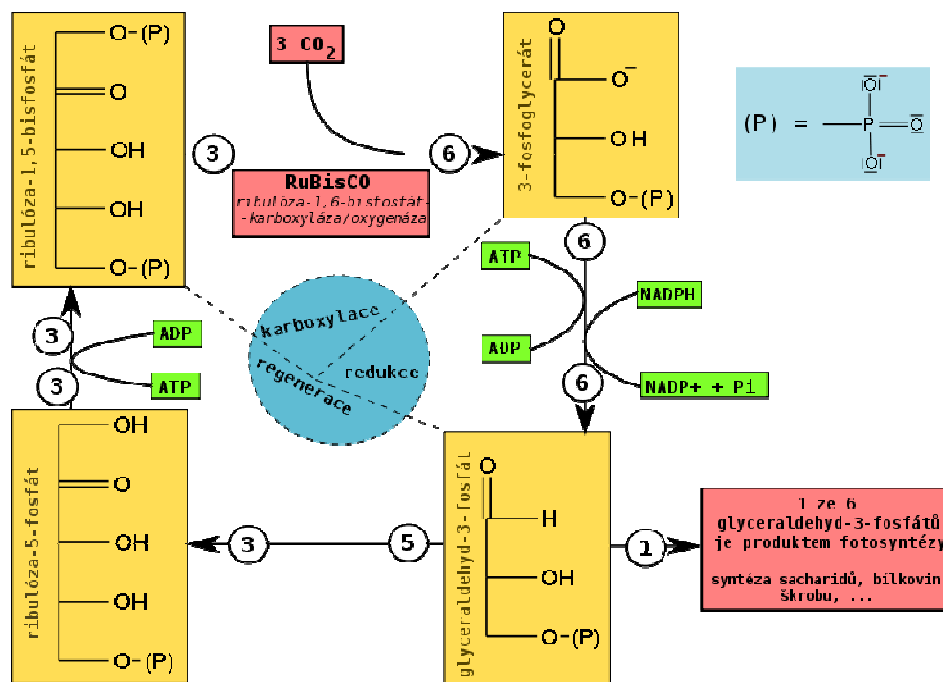
### **3. Rostliny C3 a C4**

Rostliny podle způsobu fixace CO<sub>2</sub>, která se odehrává v sekundární fázi fotosyntézy, dělíme na tři významné skupiny rostlin označované C3, C4 a CAM. C3 a C4 označení odpovídá počtu uhlíků v prvních stabilních sloučeninách při fotosyntetické fixaci CO<sub>2</sub>. CAM je zkratkou anglického „Crassulacean acid metabolism“ (metabolismus kyselin u tučnolistých). V sekundární fázi fotosyntézy probíhají reakce nezávislé na světelném záření. Sekundární reakce probíhají ve stromatu a ukládají chemickou energii získanou ve světelné

fázi (ve formě NADPH a ATP) fixací CO<sub>2</sub> do sacharidů s různým počtem uhlíků ve skeletu – C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>.

### 3.1. C<sub>3</sub> – cyklus

CO<sub>2</sub> je navázán na organický substrát, ribulózu-1,5-bisfosfát. Celá tato reakce je katalyzována enzymem ribulóza-1,5-bisfosfátkarboxyláza/oxygenáza, zkráceně označovaném Rubisco. Tento enzym je považován za nejčetněji se vyskytující enzym naší planety. Je lokalizován ve stromatu chloroplastů a může tvořit 40 až 50% celkového obsahu rozpustných proteinů. Rubisco katalyzuje navázání CO<sub>2</sub> na ribulózu-1,5-P<sub>2</sub>, vzniká nestálý produkt o 6 atomech C, který se okamžitě hydrolyzuje na 2 molekuly kyseliny 3-fosfoglycerové. Z jedné molekuly ribulóza-1,5-P<sub>2</sub> a z jedné molekuly CO<sub>2</sub> tak vzniknou dvě molekuly fosforylovaných sacharidů se 3 atomy C, k jejich vzniku se spotřebují 2 ATP a 2 NADPH, produkty primární fáze fotosyntézy (Obr. 3). Celý proces fixace CO<sub>2</sub> pobíhá v chloroplastu mezofylových buněk.



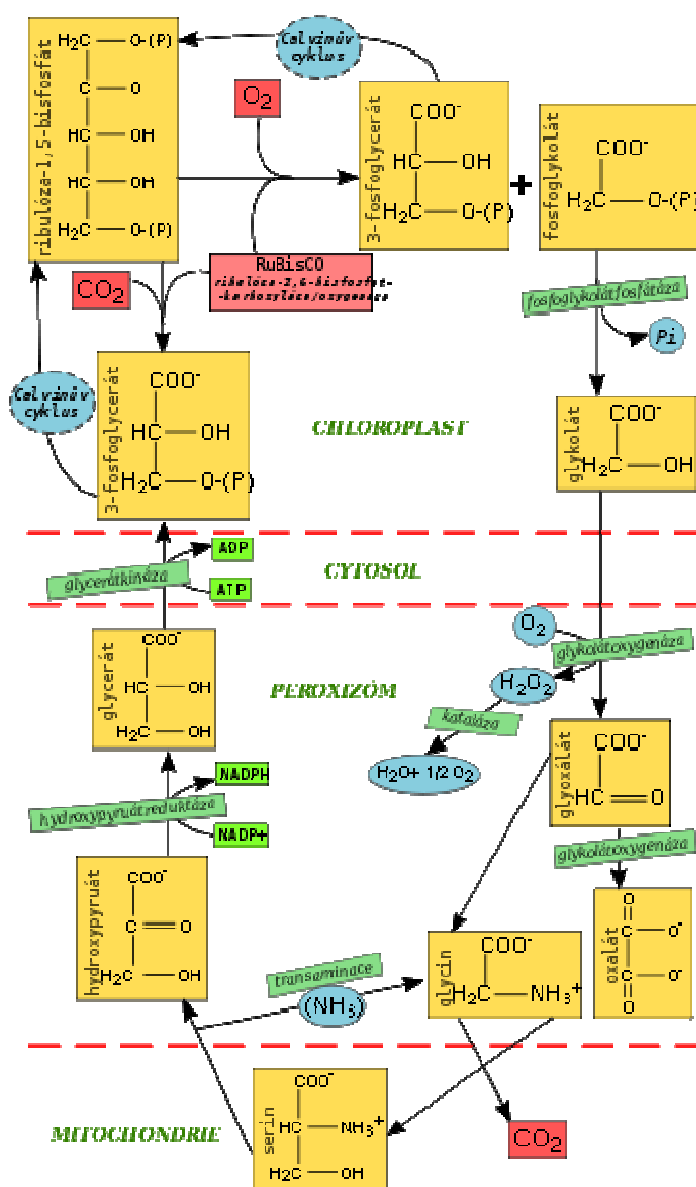
**Obrázek 3:** Schéma Calvinova cyklu zahrnuje tři fáze. Fázi karboxylační: navázání CO<sub>2</sub> na organický substrát ribulózu-1,5-P<sub>2</sub> a vznik dvou molekul kyseliny 3-P-glycerové. Fáze redukční: kyselina 3-P-glycerová je redukována na aldehyd, spotřebovávají se produkty světelné fáze fotosyntézy ATP a NADPH. Fáze regenerační: z trióz se regeneruje substrát pro karboxylaci, vznikají sacharidy s různým počtem atomů C. Tyto produkty mohou být použity i k syntéze jiných látek, např. škrobu.  
Zdroj: VOET, D.; VOETOVÁ, J., 1995

Asimilace CO<sub>2</sub> potřebuje stálou přítomnost substrátu ribulóza-1,5-P<sub>2</sub>. Regenerace substrátu se uskutečňuje řadou reakcí, které se souborně nazývají Calvinův cyklus nebo C3 cyklus. Calvinův cyklus je pojmenován, podle objevitele Melvina Calvina, který roku 1950 objasnil asimilaci CO<sub>2</sub> a popsal regeneraci substrátu pro Rubisco. C3 cyklus je nazván, podle prvních stálých produktů fixace CO<sub>2</sub> majících 3 atomy C.

### 3.1.1. Fotorespirace

Účinnost C3 cyklu je ovšem omezena nízkou afinitou enzymu Rubisco k atmosférickému CO<sub>2</sub> (Griffiths, 2006; Tcherkez et al., 2006), se kterou souvisí fotorespirace, proces probíhající v chloroplastech, peroxizómech a mitochondriích. Fotorespirace je zapříčiněna oxygenasovou aktivitou enzymu Rubisco. Navázáním kyslíku na ribulosa-1,5-bisfosfát vznikne pětiuhlíkatý meziprodukt. Není stálý a rozpadá se na 3-fosfoglycerát (3 atomy uhlíku) a 2-fosfoglykolát (2 atomy uhlíku). Tříuhlíkatý produkt vstoupí do Calvinova cyklu, zatímco dvouuhlíkatý je dále metabolizován a může být využit k syntéze některých látek (aminokyselin) (Obr. 4). Většina je však rozložena až na CO<sub>2</sub>.

**Obrázek 4:** Schéma fotorespirace. Oxygenázová aktivita Rubisco navozuje metabolickou cestu, která se nazývá fotorespirace. Kyslík je vázán na stejné vazebné místo na Rubisco jako CO<sub>2</sub> a na stejný substrát.  
Zdroj: VOET, D.; VOETOVÁ, J., 1995



Míra fotorespirace je ovlivněna několika faktory. Mezi nejvýznamnější patří koncentrace oxidu uhličitého, teplota a osvětlení.

