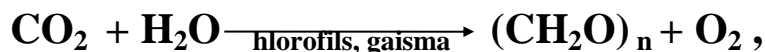


Lapa, tās uzbūve un funkcijas

Galvenais augstāko augu fotosintezējošais orgāns ir lapa, kuras uzbūve un funkcijas ir cieši saistītas savā starpā.

No fotosintēzes summārā vienādojuma:



var secināt, ka:

- 1) lapai tās funkciju veikšanai nepieciešams oglekļa dioksīds un ūdens
- 2) tai jāsaturs hlorofils un jāspēj uztvert gaismu
- 3) fotosintēzē izdalās skābeklis
- 4) fotosintēzes gala produkts ir ogļhidrāts, kuru nepieciešams transportēt uz tā patēriņa un uzkrāšanas vietām augā
- 5) lapai jābūt pielāgojumiem, lai varētu notikt gāzu un ūdens maiņa.

Lapa ir specializējusies minēto prasību izpildīšanai - tās uzbūve ir cieši saistīta ar tās funkcijām (1.1.tabula).

1.1.tabula. Divdīgļlapju lapas audu uzbūve un funkcijas

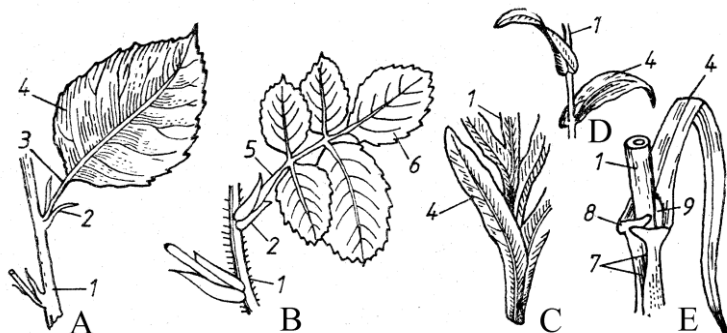
Audi	Uzbūve	Funkcijas
Augšējā un apakšējā epiderma	Viens šūnu slānis. Bezkrāsainas saplacinātas šūnas. Ārējie šūnapvalki klāti ar kutikulu - vaskveida apsarmi. Satur atvārsnītes, kuru skaits mezofītiem parasti ir lielāks apakšējā epidermā. Starp atvārsnītes slēdzējšūnām izveidojusies sprauga, caur kuru notiek gāzu un ūdens maiņa.	Aizsargfunkcija. Kutīns ir ūdensnecaurlaidīgs un aizsargā augus no izžūšanas un fitopatogēniem. Atvārsnītes nodrošina augu kontaktus ar vidi. Atvārsnīšu atvērumu regulē slēdzējšūnas - specializētas epidermas šūnas, kas satur hloroplastus.
Zedeņu parenhīma (mezofils)	Stabiņveida šūnas, kuras izkārtotas ļoti blīvi un satur daudz hloroplastu plānā citoplazmas slānī.	Audi, kuros notiek fotosintēze. Hloroplasti var mainīt savu stāvokli attiecībā pret gaismu.
Čauganā parenhīma (mezofils)	Neregulāras formas šūnas, starp kurām lielas starpšūnu telpas. Čauganā parenhīma nesatur daudz hloroplastu.	Audi, kuros notiek fotosintēze, tomēr galvenā funkcija ir transpirācija un gāzu maiņa caur elpošanas dobumiem. Tajā var uzkrāties ciete.
Vadaudi	Tīklveida struktūra - lapu dzīslējums, kas sastāv no koksnes un lūksnes.	Pa koksnes vadaudiem līdz lapai nokļūst ūdens minerālvielu šķīdumi. Pa lūksni no lapas tiek aiztransportēti fotosintēzes produkti - galvenokārt saharozes šķīdums. Pateicoties dzīslējumam nodrošina lapas plātnes stingrību.

Tātad 3 galvenās lapas funkcijas ir fotosintēze, gāzu maiņa un transpirācija.

1. Lapas makroskopiskā uzbūve

Lapu lielums stipri variē, turklāt dažāda izmēra lapas var būt par vienu augam. Latvijas florā sastopamas augu sugas ar ļoti sīkām lapām, kuru garums ir 1...1.5 mm, bet augi ar lielām lapām aug tropu un subtropu zonās - dažām palmu sugām lapu garums var sasniegt pat 20...22 metrus.

Tipiska augu lapa ir stumbra sānu izaugums un sastāv no **lapas plātnes**, kas pie stumbra piestiprināta ar **lapas kātu** (kātaina lapa) (1.1.attēls, A,B).

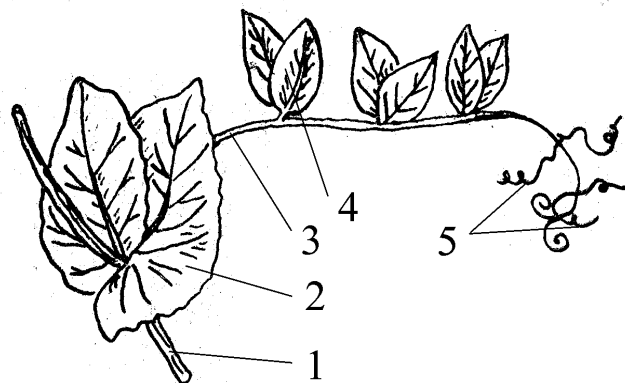


1.1.attēls. Lapu tipi.:

A, B - kātainas lapas ar pielapēm (A - vienkārša lapa ābelei, B - salikta lapa mežrozei), C - nolaidena lapa (rudzupuķe), D - sēdoša lapa (naudulis), E - lapa ar maksti (mieži).

1 - stumbrs, 2 - pielapes, 3 - lapas kāts, 4 - lapas plātne, 5 - lapas galvenais kāts (saliktām lapām), 6 - lapiņa, 7 - maksts, 8 - austiņa, 9 - mēlīte

Lapas plātne veic lapas galvenās funkcijas - fotosintēzi un transpirāciju, savukārt lapas kāts lapas plātņi orientē attiecībā pret gaismu un pa to notiek vielu transports. Ja lapai kāta nav, tad šādu lapu sauc par **sēdošu lapu** (1.1.attēls, D). Ja sēdošas lapas plātne daļēji ir saaugusi ar stumbru, tad veidojas **nolaidena lapa** (1.1.attēls, C). Sānu izaugumus, kuri bieži attīstās pie lapas plātnes pamata, sauc par **pielapēm** (1.1.attēls, 2). Tās parasti ir mazākas par lapas plātņi, taču dažiem augiem tās var arī būt lielākas un funkcionē kā lapas plātne (tauriņziežiem (1.2.attēls, 2). Ja pielapes saaug, veidojas **turzīte** (sūrenēm). Dažreiz no lapu pamatnes izveidojas **maksts**, kas aptver stumbru (graudzāles, čemurzieži) (1.1.attēls, E).

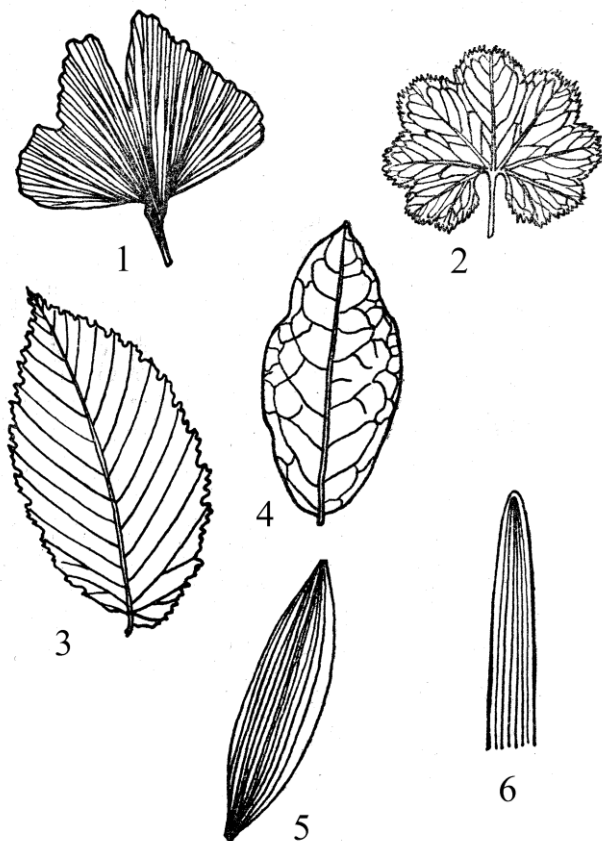


1.2.attēls. Sējas zirņa *Pisum sativum* vasas uzbūve:

1 - stumbrs, 2 - pielapes, 3 - galvenais kāts, 4 - lapiņas, 5 - vītes.

LAPU DZĪSLOJUMS

Svarīga lapu plātnes pazīme ir lapas plātnes **dzīslajums**. Izšķir vairākus lapas plātnes dzīslajuma veidus (1.3.attēls).



1.3.attēls Lapu dzīslajuma veidi:

1 - dihotoms, 2 - starains, 3 - vaļējs plūksnains, 4 - slēgts plūksnains, 5 - lokveida, 6 - paralēls.

Dihotomam dzīslajumam lapas plātnes dzīslas zarojas divās vienādi attīstītās dzīslās, kas savukārt atkal dalās divās dzīslās (1.3.attēls, 1 - *Ginkgo biloba*)

Starainam dzīslajumam no lapas plātnes pamata starveidīgi atiet 3 vai vairākas vienādi attīstītas dzīslas, no kurām atzarojas sīkākas sāndzīslas (1.3.attēls, 2 - *Alchemilla vulgaris*).

Plūksnainam dzīslajumam lapas plātnes vidū atrodas galvenā dzīsla, bet no tās atzarojas vājā attīstītas sāndzīslas (1.3.attēls, 3, 4 - *Ulmus glabra*, *Padus avium*).

Lokveida dzīslajumam dzīslas, sākot no lapas plātnes pamata, lokveidīgi izliecas (1.3.attēls, 5 - *Convallaria majalis*).

