

# Velkommen til bachelorforsvar

## **C<sub>3</sub>- og C<sub>4</sub>-fotosyntese – biologi og teori, virkelighed og model**

Bachelorprojekt af stud. hort. Benno Hansen

Vejleder: Docent Christian Richard Jensen

Institut for Agrohydrologi, Kgl. Veterinær og  
Landbohøjskole

## Baggrund

### \* Fotosyntese

- × Betingelse for liv – krumtap i økosfæren
- $$\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2$$
- × Kemisk ligevægt ekstremt langt mod venstre!
  - × Modsat respiration

### \* Klimaændringer

- × Global gennemsnitstemperatur vil stige med 1,4-5,8 °C og CO<sub>2</sub>-koncentration vil stige fra ca. 350 ppm til måske over 1000 ppm i år 2100.
- × Indlysende med påvirkning af fotosyntese

### \* Modelusikkerhed

- × Problemer i at basere modeller på andre modeller?

## Disposition

### ★ $C_3$ - og $C_4$ -fotosyntese fysiologi

- × En opdatering af min lærebog

### ★ Modellering af fotosyntese

- × Generelt om modellering og lidt matematik
- × Nogle modeller

### ★ Måling af fotosyntese

- × Instrumentet og computerprogrammet

### ★ Diskussion

- ×  $C_3$ - eller  $C_4$ -afgrøder i fremtiden?
- × Hvad kan modeller bruges til?

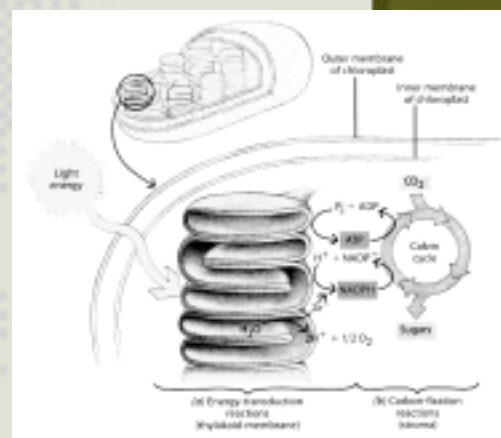
## Prioritering: $C_3$ - og $C_4$ -fotosyntese fysiologi

### ★ Fotosyntese

- × (Calvin-cyklussen, fotorespiration, fotosystemerne, respiration, assimilattransport, responskurver)
- × Rubisco
- × Fremtidens genetisk modificerede fotosyntese

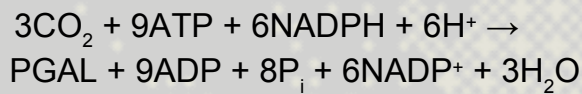
### ★ $C_4$ -syndromet

- × Hvornår og hvorfor?
- × Hvilke planter og hvor?
- × Klimaændringernes mulige betydning

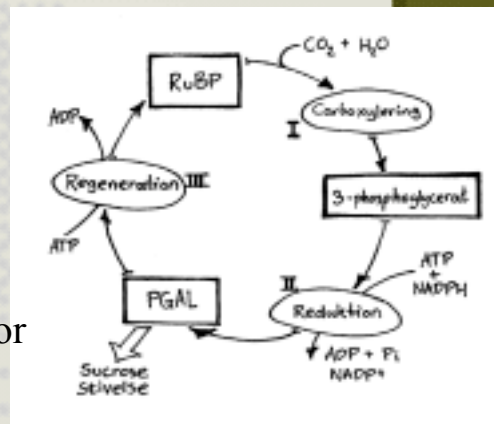


## Fiksering af CO<sub>2</sub>

### \* Calvin-cyklussen



- x RuBP (ribulose-1,5-bisfosfat) er *substrat*
- x Rubisco (ribulose-1,5-bisfosfat carboxylase/oxygenase) er *enzym* for første trin



### \* Fotorespiration

- x Oxygenering i stedet for carboxylering forekommer trods højere affinitet for CO<sub>2</sub> end for O<sub>2</sub>
- x Udgør 20-25% af fotosyntesen i alm. C<sub>3</sub>-planter

