

ZBIGNIEW LECHOWSKI

FOTOSYNTeza TYPU POŚREDNIEGO C₃-C₄. ASPEKTY BIOCHEMICZNE I FIZJOLOGICZNE

W poprzednim numerze ukazało się opracowanie dotyczące ewolucji procesu fotosyntezy C₄ oraz charakterystyka anatomiczna i cytologiczna liścia gatunków pośrednich fotosyntetycznie C₃-C₄. Niniejszy artykuł obejmuje aspekty biochemiczne i fizjologiczne gatunków wykazujących ten typ fotosyntezy.

Stosunek ¹³C/¹²C

Stałe izotopy węgla ¹³C i ¹²C znajdujące się w powietrzu zostają w niejednakowy sposób włączane do cyklu fotosyntezy. Rozdział tych izotopów następuje na etapie włączania CO₂ poprzez RuDPC i PEPC w pierwsze produkty fotosyntezy. Różnice w zdolności rozróżniania izotopów ¹³C i ¹²C są wystarczająco duże, co pozwala na wykazanie izotopowych różnic w składzie tkanek roślin C₃ i C₄ (108). Określając zawartość trwałych izotopów węgla w kolejnych metabolitach pośrednich fotosyntezy stwierdzono, że różnice w składzie izotopowym związków organicznych pomiędzy roślinami typu C₃ i C₄ występują już w pierwszych etapach fotosyntezy i nie ulegają zmianie w dalszych etapach tego procesu aż do ostatecznych jego produktów (130). Nasuwa to przypuszczenie, że rozdział izotopów węgla następuje na pierwszym etapie włączania CO₂, a nie w dalszych etapach, jak np. w przypadku roślin C₄ podczas przekazywania grup β-karboksylovych kwasów C₄ do cyklu Calvina-Bensona (131). Atomy węgla zawarte w glukozie i jabłczanach roślin C₄ są tylko o 2⁰/₀₀ do 3⁰/₀₀ bogatsze w ¹²C w odniesieniu do atmosferycznego CO₂, natomiast glukoza i metabolity pośrednie fotosyntezy roślin C₃ są od 15⁰/₀₀ do 18⁰/₀₀ wzbogacone w ¹²C. ¹²C zostaje zatem w większym stopniu zużytkowany w procesie fotosyntezy w porównaniu do ¹³C, który ulega częściowo wykluczeniu [117]. Zdolność rozróżniania stałych izotopów węgla przez PEPC jest znacznie mniejsza w porównaniu z RuDPC [130], w związku z tym tkanki roślin C₄ zawierają więcej ¹³C w porównaniu z roślinami C₃ [4, 120]. Ilościowo różnice pomiędzy C₃ i C₄ odzwierciedla stosunek mas ¹³C/¹²C tkanki do standardu określany jako δ ¹³C. Wartość δ ¹³C w składnikach

Wartość $\delta^{13}\text{C}$ dla wybranych gatunków roślin [19, 119, 121]

Gatunek rośliny	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$
C₃	
<i>Mollugo cerviana</i>	— 23,3 do — 27,8
<i>Alloteropsis semialata</i>	— 24,7 do — 26,8
<i>Aster subulatus</i>	— 25,8
<i>Cosmos parviflorus</i>	— 26,8
C₃ - C₄	
<i>Mollugo verticillata</i>	— 26,2 do — 27,4
<i>Panicum milioides</i>	— 25,1 do — 26,4
<i>Panicum hians</i>	— 26,0
C₄	
<i>Panicum capilare</i>	— 14,3
<i>Panicum maximum</i>	— 13,3
<i>Mollugo cerviana</i>	— 12,5 do — 13,2
<i>Alloteropsis semialata</i>	— 9,3 do — 13,7

organicznych roślin C₃ wynosi od -25‰ do -35‰ , natomiast u roślin C₄ stwierdza się wartości od -9‰ do -16‰ [3, 4, 108, 120, 126].

Wyniki badań nad dzikimi gatunkami należącymi do *Gramineae* [119], *Cyperaceae* [92] oraz wielu rodzin z klasy *Dicotyledones* [22] wykazują korelację pomiędzy budową anatomiczną liścia i wartością $\delta^{13}\text{C}$. Przykładowo wartości $\delta^{13}\text{C}$ podaje tabela I. Metoda określania $\delta^{13}\text{C}$ umożliwiła wykrycie w obrębie tych samych gatunków: *Alloteropsis semialata* i *Mollugo cerviana* osobników z fotosyntezą C₃ i C₄ [121]. Uzyskane wartości $\delta^{13}\text{C}$ dla gatunków pośrednich C₃-C₄ a mianowicie: *Mollugo verticillata*, *Panicum milioides* i *Panicum hians* są typowe dla roślin C₃ [119, 121, 123].