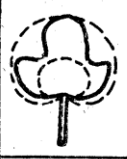

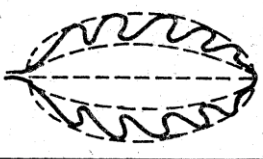




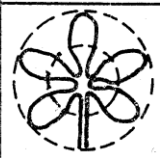
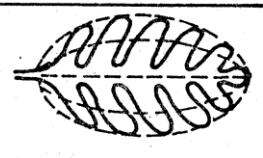
Paralēlam dzīslajumam dzīslas iet paralēli cita citai (1.3.attēls, 6 - *Festuca pratensis*).

Starains un plūksnains dzīslajums raksturīgs divdīgļlapjiem, bet lokveida un paralēls - viendīgļlapjiem.

LAPU DAUDZVEIDĪBA

Izšķir vienkāršas un saliktas lapas.


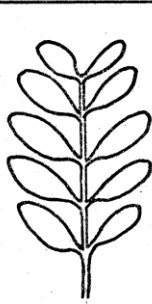
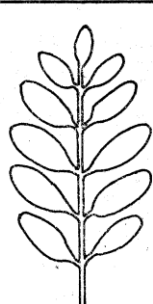
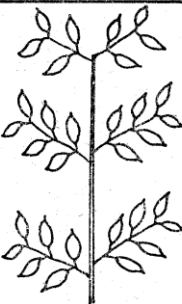
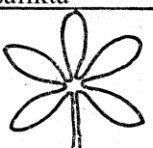
Vienkāršajām lapām ir viena lapas plātne. Lapas plātne vienkāršajām lapām var būt vesela vai ar izgriezumiem. Ja lapas plātnes izgriezumi saiet vienā punktā pie tās pamata, tad tādu lapas plātņi sauc par **staraini izgrieztu**, bet ja izgriezumi atrodas cits citam pretī, tad lapas plātņi sauc par **plūksnaini izgrieztu** (1.4.attēls). Pēc izgriezuma dziļuma lapas iedala daivainās, šķeltās un dalītās lapās.

	trīsstaraini	piecstaraini	plūksnaini
daivaina (seklāk par lapas plātnes pusi)			
šķelta (dziļāk par lapas plātnes pusi)			
dalīta (līdz pamatam vai galvenajai dzīslai)			

1.4.attēls. Vienkāršo lapu klasifikācija pēc lapas plātnes izgriezuma.

Daivainām lapām izgriezumi ir seklāki par $\frac{1}{4}$ no lapas plātnes. **Šķeltām lapām** izgriezumi sniedzas pāri lapas plātnes pusei. **Dalītām lapām** izgriezumi sniedzas līdz lapas galvenajai dzīslai vai līdz lapas plātnes pamatam.

Ja uz lapas kāta atrodas divas, trīs vai vairākas patstāvīgas lapiņas, tad šādas lapas sauc par **saliktām lapām**. Uz salikto lapu galvenās ass piestiprinātas atsevišķas lapiņas. Atkarībā no lapiņu novietojuma uz galvenās ass izšķir staraini saliktas un plūksnaini saliktas lapas (1.5.attēls)

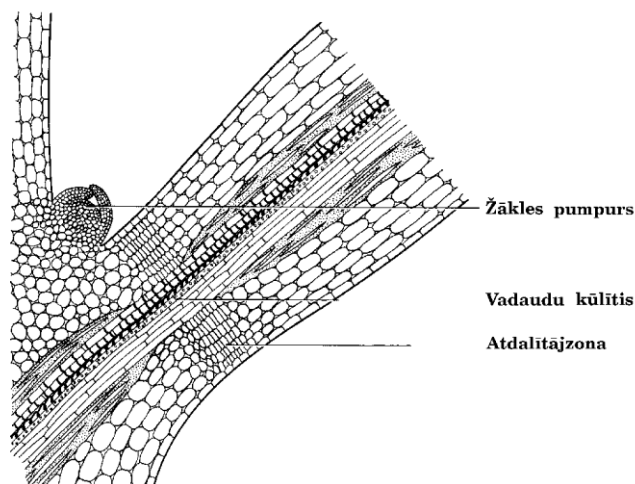
trīsstaraini salikta	pāra plūksnaini salikta	nepāra plūksnaini salikta	divkārt plūksnaini salikta
			
piecstaraini salikta			
			

1.5.attēls. Saliktu lapu klasifikācija.

Staraini saliktai lapai visas lapiņas pie kāta piestiprinātas vienā punktā. Ja lapiņas pie galvenās ass atrodas cita citai pretī, lapu sauc par **plūksnaini saliktu** (1.5.attēls).

Ja plūksnaini saliktai lapai galotnē ir viena nepāra lapiņa, tad šādu lapu sauc par **nepāra plūksnaini saliktu lapu**, bet, ja pāra lapiņas, tad - par **pāra plūksnaini saliktu lapu**.

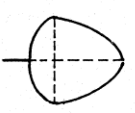
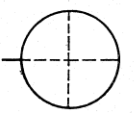
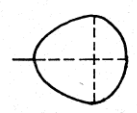
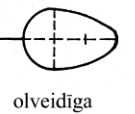
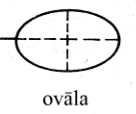

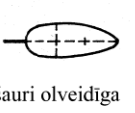
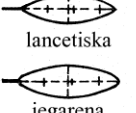

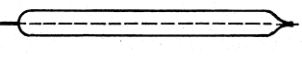
Rudenī saliktās lapas parasti sadalās atsevišķās lapiņās. Šo sadalīšanos nosaka tie paši anatomiski fizioloģiskie mehānismi, kas lapkriti rudenī. Kokaugiem divdīgļlapjiem pie lapas kāta pamatnes veidojas **atdalītājšūnu slānis**, kurā pastiprināti sāk darboties ferments **celulāze**, kas šķeļ celulozi. Celuloze, kā zināms, ir šūnapvalku galvenā sastāvdaļa un nodrošina augu audu stiprību. Celulozei šķeļoties, kontakti starp blakus esošajās šūnām kļūst arvien mazāki un mehāniskās iedarbības (vējš, lietus, sniegs) rezultātā lapas nokrīt. Vieta uz stumbra, kas paliek pēc lapas nokrišanas, pārklājas ar suberīna (korķvielas) slāni un to sauc par **lapas rētu** (1.6.attēls). Lapkritis ir auga bioloģiskā aizsardzība pret ūdens zudumiem pastiprinātas transpirācijas un ūdens trūkuma (sausuma) gadījumos. Kopā ar lapām augi atbrīvojas arī no ekskretoriem vielām - kalcija oksalāts, ģipsis u.c.



1.6.attēls. Lapas atdalītājzonas veidošanās.

LAPAS PLĀTNES VEIDI

Lapas plātnes veids gan vienkāršajām lapām, gan arī salikto lapu lapiņām ir ļoti daudzveidīgs. Lapas plātnes veidu nosaka pēc tās garuma un platuma attiecībām, kā arī pēc tā, kur lapas plātne ir platāka - augšdaļā vai apakšdaļā (1.7.attēls).

		lapas plātnes platākā daļa atrodas		
		tuvāk pamatam	vidusdaļā	tuvāk galotnei
lapas plātnes garums vienāds ar platumu vai tikai nedaudz lielāks par to				
		plati olveidīga	apaļa	otrādi plati olveidīga
				
	olveidīga	ovāla	otrādi olveidīga	
lapas plātnes garums lielāks par platumu vairāk nekā 5 reizes	1.5 - 2 reizes			
	3 - 4 reizes	šauri olveidīga	lancetiska iegarena	otrādi šauri olveidīga
		lineāra		

1.7.attēls. Veselu vienkāršu lapu klasifikācija pēc lapas plātnes formas.

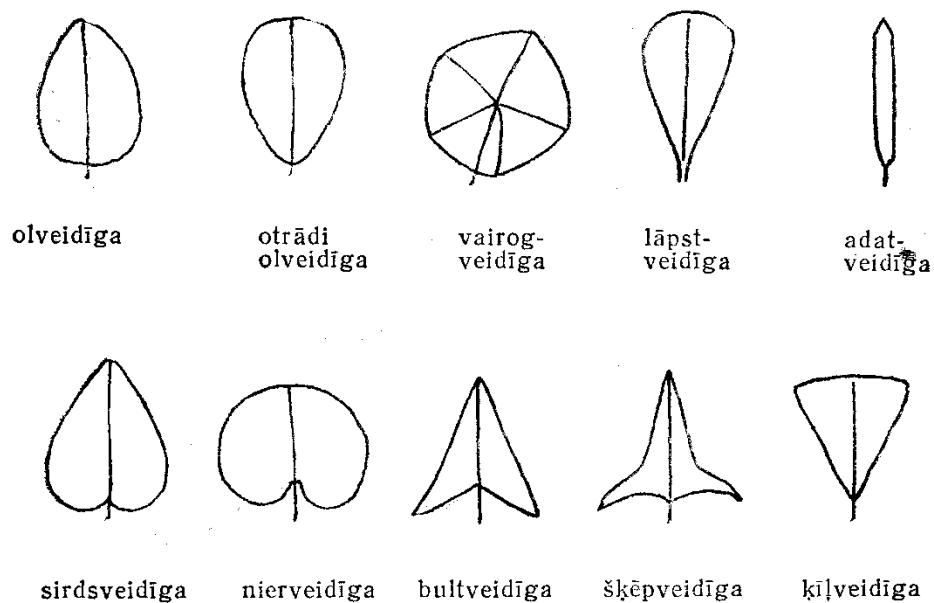
Ja lapas plātnes garums vienāds ar platumu, tad lapas plātne var būt **plati olveidīga** (visplatākā ir lapas plātnes apakšdaļa), **apaļa** (visplatākā ir lapas plātnes vidusdaļa) un **otrādi plati olveidīga** (visplatākā ir lapas plātnes augšdaļa).

Ja lapas plātnes garums ir 1.5 - 2 reizes lielāks nekā platumu, lapas plātne var būt **olveidīga**, **ovāla (eliptiska)** un **otrādi olveidīga**.

Ja lapas plātnes garums ir 4 - 5 reizes lielāks nekā platumu, lapas plātne var būt **lancetiska** (visplatākā ir lapas plātnes apakšdaļa), **iegarena** (visplatākā ir lapas plātnes vidusdaļa) un **otrādi lancetiska** (visplatākā ir lapas plātnes augšdaļa).

Ja lapas plātnes garums pārsniedz platumu vairāk nekā 5 reizes, tad lapas sauc par **lineārām**. Lineārām lapām lapas plātnes platumu visā garumā ir gandrīz vienāds.

