

JERZY POSKUTA

FOTOODDYCHANIE U ROŚLIN

Wstęp

Tkanki fotosyntetyzujące na świetle jednocześnie pobierają CO_2 i wydają O_2 w przebiegu fotosyntezy i pobierają O_2 oraz wydają CO_2 w przebiegu oddychania. Z tego powodu pomiary oddychania u roślin podczas fotosyntezy natrafiają na nieodłączne trudności metodyczne. Metody badań tego problemu można z grubsza podzielić na 2 grupy.

1. Pomiary oddychania po zahamowaniu fotosyntezy np. w atmosferze pozbawionej CO_2 lub w obecności inhibitorów fotosyntezy (Gaffron 1960, Fock, Schaub Ziegler i Egle 1964, Poskuta, Nelson i Krotkov 1965, 1966, 1967, Poskuta 1968b).

2. Metody polegające na pomiarach kinetyki wymiany gazowej u roślin w czasie trwania fotosyntezy poprzez zastosowanie stabilnych i radioaktywnych izotopów węgla i tlenu, spektrometrów masowych i analizatorów gazowych w podczzerwieni (Weigl, Warrington i Calvin 1951, Brown 1953, Decker 1956, 1957, Hoch, Owens i Kok 1963, Ozbun, Volk i Jackson 1964, Tregunna, Krotkov i Nelson 1966, Forrester, Krotkov i Nelson 1966a, Zelitch 1966, Poskuta 1968c).

Wyniki badań zwłaszcza ostatnich lat, których omówienie jest celem tego artykułu, wykazują, że oddychanie tkanek fotosyntetyzujących na świetle wydaje się być procesem odrębnym od mitochondrialnego oddychania ciemniowego. Zgodnie z tą hipotezą, oddychanie ciemniowe podczas fotosyntezy byłoby częściowo lub całkowicie zahamowane. Zanim przejdę do omówienia dowodów przemawiających za tą hipotezą wydaje się, że będzie celowe przytoczenie przykładów, które wykazują istotny wpływ światła na natężenie oddychania u roślin.

Natężenie oddychania u roślin zielonych na świetle w stosunku do ciemności

Weigl, Warrington i Calvin 1951, umieścili liście jęczmienia do fotosyntezy w zamkniętej komorze zawierającej mieszaninę $^{12}\text{CO}_2$ i $^{14}\text{CO}_2$. Mierząc koncentrację tych gazów na świetle i w ciemności, autorzy zauważyli, że wydalanie dwutlenku

węgla na świetle było o ok. 50% niższe w stosunku do ciemności. Calvin i Massini 1952, badając kinetykę włączania ^{14}C do produktów fotosyntezy na świetle i w ciemności zauważyli, że związki pośrednie cyklu Krebsa: kwasy α -ketaglutazarowy, cytrynowy, fosfoglicerynowy a także kwas glutaminowy były na świetle bardzo słabo znakowane węglem-14. Natomiast natychmiast po wyłączeniu światła, węgiel-14 był bardzo szybko wbudowywany do tych związków. Autorzy wysunęli hipotezę, że na świetle cykl Krebsa jest inhibowany. Wg autorów mechanizm inhibicji polega na redukcji kwasu α -liponowego przez nadmiar wytworzonej na świetle, „siły redukcyjnej“. Kwas α -liponowy jest jak wiadomo w formie utlenionej kofaktorem w procesie oksydatywnej dekarboksylacji kwasu pirogronowego przez oksydazę pirogronianu do acetylo koenzymu A i dwutlenku węgla. W następstwie wyniki prac licznych autorów, potwierdziły obserwacje uzyskane w Laboratorium Calvina, wykazując, że oddychanie na świetle w stosunku do ciemności jest zredukowane. Nielsen (1955) stwierdził to w doświadczeniach z szeregiem roślin morskich, Nishida (1962) w doświadczeniach z roślinami lądowymi, Lister, Krotkov i Nelson (1961) u drzew szpilkowych. Wcześniejsze dane Browna (1953) uzyskane przy pomocy stabilnego izotopu tlenu-18 i spektrometru masowego sugerowały, że światło nie wpływa na oddychanie. Jednakże w doświadczeniach z sinicą *Anabaena* Brown i Webster 1953 wykazali, że w niskiej koncentracji tlenu 0,5% oddychanie na świetle było wyraźnie zahamowane. W r. 1954 w doświadczeniach z fotosyntetyzującą bakterią *Rhodospirillum rubrum*, Johnston i Brown obserwowali silną inhibicję pobierania tlenu na świetle w stosunku do ciemności. Kontynuując prace w tym kierunku Weis i Brown (1959) oraz Brown i Weis (1959) przy zastosowaniu ^{18}O i spektrometru masowego, ale mierząc jednocześnie pobieranie tlenu i wydalenie CO_2 oraz wprowadzając poprawkę na opór dyfuzyjny faz gaz-roztwór, stwierdzili, że w słabym świetle oddychanie było inhibowane oraz wzmagane w świetle silnym. Hoch, Owens i Kok (1963) w doświadczeniach z glonami *Anacystis nidulans* i *Scenedesmus* sp. również stosując izotop tlenu-18 oraz udoskonaloną technikę pomiarów przy pomocy spektrometru masowego, obserwowali inhibicję oddychania w świetle słabym i stymulację w świetle silnym. Ozbun, Volk i Jakson (1964) przeprowadzili podobne doświadczenia z liśćmi fasoli. Autorzy stosowali stabilne izotopy tlenu-18 i węgla-13 i zauważyli, że u odciętych liści fasoli wydalenie CO_2 na świetle było o ok. 50% niższe w stosunku do ciemności. Jednocześnie pobieranie tlenu na świetle wzrosło w stosunku do ciemności. Autorzy tłumaczą to tym, że podczas oświetlenia tlen jest redukowany przez nadmiar wytworzonej podczas fotosyntezy „siły redukcyjnej“. Wynika z tego, że właściwą miarą oddychania roślin na świetle jest raczej proces wydalenia CO_2 niż pobieranie tlenu. Bunt (1965) w doświadczeniach z *Fragillaria sublinearis* stosując węgiel-14 i spektrometr masowy, wykazał, że już w stosunkowo słabym świetle 2000 luksów oddychanie u tej rośliny było wyraźnie zahamowane. Inhibicję oddychania w świetle słabym i stymulację w świetle silnym obserwowali również Forrester, Krotkov i Nelson, Żelawski (1967), Poskuta (1968c).