## Udvikling af C<sub>4</sub>-syndromet

### \* Planternes dilemma

- x CO<sub>2</sub> skal diffundere gennem stomata – men åbne stomata tillader samtidig øget fordampning
- x Varme og vandstress giver derfor også et CO<sub>2</sub>-problem

### \* C<sub>4</sub>-syndromet

- x For 5-7 millioner år siden reduceredes atmosfærens CO<sub>2</sub>-indhold væsentligt
- x C<sub>4</sub>-fotosyntese fremprovokeredes i flere forskellige arter
- x Kranz-anatomi: Rumlig adskillelse af Calvin-cyklus og kulstoffiksering
- x Flere forskellige typer

## C<sub>4</sub>-syndromet

### \* NADP-ME

- × Én af tre typer C<sub>4</sub> – forskel på hvilke stoffer der bruges i transporten (malat/aspartat og pyrovat/alamin)
- × Katalyseret af PEP-carboxylase reagerer *substratet* PEP med hydrogencarbonationer
- × Oxaloacetat har fire C-atomer



### \* Ekstra energiforbrug

- × To ATP-enheder bruges til transporten alene – i alt fem bruges på fiksering af et CO<sub>2</sub>-molekyle...

## Hvorfor kan det betale sig? C<sub>4</sub>-økonomi

### \* Ingen fotorespiration

- × I bundle-sheath-cellerne er forholdsvis mere CO<sub>2</sub> og mindre O<sub>2</sub> end i atmosfæren hvorfor RuBP sjældent oxygeneres
- × C<sub>4</sub>-planter sparer på rubisco samt andre enzymer

### \* Bedre vandøkonomi

- × PEPC er meget effektivt og stomata behøves ikke være så åbne hvorved fordampningen mindskes

### \* Bedre varmetolerance

- × Generel ufølsomhed overfor faktorer, der forskubber forholdet mellem fotosyntese og fotorespiration

## Rubisco

### \* Generelt

- \* 25-40% af et blads nitrogen findes i rubisco – er derfor et oplagt mål for molekylærbiologerne
- \* Diskriminerer mod  $^{13}\text{CO}_2$

### \* Indviklet syntese

- \* Består af forskellige antal ”små” og ”store” dele – genererne for de små dele sidder i cellekernens genom, dem for de store i kloroplastrets – samles i kloroplastrene
- \* Skal aktiveres – aktivasen er artsspecifik
- \* Også indviklet at genmodificere. Desuden...

## Rubisco

### \* $\text{CO}_2/\text{O}_2$ -specificitet, $\tau$

$$\tau = \frac{V_{\max, \text{Carboxy.}} \cdot K_{M, \text{Oxy.}}}{V_{\max, \text{Oxy.}} \cdot K_{M, \text{Carboxy.}}}$$

- \* Svinger mellem 13 og 240! Landplanter: 80-100
- \* Specificiteten ikke så væsentlig hvis  $\text{CO}_2$  er koncentreret

### \* Vedligehold af rubisco

- \* Der er artsforskkel på holdbarheden af de enkelte rubisco'er – hvorfor er ikke klart

### \* CA1P

- \* En rubisco-inhibitor med ukendt hensigt
- \* Stor forskel på indhold arter imellem

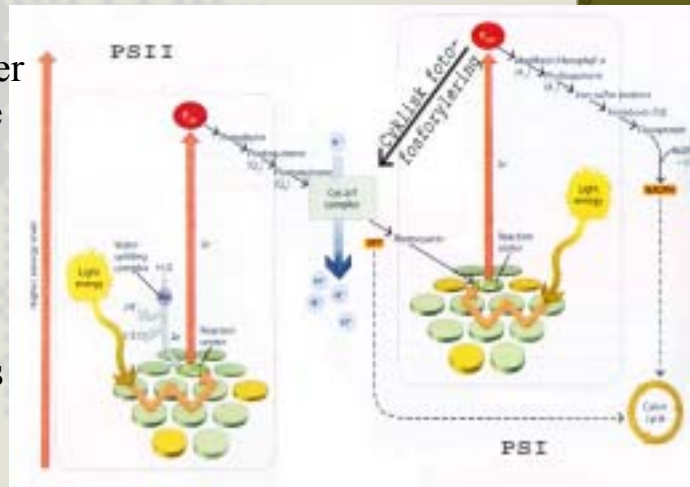
# Fotosystemerne, PSI & PSII

## \* Mekanisme

- x Rationaliseret med antennesystemer
- x Skaber protongradient der udnyttes til at regenerere ATP