Charakterystyka biochemiczna

Pierwsze trwałe produkty fotosyntezy liści gatunków C₃ uzyskane po 10s ekspozycji w $^{14}\text{CO}_2$ składają się w około 80% z 3-PGA i fosforanów cukrów prostych, natomiast nie zawierają kwasów C₄ [28, 48, 60, 77]. Natomiast u roślin C₄ około 85% do 90% ^{14}C w tym samym okresie czasu zostaje wbudowane w kwasy C₄, a tylko 10%—15% znalazło się w 3-PGA i fosforanach cukrów prostych [12, 29, 74, 78]. Ta wysoka zawartość kwasów C₄ zostaje utrzymana u roślin C₄ nawet po przedłużeniu okresu naświetlania do 70s [77].

Pierwsze trwałe produkty fotosyntezy gatunku pośredniego *Panicum milioides* uzyskane po 10 s ekspozycji w $^{14}\text{CO}_2$ składają się w około 75% z 3-PGA i fosforanów cukrów prostych, 3—4% stanowią kwasy C₄, a pozostała część znajduje się

w formie sacharozy (około 10%), seryny + glicyny (4, 2%), alaniny (1, 2%) i innych [50, 73, 77, 83].

Przedłużenie czasu naświetlania do 80 s w atmosferze zawierającej $^{12}\text{CO}_2$ następującym po krótkiej ekspozycji świetlnej liścia w $^{14}\text{CO}_2$ powoduje spadek radioaktywności w 3-PGA i fosforanach cukrów prostych, natomiast wzrost w sacharozie i aminokwasach [50, 73]. Również niską zawartość kwasów C_4 (20,8%) w pierwszych produktach fotosyntezy stwierdzono w liściach *Mollugo verticillata* [76]. Niska zawartość kwasów C_4 w pierwszych trwałych produktach fotosyntezy pośrednich gatunków C_3 - C_4 świadczy, że główną drogą fotosyntezy jest cykl Calvin a-Ben-sona, natomiast włączania CO_2 szlakiem C_4 może odgrywać dodatkową podrzędną rolę przynajmniej w zwykłych warunkach [50, 73, 77].

Tabela II podaje aktywność RuDPC, PEPC i oksydazy glikolanowej pochodzących z ekstraktów liściowych gatunków: C_3 , C_4 i C_3 - C_4 . Aktywność RuDPC pośrednich gatunków *Panicum* jest zbliżona do poziomu aktywności roślin C_3 i znacznie wyższa od aktywności tego enzymu w liściach C_4 . Natomiast aktywność PEPC jest około trzy razy większa w porównaniu z roślinami C_3 , niemniej jednak znacznie niższa od aktywności występującej u roślin C_4 [50, 73, 75, 77, 83].

Ważną cechą roślin C_4 jest kompartmentacja drogi metabolicznej pomiędzy komórkami mezofilowymi i komórkami pochwy okołowiązkowej i związane z tym różnice w aktywności enzymatycznej obydwu typów komórek [26, 42, 69, 129]. Biochemiczne studia na izolowanych komórkach mezofilu i pochwy okołowiązkowej pochodzących z różnych roślin C_4 wykazują, że PEPC zawarta jest głównie w komórkach mezofilu, natomiast enzymy dekarboksylujące kwasy C_4 i enzymy cyklu Calvin są zlokalizowane w komórkach pochwy okołowiązkowej [52, 71, 72]. U pośrednich fotosyntetycznie gatunków *Panicum* dystrybucja PEPC i RuDPC jest mniej więcej równomierna w obydwu typach komórek (tab. II) [73, 83].

TABELA II

Aktywność RuDPC, PEPC i oksydazy glikolanowej w ekstraktach pochodzących z całych liści [83].

Gatunek rośliny	$\mu\text{M mg}^{-1} \text{ chlh}^{-1}$		
	RuDPC	PEPC	oksydaza glikolanowa
C_3			
<i>Panicum bisulcatum</i>	211	33	36
<i>Triticum aestivum</i>	255	19	57
C_3 - C_4			
<i>Panicum hians</i>	261	119	28
<i>Panicum milioides</i>	221	143	26
C_4			
<i>Panicum miliaceum</i>	159	1053	7

RuDPC może pełnić jednocześnie funkcję oksygenazy RuDP [63]. Stopień aktywności RuDPO decyduje o poziomie fosfoglikolanów powstających w wyniku utleniania RuDP, które zostają zużyte w procesie fotooddychania. Aktywność RuDPO w liściach pośrednich gatunków *Panicum* jest pośrednia pomiędzy aktywnością wykazywaną przez gatunki C_3 i C_4 [50, 77, 83], natomiast powinowactwo tego enzymu do tlenu jest zbliżone do gatunku C_3 [75]. Średnia aktywność oksydazy glikolanowej zawartej w liściach *Panicum milioides* i *P. hians* wynosi 26–28 $\mu\text{M mg}^{-1}\text{chl h}^{-1}$, co stanowi pośrednią wartość aktywności gatunków C_3 i C_4 (tab. III) [82, 83]. Wykazano również większą aktywność tego enzymu w komórkach pochwy okołowiązkowej.