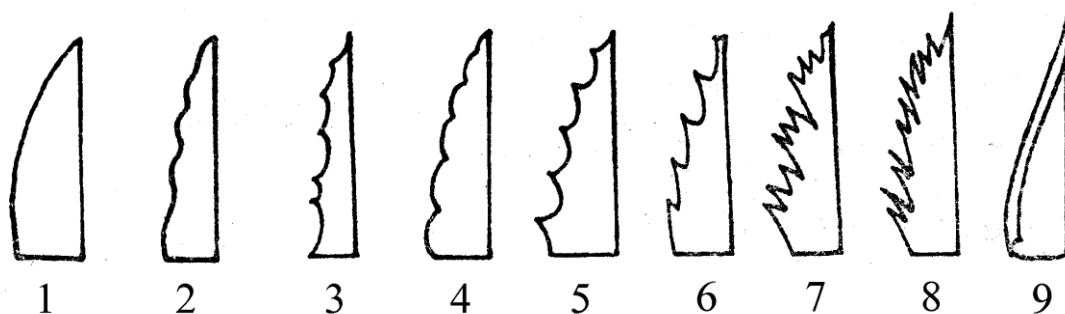
Bez aprakstītajiem galvenajiem lapas plātnes veidiem, pēc formas izšķir arī citādas lapas (1.8.attēls).



1.8.attēls. Lapas plātnes forma.

LAPAS PLĀTNES MALA

Svarīgs lapu morfoloģiskais rādītājs ir lapas plātnes mala. Lapas plātnes mala var būt **gluda**, **zāgzobaina**, **divkārt zāgzobaina**, **rantaina**, **zobaina**, **jomaina**, **robaina**, **ieritināta**, **uzritināta**, **krokaina** u.c. (1.9.attēls).

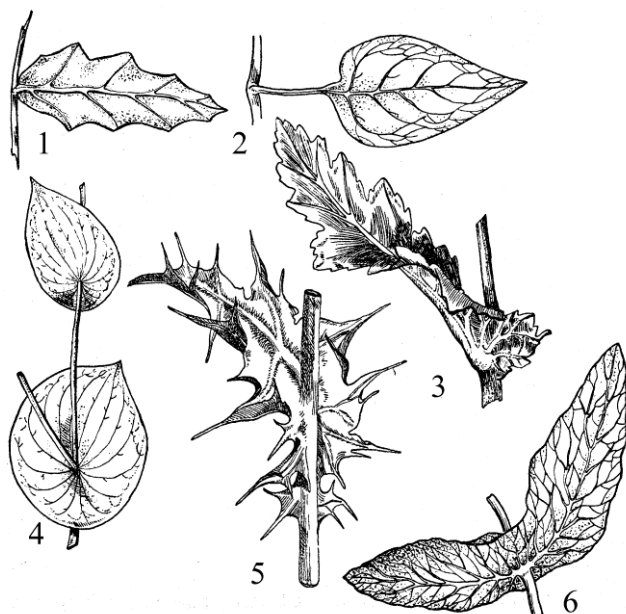


1.9.attēls. Lapu plātnes malu veidi.

1 - gluda, 2 - viļņaina, 3 - jomaina, 4 - rantaina, 5 - zobaina, 6 - zāgzobaina, 7, 8 - divkārt zāgzobaina, 9 - ieritināta.

LAPU PIESTIPRINĀJUMA VEIDS

Pēc piestiprinājuma veida izšķir **kātainas, sēdošas, skaujošas, cauraugušas, nolaidenas un saaugušas lapas** (1.10.attēls).

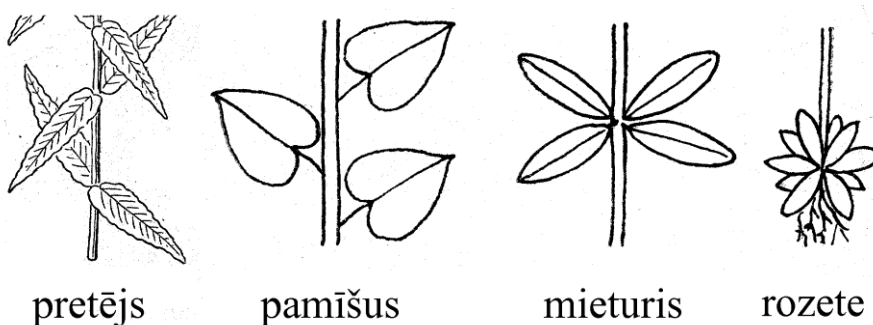


1.10.attēls. Lapu piestiprinājuma veidi:

1 - sēdoša lapa, 2 - kātaina lapa, 3 - skaujoša lapa, 4 - cauraugusi lapa, 5 - nolaidena lapa, 6 - saaugusi lapa.

LAPU SAKĀRTOJUMS

Raksturīga vasas pazīme ir lapu sakārtojums uz tās ass - stumbra. Katrai augu sugai, ģintij un dzimtai ir raksturīgs sakārtojums. Izšķir vairākus lapu sakārtojuma veidus (1.11.attēls).



1.11.attēls. Lapu sakārtojuma veidi.

Pretējā sakārtojumā pie katra mezgla viena otrai pretī piestiprinātas divas lapas.

Spirāliskā jeb pamīšus sakārtojumā pie katra mezgla piestiprināta tikai viena lapa. Šādā sakārtojumā katra nākamā lapa nekad neatrodas virs iepriekšējās, bet gan citā vietā uz ass.

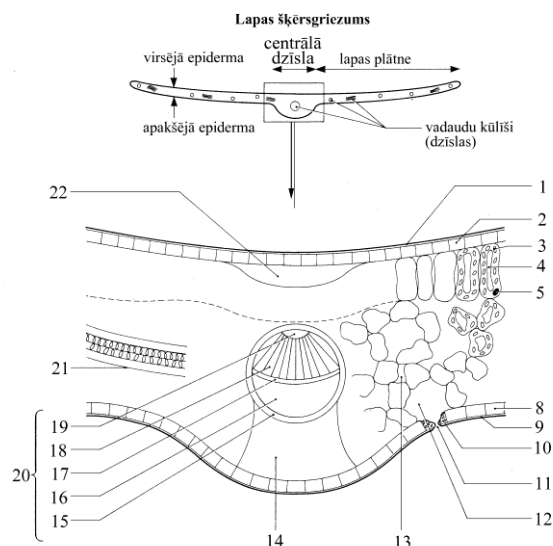
Mieturī pie viena mezgla piestiprinātas trīs vai vairāk lapas.

Rozetē visas lapas ir apakšējās - tās spirāliski sakārtotas uz ļoti īsas ass.

2. Lapas mikroskopiskā uzbūve

Lapas uzbūve ir salīdzinoši vienveidīga - to nosaka lapas galvenās funkcijas - fotosintēze, gāzu maiņa, transpirācija.

Tipiskas divdīgļlapja lapas šķērs griezumā var izšķirt sekojošas galvenās lapas struktūras: epidermu, mezofilu un vadaudu kūlīšus (2.1.attēls).



2.1.attēls. Tipiskas divdīgļlapja lapas uzbūves shēma:

1 - kutikula, 2 - viršējā epiderma, 3 - hloroplasts, 4 - vakuola, 5 - kodols, 6 - zedeņu parenhīma, 7 - čauganā parenhīma, 8 - apakšējā epiderma, 9 - kutikula, 10 - atvārsnītes slēdzējšūna, 11 - atvārsnītes sprauga, 12 - elpošanas dobums, 13 - starpšūnu telpa, 14 - centrālās dzīslas kolenhīma, 15 - sklerenhīmas maksts, 16 - lūksne, 17 - kambijs, 18 - koksne, 19 - protoksilēma, 20 - vadaudu kūlītis, 21 - vadaudu kūlītis gargriezumā, 22 - kolenhīma

Lapu klāj kutikula - plāns vaskveida slānītis, kura galvenā funkcija ir lapas aizsardzība no pārmērīgiem ūdens zudumiem (2.1.attēls, 9). Zem kutikulas atrodas epiderma - primārie segaudi. Arī epiderma aizsargā augu no pārmērīgiem ūdens zudumiem, kā arī no fitopatogēnu iekļūšanas augā. Tipiskiem mezofītiem - mērenā klimata augiem lapas apakšējā epidermā (2.1.attēls, 8) atrodas atvārsnītes (2.1.attēls, 10-12), kuru funkcija ir regulēt gāzu maiņu, kā arī transpirāciju. Zem lapas viršējās epidermas (2.1.attēls, 2) izvietojusies zedeņu parenhīma (2.1.attēls, 6), kuras šūnas ir iegarenas, sakārtotas blīvi cita pie citas. Zedeņu parenhīmas šūnās ir daudz hloroplastu un tās galvenā funkcija ir fotosintēze.

Lapā ir sastopams arī otrs mezofila tips - čauganā parenhīma (2.1.attēls, 8). Čauganā parenhīma atrodas zem lapas apakšējās epidermas, un tas saistīts ar funkciju un uzbūves vienotību, proti, lielākām starpšūnu telpām jāatrodas atvārsnīšu tuvmā. Tādējādi tiek nodrošināta vienota gāzu maiņas un transpirācijas regulēšanas telpa. Čauganās parenhīmas šūnās ir salīdzinoši maz hloroplastu un tas izskaidrojams ar to, kas tās galvenā funkcija tomēr ir nevis fotosintēze, bet gan gāzu maiņa un transpirācijas regulēšana.

Fotosintēzē izveidojušos organisko vielu šķīdumi, kā arī vielu maiņas procesiem nepieciešamie minerālvielu ūdens šķīdumi lapās tiek transportēti pa vadaudu kūlīšiem (2.1.attēls, 20, 21), kas morfoloģiski tiek saukti par lapu dzīslām. Sakarā ar vadaudu kūlīšu funkcijām, tiem ir arī attiecīga uzbūve - vadaudu kūlīšos izšķir gan lūksnes, gan arī koksnes grupu (2.1.attēls, 16, 18).

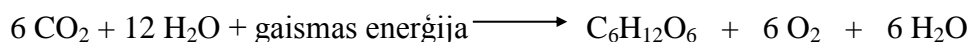
3. Fotosintēze

Fotosintēzes procesā augi un aļģes sintezē sev nepieciešamās organiskās vielas, ko var izmantot arī citi dzīvie organismi. Aļģes okeānā un augi uz sauszemes veido visu tipu barības ķēžu sākuma posmu. Dzīvnieki pārtikā izmanto fotosintezējošos organismus vai arī citus dzīvniekus, kas pārtiek no fotosintezējošajiem organismiem.