Z naszych ostatnich doświadczeń (Poskuta 1968a) wynika, że oddychanie na świetle zależy nie tylko od natężenia światła ale i od jego jakości. Stwierdzono, że przy tym samym natężeniu fotosyntezy netto w świetle białym, czerwonym lub niebieskim, natężenie fotooddychania w świetle niebieskim było ok. 3—4 razy wyższe w stosunku do natężenia tego procesu w świetle białym lub czerwonym. Stężenie CO_2 w CO_2 -punkcie kompensacyjnym, wyrażające stan równowagi dynamicznej pomiędzy oddychaniem na świetle i fotosyntezą było również odpowiednio wyższe w świetle niebieskim. Ten ostatni fakt, jest ważny również dlatego ponieważ sugeruje, że produkcja CO_2 na świetle jest niezależna od fotosyntetycznej reabsorpcji CO_2 wydalanego w oddychaniu. Gdyby bowiem natężenie wydalanego CO_2 na świetle zależało jedynie od zdolności aparatu fotosyntetycznego do resorpcji CO_2 wydalanego w oddychaniu na świetle, to przy tym samym natężeniu fotosyntezy netto należało oczekiwać podobnego natężenia wydalanego CO_2 na świetle niezależnie od jego jakości. Zagadnienie reabsorpcji CO_2 podczas fotosyntezy będzie rozpatrywane również w dalszej części artykułu. Omówione tutaj prace licznych autorów wykazują, że światło wpływa na oddychanie roślin. Natężenie procesu zależy zarówno od intensywności światła jak i od jego jakości.

Fotooddychanie jako proces odrębny w stosunku do oddychania ciemniowego

a) Wpływ koncentracji tlenu na fotosyntezę, fotooddychanie i oddychanie ciemniowe. Warburg (1920) w doświadczeniach z *Chlorella* zauważył po raz pierwszy, że tlen hamuje fotosyntezę i jednocześnie nie wpływa na oddychanie w ciemności w granicach koncentracji O_2 od 2 do 100%. W następstwie hamujący wpływ tlenu na fotosyntezę, znany jako „Efekt Warburga“ był wielokrotnie potwierdzony zarówno w doświadczeniach z roślinami wyższymi i niższymi, jak i izolowanymi chloroplastami (Gaffron 1940, McAlister i Meyers 1940, Tamiya i Huzisige 1949, Briggs i Whittingham 1952, Turner i Brittain 1962, Arnon, Allen i Whatley 1954, Bjorkman 1966). „Efekt Warburga“ i hipotezy tłumaczące zjawisko omówione są obszernie w szeregu artykułach przeglądowych (Rabinowitch 1945, 1956, Kessler 1960, Turner i Brittain 1962). Według dotychczasowych danych doświadczalnych hamujący wpływ tlenu na fotosyntezę jest całkowicie lub częściowo odwracalny (Tamiya i Huzisige 1949, Forrester, Krotkov i Nelson 1966, Poskuta, Nelson i Krotkov 1967), mało zależy od temperatury (Tamiya i Huzisige) oraz jest wyższy w niskich koncentracjach CO_2 (Tamiya i Huzisige 1949, McAlister i Myers 1940, Forrester, Krotkov i Nelson 1966a). Nie ma zgodności co do tego, w jakim stopniu „Efekt Warburga“ jest zależny od natężenia światła (Turner i Brittain 1962), lecz ostatnie dane (Bjorkman 1966, Poskuta 1968c) wykazują, że hamujące działanie tlenu na fotosyntezę netto i rzeczywistą mało zależy od natężenia tego czynnika. Dane Warburga o niewrażliwości oddychania ciemniowego w stosunku do koncentracji tlenu były potwierdzone w wielu badaniach z fotosyntetyzującymi

organizmami (Rabinowitch 1945, Turner i Brittain 1962, Tregunna, Krotkov i Nelson 1964, Fock, Schaub, Ziegler i Egle 1964, Fock i Egle 1966, Bourne i Ranson 1965, Tregunna 1966, Tregunna i Downton 1967, Poskuta, Nelson i Krotkov 1965, 1966, 1967, Poskuta 1968b, c, d). Ostatnio Bjorkman (1966) w doświadczeniach z szeregiem roślin niższych i wyższych wykazał, że nawet w bardzo niskiej koncentracji tlenu 0,05% natężenie oddychania ciemniowego było takie samo jak natężenie oddychania w atmosferze powietrza zawierającej 21% O₂.

