

II. Rostlina a energie

2. Energie, přeměna látek, sluneční záření

Živé organismy **mají vysoký stupeň uspořádanosti** a univerzálně **spějí k rovnovážnému stavu**. Životní procesy je **nutné udržovat stálým dodáváním energie**.

▼ Každá molekula obsahuje určité množství **vnitřní energie**, které je dáno uspořádáním (konfigurací) jednotlivých atomů, které molekulu tvoří, jejich vibracemi a oscilacemi. Vnitřní energie stoupá s teplotou, neboť stoupá kinetická energie molekuly. Přeměna jedné látky v druhou při chemické reakci znamená změnu jejího vnitřního uspořádání a tomu odpovídající změnu vnitřní energie. Pro uskutečnění přeměny látek - **chemické reakce** - je podstatné, zda molekula, která vzniká, tj. **produkt**, obsahuje více nebo méně vnitřní energie než látka výchozí, tj. **substrát (edukt)**. Není důležité celkové množství vnitřní energie systému ani mechanismus, kterým se reakce uskuteční, ale **velikost a hlavně charakter změny**.

V uzavřeném systému za konstantního objemu a tlaku se tato **změna vnitřní energie** projevuje **uvolněním nebo pohlcením tepla** a vyjadřuje se jako **změna stavové veličiny zvané entalpie**. Změna entalpie se značí ΔH . Změnu entalpie tvoří dvě složky – **změna volné energie ΔG** a **změna entropie ΔS** , která je ovlivněna **teplotou T** (absolutní teplota v kelvinech), tedy $T\Delta S$.

$$\Delta H = \Delta G + T\Delta S \quad \text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$$

ΔH se stejně jako její složky vyjadřuje v $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ nebo v $\text{kcal} \cdot \text{mol}^{-1}$ ($1\text{J} = 0,24\text{ cal}$; $1\text{ cal} = 4,186\text{ J}$).

Entropie S je **mírou neuspořádanosti systému**, při jakékoli teplotě stoupá s počtem atomů nebo molekul, které se mohou volně pohybovat a vibrovat. Při absolutní 0 ($-273,15^\circ\text{C}$), kdy všechny pohyby ustanou, je entropie čisté látky rovna 0 (třetí zákon termodynamiky). Čím chaotičtější je systém, tím vyšší je entropie. **Stav nejméně uspořádaný je stav nejpravděpodobnější**. Veškeré **děje probíhající spontánně vedou ke stavu s vyšší entropií, s vyšší mírou neuspořádanosti** (druhý zákon termodynamiky). **Složka $T\Delta S$ je pro práci nevyužitelná**. Entropie stoupá např. je-li reakce provázena změnou skupenství pevného v kapalném nebo plynném a skupenství kapalného v plynném, je-li počet molů produktu větší než počet molů substrátu, nebo při rozpadu cyklických struktur (produkty jsou acyklické). Molekula proteinu má nižší entropii než je entropie volných molekul aminokyselin, které ji tvoří.

ΔG - změna volné energie, zvané též energie **Gibbsova** (podle amerického matematika a fyzikálního chemika J.W.Gibbse, který tuto veličinu v 19. století zavedl) udává **množství energie, které je využitelné k práci**, nebo naopak, **kolik práce (energie) je třeba do reakce vložit**. ΔG je **složka schopná konat práci**, např. chemickou (v chemických reakcích), osmotickou (při vzniku koncentračních změn určitých látek nebo při transportu látek proti koncentračnímu spádu), elektrickou (při vzniku koncentračních změn látek, které nesou elektrický náboj), strukturní (při tvorbě a udržování biologických struktur).