Fotosintēzē augi izdala skābekli un uzņem oglekļa dioksīdu. Skābeklis nepieciešams visiem organismiem, kam raksturīga aerobā elpošana. Skābeklis arī uzkrājas atmosfērā, kur no tā veidojas ozona slānis, kas sauszemes organismus aizsargā no pārmērīga saules ultravioletā starojuma. Oglekļa dioksīda uzņemšana ir svarīga arī tādēļ, ka tā pārmērīga koncentrācija atmosfērā ir kaitīga dzīvniekiem, turklāt tam uzkrājoties atmosfērā rodas siltumnīcas efekts - zemeslode uzsilst. Mežu kopšana un atjaunošana palīdz saglabāt gaisa tīrību, kā arī novērst augsnes eroziju, jo augu saknes nostiprina augsni.

Cilvēku populācija eksistē, pateicoties augiem. Modernas sabiedrības pastāvēšana ir iespējama, pateicoties augiem kā audumu, šķiedru, papīra, koksnes, degvielas un medikamentu ražošanas izejvielai. Tomēr atceroties zaļo augu praktisko nozīmi cilvēka dzīvē, neaizmirsīsim vienkārša pļavas zieda skaistumu vai mūžameža varenumu.

Tikai XIX gadsimta beigās zinātnieki noskaidroja, kas ir fotosintēze un ka eikariotiem tā notiek hloroplastos (*gr. chloros - zaļš un plastos - veidojums*). Pēc fotosintēzes summārā vienādojuma

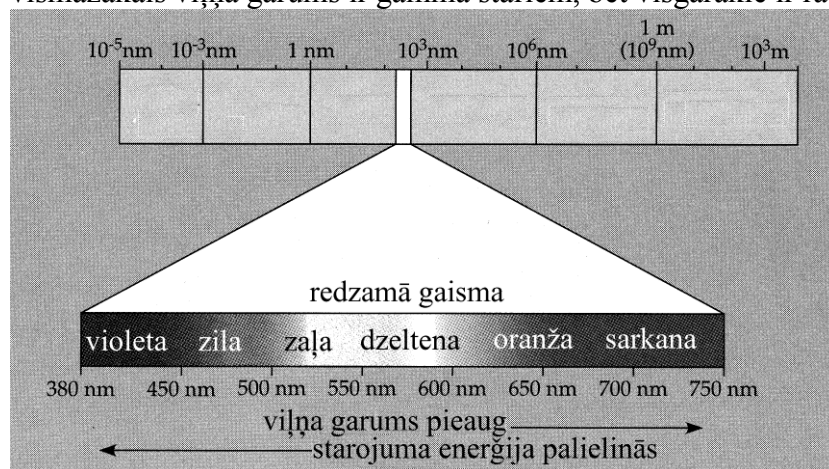


redzams, ka, izmantojot saules gaismu, no oglekļa dioksīda un ūdens veidojas ogļhidrātu molekulas.

3.1. Saule - enerģijas avots

Tā kā fotosintēze ir gaismas enerģijas transformācija ogļhidrātu molekulu ķīmisko saišu enerģijā, svarīgi ir noskaidrot enerģijas avotu. Saules starojumu var raksturot ar tajā esošo enerģiju, kā arī tā viļņa garumu. Enerģijas plūsma pārvietojas noteiktu porciju - fotonu veidā (*gr. phos - gaisma*). Citiem vārdiem sakot, gaismas plūsmu var uzskatīt par fotoniem, kas viļņveidīgi pārvietojas.

Saules starojumu jeb elektromagnētiskos viļņus var iedalīt atkarībā no to garuma - vismazākais viļņa garums ir gamma stariem, bet visgarākie ir radioviļņi (3.1.attēls).



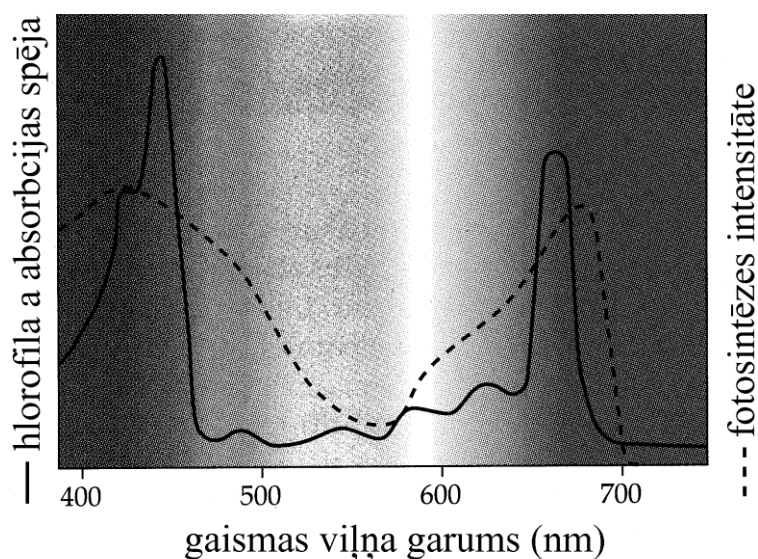
3.1.attēls. Elektromagnētiskais starojums.

Fotonu enerģijas daudzums ir apgriezti proporcionāls attiecīgā starojuma tipa viļņa garumam - īsāka viļņa starojuma fotoniem ir lielāka enerģija nekā garāka viļņa garuma fotoniem. Lielu enerģiju saturošie fotoni, kādi raksturīgi īsviļņu ultravioletajam starojumam, šūnām ir bīstami, jo tie var sašķelt organiskās molekulas. Mazas enerģijas fotoni, kādi raksturīgi

infrasarkanajam starojumam, šūnām nav bīstami, jo tie tikai palielina molekulu vibrācijas un rotācijas enerģiju, bet ķīmiskās saites nepārrauj. Fotosintēzē tiek izmantota tikai tā elektromagnētiskā starojuma daļa, ko sauc par redzamo gaismu (redzamās gaismas nosaukums cēlies no tā, ka šī ir spektra daļa, ko cilvēks var saskatīt ar aci). Redzamās gaismas fotoniem piemīt tieši tik liela enerģija, ka ar to var aktivēt elektronus, pārceļot tos atoma augstākā orbītā nebojājot šūnas. Redzamā jeb baltā gaisma sastāv no daudzām dažāda viļņa garuma gaismām; baltajai gaismai izkļūstot cauri prizmai (vai lietus pilienam), tā sadalās sastāvdaļās, un mēs varam ieraudzīt dažādu krāsu gaismas.

Tikai apmēram 42 % saules starojuma izkļūst cauri zemes atmosfērai un sasniedz zemes virsmu. Lielāko šī starojuma daļu veido redzamā gaisma. Pirms starojums sasniedz zemes virsmu, īsākos viļņus atmosfērā atstaro ozona slānis, bet garākos - ūdens tvaiki un oglekļa dioksīds. Tātad, organisko vielu molekulas organismā un procesi, kā redze un fotosintēze, ir ķīmiski pielāgojušies starojumam, kāds vidē ir visizplatītākais.

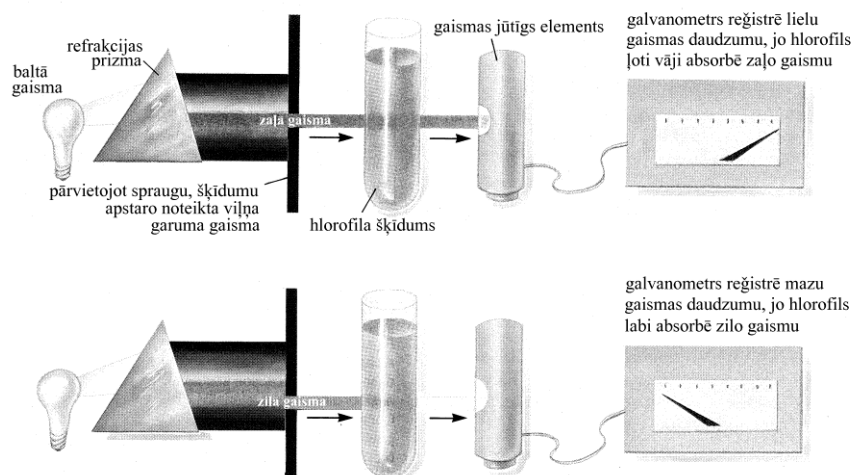
Fotosintezējošajās šūnās esošie pigmenti spēj absorbēt dažādas redzamā gaismas spektra daļas. Šiem pigmentiem pieskaitāms hlorofils a un hlorofils b. Hlorofila a absorbcijas spektrs parādīts 3.2.attēlā. Gan hlorofils a, gan arī hlorofils b violeto, zilo un sarkano gaismu absorbē labāk nekā citu krāsu gaismas. Tā kā zaļā gaisma tiek absorbēta ļoti maz, lapas izskatās zaļas. Citi augu pigmenti, kā karotinoīdi neuztver dzelteni un oranžo gaismu, toties spēj absorbēt violeto, zilo un zaļo gaismu. Šie pigmenti kļūst redzami, noārdoties hlorofilam.



3.2.attēls. Hlorofila a absorbcijas spektrs.

Pigmenti fotosintēzē izmanto mazāk nekā 2 % saules enerģijas, kas sasniedz zemi. Tikai neliela šīs enerģijas daļa tiek izmantota augu un dzīvnieku organismu veidošanai.

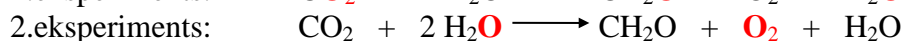
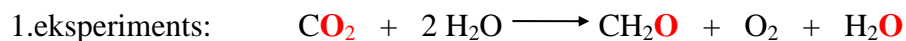
Pigmentu absorbcijas spektru var noteikt spektrofotometrā, apgaismojot pigmentu šķīdumu ar dažādu viļņa garumu gaismām. Spektrofotometrs izmēra gaismas daudzumu, kas izkļuvis cauri pigmentu šķīdumam, un tādējādi ir iespējams noteikt, cik daudz gaismas ir ticis absorbēts (3.3.attēls). Gaismas daudzuma, kas ticis absorbēts pie katra viļņa garuma, vērtību atzīmē grafiskā attēlā, un tādējādi tiek iegūta gaismas absorbcijas spektra līkne (3.2. attēls).