Jest rzeczą interesującą, że oddychanie nie zielonych, głównie zapasowych tkanek roślin wydaje się być silnie zależne od koncentracji tlenu w atmosferze, chociaż dane te są nieliczne (James 1953). Wykazano natomiast, że oddychanie etiolowanych liści, lub mutantów pozbawionych chlorofilu zarówno na świetle, jak i w ciemności nie zależy od koncentracji tlenu (Hew Choy Sin 1967, Hew Choy Sin i Krotkov 1968, Hew Choy Sin, Ludwig, Poskuta i Krotkov 1968). W przeciwieństwie do oddychania ciemniowego, oddychanie na świetle lub fotooddychanie u fotosyntetyzujących tkanek jest bardzo silnie wzmacniane przez podwyższenie koncentracji tlenu od 1 do 100% (Fock, Schaub, Ziegler i Egle 1964, Fock i Egle 1965, 1966, Godsworthy 1966, Tregunna, Krotkov i Nelson 1966, Tregunna 1966, Poskuta, Nelson i Krotkov 1965, 1966, 1967, Poskuta 1968b, c). Skoro tlen stymuluje fotooddychanie i nie ma wpływu na oddychanie ciemniowe, wyniki te są interpretowane jako dowód na to, że fotooddychanie fotosyntetyzujących tkanek na świetle reprezentuje odrębny proces w stosunku do oddychania w ciemności. Biorąc pod uwagę te nowe dane, zaproponowano (Poskuta 1968c), że dotąd stosowane równanie dla wyznaczania fotosyntezy rzeczywistej:

(I) Fotosynteza rzeczywista = Fotosynteza netto + Oddychanie ciemniowe winno być zamienione równaniem:

(II) Fotosynteza rzeczywista = Fotosynteza netto + Fotooddychanie. To drugie równanie bowiem odpowiada rzeczywistej wydajności fotosyntetycznej u roślin.

b) Wpływ inhibitorów metabolicznych na fotosyntezę, fotooddychanie i oddychanie ciemniowe u roślin. Poskuta, Nelson i Krotkov (1967), stosując szereg inhibitorów metabolicznych w tym 3-(3,4 dwuchlorofenylo) 1,1 dwumetylomocznik, który jest wyjątkowo specyficznym inhibitorem fotosyntezy i jednocześnie nie wpływa na oddychanie ciemniowe i na fermentację (Gaffron 1960), wykazali, że oddychanie ciemniowe było mało wrażliwe na stosowane w doświadczeniach koncentracje inhibitorów, hamowały natomiast bardzo silnie fotooddychanie. Jednocześnie stosowane inhibitory hamowały prawie całkowicie lub kompletnie fotosyntezę. Stosując jednocześnie wymieniony inhibitor fotosyntezy i różne koncentracje tlenu 1 lub 100% obserwowano hamujący wpływ inhibitora zarówno na fotosyntezę, jak i na fotooddychanie. Oddychanie ciemniowe wszakże, pozostawało niewrażliwe w stosunku do obu czynników stosowanych jednocześnie

(Poskuta 1968b). Wyniki te wykazują, że fotosynteza i fotooddychanie są procesami odrębnymi, oraz że fotooddychanie jest ściśle uzależnione od fotosyntezy. Dane te wykazują ponadto, że inhibicja wydalania CO_2 na świetle nie może być spowodowana fotosyntetyczną reabsorbcją CO_2 z oddychania, skoro fotosynteza była zahamowana. Hoch, Owens i Kok (1963), mierząc oddychanie u glonów *Anacystis nidulans* i *Scenedesmus* sp. zauważyli również, że oddychanie na świetle (mierzone pobieraniem O_2) było hamowane w obecności 3-(3,4-dwuchlorofenyłu) 1,1-dwumetylomocznika. Natomiast natężenie oddychania ciemniowego było takie samo jak przed dodaniem inhibitora. Moss (1966) stosując specyficzny inhibitor oksydazy kwasu glikolowego α -hydroksy-pirydynometano kwas sulfanilowy, wykazał, że fotooddychanie u liści tytoniu było silnie zahamowane, natomiast oddychanie ciemniowe było całkowicie niewrażliwe w stosunku do tego inhibitora. Przytoczone przykłady działania inhibitorów na oddychanie roślin na świetle i w ciemności, pozwalają na stwierdzenie, że procesy te są różne.