Význam fotorespirace nebyl doposud objasněn. Z hlediska výnosu, který je měřen množstvím vytvořené suché hmotnosti určité části rostliny, se jedná o proces ztrátový. Způsobuje totiž ztráty substrátu i energie. Pro rostlinu však jednoznačně ztrátový být nemusí, naopak může přispět k optimálnímu stavu rostliny, je součástí metabolismu dusíku.

### 3.1.2. Typy C3 rostlin

Více než 90% terestrických druhů rostlin asimiluje CO<sub>2</sub> cestou C3 metabolismu (Ku et al., 1996). Jedná se především o kulturní rostliny mírného pásma, jako jsou pšenice (*Triticum aestivum* L.), ječmen (*Hordeum vulgare* L.), oves (*Avena sativa* L.), hrách (*Pisum sativum* L.), tabák (*Nicotiana tabacum* L.), řepa (*Beta vulgaris* L.), špenát (*Spinacia oleracea* L.) a mnoho dalších. Celkově tak rostliny C3 tvoří většinu zemské rostlinné biomasy oproti C4 rostlinám.

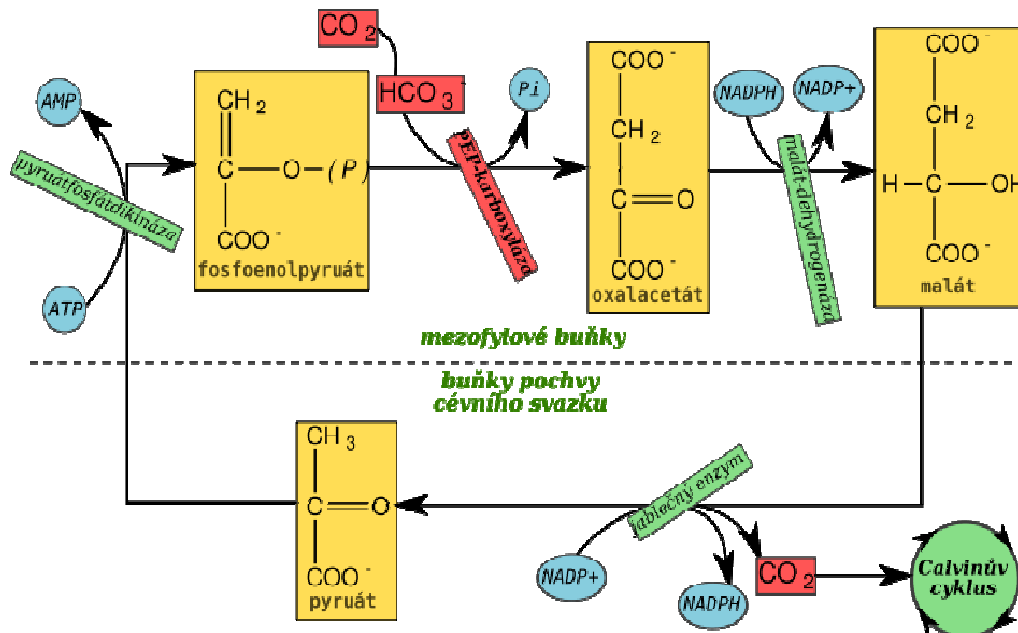
### 3.2. C4 – cyklus

C4 rostliny fixují oxid uhličitý hned dvakrát a fixace je oddělena prostorovou lokalizací v různých typech buněk. Prvně je atmosférický CO<sub>2</sub> fixován v buňkách mezofyly, a to v cytoplazmě, kde dochází k vazbě HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> na fosfoenolpyruvát enzymem PEPkarboxyláza, za vzniku oxalacetátu. Oxalacetát je čtyřuhlíkatá sloučenina, proto označení rostlin jako C4. Vzniklý oxalacetát v mezofylové buňce se mění na malát nebo asparát. Bylo však prokázáno, že rostliny C4 mají všechny enzymy Calvinova cyklu, který u C4 rostlin slouží jako druhý způsob fixace CO<sub>2</sub>. Tak malát nebo asparát je transportován do buněk pochev cévního svazku a jeho následnou dekarboxylací je uvolněn CO<sub>2</sub> a v buňce pochev cévního svazku je znovu fixován, tentokrát cyklem Calvinovým (Obr. 5).

C4 cyklus je také nazýván Hatch–Slackův–Kortschakův cyklus, podle vědců, kteří v 60. letech objevili a popsali tyto metabolické dráhy.

Celý metabolismus C4 rostlin zahrnuje sérii reakcí v cytoplazmě, mitochondriích a chloroplastech včetně transportu intermediárních produktů mezi intracelulárními kompartmenty i mezi sousedními buňkami. S tím souvisí odlišná anatomická struktura listu a příslušných buněčných organel od listu a organel C3 rostlin.

Metabolické varianty rostlin C4 se vyvinuly jako specifické adaptace u rostlin na suchých stanovištích s vysokou teplotou a vysokou ozářeností. Vyvinuly se několikrát nezávisle na sobě u různých druhů rostlin. Fixace CO<sub>2</sub> cestou C4 neznamena získání zásadně nových vlastností, ale spočívá ve specifickém využití a regulaci metabolických a transportních procesů vlastních všem rostlinám.



**Obrázek 5:** Schéma Hatch-Slackova cyklu, malátová cesta. V chloroplastech mezofylových buněk chybí enzym Rubisco a CO<sub>2</sub> je vázáno tak, že hydrogenuhličitanový anion HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> reaguje s fosfoenolpyruvátem za vzniku oxalacetátu, který je dále v chloroplastu redukován na malát. Malát přechází do buněk pochvy cévního svazku, kde je pomocí NADP<sup>+</sup> oxidován na pyruvát a současně se uvolní CO<sub>2</sub>, který pokračuje do Calvinova cyklu. Pyruvát se vrací do buněk mezofyly, kde je v chloroplastu použit pro regeneraci PEP. Zdroj: VOET, D.; VOETOVÁ, J, 1995.

Vysoká afinita PEPkarboxylázy k HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> a prakticky nevratný charakter reakce, při níž vzniká první stabilní produkt C4, oxalacetát, umožňuje rostlinám C4 zabudovávat anorganicky vázaný uhlík do organických sloučenin i za velmi nízké koncentrace CO<sub>2</sub>. Na suchých stanovištích tak rostlina efektivně fixuje uhlík i za podmínek, kdy ji nedostatek vody nutí snížit ztráty vody stomatární transpirací a přivřít průduchy, což zároveň znamená omezení přístupu CO<sub>2</sub> do fotosyntetizujících struktur. V buňkách pochev cévních svazků, kde je CO<sub>2</sub> ze sloučenin C4 uvolňován a znovu fixován na ribulózu-1,5-P2 za katalázy Rubisco, je zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> a snížená produkce O<sub>2</sub> a prakticky neprobíhá fotorespirace. Avšak rostlina C4 se musí vyrovnat s vyššími nároky na množství ATP, které je třeba na vznik PEP z pyruvátu, a adaptovat se na vyšší teplotu, neboť snížení stomatární transpirace omezuje možnost rostliny svou teplotu regulovat.

### 3.2.1. Typy C4 rostlin

Předpokládá se, že C4 typ se vyvinul z typu C3, bylo dokázáno 45 nezávislých vzniků tohoto typu fotosyntetického metabolismu u 19 čeledí vyšších rostlin (Sage, 2004). Pravděpodobně fotosyntéza typu C4 vznikla proto, aby rostliny zamezily fotorespiraci a tím i energetickým ztrátám.

Z odhadovaných 2 500 000 rostlinných druhů vyskytujících se na Zemi se u 7 500 druhů vyskytuje C4 typ fotosyntézy (Sage, 2004). Můžeme sem zařadit mnoho hospodářsky důležitých plodin. Z nich je nejdůležitější kukuřice (*Zea mays* L.), jako obilnina představující důležitý zdroj potravy pro lidstvo, dále cukrovník (*Saccharum officinarum* L.), lebeda (*Triplex sabulosa*), proso (*Panicum miliaceum* L.) a mnoho dalších.

### 3.3. CAM – cyklus

CAM je zkratkou z anglického originálu Crassulacean acid metabolism. U rostlin C4 probíhá dvojitá karboxylace na dvou různých místech, kdežto u rostlin CAM je dvojitá fixace oddělena časově. U rostlin CAM probíhá fixace C4 ve tmě a fixace Rubisco v cyklu C3 na světle. Rostliny CAM se vyvinuly z C4 rostlin, jako adaptace na nedostatek vody. CAM typ fotosyntézy zamezuje otevírání průduchů během dne a tím spojeným ztrátám vody. Otevírají průduchy teprve v noci, kdy vážou CO<sub>2</sub> do malátu. Pro uložení zásoby CO<sub>2</sub> potřebují velké množství fosfoenolpyruvátu, který získávají glykolytickým štěpením škrobu. Během dne se malát štěpí na CO<sub>2</sub>, který vstupuje do Calvinova cyklu, a na pyruvát, ze kterého se opět syntetizuje škrob.

### 3.4. Rozdíly mezi rostlinami C3 a C4 rostlinami

Rozdíly mezi těmito skupinami rostlin lze odlišit na mnoha úrovních. Ať už jde o rozdíly anatomické, fyziologické či morfologické. Při pěstování těchto typů rostlin ve stejných podmínkách jsou tyto rozdíly značné. V tabulce 2 je uvedeno několik vlastností a znaků se stručnou charakteristikou hodnot typických pro jednotlivé skupiny rostlin s C3 a C4 typem fotosyntézy.