3.3.attēls. Spektrofotometra darbības princips.

3.2.Hloroplasts - fotosintēzes centrs.

1930. gadā C.B. van Nīls no Stenfordas Universitātes atklāja, ka skābeklis, kas izdalās fotosintēzes procesā, šajā procesā iesaistās ar ūdeni un nevis ar oglekļa dioksīdu, kā tika uzskatīts līdz tam. Tas tika pierādīts ar divos atsevišķos eksperimentos. Augi tika apstrādāti ar oglekļa dioksīdu, kas saturēja iezīmētu skābekli - skābekļa izotopu (^{18}O), tomēr O_2 , kas izdalījās fotosintēzē, nesaturēja iezīmētā skābekļa atomus. Tikai pievienojot skābekļa izotopu (^{18}O) ūdenim, šis izotops bija konstatējams arī skābeklī, kas izdalījās fotosintēzē:



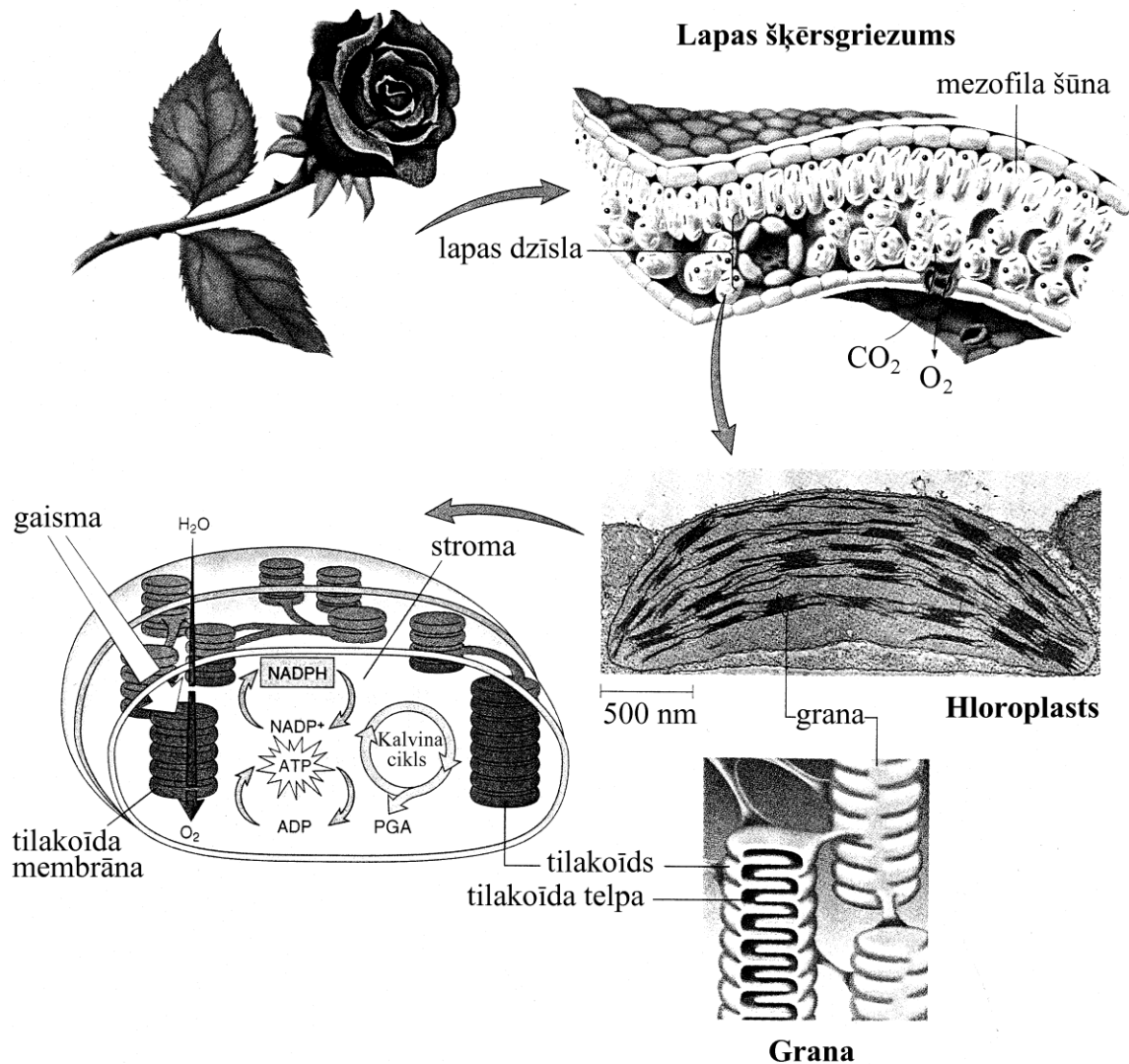
Hloroplastu uzbūve

Hloroplastu lielo centrālo kompartmentu **stromu** (*gr. stroma - gulta*) apņem dubultmembrāna. Stromas iekšējo saturu veido ar enzīmiem bagāts šķidrums, kurā CO_2 vispirms piesaistās organiskam savienojumam un pēc tam tiek reducēts. Membrānu sistēma stromā veido saplacinātus maisiņus, ko sauc par **tilakoīdiem** (*gr. thylakos - maiss un eides - līdzīgs*) un kas atsevišķās vietās veido kaudzītes - **granās** (nosaukums cēlies no tā, ka pirmajiem pētniekiem mikroskopistiem atgādināja sēklu kaudzītes). Granas savā starpā saistītas ar īpašām plātnītēm **lamellām**, tādējādi veidojot vienotu tilakoīdu sistēmu. **Hlorofils** un citi pigmenti izvietojusies tilakoīdu membrānās. Šie pigmenti absorbē saules enerģiju, kas aktivē elektronus pirms CO_2 reducēšanas stromā (3.4.attēls).

Fotosintēzes divas stadijas

Vispārīgais reakcijas vienādojums parāda tikai metabolisma izejmateriālus un gala produktus. Bet fotosintēzes laikā starp oglekļa dioksīda un ūdens iesaistīšanos reakcijā un ogļhidrāta un skābekļa izdalīšanos tajā notiek ļoti svarīgas izmaiņas.

F.F. Blekmans 1905. gadā izteica pieņēmumu, ka fotosintēze, iespējams, notiek divās stadijās. Pirmajā fotosintēzes stadijā notiek **gaismas reakcijas**, jo tās var notikt tikai gaismā. Otrajā stadijā notiek **tumsas reakcijas**, un šīs reakcijas var notikt kā tumsā, tā arī gaismā.



3.4.attēls. Hloroplasta uzbūve un funkcijas

Lapas mezofila šūnas satur daudz hloroplastu. Katrs hloroplasts, ko apņem dubultmembrāna, pildīts ar pusšķidrū vielu, ko sauc par stroma. Granās sakrautie membrānveida tilakoīdi savstarpēji savienojušies, veidojot tilakoīdu telpu. Gaismas reakcijas, kurās veidojas ATP un NADPH, notiek tilakoīdu membrānās. Šīs molekulas tiek izmantotas fotosintēzes tumsas reakcijās, lai ciklisku enzimatisku reakciju (Kalvina cikla) laikā reducētu oglekļa dioksīdu. Kalvina cikla reakcijas notiek stromā.

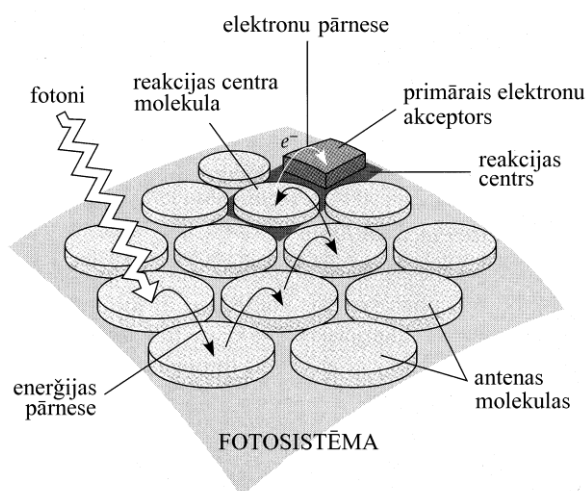
Gaismas reakcijas notiek tilakoīdu membrānās, kur atrodas pigmenti hlorofils a un hlorofils b, kā arī karotinoīdi. Šie pigmenti absorbē violeto, zilo un sarkano gaismu labāk nekā citu krāsu gaismas. Pigments gaismu var absorbēt (uztvert), atstarot vai arī izlaist cauri. Hlorofils a izskatās zilgani zaļš, bet hlorofils b - dzeltenīgi zaļš, jo šīs krāsas attiecīgie pigmenti neabsorbē, bet gan atstaro vai arī laiž cauri (un tādējādi mēs tos redzam attiecīgi zilgani zaļus vai dzeltenīgi zaļus).

Gaismas reakcijās *tiek uztverta gaismas enerģija* - elektroni no ūdens molekulas tiek aktivēti, kad tilakoīdu membrānās esošie pigmenti absorbē saules enerģiju. Šie elektroni pārvietojas no hlorofila a lejup pa elektronu transporta ķēdi, kuras katrā posmā no ADP un P tiek sintezēts ATP. Aktivētos elektronus uztver arī NADP^+ , tādējādi kļūstot par reducētu formu NADPH. Šī molekula īslaicīgi satur enerģiju aktivēto elektronu formā, kas vēlāk tiek izmantoti CO_2 reducēšanai.

Otras fotosintēzes stadijas reakcijas notiek hloroplastu stromā. Tās sauc par tumsas reakcijām, jo tās var notikt gan tumsā, gan arī gaismā. Gaismas reakcijas var uzskatīt par *sintēzes reakcijām*, jo tajās CO₂ reducēšanai tiek izmantota ATP un NADPH ietvertā enerģija.