TABELA III

Rozmieszczenie enzymów fotosyntetycznych i fotooddechowych, stosunek chlorofilu a/b pomiędzy komórkami mezofilu i komórkami pochwy okołowiązkowej u pośrednich C_3 - C_4 gatunków: *Panicum hians* i *Panicum milioides* [83]

Enzymy	<i>Panicum hians</i>			<i>Panicum milioides</i>		
	$\mu\text{M mg}^{-1}\text{chl h}^{-1}$			$\mu\text{M mg}^{-1}\text{chl h}^{-1}$		
	WL	MP	BSC	WL	MP	BSC
RuDPC	262	282	127	221	240	313
PEPC	119	118	124	143	121	106
Dehydrogenaza; NAD-jabłczanowa	2040	1196	2088	2082	1494	2076
NADP-jabłczanowa	36	41	37	22	22	24
Oksydaza glikolanowa	28	28	59	26	27	35
Reduktaza hydroksypirogronianowa	433	290	351	501	486	416
Oksydaza cytochromowa c	114	56	139	68	65	117
Chlorofil a/b	3,57	3,52	2,54	3,59	3,58	3,15

Oznaczenia: WL — cały liść, MP — komórki mezofilu, BSC — komórki pochwy okołowiązkowej

Inne enzymy związane z procesem fotooddychania takie, jak: fosfataza fosfoglikolanowa, fosfataza 3-PGA, reduktaza hydroksypirogronianowa i reduktaza glioksalanowa są wystarczająco aktywne do przebiegu wykrywalnego poziomu fotooddychania [19, 77]. U różnych roślin C_4 enzymy związane z procesem fotooddychania zlokalizowane są w około 90% w komórkach pochwy okołowiązkowej [82]. Większość danych dotyczących ultrastruktury komórek liścia pośrednich gatunków wykazała, że komórki pochwy okołowiązkowej zawierają większą liczbę mitochondriów, mikrociał i chloroplastów [73] podobnie jak u gatunków C_4 [47, 57, 63, 64]. Duża koncentracja organelli komórkowych w pochwie okołowiązkowej stała się podstawą przypuszczenia, że fotooddychanie u roślin C_4 zachodzi w komórkach pochwy okołowiązkowej, natomiast uwalniany CO_2 jest reasymilowany w komórkach mezofilu [13, 85, 123]. Pośrednie gatunki *Panicum* wykazują niską aktywność enzymów dekarboksylujących kwasy C_4 : dehydrogenazy NADP-jabłczanowej, dehydrogenazy NAD-jabłczanowej i PEP-karboksykinazy. W porównaniu z roślinami

mi C_3 aktywność dekarboksylaz jest większa, jak również występuje pewne zróżnicowanie aktywności tych enzymów pomiędzy komórkami pochwy okołowiązkowej i komórkami mezofilu. Nieznacznie większa ich aktywność występuje w komórkach pochwy okołowiązkowej. Stosunkowo niski poziom aktywności PEPC i enzymów dekarboksylujących kwasy C_4 , jak również brak istotnych różnic w dystrybucji enzymów pomiędzy obydwoma typami fotosyntetycznych komórek decyduje o fotosyntetycznym włączaniu CO_2 u gatunków pośrednich w drodze C_3 [19, 50, 73].

Oksydaza cytochromu c, enzym marker mitochondriów wykazuje wyższą aktywność w komórkach pochwy okołowiązkowej *Panicum milioides* w porównaniu z komórkami mezofilowymi [83]. Wynik ten koreluje z dużą koncentracją mitochondriów w komórkach pochwy okołowiązkowej, jak również jest charakterystyczny dla roślin C_4 [82]. Stosunek chlorofil a/b jest zbliżony w obydwu typach komórek wszystkich pośrednich *Panicum* [50], co jest cechą typową roślin C_3 . U gatunków traw C_4 stosunek chlorofil a/b przyjmuje większą wartość w komórkach pochwy okołowiązkowej [27, 81, 132].