**Tabulka 2:** Rozdíly ve vlastnostech rostlin s C3 a C4 typem fotosyntézy. Převzato Nátr, 2003.

	<b>C3</b>	<b>C4</b>
<b>Enzymy fixující CO<sub>2</sub></b>	Rubisco	PEPkarboxyláza a Rubisco
<b>Primární produkt fixace CO<sub>2</sub></b>	fosfoglycerát	oxalacetát



<b>Minimální potřeba ATP a NADPH pro fixaci 1 molekuly CO<sub>2</sub></b>	3 ATP a 2 NADPH	5 ATP a 2 NADPH
<b>Převažující podmínky na přirozených stanovištích</b>	mírné klima	sucho, vysoká intenzita slunečního záření, nízká relativní vzdušná vlhkost
<b>Vliv ozáření</b>	rostliny vykazují saturaci při intenzitách odpovídajících asi třetině maximální sluneční ozáření u nás v letním období	nevykazují obvykle saturaci ani při maximální intenzitě slunečního záření
<b>Vliv koncentrace CO<sub>2</sub></b>	rostliny mají při nízké koncentraci výrazně nižší P <sub>N</sub> než rostliny C <sub>4</sub>	vykazují při nulové koncentraci CO <sub>2</sub> vesměs jen malý nebo neměřitelný výdej CO <sub>2</sub>
<b>Vliv teploty</b>	teplotní optimum je v rozsahu 15 – 25 °C	optimum teplot je v rozmezí 25 – 40 °C, při teplotě pod 10 °C P <sub>N</sub> velmi rychle klesá
<b>Fotorespirace</b>	dosahuje až 1/3 z celkové hrubě fotosyntézy	je velmi nízká nebo vůbec není
<b>Citlivost P<sub>N</sub> na změnu koncentrace O<sub>2</sub>, při zvýšení O<sub>2</sub> z 1% na běžných 21% se P<sub>N</sub> u rostlin</b>	snižuje	nemění
<b>Maximální rychlost růstu</b>	0,5 – 2,0 g sušiny na 1 dm <sup>2</sup> za den	4 – 5 g sušiny na 1 dm <sup>2</sup> za den

Tímto výčtem rozdíly uvedených tří skupin rostlin zdaleka nekončí, rozdíly mezi nimi je mnoho a jsou značné. Je zřejmé, že oba typy rostlin jinak snášejí vliv teploty – rostliny C<sub>3</sub> lépe snášejí nižší teploty a mají obvykle nižší teplotní optimum v rozsahu 15 – 25 °C, zatímco rostliny typu C<sub>4</sub> jsou tolerantnější k vyšším teplotám, jejich optimum teplot je v rozmezí 25 – 40 °C. Tento rozdíl v toleranci vysokých teplot mezi C<sub>3</sub> a C<sub>4</sub> rostlinami nabývá významu obzvláště v období klimatických změn, kdy dochází ke zvyšování průměrných teplot a ke zvýšenému výskytu extrémních teplotních událostí.

## 4. Vliv teploty na fyziologické procesy rostlin

Teplota působí na metabolické procesy prostřednictvím svého působení na reakční kinetiku chemických dějů a na účinnost různých enzymů v nich zapojených. Zvýšením kinetické energie se zvyšuje pravděpodobnost střetu molekul a snižuje se aktivační energie chemických reakcí. Obecně v chemické praxi platí Vant' t Hoffovo pravidlo, podle kterého se reakční rychlost s teplotou zvyšuje exponenciálně, zvýšení teploty o 10 °C způsobí zdvojnásobení rychlostní konstanty. Zvýšení rychlosti reakce způsobené zvýšením teploty o 10 °C udává teplotní koeficient  $Q_{10}$ , pro který přibližně platí

$$\ln Q_{10} = \frac{10}{T_2 - T_1} \cdot \ln \frac{k_2}{k_1}$$

Kde  $T_2$  a  $T_1$  jsou dvě různé absolutní teploty a  $k_2$  a  $k_1$  jsou jim odpovídající reakční rychlosti. Teplotní koeficient  $Q_{10}$  se s teplotou mění nelineárně. Při nízkých teplotách je větší, neboť rychlost limitují zpravidla enzymatické reakce. Při zvyšujících se teplotách se však mění také biologicky významné fyzikální charakteristiky, např. hodnoty difúzních koeficientů, rozpustnost látek ve vodě a další. V závěru se všechny tyto změny fyziologického a fyzikálního typu projeví na vývoji a růstu rostlin.

### 4.1. Stres

Obecně stres je nežádoucí stav rostlin, které reagují na působení stresových faktorů aktivací obranných mechanismů. Stresové faktory můžeme obecně rozdělit do dvou skupin, na abiotické faktory a biotické faktory. Abiotické stresory jsou povahy fyzikální nebo chemické, mimo jiné sem patří příliš vysoká nebo příliš nízká ozáření, nedostatek vody i zaplavení stanoviště, zasolení půd, vysoké nebo nízké pH půdního roztoku a extrémní teploty (viz dále). Biotické stresory jsou povahy biologické a patří sem působení patogenů a konkurenčních druhů rostlin a poškození rostlin způsobené živočichy. Tyto vnější faktory způsobují rostlinám tak zvaný primární stres. Primární stres indukuje stres sekundární, například vysoká teplota způsobuje vodní deficit, který poškozuje rostlinu. Mezi sekundární stres řadíme i stres oxidativní a osmotický, kdy v rostlině je narušena osmotická a iontová homeostáza, to vede ke ztrátě funkce a změně konformace proteinů a buněčných membrán

(Wang et al., 2003). Průběh a výsledek stresové reakce závisí na charakteru a délce působení stresoru, ale i na momentálním ontogenetickém i fyziologickém stavu rostliny.

#### **4.1.1. Efekt extrémních teplot**

Rostliny se adaptovaly na velmi odlišné teplotní poměry na různých stanovištích. Překročení teplotního rozsahu, na který se rostliny adaptovaly, se dostáváme do extrémních teplot, které ohrožují existenci rostlin. Působení nízkých teplot způsobuje především narušení funkce membrán. Membrána ztrácí fluiditu a zvyšuje se tak její propustnost pro ionty, to vede k osmotickým změnám v buňce. Teploty pod bodem mrazu způsobují tvorbu ledu v mezibuněčných prostorech a ve vakuolách, což vede ke snížení vodního potenciálu v těchto kompartmentech a k dehydrataci cytosolu. Krystalky ledu mohou poškodit buňku i mechanicky.

Dále v této práci se budeme podrobněji zabývat stresem způsobeným vysokými teplotami. Při zvýšení teploty zhruba nad 40 °C dochází u většiny druhů k zásadním změnám ve fyzikálně-chemických vlastnostech buněčných membrán a proteinů. Lipidová dvojvrstva je organizovaný soubor molekul stabilizovaný nekovalentními vazbami, jejichž síla se s množstvím kinetické energie molekul mění. Se zvyšující se teplotou vazby mezi molekulami slábnou a membrána se stává fluidnější, což zvyšuje její propustnost pro ionty a přestává poskytovat dostatečně pevnou oporu pro membránové proteiny. U proteinů obecně dochází za vysoké teploty ke změnám konformace, a tím i ke ztrátě jejich funkce. Hrubě poškozené proteiny se stávají nefunkčními a některé metabolické nebo transportní procesy mohou být blokovány. Fotosyntetické procesy jsou k vysokým teplotám citlivější než respirace a extrémně vysoké teploty působí snížení rezerv asimilátů v rostlině, protože jsou velmi rychle prodýchány. Celkový stupeň poškození rostlin je dán součinem aktuální teploty a doby jejího působení.

#### **4.1.2. Obranné mechanismy rostlin na vysoké teploty**

Obranné reakce na zvýšenou teplotu lze pozorovat již za necelou hodinu od začátku působení stresoru. Pro snížení vnitřní teploty je důležitý výdej energie transpirací. Většina energie se při deexcitaci mění na teplo, které může být vydáno do okolí v podobě dlouhovlnného infračerveného záření, předáno do okolí kondukcí. V membránách dochází ke zvýšení stupně saturace zbytků mastných kyselin v lipidech, čímž se snižuje jejich fluidita.

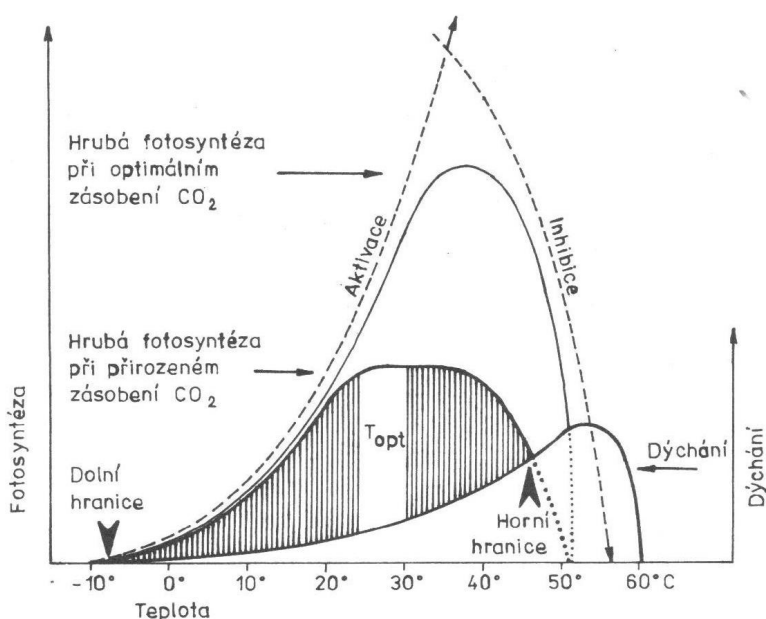
Důležitou součástí termotolerance je změna v expresi genů. Je známo, že během tepelného stresu lze rychle měnit vzory genové exprese (Yang et al., 2006). Většina stresových proteinů je dobře rozpustná ve vodě, a proto přispívají ke stresové toleranci pravděpodobně prostřednictvím hydratace buněčných struktur (Wahid and Close, 2007). Z reakcí rostlin zahrnujících vyvolanou genovou expresi a syntézu obranných látek je možné zmínit např. tvorbu tzv. HS-proteinů (z anglického originálu *heat-shock proteins*, tj. *proteiny stresu vysokými teplotami*), které slouží k ochraně struktury proteinů. Během působení stresoru neadekvátní reakce mohou nakonec vyústit v nevratné škody v buněčné homeostáze a nevratné poškození funkce a struktury proteinů a membrán, což vede k buněčné smrti ([Vinocur a Altman, 2005] a [Bohnert et al., 2006]).