3.3.Saules enerģijas uztveršana (gaismas reakcijas)

Gaismas reakciju norisei tilakoīdu membrānās nepieciešamas divas fotosistēmas - **fotosistēma I (FS I)** un **fotosistēma II (FS II)**. Fotosistēmas ir nosauktas to atklāšanas secībā, bet nevis pēc tā, kādā secībā tās darbojas tilakoīdu membrānā. Katra fotosistēma sastāv no pigmentu kompleksa, kas sastāv no hlorofila a un hlorofila b molekulām (zaļie pigmenti) un papildpigmentiem, kā karotinoīdiem (oranžie un dzeltenie pigmenti). Daļa pigmentu molekulu fotosistēmā veic tikai gaismas kvantu savākšanas funkciju - tās ir "antenas" molekulas. "Antenas" molekulas savāktu gaismas kvantu enerģiju beigās nodod īpašai hlorofila aktīvajai molekulai - reakcijas centram, kas faktiski arī veic fotosintēzes darbu. Reakcijas centra hlorofila molekulas elektroni tiek ierosināti un tos pārņem tuvumā esošā elektronu akceptora molekula (3.5.attēls).



3.5.attēls. Gaismas uztveršana.

Fotosistēmas funkcija ir gaismas uztveršana. Katrai fotosistēmai ir sava gaismas uztvērējantena, kas sastāv no vairākiem simtiem pigmentu molekulu. Fotonam sasniedzot šādu pigmentu molekulu, enerģija sāk pārvietoties no molekulas uz molekulu, līdz sasniedz reakcijas centru. Reakcijas centrā enerģija nepieciešama reducēšanās - oksidēšanās reakciju norisei. Ierosināto elektronu no reakcijas centra molekulas uztver primārais elektronu akceptors.

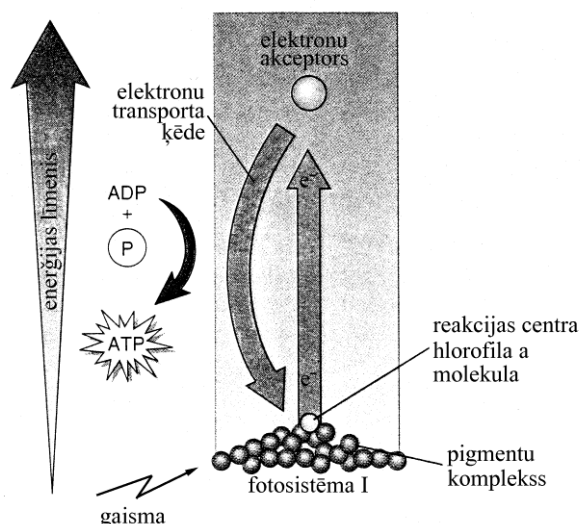
Divi elektronu transporta ceļi

Fotosintēzes pirmās fāzes laikā elektroni var pārvietoties pa ciklisko vai arī pa neciklisko transporta ceļu. Cikliskā elektronu transportēšanas ceļa gadījumā veidojas tikai ATP, bet necikliskā ceļa gadījumā - gan ATP, gan arī NADPH. ATP abos gadījumos tiek sintezēta hemiosmotiskās ATP sintēzes ceļā.

ATP veidošanos fotosintēzes gaitā dažkārt sauc arī par **fotofosforilāciju**, jo tajā piedalās gaisma. ATP veidošanos cikliskā elektronu transporta ceļa gadījumā sauc par **ciklisko fotofosforilāciju**, bet ATP veidošanos necikliskajā elektronu transporta ceļā - par **neciklisko fotofosforilāciju**.

Cikliskā fotofosforilācija

Cikliskā fotofosforilācija (3.6.attēls) iesākas, tiklīdz FS I pigmentu komplekss absorbē saules enerģiju. Šī transporta ceļa gadījumā ierosinātie elektroni (e⁻) atstāj reakcijas centra hlorofila a molekulu, lai, iespējams, vēlāk pie tās atgrieztos. Tomēr, pirms tie atgriežas, tie iekļūst **elektronu transporta sistēmā**, kas sastāv no daudziem pārnēsējiem, kas elektronus nodod cits citam. Kad viens pārnēsējs elektronus nodod nākamajam, izdalās ATP molekulu sintēzei nepieciešamā enerģija, turklāt tā uzkrājas protonu (H⁺) gradienta formā. Šiem protoniem pa to elektroķīmisko gradientu pārvietojoties caur ATP sintetāzes kompleksiem, sintezējas ATP.

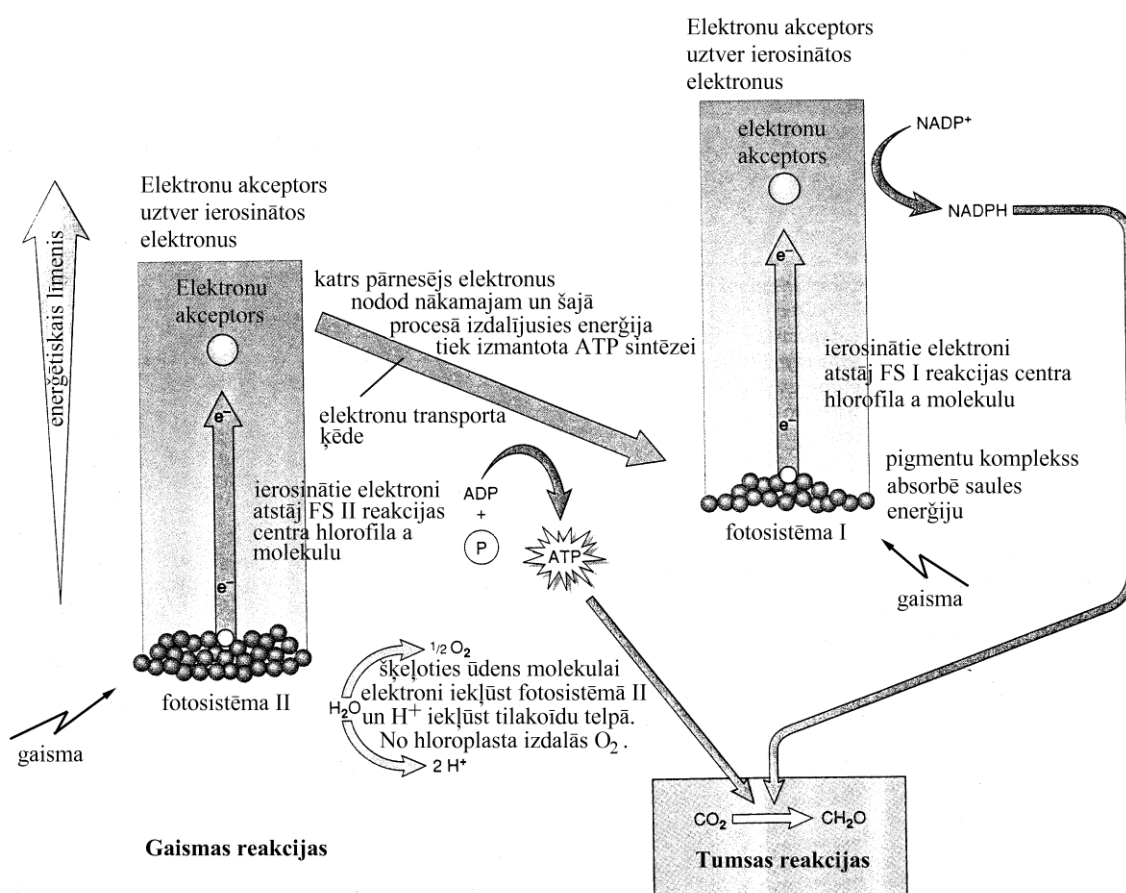


3.6.attēls. Gaismas reakcijas: cikliskā fotofosforilācija

Aktivētie elektroni (e^-) pārvietojas no fotosistēmas I (FS I) reakcijas centrā esošās hlorofila a molekulas uz elektronu akceptora molekulu, kas tos tālāk nodod elektronu transporta sistēmai, pirms tie atkal atgriežas uz FS I. Šajā ceļā veidojas tikai ATP.

Necikliskā fotofosforilācija

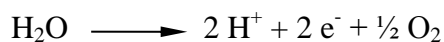
Necikliskās fotofosforilācijas laikā elektroni ceļo no ūdens (H_2O) caur FS II un FS I, līdz nokļūst pie $NADP^+$ (3.7.attēls).



3.7.attēls. Gaismas reakcijas: necikliskā fotofosforilācija.

Šķeļoties ūdens molekulai, izdalās elektroni, kas no fotosistēmas II (FS II) nonāk līdz fotosistēmai I (FS I) un reducē $NADP^+$. Izdalījušies ATP un $NADPH$ tiek izmantoti tumsas reakcijās oglekļa dioksīda (CO_2) reducēšanai par ogļhidrātiem (CH_2O).

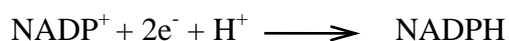
Šis ceļš aizsākas, kad FS II pigmentu komplekss absorbē saules gaismas enerģiju un ierosinātie elektroni (e^-) atstāj reakcijas centra hlorofila a molekulu. FS II elektronus uzņem no ūdens, kurš tiek šķelts, izdaloties arī skābeklim :



Šis skābeklis izdalās no hloroplastiem un visa auga. Protoni (H^+) īslaicīgi paliek tilakoīdu telpā.

Ierosinātie elektroni no fotosistēmas II nokļūst pie elektronu akceptora, kas tos tālāk nodod elektronu transporta sistēmai. Elektronus šajā sistēmā katrs pārnēsējs nodod nākamajam pārnēsējam, un katrā posmā izdalās un protonu gradienta formā tiek uzkrāta enerģija, kas vēlāk tiks izmantota ATP sintēzei. Šiem protoniem plūstot pa to elektroķīmisko gradientu caur ATP sintetāzes kompleksam, notiek ATP hemiosmotiskā sintēze.

Neierosinātie elektroni no elektronu transporta sistēmas iekļūst fotosistēmā I. FS I pigmentu kompleksam absorbējot saules enerģiju, reakcijas centra hlorofils a ierosinātos elektronus nodod elektronu akceptoram. Šoreiz elektronu akceptors elektronus nodod NADP^+ , kas tādējādi tiek reducēts un kļūst par NADPH:



Necikliskās fotofosforilācijas laikā tilakoīdu membrānās izveidojušos NADPH un ATP stromā izmanto enzīmi tumsas reakciju norisei.