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S \quad \text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$$

Má-li ΔG hodnotu **zápornou**, **má produkt nižší vnitřní energii**. Energie se při reakci uvolňuje, **reakce je schopna konat práci**. Taková reakce se označuje jako **exergonická** nebo **exotermní**, neboť se může projevit uvolněním tepla. Taková **reakce může probíhat spontánně**. Záporná hodnota ΔG však neznamená, že reakce opravdu nastane. Často je třeba na počátku reakce dodat určité množství energie, tzv. **aktivační energii**, nutnou k tomu, aby reakce probíhat začala. Aktivační energii může snížit vhodný katalyzátor, v živém organismu úlohu katalyzátorů plní **enzymy**.

Má-li ΔG hodnotu **kladnou**, **má produkt vyšší vnitřní energii** a energii je třeba do reakce dodat. Reakce se označuje jako **endergonická** nebo **endotermní**, neboť v některých případech lze energii dodat ve formě tepla.

Je-li ΔG **rovno nule**, **je reakce v rovnovážném stavu**, tzn. že reakce substrát (edukt) $\leftrightarrow$ produkt běží v obou směrech stejnou rychlostí. Čím větší je **absolutní hodnota ΔG** v určitém okamžiku reakce, tím je reakce rovnovážnému stavu vzdálenější. **Živé systémy udržují své biochemické reakce daleko od stavu rovnovážného, endergonické procesy jsou spojeny s reakcemi exergonickými**.

Zavedení **standardních veličin** $\Delta H^{0'}$, $\Delta G^{0'}$, $\Delta S^{0'}$, které se vztahují ke standardním podmínkám – tlaku 0,1MPa, teplotě 25 °C, koncentraci substrátů i produktů 1 M a pH 7, umožňuje porovnat energetické změny různých chemických reakcí.

$\Delta G^{0'}$ lze vypočítat z různých údajů nebo vztahů:

z rovnovážné konstanty K $\Delta G^{0'} = -RT \ln K$ (R – univerzální plynová konstanta)
 z hodnot redox-potenciálů $E^{0'}$ $\Delta G^{0'} = -nF\Delta E^{0'}$ (n – počet nábojů, F- Faradayova konstanta)
 z rozdílu $G^{0'}$ produktů a výchozích látek

Další zdroje informací – Vodrážka Z.: Fyzikální chemie pro biologické vědy. – Academia Praha 1982.

2.1. Slunce – základní zdroj energie

Univerzálním zdrojem energie pro život na naší planetě je Slunce. Část energie vyzařované Sluncem rostliny absorbují a využívají k tvorbě chemických vazeb organických sloučenin. Tyto procesy se souborně nazývají **fotosyntéza**. Energie chemických vazeb je řízeně uvolňována v procesech souborně nazývaných **respirace** a využívána v dalších životních dějích.

▼ **Energie slunečního záření se uvolňuje při termonukleární reakci**, při níž se vodík mění v helium, a **šíří se prostorem**. Uvolňování a šíření (vyzařování) energie je **stálé, není však homogenní**. Probíhá v opakovaných pravidelných **vlnách** (osciluje), které mají povahu oddělených (diskrétních) částic – korpuskulí. Vlnění má složku **elektrickou a magnetickou**, obě složky mají stejné fázování ale oscilují v rovinách k sobě kolmých. Slunce vyzařuje široké spojité spektrum elektromagnetického vlnění s délkou vln v rozmezí několika řádů. Množství energie v jedné částici je nepřímo úměrné délce vlny a nazývá se **energetické kvantum**. Kvanta v oblasti záření viditelného člověkem - **světla** - se nazývají **fotony**, často se však tento termín užívá i pro ty oblasti, které nejsou vnímány lidským okem.