### *HS-proteiny*

Zvýšená produkce HS-proteinů nastane, když rostliny jsou vystaveny buď náhlému nebo postupnému zvyšování teploty ([Nakamoto a Hiyama, 1999] a [Schöffl et al., 1999]) a jinému stresu, např. stres z nedostatku vody, z poranění a další. Navozující exprese HS-proteinů doplňuje a brání expresi mnoha dalších genů (Yost a Lindquist, 1986). Geny kódující HS-proteiny mají v oblasti promotoru regulační sekvence označované jako HSE (z angl. *heat shock factors*). Na tyto oblasti se vážou trimery transkripčních faktorů, jejichž monomery se označují jako HSFs (z angl. *Heat shock factors*). HSF proteiny se nacházejí v neaktivní formě především v cytoplazmě (Baniwal SK, 2004). Působení stresoru vyvolá tvorbu trimeru (HSF)<sub>3</sub>, které se na HSE vážou. Po následné fosforylaci (HSF)<sub>3</sub> je zahájena transkripce genu HSP a syntéza ochranných HS-proteinů. Tyto proteiny působí jako chaperony, ovlivňují skládání proteinů a stabilizují jejich konformaci a ke své funkci potřebují ATP. Exprese genu HSP ustává, když nadbytečné HSP se vážou na fosforylované trimery na promotoru a působí jejich uvolnění z elementu promotoru. HS-proteiny jsou pojmenovány podle jejich molekulové hmotnosti udávané v kDa, například HSP100, HSP 90, HSP70. Mnoho těchto proteinů se vyskytují jak u rostlin a živočichů, tak i u bakterií a hub. HSP patří k nejdéle známým a k evolučně nejstarším proteinům.

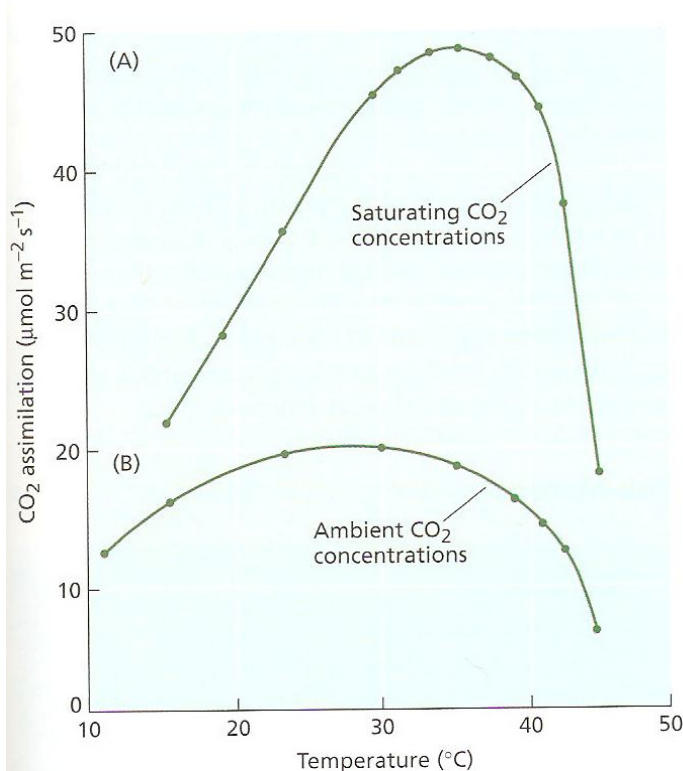
## 4.2. Vliv teploty na fotosyntézu

Teplota ovlivňuje fotosyntézu na mnoha různých úrovních, především v sekundární fázi fotosyntézy. Fotochemický proces je na teplotě téměř nezávislý. Teplota ovlivňuje aktivitu enzymů a rychlost biochemických reakcí, při fotosyntéze především fixaci CO<sub>2</sub>, redukci 3-PGA a regeneraci substrátu v Calvinově cyklu. Pokud chceme prozkoumat vlivy teploty na fotosyntézu, musíme



**Obrázek 6:** Schématické znázornění teplotní závislosti fotosyntézy a respirace. Zdroj: Larcher, 1988.

brát v úvahu takové rozmezí teplot, které nepoškozují fotosyntetický aparát. Tato rozmezí se



**Obrázek 7:** Rychlost fotosyntézy při optimálním zásobení CO<sub>2</sub> (A), rychlost fotosyntézy při přirozeném zásobení CO<sub>2</sub>. Převzato Taiz & Zeiger.

liší u různých rostlinných druhů. Například rostliny mírného pásma fotosyntetizují v rozmezí 7 až 40 °C. Rozsah teplot tropických druhů rostlin, kdy fotosyntéza probíhá bez problému, se nachází mezi 15 až 40 °C (Berry & Raison 1981; Downton, Berry & Seemann 1984; Bunce 2000).

Rozsah teplot, v němž získáme kladné hodnoty čisté fotosyntézy, lze rozdělit na oblast, ve které má zvyšování teploty stimulační účinky, a na druhou oblast, ve které jsou účinky zvyšování teplot inhibiční. Tyto dvě oblasti jsou vymezeny třemi základními body: teplotním minimem čisté

fotosyntézy, teplotním optimem a teplotním maximem čisté fotosyntézy (Obr. 6).

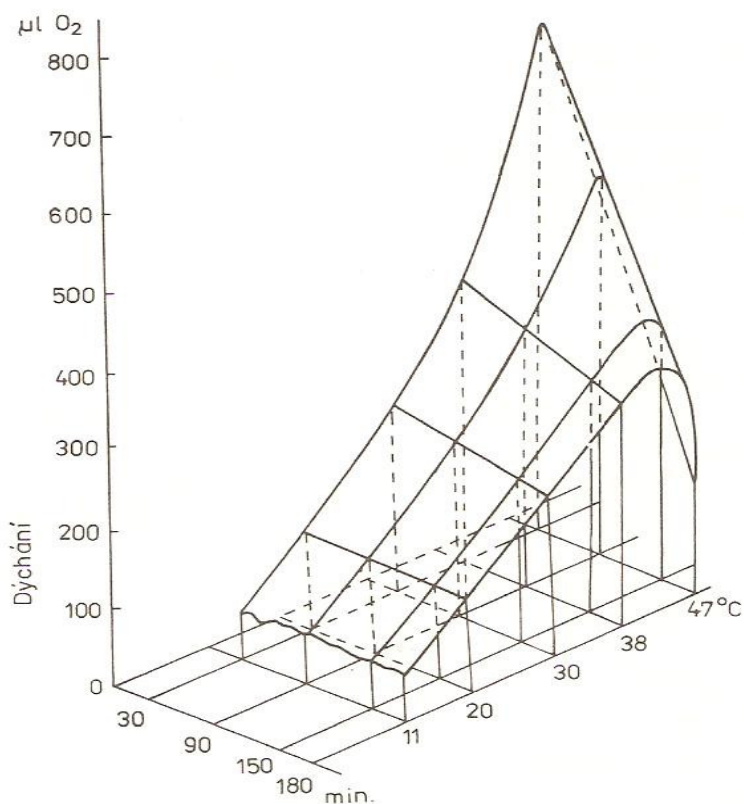
Teplotním optimem označujeme takovou teplotu, při které fotosyntéza dosahuje více než 90% možného maxima. Teplotní optima rychlosti čisté fotosyntézy mají užší rozsah než rozsah optimálních teplot pro příjem  $\text{CO}_2$ , protože postupně rostoucí rychlost dýchání čistý výtěžek fotosyntézy snižuje (Larcher, 1988). Teplotní optima jsou pevně zabudovány v genetické informaci rostlin (Taiz & Zeiger, 2002), ale také závisí na podmínkách, v nichž se rostliny během svého růstu vyskytovaly.

Rychlost fixace a redukce oxidu uhličitého se zrychluje při zvyšování teploty, až dosáhnou maximálních hodnoty, tato rychlost se pak udržuje v širokém rozsahu teplot. Ale při vysokých teplotách, kdy reakce světelné fáze snižuje rychlost, dojde k porušení interakcí mezi různými reakcemi, fotosyntéza pak prudce klesá (Obr. 7).

### 4.3. Vliv teploty na dýchání rostlin

Rychlost čisté fotosyntézy také ovlivňuje dýchání rostlin, které se stoupající teplotou roste exponenciálně (Obr. 8).

Rostlina dýcháním spotřebovává energii uloženou v sacharidech, která je důležitá pro syntézu různých metabolitů a tím se uvolňuje  $\text{CO}_2$  do atmosféry. Při nízkých teplotách pod  $5^\circ\text{C}$  je aktivační energie pro rozličné procesy zahrnuté v dýchání velká a koeficient  $Q_{10}$  je vysoký. Při teplotách nad  $25 - 30^\circ\text{C}$  teplotní koeficient dýchání klesá u většiny rostlin na 1,5 a méně. Avšak při vyšších teplotách začínají být biochemické procesy tak rychlé, že přísun



**Obrázek 8:** Teplotní závislost temnostního dýchání listu *Podophyllum peltatum*. Převzato: Larcher, 1988.

substrátu a metabolitů neudrží tempo s přeměnou látek a energie. Rychlost dýchání pak klesá velmi rychle (Obr. 8). Při teplotách mezi 50 – 60 °C jsou enzymy a funkčně důležité membránové struktury teplem poškozovány a denaturovány, dýchání ustává.