Substraty oddechowe w fotooddychaniu

Przegląd wcześniejszych prac o substratach oddechowych utylizowanych w procesie oddychania roślin zielonych podał Krotkov (1960). Zelitch (1964, 1966) uważa, że głównym substratem zużywanym w fotooddychaniu jest kwas glikolowy. Utlenianie tego kwasu zachodziło by zgodnie z reakcją: $\text{CH}_2\text{OHCOOH} + \text{O}_2 \rightarrow \text{CHOCOOH} + \text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow \text{HCOOH} + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$

Zelitch (1966), stosując wymieniony wyżej α -hydroksy-pirydynometano kwas sulfanilowy obserwował silną inhibicję fotooddychania u liści tytoniu. Należy zaznaczyć, że już w r. 1957 Delewan i Benson w doświadczeniach z izolowanymi chloroplastami zauważyli, że kwas glikolowy jest utleniany przez chloroplasty do CO_2 . Zauważono, że synteza kwasu glikolowego jest wzmagana w wysokich koncentracjach tlenu i w silnym świetle oraz w niskich koncentracjach dwutlenku węgla (Warburg i Krippahl 1960, Bassham i Kirk 1962, Miller, Meyer i Tanner 1963, Whittingham, Hiller i Birmingham 1963). Ostatnio, Coombs i Whittingham (1966) w doświadczeniach z *Chlorella* i z zastosowaniem $^{14}\text{CO}_2$ zauważyli, że w wysokich koncentracjach tlenu radioaktywność w ufosforylowanych cukrach zmniejszała się i jednocześnie zwiększało się włączanie ^{14}C do kwasu glikolowego. Te fakty w zestawieniu z silnym stymulującym działaniem tlenu na fotooddychanie, silnie przemawiają za hipotezą Zelitcha, że kwas glikolowy jest ważnym substratem w fotooddychaniu. Dodatkowego argumentu, jak się wydaje, potwierdzającego hipotezę Zelitcha, dostarczają dane doświadczalne przedstawione przez Tregunnnę (1966). Jak wiadomo FMN jest kofaktorem w procesie utleniania kwasu glikolowego (Zelitch i Ochoa 1953). U kukurydzy, u której fotooddychanie nie występuje (Forrester, Krotkov i Nelson 1966b, Tregunna 1966, Poskuta 1968d), wymieniony wyżej autor nie stwierdził FMN. Egzogenne wprowadzenie do liści kukurydzy tego kofaktora spowodowało pojawienie się procesu wyda-

lania CO_2 na świetle u liści kukurydzy. Jest rzeczą bardzo interesującą, że kukurydza jak również szereg tropikalnych traw (Tregunna i Downton 1967), które nie mają fotooddychania, jak wykazali Hatch i Slack (1966) oraz Hatch, i Johnson (1967) mają również odrębny od cyklu *Calvina* proces karboksylacji. Według wymienionych autorów pierwszymi znakowanymi produktami karboksylacji są związki czterowęglowe a głównie kwas jabłkowy.

Z naszych ostatnich danych (Hew Choy Sin, Ludwig, Poskuta i Krotkov 1968) wynika, że co najmniej 2 substraty są zużywane w fotooddychaniu. W doświadczeniach z liśćmi słonecznika uprzednio asymilujących $^{14}\text{CO}_2$ i następnie przeniesionych do atmosfery powietrza pozbawionej CO_2 , zauważono, że aktywność właściwa wydalanego na świetle $^{14}\text{CO}_2$ w ciągu pierwszych kilku minut zmniejszała się bardzo szybko, w czasie następnych kilkunastu minut pozostawała na tym samym poziomie po czym znowu szybko zmniejszała się. Wynik ten sugeruje, że co najmniej 2 substraty były zużywane w fotooddychaniu. W pierwszym okresie mógł to być wczesny produkt fotosyntezy (kwas glikolowy?) następnie mogły to być związki lub związek pochodzące z późniejszych produktów fotosyntezy. Podobne wyniki uzyskali Bidwell i Lewin (1968). Przyszłe badania winny dostarczyć danych co do przyrody tych związków.

Uwagi końcowe

Ścisły związek pomiędzy fotooddychaniem i fotosyntezą sugerują, że proces fotooddychania prawdopodobnie zlokalizowany jest w chloroplastach. Przypuszczenie, że chloroplasty oddychają wyraził Zelitch (1964). Cytowane wyżej dane Delevana i Bensona (1957) jak również ostatnie wyniki Lundegardha (1968) oraz Hebera i Frencha (1968) zdają się przeczyć ogólnie akceptowanej hipotezie Arnona (patrz Artykuł przeglądowy Arnona 1966), że chloroplasty nie oddychają.

Gdyby fotooddychanie odbywało się w obrębie chloroplastu, zagadnienie produkcji energii (ATP) w fotosyntezie musiałoby ulec rewizji tzn. należałoby uwzględnić również energię wytwarzaną w procesie fotooddychania. Zgodnie z schematem reakcji fotochemicznych w fotosyntezie zaproponowanym przez Seligera i McElroya (1965) przebieg elektronów z fotoukładów II i I przez szereg przenośników, może być zakończony utlenieniem cytochromu b_6 przez tlen w podobny sposób jak to się odbywa w przebiegu oksydatywnej fosforylacji w mitochondriach.

Stymulujący wpływ wysokich koncentracji tlenu na fotooddychanie z jednej strony, jak również hamujące działanie 3-(3,4 dwuchlorofenylo) 1, dwumetylomocznika, który jest specyficznym inhibitorem fotoukładu II z drugiej, przemawiają za możliwością lokalizacji fotooddychania w chloroplastach jak również udziału fotoukładu II w tym procesie. Zagadnieniem ściśle łączącym się z fotooddychaniem jest mechanizm, przy pomocy którego hamowane jest oddychanie ciemniowe

podczas fotosyntezy. O hipotezie Calvina wspomniano już wyżej. Kok (1965) uważa, że podczas fotosyntezy oddychanie mitochondrialne jest inhibowane na skutek współzawodnictwa o ADP pomiędzy fotosyntezą a oddychaniem ciemnowym. Istotnie z doświadczeń Urbacha i Simonisa (1965) wynika, że u *Ankistrodesmus* oksydacyjna fosforylacja była hamowana na świetle.