2.1.1. Charakteristiky záření

▼ Elektromagnetické vlnění lze charakterizovat dvěma základními veličinami - kmitočtem neboli frekvencí (ν = ný) nebo vlnovou délkou (λ = lambda). **Kmitočet (frekvence) ν** udává počet cyklů za 1s. **Vlnová délka λ** udává vzdálenost mezi dvěma po sobě následujícími body, které jsou ve stejné fázi cyklu, např. mezi dvěma maximy. Udává se v nm (10^{-9} m = 0,001 μ m = 10 Å). Pro tyto dvě veličiny platí vztah:

$$\nu = \frac{c}{\lambda} \quad (\text{s}^{-1}) \quad c = \text{rychlost světla} = 3 \cdot 10^8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$$

Množství energie v jednom kvantu je nepřímo úměrné vlnové délce a přímo úměrné kmitočtu.

$$E = h \cdot \nu = h \cdot \frac{c}{\lambda} \quad (\text{J})$$

h = Planckova konstanta = $6,626176 \pm 0,00036 \cdot 10^{-34}$ J . s

Vhodná a prakticky užívaná je jednotka udávající množství energie obsažené v N kvant, kde N je Avogadrovo číslo = $6,023 \cdot 10^{23}$ (počet molekul v 1 molu látky), tedy energie 1 molu kvant

$$\text{energie 1 molu kvant} = N \cdot h \cdot \nu = N \cdot h \cdot \frac{c}{\lambda} \quad (\text{J} \cdot \text{mol}^{-1})$$

Každé těleso, jehož teplota je vyšší než absolutní 0 ($T = 0 \text{ K} = -273,15 \text{ °C}$), vydává záření, jehož složení závisí na teplotě tělesa. Největší počet emitovaných kvant (oblast s maximální hustotou toku fotonů) má vlnovou délku (λ_{max}), pro kterou platí vztah daný Wienovým zákonem posunu pro **maximální hustotu toku fotonů**:

$$\lambda_{\max} = \frac{3,6 \cdot 10^6}{T} \quad (\text{nm})$$

T = teplota na povrchu zdroje v kelvinech (stupně absolutní teploty)

Slunce má na povrchu teplotu 5800 K a **maximální hustota toku fotonů** leží v oblasti kolem **620 nm**. Zdroj však nemusí vydávat maximum energie v oblasti s největší hustotou toku fotonů ale v oblasti, kde je větší množství energie v jednom kvantu. Pro tento vztah platí Wienův posunovací zákon pro **maximální tok (výdej) energie**:

$$\lambda_{\max} = \frac{b}{T} \quad (\text{nm}) \quad b = 2,897 \cdot 10^6 \text{ nm K}$$

Slunce vydává **maximum energie** v oblasti kolem **500 nm**.

Při studiu biologických dějů a záření je nutné brát v úvahu distribuci fotonů a energie v rámci vyzařovaného spektra. Je proto vhodné vztahovat množství fotonů nebo energie na určitý jednotkový interval vlnových délek, např. interval 10 nm.

(Nobel P.S.: Physicochemical and Environmental Plant Physiology, Academic Press, Inc. San Diego, California 1991)

2.1.2. Absorpce záření

Záření, které dopadá na hmotu, může být hmotou **odraženo (reflexe)**, **pohlčeno (absorpce)** nebo **propuštěno (transmise)**. **Absorpce záření je pro využití jeho energie v biologických dějích nezbytná.**

▼ V atomech nebo molekulách v **základním stavu**, tj. ve **stavu nejstabilnější konfigurace**, se elektrony pohybují po určitých drahách (oblastech s maximální pravděpodobností výskytu) – orbitalech. **Orbitaly** představují soubor několika vibračních úrovní, které se svou energetickou hladinou poněkud liší. Při pohybu po orbitalech elektrony nevyzařují energii, jsou v tzv. **stacionárním stavu**.

Při absorpci je energie kvanta **jako celek** předána **jednomu elektronu**, který přeskočí z orbitalu o nižší energetické hladině na orbital o vyšší energetické hladině, kde je opět ve stacionárním stavu. Rozdíl energií na těchto orbitalech je právě **jedno kvantum**. Jedno kvantum musí být absorbováno jen **jedním elektronem** a to **bezezbytku**. Kvantum jsou absorbována **π -elektrony**. Uspořádání elektronového oblaku atomu nebo molekuly určuje, která energetická kvanta je látka schopna absorbovat. Jedna molekula nemůže absorbovat více kvant najednou. Molekuly některých látek mohou absorbovat více typů kvant (kvanta s různou vlnovou délkou) a jejich absorpční spektra pak mají více, zpravidla různě vysokých, vrcholů (píků). Doba potřebná k absorpci je přibližně rovna převrácené hodnotě frekvence ($1/\nu$), pro kvantum z modré oblasti viditelného záření o vlnové délce 460 nm je asi $1,5 \cdot 10^{-15}$ s.