### **4.3. Vliv teploty na fotorespiraci**

Ztráty CO<sub>2</sub> fotorespirací nejsou zanedbatelné a zvyšují se s rostoucí teplotou prostředí (Portis, 2002). Tedy u C3 rostlin se zvyšující se teplotou uplatňuje fotorespirace, jelikož poměr oxygenásové aktivity Rubisco k aktivitě karboxylační roste s teplotou. Z několika studií, které se zabývaly teplotní závislostí fotorespirace, vyplývá, že fotorespirace, jež je na fotosyntéze přímo závislá, neboť od ní získává substrát, závisí na teplotě stejně jako dýchání ve tmě. Rychlost těchto procesů (dýchání a fotorespirace) stoupá s teplotou i poté, co fotosyntéza narazí na difúzní omezení. Pro pozitivní růstové a vývojové procesy je nezbytné, aby celkové množství asimilovaného CO<sub>2</sub> převyšovalo množství, které se uvolňuje respirací a fotorespirací.

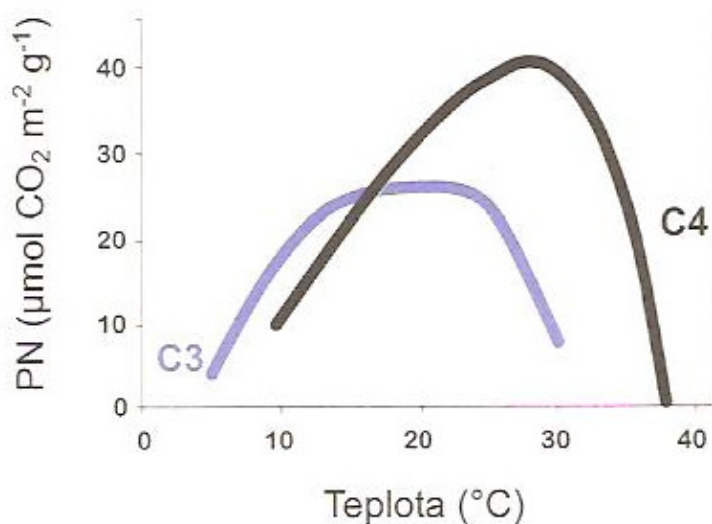
## **5. C3 a C4 rostliny**

V kapitole 3 jsou popsány odlišné cesty fixace CO<sub>2</sub> u C3 a C4 rostlin včetně dalších fyziologických rozdílů. Nebude tedy překvapující, že rostliny C3 a C4 se budou lišit i ve způsobu odpovědi na rostoucí teploty vnějšího prostředí.

### **5.1. Vliv teploty na C3 a C4 rostliny**

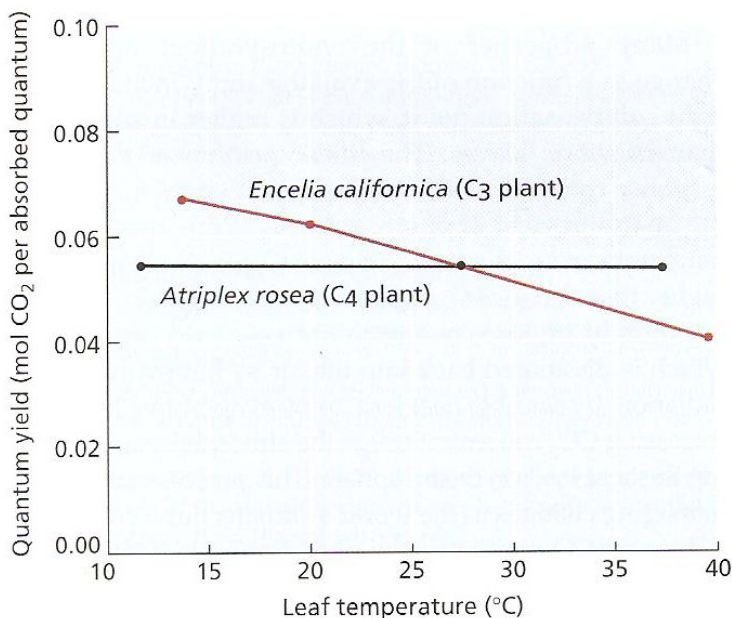
Při vyšších teplotách je rychlost fotosyntézy C3 rostlin výrazně nižší než u C4 rostlin (Obr. 9), protože obecně rostliny C4 mají vyšší teplotní optima než rostliny C3 (Tab. 3). Pro mnoho C4-rostlin leží teplotní optima mezi 30 °C a 40 °C a v některých případech dosahují až 50 °C. U C3-rostlin může být optimum kdekoliv v širokém rozsahu teplot, v závislosti na ekologické charakteristice rostliny.

**Obrázek 9:** Rychlost čisté fotosyntézy v závislosti na vzrůstající teplotě u C3 a C4 rostlin. Zdroj: Nátr, 2006.



**Tabulka 3:** Závislost čisté fotosyntézy na teplotě při nasycení světlem a přirozené koncentraci CO<sub>2</sub> ve vzduchu. Upraveno podle Larcher, 1988.

	Dolní hranice teploty pro příjem CO <sub>2</sub> (°C)	Teplotní optimum pro příjem CO <sub>2</sub> (°C)	Horní hranice teploty pro příjem CO <sub>2</sub> (°C)
<b>C4-rostliny horkých stanovišť</b>	5 – 7	35 – 45	50 – 60
<b>Zemědělské C3-plodiny</b>	-2 – 0	20 – 30	40 – 50



**Obrázek 10:** Změny ve spotřebovaném množství CO<sub>2</sub> vlivem rostoucí teploty v C3 a C4 listu. Zdroj: Taiz & Zeiger, 2002.

Vlivem rostoucích teplot se také mění poměr spotřebovaného množství CO<sub>2</sub> u C3 a C4 rostlin (Obr. 10). U C4 rostlin je množství spotřebovaného CO<sub>2</sub> s rostoucí teplotou stále v konstantním stavu, odpovídá to tomu, že u C4 se vyskytuje minimální, téměř žádná, aktivita fotorespirace. U C3 rostlin objem spotřebovaného CO<sub>2</sub> klesá se vzrůstající teplotou, je to zapříčiněno fotorespirací, kterou vyšší teploty stimulují. Rychlost čisté

fotosyntézy je tedy současně snižována rostoucí rychlostí fotorespirace, které se zvýšenou teplotou aktivuje.



Tyto změny ve fotosyntetických vlastnostech hrají důležitou roli rostlin při jejich adaptaci na vnější podmínky. Rostliny jsou pozoruhodně tvůrčí, co se týče přizpůsobování na okolní teploty.

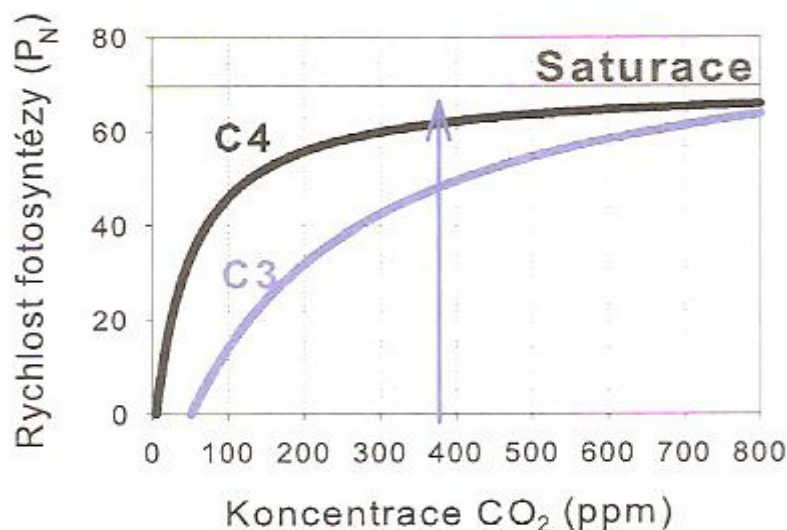
## 5.2. Vliv koncentrace $CO_2$ na $C_3$ a $C_4$ rostliny

Při zvýšení koncentrace  $CO_2$  ve vzduchu, se rychlost fotosyntézy  $C_4$  rostlin zvýší pouze nepatrně, protože při současné koncentraci  $CO_2$  je rychlost fotosyntézy rostlin  $C_4$  téměř plně saturovaná oxidem uhličitým (Obr. 11).

Zatímco rostliny  $C_3$  reagují

na zvyšování koncentrace  $CO_2$  zrychlením své fotosyntézy, je dáno téměř úplným potlačením

fotorespirace a vysokou afinitu PEP-karboxylázy k  $CO_2$ . Fotorespirace u  $C_3$  rostlin se projevuje snížením rychlosti fotosyntézy, které je výraznější při nižších koncentracích  $CO_2$ , než při vyšších.