## \* $C_3 \leftrightarrow C_4$

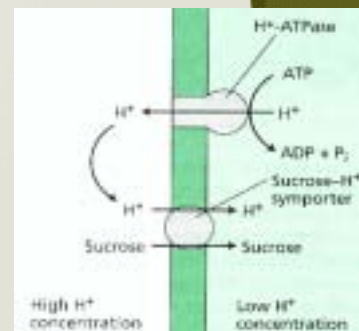
- x PSI sårbart over for  $O_2^-$ ;
- x PSII lettest fotoinhiberes
- x Mesofyl/ $C_3$ : 50% mere PSII; Bundle Sheath: Næsten kun PSI



# Assimilattransport

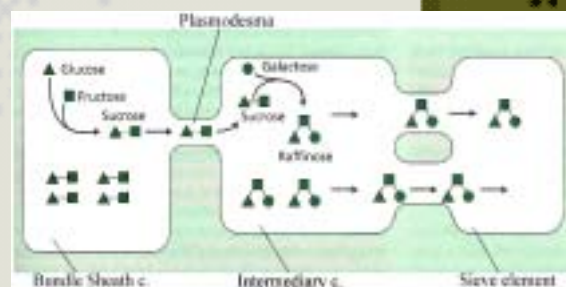
## \* Fra Source til Sink

- x Sukre transporteres, stivelse lagres
- x Hvilken source til hvilken sink? Visse sammenhænge men assimilatpulje er den bedste beskrivelse
- x Et ungt blad er en sink



## \* Phloem-loading

- x Symplastisk: "Primitiv", hæmmet under  $10^\circ C$ , flaskehalsproblem (kritisk ved høj  $CO_2$ !)
- x Apoplastisk: Koster ATP



## Lysresponskurven

★  $\Phi$

- × Maksimal effektivitet

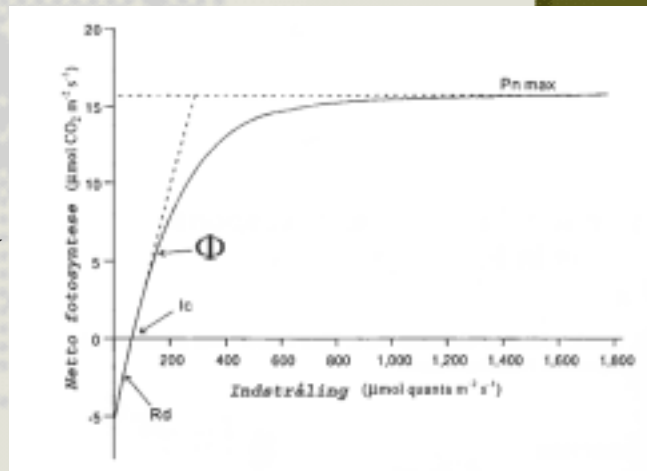
★  $P_n \max$

- × Maksimal fotosyntese

★  $R_d$

- × Mørkerespiration – negativ fotosyntese i total mørke
- × Lyskompensationspunkt – så meget lys skal der til, førend netto-fotosyntese er lig nul