Absorpcí kvanta přejde molekula do **vzbuzeného (excitovaného) stavu** (obr. 2-1.), absorbované záření přestává jako takové existovat. **Excitovaný stav je vysoce nestabilní** a trvá zlomek sekundy (asi 10^{-9} s). Návrat do stavu základního – **deexcitace** – se může uskutečnit **různými cestami současně**. Absorbovaná energie může být uvolněna opět jako **zářivá** (kvanta mají nižší energii a tedy delší vlnovou délku, často v oblasti infračerveného záření, emise záření ve viditelné oblasti je jev zvaný fluorescence), **kinetická** (zvýší se teplota látky), může být také použita k chemické reakci – **fotochemická reakce** (důležitá např. při syntéze chlorofylu). Absorbovaná energie může být **předána** jiné molekule, která se tak dostane do excitovaného stavu, zatímco první molekula se vrátí do stavu základního; tento typ deexcitace je důležitý při přenosu energie v anténních komplexech fotosystémů I i II. U některých látek může absorpce energie vyvolat **konformační změny molekuly**, např. přeměnu *cis-trans*, posun dvojných vazby (fotoizomerizace), rozštěpení nebo vznik kruhu. Konformační změny dávají vznik takovým formám molekuly, které jsou výrazně stálější než je excitovaný stav, obsahují však více vnitřní energie než před absorpcí. Za určitých podmínek se může elektron z molekuly **uvolnit** – dojde

k **oxidaci molekuly**. V některých systémech (např. v některých kovech) může dojít i k pohybu elektronů a vzniku elektrického proudu (fotoelektrický jev).

2.1.3. Složení slunečního záření

Slunce má na povrchu teplotu 5800 K a vyzařuje spojité spektrum **elektromagnetického vlnění** v oblasti **záření ultrafialového (UV), viditelného a infračerveného (IR)**.

Za dolní hranici **záření UV** se považuje 10 nm, Slunce však v této oblasti záření nevydává, radiace s nejkratší vlnovou délkou byla zjištěna kolem 150 nm a to ve velmi malém množství. Pro oblast **viditelného záření**, které člověk vnímá okem a nazývá ho **světlo**, se obvykle udává rozmezí 380 – 740 nm. V této oblasti leží maximální hustota toku fotonů i oblast maxima vyzařované energie. **Maximální počet emitovaných fotonů, tj. maximální hustota toku fotonů, leží v oblasti kolem 620 nm.** Největší množství energie, tj. **maximum energie, je vyzařováno v oblasti kolem 500 nm** (v této oblasti leží maximum toku energie). Energie fotonů vlnových délek **400 – 700 nm** je energie užívaná pro **fotosyntézu** a záření v této oblasti se nazývá **fotosynteticky aktivní radiace (FAR, anglicky PAR, z angl. photosynthetically active radiation)**.

Podle množství a složení slunečního záření na stanovišti rostliny utvářejí svou vnější podobu, světelným podmínkám přizpůsobují svou vnitřní strukturu a metabolické i vývojové procesy. Souborně se tyto reakce označují jako **fotomorfogeneze**. Fotomorfogeneticky účinné záření přesahuje FAR na obou koncích, zahrnuje oblasti záření od ultrafialové B (280 až 320 nm) do 740 nm. Oblast 700 až 740 nm se nazývá dlouhovlnné červené světlo a značí se FR (z angl. *far-red*).