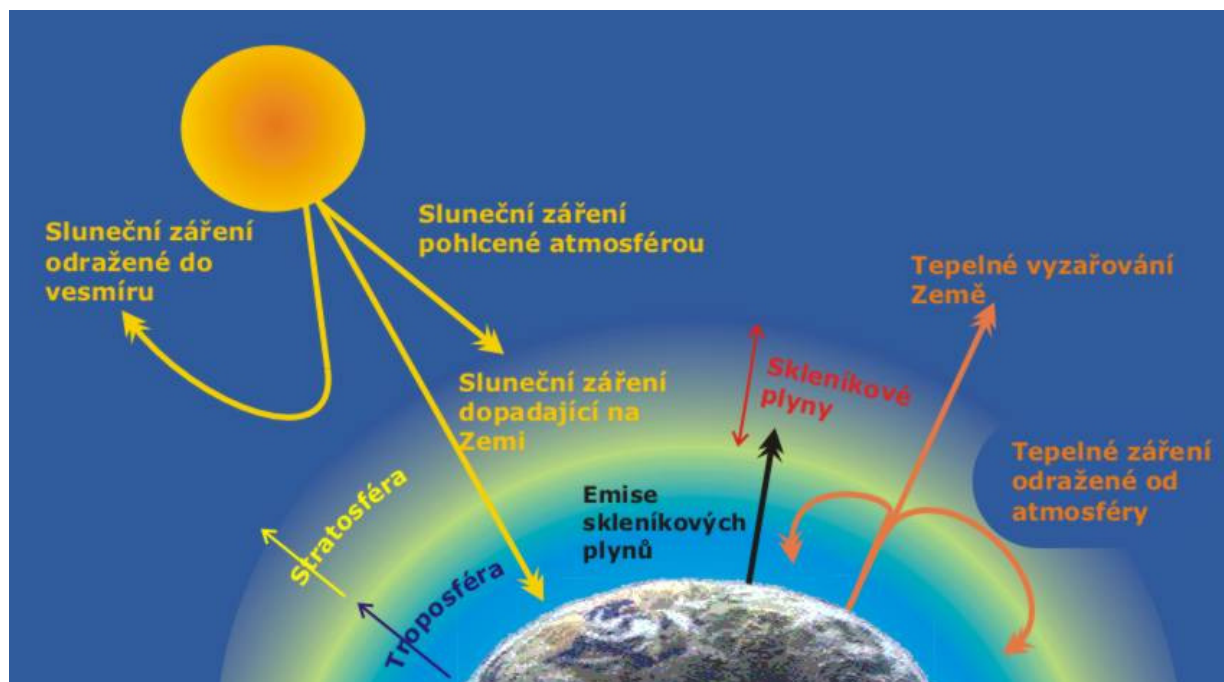
**Obrázek 11:** Rychlost fotosyntézy v závislosti na rostoucí koncentraci  $CO_2$  u  $C_3$  a  $C_4$  rostlin. Zdroj: Nátr, 2006.

## 5. Globální důsledky na vývoj ekosystémů

### 5.1. Změny klimatu a skleníkový efekt

Klimatologie je vědní disciplína, která spadá do meteorologie a zkoumá dlouhodobý vývoj zemské atmosféry neboli klimatu. V posledních letech vzrostl veřejný zájem o výsledky vědecké činnosti tohoto oboru, kdy v 80. letech popisuje teorii globálního oteplování. Podle soudobých klimatologů se tedy planeta otepluje a velký podíl na tom mají skleníkové plyny jako oxid uhličitý  $CO_2$  apod. S tím souvisí i známý pojem skleníkový efekt (Obr. 12). Skleníkový efekt je proces, při kterém sluneční záření je snadno propuštěno do atmosféry, tím se předměty ohřívají a emitují zvyšující se množství energie ve formě dlouhovlnného

infračerveného záření. Toto tepelné záření zpětně vyzařované z povrchu Země je absorbováno skleníkovými plyny v atmosféře a odráženo všemi směry včetně směru k povrchu zemskému (Houghton, 2005). Důsledkem toho je zvyšování teploty v zemské atmosféře

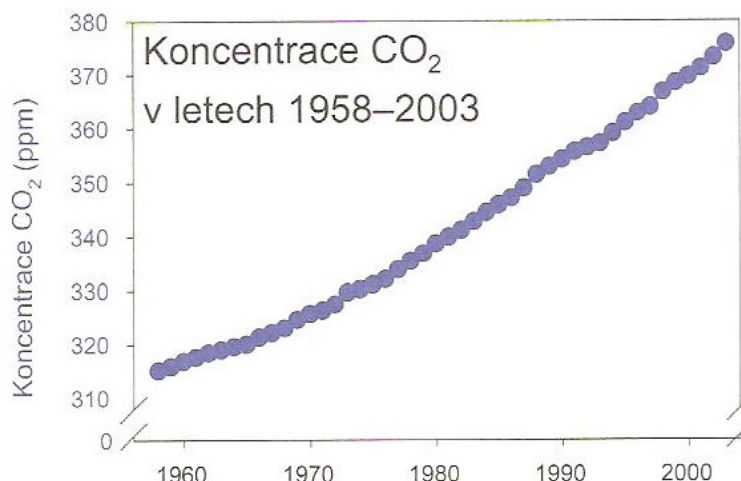


**Obrázek 12:** Schéma skleníkového efektu. Zdroj: [http://www.pbhz.cz/praxe/met\\_con/sklen\\_efekt.htm](http://www.pbhz.cz/praxe/met_con/sklen_efekt.htm)

### 5.1.1. Změny v koncentraci CO<sub>2</sub>

Koncentrace CO<sub>2</sub> se od roku 1750 zvýšila téměř o 34%, tj. z 280 ppm na současných 376 ppm (Millenium ecosystem assessment, 2005), zejména díky spalování fosilních paliv a změnám ve využívání půdy.

Od konce 50.let začala být poprvé měřena denní koncentrace CO<sub>2</sub> na meteorologické stanici Mauna Loa na ostrově Hawaii (Obr. 13).



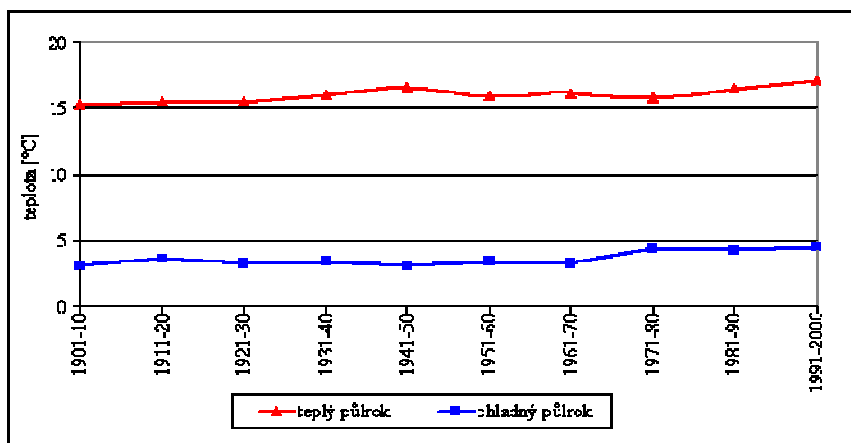
**Obrázek 13:** Průběh koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře Země podle soudobých exaktních měření na lokalitě Mauna Loa Observatoryy, Hawaii, od roku 1959. Zdroj: Nátr, 2006. (<http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/#mlo>)

Co se týče budoucího vývoje koncentrace CO<sub>2</sub>, mohou nastat podle Mezivládního panelu změny klimatu IPCC různé emisní scénáře, kdy atmosférická koncentrace CO<sub>2</sub> se do konce 21. století může zvýšit v rozpětí na 540 až 970 ppm; vztaženo ke koncentraci z roku 1750 (280 ppm) to představuje zvýšení o 90 až 250 %.

### 5.1.2. Změny teplot

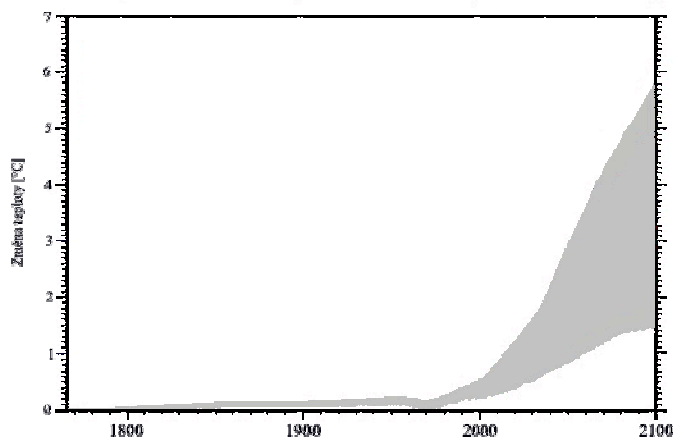
Koncentrace CO<sub>2</sub> ve vzduchu ovlivňuje radiační bilanci Země, tedy poměr mezi množstvím pohlcovaného a emitovaného záření, tato změna má bezprostřední vliv na klima naší Země (Nátr, 2006).

Dostupná měření skutečně vypovídají o nepatrném



**Obrázek 14:** Změny desetiletých průměrů teplot za teplý a chladný půlrok v ČR ve 20. století. Zdroj: <http://www.chmi.cz/cc/inf/>

nárůstu teplot v posledních desetiletích (Obr. 14) a dle nových odhadů z roku 2001 se předpokládá, že velikost změny teploty do konce 21. století bude v rozpětí 1,4 až 5,8 °C, v závislosti na koncentraci CO<sub>2</sub> v atmosféře, která závisí na emisních scénářích (Obr. 15).



**Obrázek 15:** Odhady změny teploty do konce 21. století. Zdroj: <http://www.chmi.cz/cc/inf/>

Celkově jde o hodnoty vyšší, než uváděly poslední odhady Mezivládního panelu změny klimatu IPCC z roku 1995 (nárůst o 1,0 až 3,5 °C) (ČHMÚ, 2001). Současnou rychlost oteplování (0,1 až 0,2 °C/10let) je možno předpokládat i v dalších několika desetiletích. S vysokou pravděpodobností poroste teplota vzduchu nad pevninami rychleji než nad oceány.