Podobny pogląd wyrażają Fork i Goedheer (1964), sugerując współzawodnictwo pomiędzy fotosyntezą i oddychaniem mitochondrialnym o proton lub elektron. Jeżeli weźmiemy pod uwagę fakt, że produkcja ATP z przebiegu fotofosforylacji przewyższa kilka lub kilkanaście razy produkcję tego związku z przebiegu oksydacyjnej fosforylacji, to staje się jasne, że proponowany mechanizm inhibicji oddychania mitochondrialnego jest w pełni możliwy. Kontynuując tę myśl należy zwrócić uwagę na następującą możliwość. Zapotrzebowanie na ADP dla procesu fotooddychania stwarzałoby z jednej strony współzawodnictwo o ten związek w obrębie chloroplastu pomiędzy fotofosforylacjami i fotooddychaniem, jak również z drugiej strony współzawodnictwo energiodajnego kompleksu zlokalizowanego w chloroplastach (fotofosforylacja per se plus produkcja energii w fotooddychaniu) z oddychaniem mitochondrialnym powodując zahamowanie tego ostatniego.

Tak więc problem fotooddychania jak sądzę, staje się interesującym polem do badań. Wyrazem zainteresowania tym problemem były obrad Międzynarodowego Kongresu Badań Fotosyntetycznych, (Freudenstadt NRF 1968), jak również Międzynarodowego Kongresu Botanicznego, 1969 na którym fotooddychaniu u roślin poświęcono specjalne sesje.

Katedra Fizjologii Roślin Uniwersytetu Warszawskiego

LITERATURA

- Arnon D. J., Allen M. B. and Whatley F. R., 1954. *Photosynthesis by isolated chloroplasts*. Nature 174, 394—96.
- Arnon D. I., 1966. *The energy conversion process in isolated chloroplasts*. Experientia. 22. 275—344.
- Bassham J. G., and Kirk M., 1962. *The effect of O₂ on the reduction of CO₂ to glycolic acid and other products during photosynthesis by Chlorella*. Arch. Biophys. Res. Comm. 9. 377—80.
- Bidwell R. G. S. and Lewin W. B., 1968. *Light and dark respiration of recent products of photosynthesis*. International Congress of Photosynthesis Research. Freudenstadt. Preliminary Program and Preprints. 203—204.
- Bjorkman O., 1966. *The effect of oxygen concentration on photosynthesis in higher plants*. Physiol. Plantarum. 19. 618—33.
- Bourne D. T. and Ranson S. L., 1965. *Respiratory metabolism in detached Rhododendron leaves*. Plant Physiol. 40. 1178—90.
- Briggs G. E. and Whittingham C. O., 1952. *Factors affecting the rate of photosynthesis of Chlorella at low concentrations of carbon dioxide and in high illumination*. New Phytol. 51, 236—49.
- Brown A. H., 1953. *The effect of light on respiration using isotopically enriched oxygen*. Am. J. Bot. 40. 719—29.
- Brown A. H., and Webster G. C., 1953. *The influence of light on the rate of respiration of the blue-green algae. Anabaena*. Am. J. Bot. 40. 753—58.