Infračervené záření o vlnových délkách nad 740 nm člověk vnímá jako teplo (jako horní hranice vlnové délky IR záření udává Nobel 100 000 nm, 99% sluneční energie je vyzařováno v kvantech s vlnovou délkou od 150 do 5000 nm). Přehled sluneční radiace shrnuje tab. 2-1.

Na **povrch atmosféry Země** dopadá záření o celkové energii **$1368 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($= \text{W} \cdot \text{m}^{-2}$)**. Tato radiace se nazývá **solární konstanta**. Asi 5% kvant je vyzařováno v oblasti záření UV, 28% v oblasti viditelného záření a 67% v oblasti IR.

Z tohoto množství však **na povrch Země dopadá jen asi 43%**. Část záření se na povrchu atmosféry **odráží a vrací se do kosmu přímo (asi 33%)**, další část se vrací do kosmu **po rozptylu v horních vrstvách atmosféry (asi 9%)**. Asi **15% záření je absorbováno při průchodu atmosférou**.

Tab. 2-1. Vymezení a charakteristiky různých oblastí slunečního záření. Pro srovnání uvádím, že energie **1 molu** vazeb **C-C** je **348 kJ**, **O-H** **463 kJ** (podle Nobel P.S.: Physicochemical and Environmental Plant Physiology, Academic Press, Inc. San Diego, California 1991)

oblast záření	rozsah vlnových délek (nm)	charakteristická vlnová délka (nm)	Energie v 1 molu kvant (kJ)
UV-C	210 – 280	254	471
UV-B	280 – 320	300	399
UV-A	320 – 400	340	352
fialová	400 – 425	410	292
modrá	425 – 490	460	261
zelená	490 – 560	520	230
žlutá	560 – 585	570	206
oranžová	585 – 640	620	193
červená	640 – 740	680	176
infračervená	nad 740	1400	85

Záření UV je z větší části **absorbováno ozónovou vrstvou ve stratosféře** (20 –30 km nad povrchem Země). Ozón má nejvyšší schopnost absorbovat záření o vlnových délkách kratších než 300 nm, prakticky absorbuje všechno záření UV-C. V oblasti UV-B schopnost ozónu absorbovat záření UV výrazně a velmi rychle klesá a část tohoto záření na zemský povrch dopadá, stejně jako záření UV-A. V důsledku narušení ozónové vrstvy ve stratosféře se může množství záření UV-B dopadající na povrch Země zvyšovat.

Záření infračervené (IR) je absorbováno **vodní parou a molekulami CO₂**. Voda absorbuje záření vlnových délek kolem 900 nm, 1100 nm a nad 1200 nm s maximem 1400 nm. Silná absorpce záření UV a IR v atmosféře působí, že zastoupení jednotlivých složek slunečního záření na povrchu atmosféry a na povrchu Země se značně liší (obr. 2-2.). **Na povrchu Země asi 2% kvant patří do oblasti UV**

45% kvant patří do viditelné oblasti

53% kvant patří do oblasti infračervené.

Množství sluneční energie dopadající na zemský povrch je průměrně 500 J . m⁻². s⁻¹ (za jasného dne se Sluncem v zenitu může na hladinu moře dopadat až 1000 J . m⁻². s⁻¹). Z energie dopadající na celý povrch planety rostliny využijí a do životních procesů směřují méně než 1%.

Množství a složení záření, které dopadá na určité stanoviště, **ovlivňují další stálé i proměnlivé faktory: zeměpisná poloha**, která současně určuje **změny v délce dne během roku, nadmořská výška, roční doba, denní doba, přítomnost porostu a jeho složení, stav atmosféry** (oblačnost, znečištění).

Rostlina přichází do kontaktu se zářením povrchem své nadzemní části, u naprosté většiny rostlin je pro kontakt se zářením rozhodující plocha listů. Záření, které dopadá na rostlinu, je **absorbováno**, **odráženo** (reflexe) nebo **propouštěno** (transmise). Pro využití energie záření v látkové přeměně rostlin je **absorpce záření nezbytná**, avšak **jen malá část absorbované energie vstupuje do životních dějů**.