## 5.2. Změny ekosystémů

Vývoj klimatu vede plynule k trvalým změnám, které sice v krátkodobém měřítku nejsou patrné, ale s ohledem do historie i do vědecky předpokládaného vývoje v příštích několika, řádově desítkách, letech, jsou již tyto změny značné. Což bude mít významný dopad nejenom na fyziologické procesy všech rostlin a jejich nárůst biomasy, ale celkově na skladbu veškerého porostu a utváření ekosystémů.

Z obrázku 10 lze odvodit, že při zvyšování atmosférické koncentrace  $\text{CO}_2$  budou zvýhodňovány rostliny C3 oproti rostlinám C4 (Nátr, 2006), protože vyšší koncentrace  $\text{CO}_2$  má stimulační účinky na rychlost čisté fotosyntézy u C3 rostlin. Tím se zvětšuje i množství vzniklých asimilátů a můžeme tak předpokládat rychlejší růst a vývoj C3 rostlin. Přes omezující faktor dostatku vláhy platí, že zvýšená koncentrace oxidu uhličitého má přímý vliv na intenzitu fotosyntézy většiny rostlin, takže rostliny skutečně produkují více biomasy na jednotku spotřebované vody. Navíc vzrůst celkového množství vyprodukované biomasy není jednoznačně pozitivní, protože i když menší množství druhů prosperuje, dochází k poklesu biodiverzity. To může v přirozených ekosystémech značně změnit druhové složení porostu, které bude mít vliv i na jiné organismy.

Avšak to není jediný vliv měnícího se klima na skladbu porostu. Z obrázku 8 vyplývá, že zvyšování teploty na Zemi, bude ve prospěch C4 rostlin. Tyto klimatické změny mohou velmi drasticky ovlivnit růst jak planě rostoucích, tak i kulturních rostlin. Převaha jednoho typu rostlin bude tedy záviset na tom, jestli zvýhodnění rostlin C3 zvyšující se koncentrací  $\text{CO}_2$  bude významnější než zvýhodnění rostlin C4 zvyšující se teplotou (Nátr, 2006). Rostoucí globální teplota může způsobovat takové změny v ekosystémech, že některé rostlinné druhy mohou být vytlačeny ze svého přirozeného prostředí. Již nyní byly popsány posuny areálu různých organismů a změny početnosti jednotlivých druhů.

Globální oteplování může mít také pozitivní důsledky na fyziologický stav rostlin. Růst rostlin je ovlivňován mnoha faktory včetně teplotou a koncentrací oxidu uhličitého ve vzduchu. Nedostatek oxidu uhličitého může vyvolávat fotorespiraci, při níž se odbourávají dříve vytvořené sacharidy. Proto může vzrůst teploty a zvýšený obsah oxidu uhličitého v atmosféře stimulovat růst rostlin tam, kde existují tyto omezujícími faktory.

## **6. Zařazení tématu vliv teploty na C3 a C4 rostliny do gymnaziálního vzdělávání**

### **6.1. Kurikulární dokumenty**

Národní program rozvoje vzdělávání v České republice, takzvaná Bílá kniha, formuluje nové principy kurikulární politiky. Obecně je chápán jako systémový projekt, formulující myšlenková východiska, obecné záměry a rozvojové programy, které mají být směrodatné pro vývoj vzdělávací soustavy ve střednědobém měřítku. Zároveň je česká Bílá kniha otevřeným dokumentem, který by měl být v pravidelných intervalech kriticky zkoumán a v souladu se změnami politické situace revidován a obnovován (MŠMT 2001).

Změny v našem vzdělávacím systému jsou zakotveny ve školském zákoně č. 561/2004 Sb. O předškolním, základním, středním, vyšším odborném, terciárním a jiném vzdělání, který vstoupil v platnost 1. 1. 2005.

Kurikulární dokumenty jsou vytvářeny na dvou úrovních – státní a školní. Státní úroveň v systému kurikulárních dokumentů představují Národní program vzdělávání (NPV) a rámcové vzdělávací programy (RVP). Zatímco NPV formuluje požadavky na vzdělávání, které jsou platné v počátečním vzdělávání jako celku, RVP vymezují závazné rámce vzdělávání pro jeho jednotlivé etapy (pro předškolní, základní a střední vzdělávání). Školní úroveň představují školní vzdělávací programy (ŠVP), podle nichž se uskutečňuje vzdělávání na jednotlivých školách. Školní vzdělávací program si vytváří každá škola podle zásad stanovených v příslušném RVP.

#### **6.1.1. Rámcové vzdělávací programy**

Zatímco NPV formuluje požadavky na vzdělávání, které jsou platné v počátečním vzdělávání jako celku, RVP vymezují závazné rámce vzdělávání pro jeho jednotlivé etapy (pro předškolní, základní, a střední vzdělávání).

Rámcový vzdělávací program pro předškolní vzdělávání (RVP PV) vymezuje hlavní požadavky, podmínky a pravidla pro institucionální vzdělávání dětí předškolního věku. Tato pravidla se vztahují na pedagogické činnosti probíhající ve vzdělávacích institucích zařazených do sítě škol a školských zařízení. Jsou závazná pro předškolní vzdělávání

v mateřských školách, v mateřských školách s programem upraveným podle speciálních potřeb dětí a v přípravných třídách základních škol (RVP PV, 2004).

V souladu se školským zákonem je pro realizaci základního vzdělávání vydán Rámcový vzdělávací program pro základní vzdělávání s přílohou upravující vzdělávání žáků s lehkým mentálním postižením (RVP ZV–LMP, 2005).

Vzdělávání na čtyřletých gymnáziích a na vyšším stupni víceletých gymnázií, kterým se dosahuje stupně středního vzdělání s maturitní zkouškou, se uskutečňuje v oborech gymnázium a gymnázium se sportovní přípravou. V souladu se školským zákonem je pro realizaci vzdělávání na gymnáziích vydán pro každý obor rámcový vzdělávací program, tzn. Rámcový vzdělávací program pro gymnázia (RVP G) a Rámcový vzdělávací program pro gymnázia se sportovní přípravou (RVP G, 2007). Ministerstvo školství, mládeže a tělovýchovy schválilo v roce 2007 Rámcový vzdělávací program pro gymnaziální vzdělávání (RVP G), který je určen pro čtyřletá gymnázia a vyšší stupeň víceletých gymnázií.

RVP G je zpracován tak, aby umožňoval mnohem více diferencovat kurikulum, které tak získá široký všeobecně vzdělávací charakter. Zároveň RVP G umožňuje mnohem flexibilnější organizaci výuky.

RVP G vymezuje pojetí a cíle vzdělávání a klíčové kompetence – souhrn vědomostí, dovedností, schopností, postojů a hodnot, kterých by měl žák za dobu studia dosáhnout. Stanovuje základní vzdělávací úroveň pro všechny absolventy gymnázií, kterou je škola povinna respektovat ve svém ŠVP. Vymezuje vzdělávací obsah, který je tvořen očekávanými výstupy a učivem, potom určují vzdělávací oblasti (v nichž jsou začleněny odpovídající vzdělávací obory). RVP G také zařazuje jako závaznou součást vzdělávání průřezová témata. Průřezová témata vstupují do vzdělávání jako témata, která jsou v současnosti vnímána jako aktuální. Tato témata mají především ovlivňovat postoje, hodnotový systém a jednání žáků. Mezi takovéto témata řadíme multikulturní, environmentální, multimediální výchovu a další. V RVP G je učivo závazné a je třeba naplnit všechny jeho body.

Vzdělávací obsah RVP G je orientačně rozdělen do osmi vzdělávacích oblastí. Mezi ně patří i vzdělávací oblast Člověk a příroda. Člověk a příroda je vyplněna obsahově blízkými obory, jako jsou fyzika, chemie, geografie, geologie a biologie. Propojením těchto oborů v rámci jedné skupiny je žákům umožněno lépe nahlížet do problematiky zákonitostí přírodních procesů a snáze tak odpovídat na otázky, které se mohou vyskytnout v praktickém životě. Koncepce vzdělávacího oboru Biologie by měla poskytnout žákovi nejen základní

vědomosti a dovednosti, ale také prostor a příležitost pro rozvoj postojů a hodnot (např. kritický přístup ke zprávám v médiích, hodnotový systém ve vztahu k životnímu prostředí apod.).

### **6.1.2. Školní vzdělávací programy**

ŠVP je učební dokument, který si každá základní a střední škola v České republice vytváří, aby realizovala požadavky RVP pro daný obor vzdělávání a zároveň byla v souladu s obecně platnými právními předpisy. Při tvorbě ŠVP vycházejí víceletá gymnázia z požadavků RVP ZV a z požadavků RVP G.

Podle školních vzdělávacích programů se uskutečňuje vzdělávání v konkrétní škole. Pro své jedinečné ŠVP si každá škola vytváří svůj vlastní profil, podmínky a plány, podle kterých se budou řídit. Obsah ŠVP může být dělen do předmětů nebo jiných ucelených částí učiva. Tento program tak umožňuje větší autonomii škol a zdokonalení samotného vzdělávání.

### **6.2. Zařazení tématu *Bc. práce do RVP G***

Téma vliv teploty na fotosyntézu a růst C3 a C4 rostlin bez pochyb můžeme zařadit do oboru biologie. Toto téma se obvykle zahrnuje v učivu fyziologie rostlin a je součástí očekávaného výstupu, kdy žák umí posoudit vliv životních podmínek na stavbu a funkci rostlinného těla. Samozřejmě lze toto celé téma kombinovat s poznatky z fyziky (záření), chemie (metabolismu) a klimatologie apod.