Afbildning af sammenhæng mellem indstråling og (netto) fotosyntese



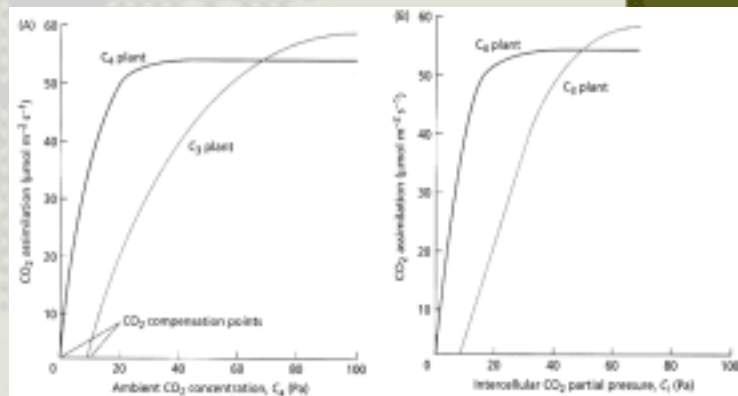
## CO<sub>2</sub>-responskurven

★ CO<sub>2</sub>-kompensationspunkt

- × Analog til lyskompensationspunktet
- × Nær nul for C<sub>4</sub>-planter

★ Maksimalt niveau

- × C<sub>4</sub>-planter opnår mætning ved lav koncentration
- × C<sub>3</sub> kan udnytte højere koncentrationer



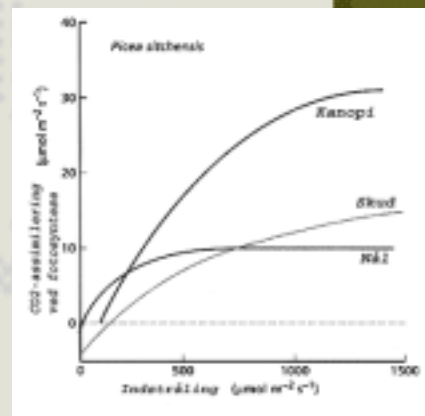
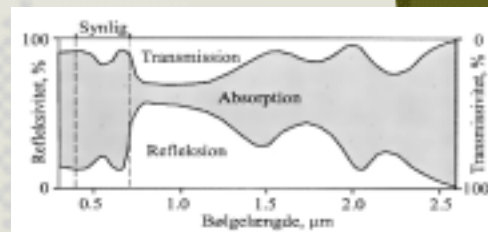
## Respons på planteniveau

### ★ Fra blad til plante

- × Transmission og refleksion
- × Skygge

### ★ ...til skov?

- × Lysmætning på planteniveau forekommer ved højere indstråling end på bladniveau



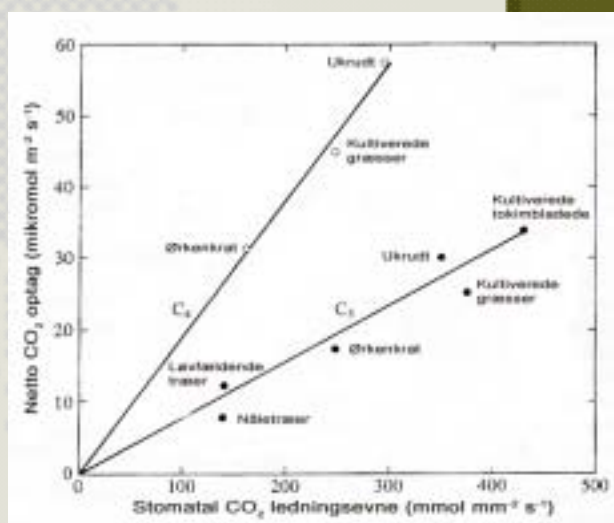
## Fremtidens fotosyntese

### ★ C<sub>3</sub> kontra C<sub>4</sub>

- × CO<sub>2</sub>-stigning vil udjævne
- × Tørke vil favorisere C<sub>4</sub>

### ★ Genmodificering

- × Højere PEPC niveau for bedre kulstofassimilering? - ikke endnu
- × At indføre Kranz-anatomi i C<sub>3</sub>-planter er science fiction - endnu