3.4. Ogļhidrātu sintēze (tumsas reakcijas)

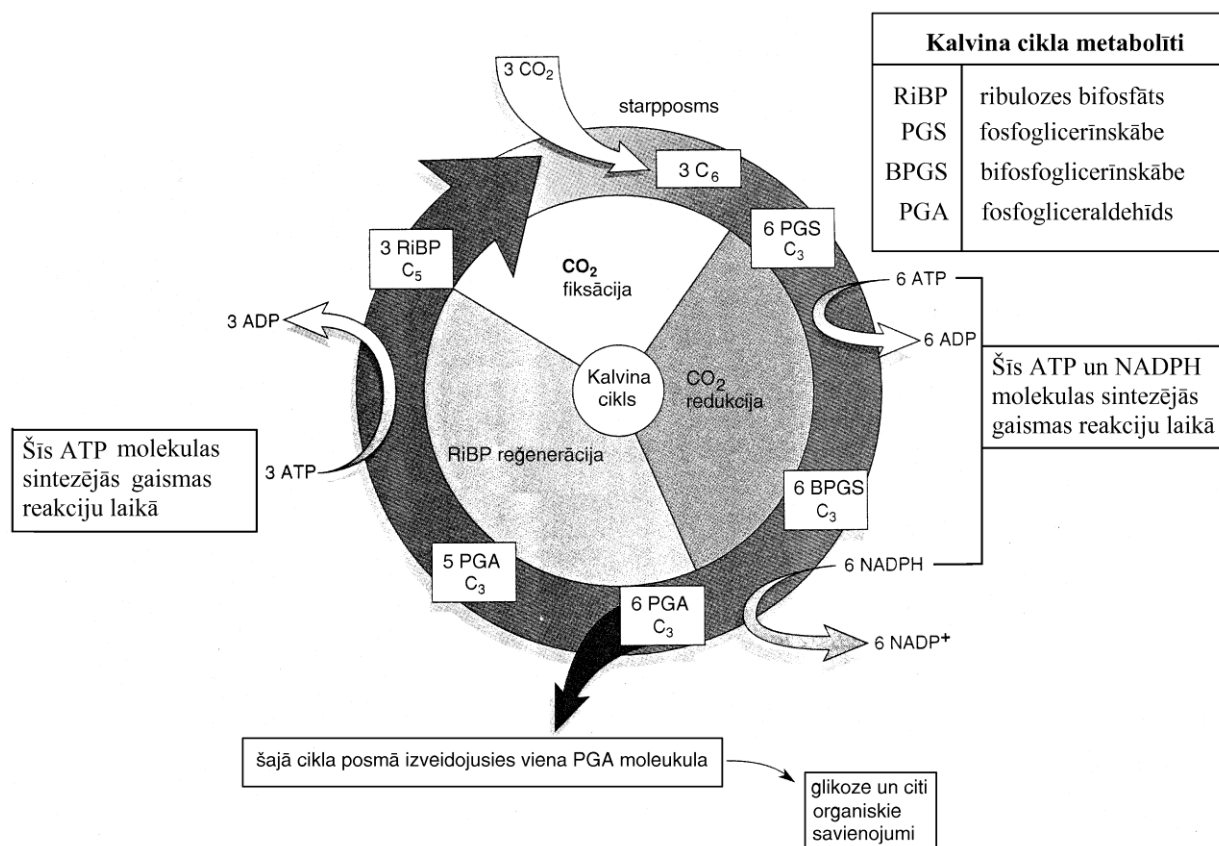
Tumsas reakcijas ir fotosintēzes otrais posms. Tumsas reakciju nosaukums cēlies no fakta, ka šo reakciju norisei nav nepieciešama gaisma - tās var notikt arī tumsā. Šīs reakcijas notiek pēc tam, kad lapā ir iekļuvis oglekļa dioksīds un gaismas reakcijās ir izveidojušies ATP un NADPH. FS I iedarbina regulācijas mehānismu, ar kuru savas funkcijas uzsāk tumsas reakciju enzīmi.

Šajā fotosintēzes stadijā CO_2 reducēšanai tiek izmantoti NADPH un ATP: CO_2 kļūst par CH_2O - ogļhidrāta molekulas pamatvienību. Šai reducējošajai sintēzei nepieciešamos elektronus un enerģiju piegādā NADPH un ATP.

CO_2 redukcija hloroplastu stromā notiek reakciju sērijās, ko sauc par **Kalvina ciklu**. Cikla gala produkts ir arī pirmais savienojums, kas iesaistās nākamajā ciklā.

Kalvina cikls nosaukts Melvina Kalvina vārdā, kurš pirmais instrumentāli pierādīja un identificēja reakcijas, kas izveido ciklu (3.8.attēls). Kalvins par šo reakciju attēlošanu 1961. gadā saņēma Nobela prēmiju.

Kalvina cikla reakcijas tiek sauktas arī par tumsas reakcijām un to laikā sintezējas ogļhidrāts. Kalvina cikla posmi ir: 1) oglekļa dioksīda fiksācija, 2) oglekļa dioksīda reducēšana, 3) ribulozes bifosfāta reģenerācija.



3.8.attēls. Tumsas reakcijas.

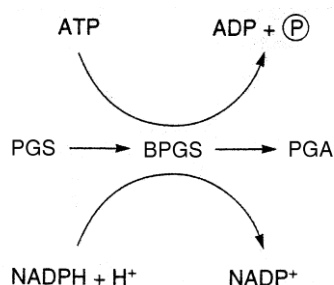
Kalvina ciklu var iedalīt trīs posmos: CO₂ fiksācija, CO₂ redukcija, kam nepieciešami NADPH un ATP, un RiBP reģenerācija. Tā kā RiBP reģenerācijai ir nepieciešamas 5 PGA molekulas, ciklam ir jāatkārtojas 3 reizes, lai izveidotu vienu PGA molekulu, kas tiek izmantota glikozes (C₆H₁₂O₆) sintēzē.

Oglekļa dioksīda fiksācija

Oglekļa dioksīda (CO₂) fiksācija, oglekļa dioksīda pievienošana organiskam savienojumam ir Kalvina cikla pirmais posms. Oglekļa dioksīds pievienojas **ribulozes bifosfātam (RiBP)**, kas satur 5 oglekļa molekulas (3.8.attēls). Enzīms, kas katalizē šo reakciju, ir RiBP karboksilāze (Rubisco), proteīns, kas veido apmēram 20 - 50 % no hloroplastu kopējā proteīnu satura. Šis salīdzinoši lielais saturs, iespējams, saistīts ar šī enzīma mazo aktivitāti (tas sekundē spēj pārstrādāt tikai dažas substrāta molekulas, salīdzinājumā ar tipiskiem enzīmiem, kas sekundē pārstrādā vairākus tūkstošus molekulu), tādēļ, lai uzturētu Kalvina cikla reakcijas, tā saturam jābūt samērā lielam.

PGS redukcija

Uzreiz pēc sešu oglekļa atomu savienojuma (tā ir nestabila β -ketoskābe) izveidošanās tas hidrolizējas, veidojoties divām 3 oglekļa atomus saturošām PGS (*3-fosfoglicerīnskābes*) molekulām. Katras PGS molekulas reducēšanās par PGA (fosfogliceraldehīdu) notiek 2 etapos (3.9.attēls).



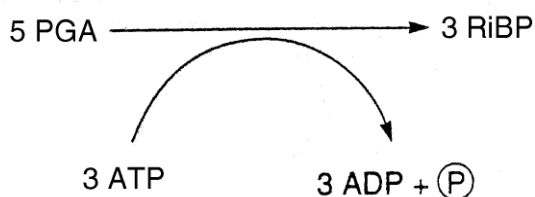
3.9.attēls. PGS reducēšana.

No PGS veidojas PGA, un šim procesam nepieciešamos elektronus un enerģiju attiecīgi piegādā gaismas reakcijās izveidojušies NADPH un ATP.

Šīs ir secīgas reakcijas, kurās tiek izmantoti gaismas reakcijās izveidojušies NADPH un ATP un kurām seko oglekļa dioksīda (CO_2) reducēšana par ogļhidrātu (CH_2O). Šai reducēšanas reakcijai nepieciešami elektroni un enerģija, un tos attiecīgi piegādā NADPH un ATP.

RiBP reģenerācija

Katros 3 pilnos Kalvina ciklos 3 RiBP molekulu sintēzei tiek izmantotas 5 PGA molekulas un tādējādi cikls atkal var sākties no jauna. Jāņem vērā, ka 5×3 (C atomi PGA molekulā) = 3×5 (C atomi RiBP molekulā) (3.10.attēls).



3.10. RiBP reģenerācija.

No 5 PGA molekulām veidojas 3 RiBP molekulas, un šim procesam tiek patērēta 3 ATP molekulās ieslēgtā enerģija.

Trīs Kalvina ciklu tīrais iznākums ir viena PGA molekula. Šajās reakcijās tiek izmantota arī daļa ATP molekulu, kas izveidojās gaismas reakcijās.

Fotoelpošana

Vairumam augu CO_2 fiksēšanu pie RiBP katalizē ferments RiBP karboksilāze (Rubisco). Šādus augus sauc par **C_3 tipa augiem**, jo CO_2 fiksācijas rezultātā izveidojas organiskais savienojums ar 3 C atomiem - fosfoglicerīnskābe - PGS (3.8.attēls). Tāpēc arī Kalvina ciklu dažkārt sauc arī par C_3 ciklu. Vieni no svarīgākajiem lauksaimniecībā izmantojamajiem C_3 tipa augiem ir, piemēram, rīsi, kvieši un sojas pupiņas. Karstā un sausā laikā strauji pazeminās šo augu fotosintēzes produktivitāte. Tas saistīts ar fizioloģisku parādību, proti, šādā laikā atvārsnītes aizveras un tādējādi samazina ūdens zudumus, bet līdz ar to augam vairs nav pieejams atmosfēras oglekļa dioksīds. Lapu audos O_2 koncentrācija sāk pārsniegt CO_2 koncentrāciju un RiBP karboksilāze sāk darboties kā oksigenāze - tā Kalvina ciklā CO_2 vietā sāk iekļaut O_2 . Izveidojies produkts tiek šķelts divos 2 C savienojumos un viens no šīs šķelšanās produktiem - 2 C savienojums glikolskābe tiek eksportēts no hloroplasta uz peroksisomu. Šie abi 2 C savienojumi mitohondrijos un peroksisomās tiek oksidēti līdz CO_2 un aprakstīto procesu sauc par **fotoelpošanu**, jo tas notiek gaismā un tajā izdalās CO_2 .