Část absorbované **energie je při deexcitaci vyzařována v infračervené oblasti** (jen velmi malá část je emitována jako záření v oblasti viditelné - fluorescence). Značná část absorbované energie se mění na **teplo**. Teplo je využito ke **změně vody ve vodní páru** a uvolňuje se s ní do okolí jako tzv. **teplo výparné** neboli **latentní** (latentní teplo výparu, angl. *latent heat*; na odpaření 1 kg vody se spotřebuje 2442 kJ). Výdej vody rostlinou ve formě vodní páry se nazývá **transpirace** (kap. 5.4.3.2.). Transpirace je důležitá nejen pro výdej tepla a ochlazování rostliny, energie vydávaná touto cestou je zároveň **hnací silou transportu** vody a v ní rozpuštěných látek, tzv. **transpiračního toku**. Další část tepla je do okolí předávána přímo **vedením** neboli **konvekcí**. Toto teplo se nazývá **pocitové** (angl. *sensible* nebo *perceptible heat*).

2.1.4. Látky absorbující záření - rostlinná barviva

V rostlinách je obsaženo mnoho různých látek, které mají schopnost absorbovat sluneční záření. Látky, které absorbují záření ve viditelné oblasti spektra, se člověku jeví jako barevné a většinou se charakterizují jako **barviva** neboli **pigmenty**. Společným znakem těchto látek je **přítomnost většího počtu konjugovaných dvojných vazeb** v molekule. Chemicky, funkčně i co do lokalizace v rostlině i buňce se jedná o **velmi heterogenní skupinu látek**.

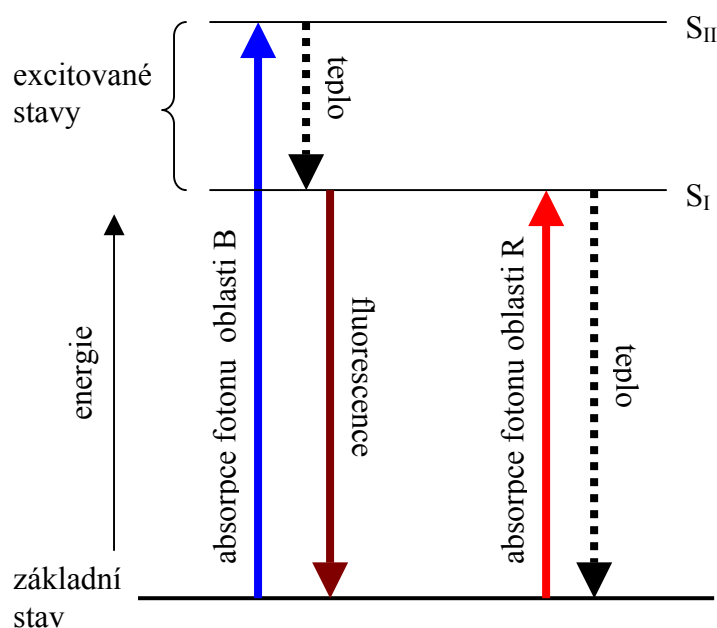
Chlorofyly a karotenoidy - barviva absorbující energii pro **fotosyntézu** - jsou **lipofilní** povahy a jsou vázána v **chloroplastech** (kap. 3.2.1.). Karotenoidy plní současně také funkci **ochrannou**. Také v **chromoplastech květů a plodů** mají karotenoidy funkci ochrannou, jejich přítomnost je však také součástí strategie sexuální reprodukce.

Flavonoidy absorbují především **záření UV** a jejich funkce je **ochranná**. Jsou **hydrofilní**, lokalizované ve **vakuolách**. Nacházejí se nejčastěji v květech ale také v povrchových vrstvách nadzemní části rostliny.