### **6.3. Analýza tématu *vliv teploty na fotosyntézu a růst C3 a C4 rostlin ve vybraných českých učebnicích biologie pro gymnázia a střední školy***

Pro analýzu jsem si vybrala učebnice pro střední školy a gymnázia (viz seznam), které s daným tématem souvisejí, anebo se ho okrajově týkají.

1. Biologie 1 pro střední a odborné školy. Bumerl a kol., 2006.
2. Biologie rostlin pro gymnázia. Kincl a kol., 2006.
3. Biologie pro gymnázia. Jelínek a Zicháček, 2003.
4. Biologie I: Základy mikrobiologie, botaniky a mykologie. Kislínger a kol., 2004.
5. Botanika. Kubát a kol., 1998.

Jako kritérium jsem zvolila jakékoliv zmínky o C3 a C4 rostlinách a rozdíly mezi nimi a vliv teploty na fyziologické procesy a růst rostlin. Informace o daném tématu v předchozích publikacích jsem shrnula do Tabulky 4.

**Tabulka 4:** Výsledky analýzy učebnic.

Učebnice	Poznámka
Jiří Bumerl a kol., 2006	popisuje vliv teploty na dýchání a fotosyntézu (včetně grafu), C3 a C4 rostliny popsány jednou větou
Kincl a kol., 2006	popsány vlivy teploty na fotosyntézu, dýchání a růst rostlin (včetně grafu), žádné zmínky o C3 a C4 rostlinách
Jelínek a Zicháček, 2003	popsány vlivy teploty na fotosyntézu, dýchání a růst rostlin, popis anatomické stavby C3 a C4 listu, v doplňku odstavec C3 a C4 rostliny a shrnutí rozdílů mezi nimi
Kubát a kol., 1998	odstavec vliv teploty na fyziologické procesy u C3 a C4 rostlin, popis C3 a C4 rostlin, vliv teploty na růst, doplňkový odstavec C3-cyklus, C4-cyklus a vliv teploty na fotosyntézu a dýchání
Kislinger a kol., 2004	velmi stručně popsán vliv teploty na fotosyntézu, dýchání a růst, žádné zmínky o C3 a C4 rostlinách

## 7. Závěr

Teplota je jeden z důležitých environmentálních faktorů, který ovlivňuje rostlinu na různých úrovních. Především záleží na délce a intenzitě jejího působení. Během evoluce rostliny vyvinuly mnoho způsobů jak se přizpůsobit změnám okolní teploty. Extrémní teploty, tj. teploty, které leží nad nebo i pod optimálními teplotami, na které se rostliny adaptovaly, spouštějí ochranné mechanismy rostlin. Postupné klimatické změny díky měnícímu se prostředí způsobují změny ve fyziologických procesech rostlin. Klimatickými změnami máme na mysli zvyšující se koncentraci atmosférického CO<sub>2</sub> a s tím související rostoucí teplotu zemského povrchu.

Rostliny typu C3 a C4 se dále liší rozmezím svých optimálních teplot, kdy rostliny C4 mají teplotní optima obecně vyšší než rostliny C3. Další rozdíly mezi těmito rostlinami spočívají v odlišné fyziologické odpovědi na měnící se klima, tedy především na zvyšující se koncentraci atmosférického CO<sub>2</sub> a současně rostoucí teploty. Zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub>



zvyšuje rychlost fotosyntézy u C3 rostlin, kdežto při vyšších teplotách je rychlost čisté fotosyntézy vyšší u rostlin C4. Tyto rozdílné reakce C3 a C4 rostlin na různé faktory prostředí se podepisují na změně rychlosti čisté fotosyntézy, což v důsledku ovlivňuje i růst, tvorbu biomasy a vývoj rostlin a v neposlední řadě samozřejmě i druhové složení porostu v přirozeném ekosystému a výnos hospodářsky významných plodin.

Předkládaná práce, byla v závěrečné části zaměřena i na analýzu současného stavu středoškolského učiva. Překvapilo mě, že mnoho učebnic v sobě neukrývá ani zmínku o možném rozdělení na C3 a C4 rostliny, natož jak se tyto rostliny liší v reakcích na měnící se klima. Ale ve všech učebnicích, sice velmi stručně, je popsáno, jak teplota ovlivňuje fotosyntézu, dýchání a růst rostlin. Toto téma si jistě zaslouží více pozornosti a své pevné místo v učivu, protože se z hlediska C3 a C4 rostlin jedná o velmi důležité fyziologické děje, které celkově ovlivňují rychlost růstu biomasy rostlin. Proto bych se ráda tomuto tématu věnovala ve své diplomové práci, ve které chci vypracovat materiály pro výuku tohoto tématu na středních školách a gymnáziích.

## 8. Použitá literatura

Baniwal SK , 2004. Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors, in Journal of biosciences, 471-487.

Bednář, J.,1989. Pozoruhodné jevy v atmosféře. Academia Praha. ISBN 80-200-0054-2

Bohnert et al., 2006. Unraveling abiotic stress tolerance mechanisms—getting genomics going, Curr. Opin. Plant Biol.. 180–188

Houghton, J., 2005. Global warning. Reports on progress in physics. 1343-1403

Ku MSB, KanoMurakami Y, Matsuoka M (1996) Evolution and expression of C-4 Photosynthesis genes. Plant Physiol 111, 949-957.

Kuneš, J. a kol., 2003. Tepelné bariéry. Academia Praha, 299. ISBN 80-200-1218-4

Milenium ecosystem assessment, 2005. Ekosystémy a lidský blahobyt, 138. ISBN 80-239-6300-7

MŠMT. Národní program rozvoje vzdělávání v České republice – Bílá kniha. Praha: ÚIV, 2001, 98. ISBN 80-211-0372-8.

- Nakamoto and Hiyama, 1999. Heat-shock proteins and temperature stress. In: M. Pessaraki, Editor, Handbook of Plant and Crop Stress, Marcel Dekker, New York. 399–416.
- Nátr, L., 2006. Země jako skleník, Proč se bát CO<sub>2</sub>?. Academia Praha, 142. ISBN 80-200-1362-8
- Nátr, 2003, in et Procházka a kol., Fyziologie rostlin. Academia Praha, (124-171). ISBN 80-2000-0586-2
- Pokorný a kol., 2007. Voda pre ozdravenie klímy – Nová vodná paradigma. Krupa Print, Žilina, 90.
- Procházka a kol, 1998. Fyziologie rostlin. Academia Praha, 484. ISBN 80-2000-0586-2
- RVP G, 2007. VÚP Praha, 100. ISBN 978-80-87000-11-3
- RVP ZV, 2006. VÚP Praha, 92. ISBN 80-87000-02-1
- Sage, R., 2004. The evolution of C-4 photosynthesis. *New Phytol* 161, 341-370.
- Sage & Kubien, 2007. The temperature response of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* (2007) 30, 1086–1106.
- Schöffl et al., 1999. Molecular responses to heat stress. In: *Molecular Responses to Cold, Drought, Heat and Salt Stress in Higher Plants*. 81–98.
- Taiz, L. Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*. Sinauer Associates. Inc. Sunderland, USA, 690. ISBN 0-87893-823-0
- Vinocur and Altman, 2005. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations, *Curr. Opin. Biotechnol.* 123–132
- Voet D., Voetová J., 1995. *Biochemie*. Victoria Publishing, Praha, 687. ISBN 80-85605-44-9
- Wahid and Close, 2007 A. Wahid and T.J. Close, Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves, *Biol. Plant*. 51, 104–109.
- Yang et al., 2006. Identification of cell wall genes modified by a permissive high temperature in Chinese cabbage, *Plant Sci*. 171. 175–18
- Yost and Lindquist, 1986. RNA splicing is interrupted by heat shock and is rescued by heat shock protein synthesis, *Cell* 45.185–193

### **Internetové odkazy:**

Earth System Research Laboratory [online]. Dostupné z www:  
<http://www.esrl.noaa.gov/gmd/obop/mlo/livedata/livedata.html>

Metodický portál RVP [online]. Dostupné z www: <<http://www.rvp.cz>>

Národní program rozvoje vzdělávání v České republice: Bílá kniha. MŠMT [online] Dostupné z www: <<http://www.msmt.cz/dokumenty/>>

Školská reforma [online]. Dostupné z www: <http://www.msmt.cz/vzdelavani/skolskareforma>

Rámcový vzdělávací program [online]. [cit. 25. 3.2010]. Dostupné z www:  
[http://www.msmt.cz/uploads/Vzdelavani/Skolska\\_reforma/RVP/RVP\\_gymnazia.pdf](http://www.msmt.cz/uploads/Vzdelavani/Skolska_reforma/RVP/RVP_gymnazia.pdf)

Český hydrometeorologický ústav. Dostupné z www: <http://www.chmi.cz/>

Mezivládní panel pro změny klimatu. Dostupné z www: <http://www.ipcc.ch/>

Katedra fyziologie rostlin. Jihočeská univerzita [online]. Dostupné z www:  
<http://kfr.prf.jcu.cz/>

### **Seznam analyzovaných učebnic:**

Kincl a kol., 2006. Biologie rostlin. Fortuna. Praha 302. ISBN 80-7168-947-5

Jelínek a kol., 2003. Biologie pro gymnázia. Nakladatelství Olomouc, 551.  
ISBN 80-7182-159-4

Bumerl a kol., 2006. Biologie 2 pro střední odborné školy. SPN. Praha. 143.  
ISBN 80-7235-314-4

Kubát a kol., 1998. Botanika. Scientia, 231. ISBN 80-7183-053-4

Kislinger a kol., 2004. Biologie I. (základy mikrobiologie, botaniky a mykologie).  
Gymnázium v Klatovech, 139.