## Modellering

### ★ Principper for modellering af plantevækst

- × Modeltyper
- × Modelleringsniveau

### ★ Matematisk praksis

- × En række eksempler på formler

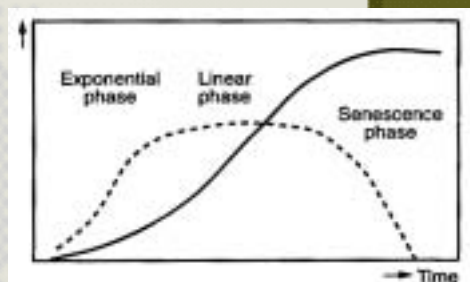
### ★ Modeller

- × Laisks model af  $C_4$ -cyklussen
- × Daisy
- × IntelliGrow

## Principper

### ★ Modeltype

- × Forklarende – submodeller af styrende mekanismer mindst et niveau under den respons der modelleres – ”akademisk interesse”
- × Beskrivende – fra faktor til forudsigelse via matematisk funktion – praktiske og præcise



### ★ Modelleringsniveau

- × Også en overvejelse i forhold til formålet med modellen
- × Forskellige faktorer varierer med forskellige intervaller

## Praksis

- \* Udslukning af stråling ned gennem en afgrøde
- \* Fotosynteserate – responskurver
- \* Fordeling af assimilater
- \* Relevante afstikkere

## Indstråling

### \* Afstikker nr. 1: Solsystemet

- x Solarkonstant:  $1367 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , atmosfærens transmissivitet og solens højde på himlen (breddegrad)
- x Daglængde har betydning for bl.a. fotoperiodisme
- x Årstiderne er "udjævnede" på den sydlige halvkugle og "ekstremiserede" på den nordlige
- x Hvad med skydækket? Der er ~~mange~~ faktorer!



## Udslukning af stråling

### \* Lambert-Beers lov

- × J.f. tidligere slide og sund fornuft: Jo tættere på jorden, jo mørkere
- × Kan modelleres med Lambert-Beers lov selv om disse sikkert var kemikere:

$$I(l) = I_0 e^{-kl} \rightarrow I_{\text{abs,L}} = (1-\rho)I_0(1-e^{-kL})$$

- × ( $\rho$  er reflektionskoefficient)
- × Fine resultater
- × Eks.: Absorption pr. blad på 80-85% og et LAI på 3  $\rightarrow$  absorption i hele kanopien på ca. 90% af strålingen

## Fotosynteserate

### \* Lysresponskurven

- × Blackman's respons = to lige linjer
- × Negativ eksponentielkurve – intet mekanistisk ræsonnement men en god efterligning
- × Rektangulær hyperbola

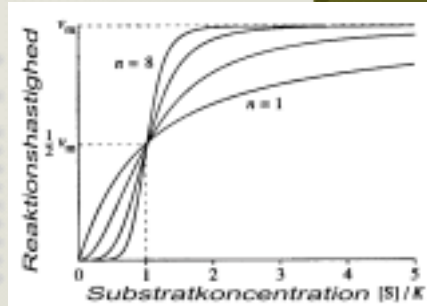
### \* CO<sub>2</sub>-responskurve

- × Den mest moderne fotosyntese-model baseret på Farquhar's forklarende, biokemisk funderede CO<sub>2</sub>-responskurve
- × Støtter antagelse om stigende optimumtemperatur ved stigende CO<sub>2</sub>

## Afstikkere

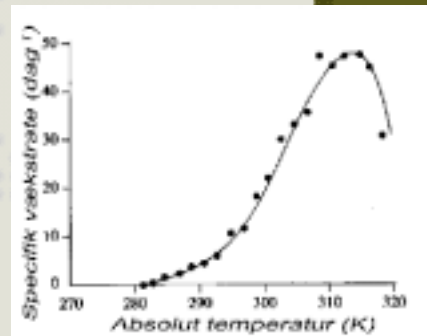
### \* Generel enzymkinetik

- × Michaelis-Menten ( $n=1 \rightarrow$  rektangulær hyperbol)