- Brown A. H. and Weis D., 1959. *Relation between respiration and photosynthesis in the green algae Ankistrodesmus braunii*. Plant Physiol. 34. 224—34.
- Bunt J., 1965. *Measurements of photosynthesis and respiration in a marine diatom with the mass spectrometer and with carbon-14*. Nature. 207. 1373—75.
- Calvin M. and Massini P., 1952. *The path of carbon in photosynthesis. XX. The steady state*. Experientia. VIII/2. 445—57.
- Coombs J. and Whittingham C. P., 1965. *The mechanism of inhibition of photosynthesis by high partial pressure of oxygen in Chlorella*. Proc. Roy. Soc. B. 164. 511—20.
- Decker J. P., 1955. *A rapid post illumination acceleration of respiration in green leaves*. Plant Physiol. 30. 82—84.
- Decker J. P., 1959. *Further evidence of increase CO₂ production accompanying photosynthesis*. J. Solar Eng. 1. 30—33.
- Delevan L. A. and Benson A. A., 1957. *Light stimulation of glycolic acid oxidation in chloroplasts*. Brookhaven Symp. Biol. 11. 259—61.
- Fock H., Schaub H., Ziegler R. and Egle K., 1964. *Zum Problem der „Lichtatmung“ bei grünen Pflanzen. Die Wirkung des Sauerstoffes auf den CO₂-Gaswechsel während der Licht und Dunkelphase*. Beitr. Biol. Pflanzen. 40. 239—99.
- Fock H. and Egle K., 1966. *Die Wirkung von Sauerstoff und Kohlendioxyd auf Photosynthese und Atmung*. Beitr. Biol. Pflanzen. 42. 213—39.
- Fork D. C. and Goedheer J. C., 1964. *Studies on light induced inhibition of respiration in purple bacteria. Action spectrum for Rhodospirillum rubrum and Rhodopseudomonas spheroides*. Bioch. Biophys. Acta. 79. 249—56.
- Forrester M. L., Krotkov G. and Nelson C. D., 1966a. *Effects of O₂ on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean*. Plant Physiol. 41. 422—7.
- Forrester M. L., G. Krotkov and Nelson C. D., 1966b. *Effects of O₂ on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. II. Corn and other monocotyledons*. Plant Physiol. 41. 428—31.
- Gaffron H., 1940. *Studies on the induction period of photosynthesis and light respiration in green algae*. Am. J. Bot. 27. 204—26.
- Gaffron H., 1960. In: *Plant Physiology A Treatise*. Vol. Ib. 218—25. Ed. F. C. Steward, Acad. Press, New York and London.
- Goldsworthy A., 1966. *Experiments on the origin of ¹⁴CO₂ released by tobacco segments in the light*. Phytochemistry. 5. 1013—19.
- Hatch M. D. and Slack C. R., 1966. *Photosynthesis by sugarcane leaves*. Biochem. J. 101. 103—11.
- Hatch M. D., Slack C. R. and Johnson H. S., 1967. *Further studies on a new pathway of photosynthesis carbon dioxide fixation in sugarcane and its occurrence in other plant species*. Biochem. J. 102. 417—22.
- Hoch G., Owens O. H. and Kok B., 1963. *Photosynthesis and respiration*. Arch. Bioch. Biophys. 101. 171—80.
- Heber U. and French C. S., 1968. *Effects of oxygen on the electron transport chain*. Planta. 79. 99—112.
- Hew Choy Sin and Krotkov G., 1967. *Effect of temperature on apparent photosynthesis, CO₂ evolution in light and in darkness by attached leaves of sunflower, soybean and egg plants*. Plant Physiol. suppl. 42. 47.
- Hew Choy Sin, Ludwig J., Poskuta G. and Krotkov G., 1968. *Effect of light on the nature of respiratory substrates in green leaves of higher plants*. International Congress of Photosynthesis Research. Freudenstadt. Preliminary Program and Preprints. 202—3.
- Hew Choy Sin and Krotkov G., 1968. *Effect of oxygen on the rates of CO₂-evolution in light and in darkness in photosynthesizing and non-photosynthesizing leaves*. Plant Physiol. 43. 464—6.
- Hew Choy Sin, 1967. *PH.D. Thesis*. Queen's University, Kingston Ont.
- James O. W., 1953. *Plant Respiration*. Clarendon Press, Oxford, England.

- Johnston J. A., and Brown A. H., 1954. *The effect of light on the oxygen metabolism of the photosynthetic bacterium Rhodospirillum rubrum*. Plant Physiol. 29. 177—92.
- Kok B., 1965. In: *Plant Biochemistry*. Eds. J. Bonner and J. A. Varner. Acad. Press. New York London.
- Kessler E., 1960. *Der Einfluss von Sauerstoff auf die Photosynthese* Handbuch der Pflanzenphysiologie. 5. 933—50. Berlin-Göttingen, Heidelberg Verlag.
- Krotkov G., 1960. *The organic materials of respiration*. Handbuch der Pflanzenphysiologie. 47—65. Berlin-Göttingen-Heidelberg Verlag.
- Lister G. R., Krotkov G. and Nelson C. D., 1961. *A closed circuit apparatus with an infra red CO₂ analyzer and a Geiger tube for continuous measurement of CO₂ exchange in photosynthesis and respiration*. Can. J. Bot. 39. 581—91.
- Lundegårdh H., 1968. *The system I, II and III in the photosynthesis cycle of electron transfer*. Physiol. Plantarum. 148—67.
- McAlister E. D. and Myers J., 1940. *The time course of photosynthesis and fluorescence observed simultaneously*. Smiths. Misc. Coll. Vol. 99. 6—26.
- Miller R. M., Meyer C. M. and Tanner A. H., 1963. Plant Physiol. 38. 184—8.
- Moss D. N., 1966. *Glycolate as substrate for photorespiration*. Plant Physiol. suppl. 37.
- Nielsen E. S., 1955. *The interaction of photosynthesis and respiration and its importance for determination of ¹⁴C discrimination in photosynthesis*. Physiol. Plantarum. 8. 945—53.
- Nishida K., 1962. *Studies on reassimilation of respiratory CO₂ in illuminated leaves*. Plant Cell. Physiol. 3. 111—24.
- Ozburn J. L., Volk R. J. and Jackson W. W., 1964. *Effect of light and darkness on gaseous exchange of bean leaves*. Plant Physiol. 39. 523—27.
- Poskuta G., Nelson C. D. and Krotkov G., 1965. *Suppression of dark respiration in higher plants*. Plant Physiol. suppl. 54.
- Poskuta G., Nelson C. D. and Krotkov G., 1966. *Effects of metabolic inhibitors and of partial pressure of oxygen in air on the rates of dark respiration and photorespiration of detached wheat and soybean leaves*. Proc. Ann. Meets. Plant Physiol. University of Maryland. College Park. 37—38.
- Poskuta J., 1968a. *Photosynthesis and respiration I. Effect of light quality on photorespiration in attached shoots of spruce*. Experientia. 24. 796—7.
- Poskuta J., 1968b. *Photosynthesis and respiration II. Effect of 3-(3, 4-dichlorophenyl) 1, 1 dimethylurea and of partial pressure of oxygen on the rates of carbon dioxide exchange in light and in darkness of detached wheat leaves*. Experientia. 24. 344—55.
- Poskuta J., 1968c. *Photosynthesis, photorespiration and respiration of detached spruce twigs as influenced by oxygen concentration and light intensity*. Physiol. Plantarum. 21. 1129—36.
- Poskuta J., 1969. *Photosynthesis, respiration and post-illumination fixation of CO₂ by corn leaves as influenced by light and oxygen concentration*. Physiol. Plantarum 22. 76—85.
- Poskuta G., Nelson C. D. and Krotkov G., 1967. *Effects of metabolic inhibitors on the rates of CO₂ evolution in light and in darkness by detached spruce twigs, wheat and soybean leaves*. Plant Physiol. 42. 1187—90.
- Rabinowitch E. I., 1945. *Photosynthesis nad related processes*. Interscience publs. Inc. 1925—39.
- Rabinowitch E. I., 1956. *Photosynthesis*. vol. II. part. II. Interscience publs. Inc. 1925—39.
- Seliger H. H. and McElroy W. D., 1965. *Light. Physical and Biological Action*. Acad. Press. New York and London. 206—248.
- Tamiya H. and Huzisige H., 1949. *Effect of oxygen on the dark reaction of photosynthesis*. Stud. Tokugawa Inst. 6. 83—104.
- Tregunna E. B., Krotkov G. and Nelson C. D., 1964. *Further evidence on the effect of light on respiration during photosynthesis*. Can. J. Bot. 42. 989—97.
- Tregunna E. B., Krotkov G. and Nelson C. D., 1966. *Effect of oxygen on the rate of photorespiration in detached tobacco leaves*. Physiol. Plantarum. 19. 723—33.