Fytochromy, kryptochromy, fototropin - barevné molekuly s funkcí **fotosenzorickou** - se často jako pigmenty označují, ale na zbarvení rostlin se pro nízký počet svých molekul prakticky nepodílejí. Monitorují světelné podmínky na stanovišti a zprostředkují **informaci** pro děje **fotomorfogenetické** (kap. 7.2.1.). Nacházejí se v **cytoplasmě, jádře a plazmalemě**.

Na zbarvení rostlin se podílí i řada **sekundárních metabolitů** a dalších látek, které mají schopnost absorbovat záření v určitých oblastech světla. Tato energie se však mění na teplo a nevstupuje do životních procesů.

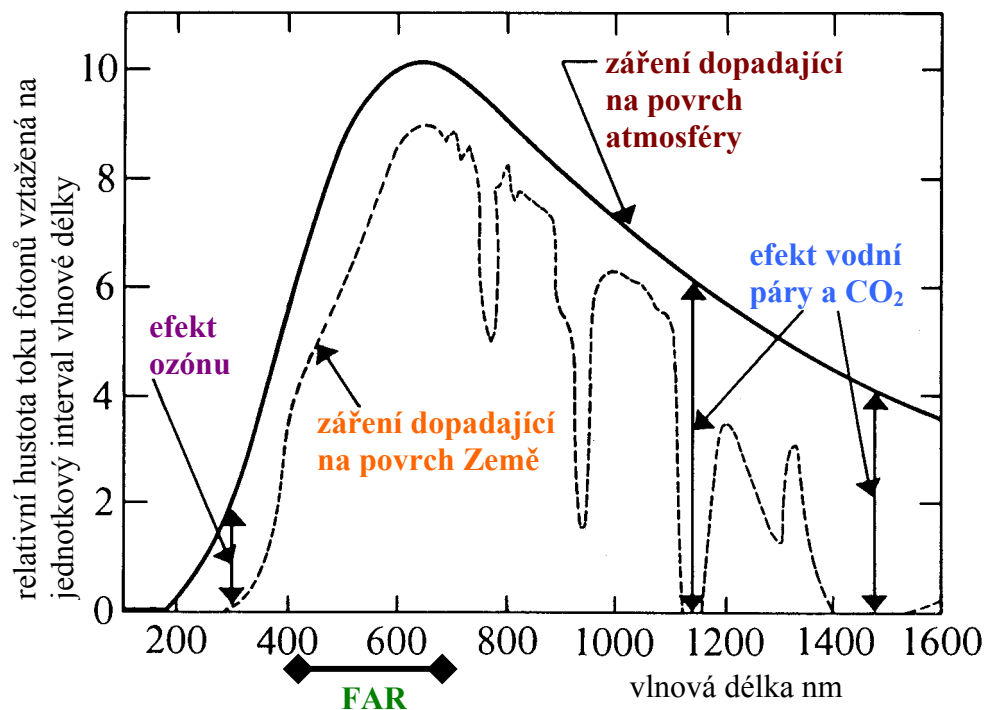
2-1. Schéma absorpce záření a deexcitace



[zpět do textu](#)

Po absorpci záření elektron přeskočí na orbital o vyšší energetické úrovni, molekula je ze základního stavu uvedena do stavu excitovaného (singletové stavy S_I a S_{II}). Při deexcitaci (návratu elektronu na původní orbital a molekuly do základního stavu) může být energie uvolněna jako teplo nebo jako zářivá energie v oblasti viditelného světla (jev zvaný fluorescence, emitované záření má nižší energii a delší vlnovou délku). B = modré světlo, např. 430 nm, R = červené světlo, např. 680 nm.

Obr. 2-2. Zastoupení kvant jednotlivých vlnových délek ve slunečním záření, které dopadá na povrch atmosféry a na povrch Země. FAR – fotosynteticky aktivní záření. (Podle. Nobel P. S.: Physicochemical and Environmental Plant Physiology. - Academic Press, Inc., San Diego 1991. Upraveno.).



[zpět do textu](#)