### \* Temperaturafhængighed

- × Arrhenius' ligning
- ×  $Q_{10}$ -værdi
- × Fotosyntesen naturligvis temperaturafhængig – Farquhar har taget højde for det



## Assimilatfordeling

### \* Allometri-regulering

- × Fordelingsnøgle som følger plantens udviklingstrin – først blade og rødder, siden stængel og endelig evt. oplagringsorganer
- × Udledes ved løbende høst og vejning

### \* Sinkstyrke-regulering

- × Typisk angiver organernes vægt deres styrke som relateres til den samlede vægt af sinks

### \* Phloem-resistans?

- × Evt. Poiseuilles lov (under visse antagelser)
- × Er vist praktisk talt irrelevant

## C<sub>4</sub>-cyklussen – Laisk

### \* ” Forklarende model”

- × Samlet af kendte konstanter for alle cyklussens reaktioner
- × Håber at kunne forudse overordnede konsekvenser af genetisk modificering og øge forståelsen for samspillet mellem C<sub>3</sub>-fotosyntesen i Bundle Sheath cellerne og C<sub>4</sub>-cyklussen i mesofylcellerne
- × Parameterisering ved to uafhængige kilder → bl.a. justering af ligevægtskonstant for regenerering af PEP

### \* Resultater

- × Bedste stimulering ved lettere diffusion af PGA til B.S.
- × Over Cycling ca. 13%
- × Fotorespiration vigtig for OC ved lavt lys/CO<sub>2</sub>

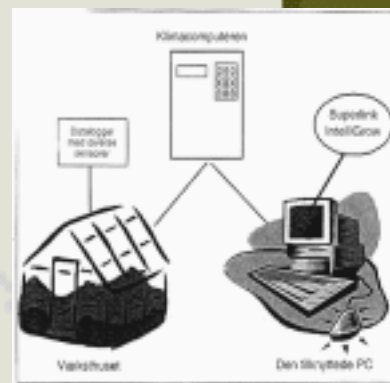
## IntelliGrow

### \* Koncept

- × Klimacomputere i dag groft sagt blot automatiske gartnere
- × IntelliGrow-software vil bruge fotosyntesebaserede optimeringsmetoder til at styre de eksisterende klimacomputere

### \* Relevans

- × Gartnerierhvervet presset økonomisk
- × Energibesparelser på 20-40% ikke urealistisk



## IntelliGrow

### ★ Resultater

- × CO<sub>2</sub>-tilføring og opvarmning kun ved høj indstråling
- × Forebyggende udluftning mod svamp inddrager flere faktorer i risikovurderingen end luftfugtighed
- × Gardiner trækkes fra senere om morgenen under hensyntagen til bl.a. effekt af kunstlys
  - Mindre varmetab → billigere varmeregning
  - Mindre langbølget rødt lys → mindre strækningsvækst → mindre retarderingsmidler
- × Hensyntagen til nyttedyrs behov ved biologisk bekæmpelse
- × Agurkeproduktion 5-10% billigere og 10% større høst
- × Problemer: Forudsætter dyre investeringer og samarbejdsvilje hos producenterne af klimacomputere

## Daisy

### ★ Koncept

- × Simulering af udvaskning
- × Fleksibel, dynamisk og generel → 10 år gammel; har indarbejdet pesticidproblematik og blandingskulturer
- × En skabelon til at bygge modeller i

### ★ Implementering

- × Består af 'daisy.exe', komponenter og modeller – kan hentes på nettet
- × Definitioner på afgrøder, jordbrugsformer m.m. er komponenter – simple tekstfiler
- × weather.dwf – vejret i Taastrup



Figure 8. Overview of the carbon flow in the Daisy crop model included in Daisy.