- Tregunna E. B., 1966. *Flavin mononucleotide control of glycolic acid oxidase and photorespiration in corn leaves*. Science. 151. 1239—41.
- Tregunna E. B. and Downton W. J. S., 1967. *Carbon dioxide compensation in members of the Amaranthaceae and some related families*. Can. J. Bot. 45. 2385—87.
- Turner J. S. and Brittain E. G., 1962. *Oxygen as factor in photosynthesis*. Biol. Rev. 37. 130—70.
- Urbach W. and Simonis W., 1964. *Inhibitor studies on the photosphorylation in vivo by unicellular algae (Ankistrodesmus) with antimycin A, HOQNO, salicylaldoxime and DCMU*. Biochem. Biophys. Res. Comm. 17. 39—45.
- Warburg O., 1920. *Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlendäuresetzung in lebenden Zellen*. II. Biochem. Z. 103. 188—217.
- Warburg O. and Krippahl G., 1960. *Glykolsäurebildung in Chlorella*. Z. Naturf. 15b. 197—9.
- Weigl J. W., Warrington P. M. and Calvin M., 1951. *The relation of photosynthesis to respiration*. J. Am. Chem. Soc. 73. 5058—63.
- Weis D. and Brown A. H., 1959. *Kinetic relationship between photosynthesis and respiration in the algae flagellates Ochromonas malhamensis*. Plant Physiol. 34. 235—9.
- Whittingham C. P., Hiller R. G. and Birmingham M., 1963. *Photosynthetic mechanisms of green plants*. p. 675. Natn. Acad. Sci. Washington.
- Zelitch I. and Ochoa S., 1953. *Oxidation and reduction of glycolic and glyoxalic acids in plants*. J. Biol. Chem. 201, 707—18.
- Zelitch I., 1964. *Organic acid and respiration in photosynthetic tissues*. Ann. Rev. Plant. Physiol. 15. 121—42.
- Zelitch I., 1959. *The relation of glycolic acid to respiration and photosynthesis in tobacco leaves*. J. Biol. Chem. 234. 3077—81.
- Zelitch I., 1966. *Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase*. Plant Physiol. 41. 1623—31.
- Żelawski W., 1967. *A contribution to the question of the CO₂-evolution during photosynthesis in dependence on light intensity*. Bull. Acad. Pol. Sci. ser. biol. 15. 565—70.

ADDENDUM

Przesyłając do redakcji „Wiadomości Botanicznych“ niniejszy artykuł za ledwie przed 14 miesiącami w rozdziale „Uwagi końcowe“ pisałem, że pośrednie dane doświadczalne przemawiają za możliwością lokalizacji fotooddychania w chloroplastach. Obecnie przypuszczenie to zyskało eksperymentalne potwierdzenie. Z pracy Bidwella, Levina i Shepharda (1969) wynika, że tlen ma jednakowy stymulujący wpływ na produkcję CO₂ na świetle zarówno przez izolowane chloroplasty, jak i całe komórki *Acetabularia mediterranea* oraz na liście fasoli. Praca ta ma także zasadnicze znaczenie dla badanego problemu z innego punktu widzenia. Wymienieni autorzy mieli bowiem do czynienia z izolowanymi chloroplastami pozbawionymi tzw. peroksyzomów, które są uważane przez Tolberta i współpracowników (1969) jako centra, w których zlokalizowane jest fotooddychanie. W ostatnich 14 miesiącach ukazało się kilka publikacji poświęconych działaniu temperatury i stresu wodnego na fotooddychanie i oddychaniu u roślin (Hofstra i Hesketh 1969, Choy-Sin Hew, Krotkov i Calvin 1969, Poskuta i Ostrowski 1969). Badania te wykazały, że zarówno temperatura, jak i stress wodny nie-