Atšķirībā no parastās elpošanas fotoelpošanā neveidojas ATP un atšķirībā no fotosintēzes tajā nesintezējas organiskās vielas. Faktiski fotoelpošanas rezultātā samazinās fotosintēzes

produktivitāte, jo tiek no Kalvina cikla patērēts organiskais materiāls. Tātad jebkurā gadījumā fotoelpošanu var uzskatīt par augam neizdevīgu procesu.

Kā gan var izskaidrot faktu, ka šāds jebkurā gadījumā neizdevīgs metabolisma process tomēr pastāv? Saskaņā ar kādu hipotēzi fotoelpošana ir evolucionāra atlieka no senākiem laikiem, kad atmosfēras sastāvā bija vairāk CO₂ un mazāk O₂ nekā mūsdienās.

Nav zināms, vai fotoelpošana augiem ir absolūti nepieciešama - ir tikai zināms, ka daudziem lauksaimniecībā izmantojamiem augiem, kā, piemēram, sojai fotoelpošana vielu maiņā atņem ap 50 % no Kalvina ciklā saistītā CO₂. No šāda viedokļa mēs kā heterotrofi organismi augu fotoelpošanu noteikti uzskatām par negatīvu parādību.

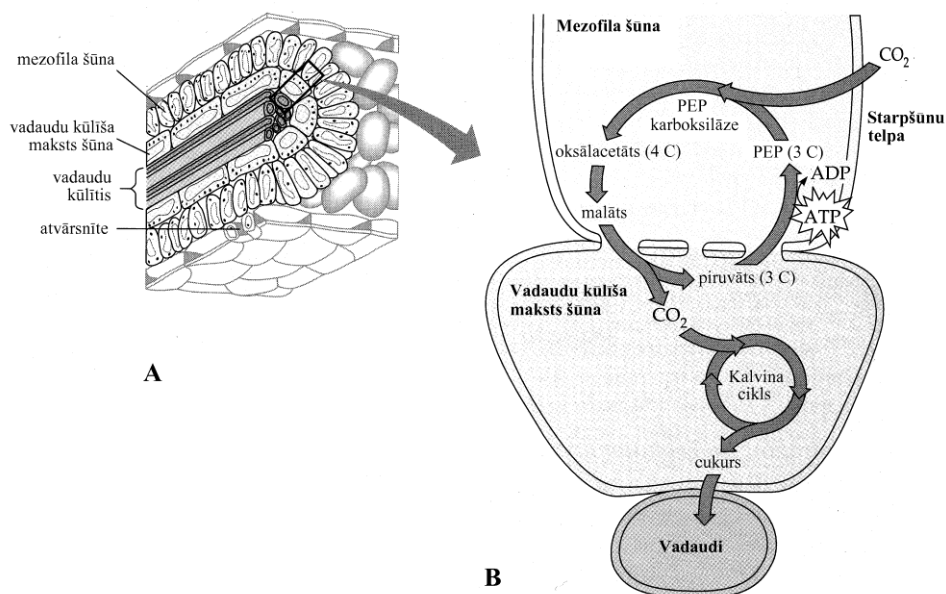
Fotoelpošanu veicina sauss, karsts, saulains laiks, jo kā jau minēts, lai augs pasargātos no pārmērīga ūdens zuduma, atvārsnītes aizveras. Tomēr pastāv arī augi, kuriem izveidojies CO₂ fiksācijas mehānisms, kas samazina fotoelpošanu arī karstā un sausā laikā.

Svarīgākās fotosintētiskās adaptācijas ir C₄ tipa fotosintēze un CAM.

C₄ tipa augi

C₄ tipa augi savu nosaukumu ieguvuši no fakta, ka pirms iesaistīšanās Kalvina ciklā CO₂ vispirms tiek fiksēts alternatīvā veidā, kā fotosintēzes primārajam produktam izveidojoties C₄ savienojumam. C₄ tipa fotosintēzi izmanto vairāki tūkstoši augu sugu no vismaz 19 dzimtām. Vieni no lauksaimniecībā visvairāk izmantojamajiem C₄ tipa augu pārstāvjiem ir cukurniedres un kukurūza, graudzāļu dzimtas pārstāvji.

Ar C₄ tipa fotosintēzi ir cieši saistīta šo augu lapas anatomiskā uzbūve (3.11.attēls).



3.11.attēls. C₄ tipa augu lapas anatomija un C₄ tipa fotosintēze.

A - C₄ tipa augu lapās sastopamas divu veidu fotosintezējošās šūnas: vadaudu kūlīšu maksts šūnas, kas cilindrveidīgi apņem vadaudu kūlīšus un lapas mezofila šūnas, kas savukārt apņem maksts šūnas

B - Oglekļa dioksīdu lapu mezofila šūnās fiksē enzīms PEP karboksilāze. Ogleklis C₄ savienojuma malāta veidā caur plazmodesmām tiek transportēts uz maksts šūnām, kur lokalizēti Kalvina cikla enzīmi. Maksts šūnās malāts tiek šķeltis, izveidojoties CO₂ un piruvātam, CO₂ koncentrācija maksts šūnās palielinās un tas iesaistās Kalvina ciklā. Tādējādi tiek novērsta fotoelpošanas iespēja.

C₄ tipa augu lapās sastopamas divu tipu fotosintezējošās šūnas - vadaudu kūlīšu maksts šūnas un lapas mezofila šūnas. **Vadaudu kūlīšu maksts šūnas** blīvi sakārtotas apkārt vadaudu kūlīšiem (lapu dzīslām). Starp maksts šūnām un lapas virsmu atrodas **mezofila šūnas**, starp kurā ir lielas starpšūnu telpas. Kalvina cikla reakcijas notiek maksts šūnās

Pirmais fotosintēzes etaps C₄ tipa augiem ir CO₂ pievienošana posfoenolpiruvātam (PEP), tādējādi veidojoties C₄ savienojumam oksālacetātam. Šo reakciju katalizē enzīms PEP karboksilāze, kas salīdzinājumā ar *Rubisco* ir radniecīgāka oglekļa dioksīdam. Tādēļ PEP karboksilāze efektīvi var fiksēt oglekļa dioksīdu apstākļos, kad *Rubisco* to nespēj - sausā un karstā laikā, kad atvārsnītes ir aizvērtas, un CO₂ koncentrācija lapās samazinās, bet O₂ koncentrācija - palielinās.

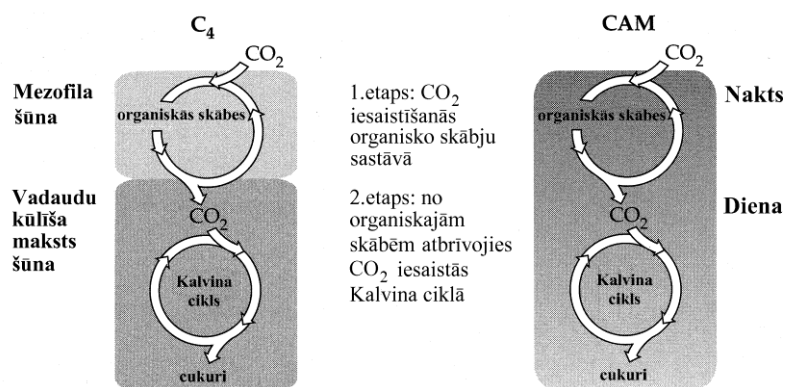
Pēc CO₂ fiksācijas lapas mezofila šūnas transportē fotosintēzes primāro produktu C₄ savienojumu oksālacetātu caur plazmodesmām uz maksts šūnām (3.11.attēls). Maksts šūnās oksālacetāts tiek šķeltis, atbrīvojoties CO₂, kuru *Rubisco* iesaista Kalvina ciklā.

Tātad C₄ tipa augu lapu mezofila šūnas pārsūknē CO₂ uz maksts šūnām, uzturot tajās pietiekami augstu oglekļa dioksīda koncentrāciju, lai *Rubisco* izmantotu to un nevis skābekli. Šādā gadījumā fotosintēze nomāc fotoelpošanu un tiek sintezēti ogļhidrāti.

Šis augu pielāgojums ir īpaši nepieciešams karsta un sausa klimata apstākļos.

CAM tipa augi

Otrs fotosintētiskās adaptācijas tips raksturīgs sukulentiem, daudziem kaktusiem, ananāsiem, kas pielāgojušies dzīvei sausa un karsta klimata apstākļos. Šiem augiem pretēji kā citiem augiem atvārsnītes atveras naktī, bet dienā tās ir aizvērtas. Aizverot atvārsnītes, dienā augi sevi aizsargā no izžūšanas, tomēr tādējādi tiem nav pieejams arī fotosintēzei nepieciešamais oglekļa dioksīds. Nakts laikā, kad atvārsnītes atveras, šie augi uzņem CO₂ un iekļauj to dažādu organisko skābju sastāvā. Šādu CO₂ fiksēšanas veidu sauc par **CAM** tipa fotosintēzi (no angļu **Crassulacean acid metabolism**), jo šis metabolisma veids pirmo reizi tika konstatēts sukulentiem no Crassulaceae dzimtas. CAM tipa augu mezofila šūnu vakuolās līdz rītam uzkrājas organiskās skābes, kas sintezējušās naktī. Dienā, kad gaismas reakcijas Kalvina ciklam piegādā ATP un NADPH, organiskajām skābēm šķeļoties veidojas CO₂, kas tiek izmantots, Kalvina ciklā sintezētu cukurus (3.12.attēls).



3.12.attēls. C₄ tipa un CAM tipa fotosintēzes salīdzinājums.

Abi pielāgojumi ir saistīti ar CO₂ iekļaušanos organisko skābju sastāvā, pirms tas iekļaujas Kalvina ciklā. C₄ tipa augiem, kā kukurūzai šie abi etapi ir šķirti telpā - tie notiek dažādās šūnās. CAM tipa augiem, kā ananāsam, abi etapi ir šķirti laikā - CO₂ fiksācija organiskajās skābēs notiek naktī, un Kalvina cikls darbojas dienā. C₄ tipa un CAM tipa vielu maiņa ir evolucionāri pielāgojumi fotosintēzes turpināšanai karstā un sausā laikā, kad atvārsnītes ir aizvērtas, lai novērstu augu izžūšanu.