## I praksis...

### \* Praktisk måling af fotosyntese

- x Li-Cor 6200
- x Overvejelser om plantematerialet

### \* Lidt om at bruge data

- x Fra data-log til computerskærm
- x Daisy

## Måling af fotosyntese med LI-COR

### \* Plantematerialet

- x Væksthus-dyrkede planter som tages uden for en skyfri dag ved middagstid
- x Planter på en tilfældig mark



### \* LI-COR 6200

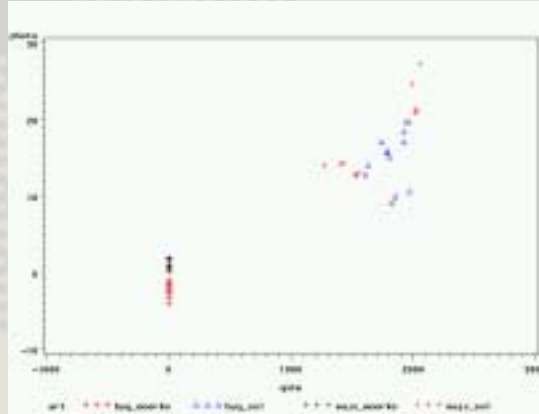
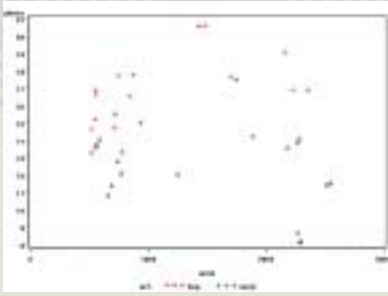
- x Kræver kalibrering
- x Menneskelig faktor tilstede

## Data

### ★ Maksimal fotosyntese i Daisy

- × 'maize.dai' indeholder data for majs
- × Har man nye målinger kan denne fil ændres eller man kan lave en helt ny fil

### ★ Data



## Diskussion

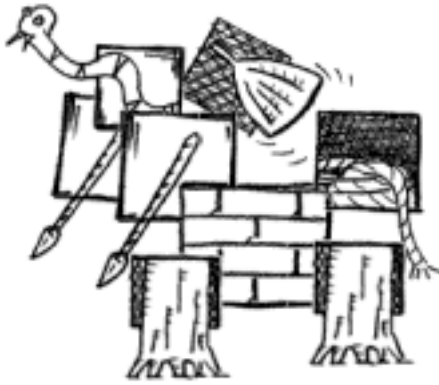
### ★ Er C<sub>4</sub>-planter overlegne?

- × Bedre egnede til, men forudsætter også, høj indstråling
- × Sikkert mere tørkeresistente
- × Nyder ikke gavn af den øgede CO<sub>2</sub>
- × Få generelle udsagn!

### ★ Majs i Danmark

- × Ja, men nogle C<sub>3</sub>-planter vil muligvis også finde nye dyrkningsområder og nå øgede udbytter

## En fabel



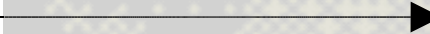
*And so these men of  
Indostan  
Disputed loud and long,  
Each in his own opinion  
Exceeding stiff and  
strong,  
Though each was partly  
in the right,  
And all were in the  
wrong!*

## En fabel

Empiri



Hypotese



## Diskussion

### ★ Modeller som spådomme?

- × Kalibrering af modeller skal foretages med varsomhed og med tanke på falsificering
- × Modeller *bør* kunne fungere i sammenhæng
- × Modelarbejde er at designe en simplificering – uden et specifikt formål findes et uendeligt antal simplificeringer
- × Alle mennesker bruger ”modeller” - forudsætning for beslutningsproces
- × Forskel på politisk og videnskabelig ræsonnement

## Afrunding

### ★ Konklusion

- × Videnskab er ikke clairvoyance! Mekanicisme er uaktuelt
- × Nej,  $C_4$ -planter er ikke  $C_3$ -planterne ”overlegne”
- × Modellering et meget vigtigt fagområde
- × Videnskabsteoretisk og politisk udfordring

### ★ Perspektivering

- ×  $C_4$ -cyklus (Laisk?) ind i eksisterende modeller?
- × Fremtiden kan byde på helt nye krav til modeller
- × Modeller *vil* blive brugt i stor stil

**Tak for opmærksomheden!**

Den fulde rapport og dette slideshow  
er tilgængelig på flg. url:

<http://www.dsr.kvl.dk/~benno>