jednakowo wpływają na fotooddychanie i oddychanie ciemniowe. Dane te dostarczają nowych dodatkowych argumentów przemawiających za odrębnością mechanizmów obu procesów. Aktualny wciąż problem substratów dla fotooddychania jest przedmiotem szeregu badań, których wstępne rezultaty pojawiały się ostatnio w literaturze. Zainteresowanie budzi doniesienie Maleszewskiego i Nelsona (1968) oraz Focka, Egle, Schauba i Hilgenberga (1969). Wymienieni autorzy badali wpływ różnych koncentracji tlenu na inkorporację $^{14}\text{CO}_2$ do wczesnych produktów fotosyntezy u roślin, u których występuje fotooddychanie. Badacze ci wykazali, że w wysokich stężeniach tlenu zwiększa się radioaktywność w aminokwasach i zmniejsza w cukrach. Dane te sugerują, że tlen zmienia drogę węgla w fotosyntezie poprzez intensyfikację procesów wiodących do cyklu kwasu glikolowego.

Zagadnienie to jak się wydaje rozstrzygnęli ostatnio Ellyard i Gibbs (1969). W doświadczeniach z izolowanymi chloroplastami szpinaku autorzy wykazali, że tlen hamuje fotosyntezę na drodze przepływu węgla w cyklu Calvina, skierowując szlak metaboliczny węgla z tego cyklu na reakcje wiodące do wzmożonej syntezy kwasu glikolowego. Pytanie wszakże „jaki jest mechanizm działania tlenu na wzmożenie syntezy kwasu glikolowego — pozostaje nadal bez odpowiedzi.

Porównawcze badania nad działaniem tlenu na wczesne produkty fotosyntezy znakowane ^{14}C u roślin, u których występuje fotooddychanie, i u roślin, u których nie obserwuje się tego procesu (dane nie opublikowane) sugerują, że u tych 2 typów fizjologicznych roślin badany czynnik ma odrębny wpływ na te produkty. Wstępne dane pozwalają sądzić, że działanie tlenu na aparat fotosyntetyczny u kukurydzy zlokalizowane jest w łańcuchu przemian akceptora CO_2 w cyklu Hatacha i Slacka. Tlen prawdopodobnie hamuje reakcję transkarboksylacji 1 węgla z 4-węglowego kwasu karboksylowego tj. pierwszego produktu fotosyntezy w tym cyklu na 1,5-rybulozo-dwufosforan. Natomiast w doświadczeniach z roślinami, u których występuje fotooddychanie potwierdziliśmy wyniki Focka i współpracowników oraz Ellyarda i Gibbsa. Przytoczone prace opublikowane w ostatnich miesiącach dobitnie wykazują, że postęp w badaniach fizjologicznych, a w omawianym problemie w szczególności jest tak ogromny, że nawet bardzo szybki proces publikacji prac nie pozwoliłby na uwzględnienie fali nowych faktów doświadczalnych o zasadniczym nieraz znaczeniu dla problemu, a co dopiero okres 14 miesięcy jak w przypadku tego artykułu.

LITERATURA

- Bidwell R. G. S., Levin W. B., and Shephard D. C. 1969. *Photosynthesis, photorespiration and respiration of chloroplasts from Acetabularia mediterranea*. Plant Physiol. 44. 946—54.
- Choy-Sin-Hew, Krotkov G. and Calvin D. T. 1969. *Effects of temperature on photosynthesis and CO_2 evolution in light and darkness by green leaves*. Plant Physiol. 44. 671—77.
- Ellyard P. W. and M. Gibbs. 1969. *Inhibition of photosynthesis in isolated spinach chloroplasts*. Plant Physiol. 1115—21.

- Fock H., Egle K., Schaub H. und Hilgenberg W. 1969. *Der Einfluss des Sauerstoff-Partialdrucks auf die Radioaktivität der nach $^{44}\text{Cl}_2$ -Zufütterung entstehenden Photosynthese-Produkte*. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie. 61. 261—3.
- Hofstra G. and Hesketh J. D. 1969. *Effects of temperature on the gas exchange of leaves in the light and dark*. Planta. 85. 228—37.
- Kisaki T. and Tolbert N. E. 1969. *Glycolate and glyoxalate metabolism by isolated peroxisomes or chloroplasts*. 44. 242—50.
- Maleszewski S. and Nelson C. D. 1968. *The effect of oxygen concentration on the rate of formation of the ^{14}C -products of photosynthesis in balsam fir*. Plant Physiol. suppl. 43. 20.
- Poskuta J. and Ostrowski S. 1969. *The carbon dioxide exchange rates of detached nine twigs in relation to water stress*. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie. 61. 81—4.
- Tolbert N. E., Oeser A., Kisaki T., Hageman H. R. and Yamazaki R. K. *Peroxisomes from spinach leaves containing enzymes related to glycolate metabolism*. J. Biol. Chem. 243. 5179—84.