Charakterystyka fotosyntetyczna

Kilka cech fizjologicznych takich jak: natężenie fotosyntezy rzeczywistej, stężenie kompensacyjne CO_2 , natężenie procesu fotooddychania oraz stopień zależności tych procesów od stężenia tlenu zostało do tej pory uwzględnione w charakterystyce gatunków pośrednich fotosyntetycznie dokonywanych w odniesieniu do roślin C_3 i C_4 . Rośliny C_4 , nazywane również roślinami o wysokiej wydajności fotosyntetycznej, przeprowadzają ten proces z natężeniem $40\text{--}80\text{ mg } CO_2\text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$, natomiast u roślin C_3 proces ten zachodzi z mniejszą wydajnością i mieści się w zakresie $15\text{--}35\text{ mg } CO_2\text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ [118]. Natężenie fotosyntezy rzeczywistej liści *Panicum milioides*, pochodzących z roślin rosnących w różnych obszarach klimatycznych Ameryki, wynosi średnio $29,3\text{ mg } CO_2\text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ [13, 20], co stanowi wartość typową dla roślin C_3 .

Rośliny C_3 i C_4 różnią się wrażliwością procesu fotosyntezy na wzrost stężenia tlenu. Wzrost stężenia tlenu w atmosferze od 2% do 21% powoduje spadek fotosyntezy rzeczywistej roślin C_3 o około 45%, natomiast rośliny C_4 reagują znacznie słabiej i w zależności od gatunku spadek fotosyntezy rzeczywistej w tych warunkach wynosi od 0—6% [39, 62, 68].

Fotosynteza *Panicum milioides* wykazuje zależność od stężenia tlenu, jednak obniżenie fotosyntezy rzeczywistej wynosi w podanych wyżej warunkach około 30% [19, 75], (tab. IV).

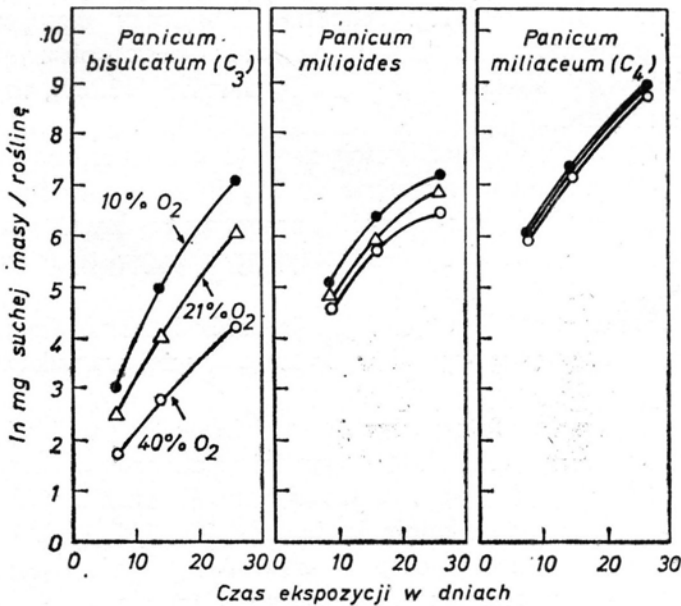
Poprzez wpływ na proces fotosyntezy tlen oddziaływa na produkcję suchej masy roślin. Rośliny hodowane przez okres 4 tygodni w atmosferze zawierającej 10%, 21%, i 40% tlenu dawały różny przyrost suchej masy. Produkcja suchej masy gatunków C_3 jest silnie uzależniona od stężenia tlenu [6, 104, 105, 109]. W porównaniu do wyników produkcji suchej masy w atmosferze zawierającej 10% tlenu, produkcja suchej masy w atmosferze zawierającej 21% tlenu spadła u roślin C_3 od 8%—20%, a dalszy wzrost stężenia tlenu do 40% powodował spadek suchej masy od 30% do 50%. Tlen wywiera bardzo nieznaczny wpływ na produkcję

suchej masy roślin C_4 . Rośliny pośrednie fotosyntetycznie C_3 - C_4 wykazują pośrednią wrażliwość produkcji suchej masy od stężenia tlenu. I tak spadek produkcji suchej masy w 21% tlenie wynosił od 2% do 8% i w 40% tlenie od 19% do 24% [107], (ryc. 1).

Tabela IV

Stężenie kompensacyjne CO_2 , natężenie fotosyntezy rzeczywistej (F_r) i fotooddychania dla wybranych gatunków traw (19)

Gatunek rośliny	Stężenie kompensacyjne CO_2 ppm	F_r mg CO_2 dm $^{-2}$ h $^{-1}$ w zależności od stężenia tlenu		Obniżenie F_r przy wzroście stężenia tlenu o 1% mg CO_2 dm $^{-2}$ h $^{-1}$	% wzrostu F_r przy spadku stężenia tlenu z 21% do 0%	Fotooddychanie mg CO_2 dm $^{-2}$ h $^{-1}$
		0% O_2	21% O_2			
C_4 <i>Panicum laevifolium</i>	0,4	56,6	52,4	0,13	6	0,02
C_3 - C_4 <i>Panicum milioides</i>	15,9	38,18	29,3	0,42	30	0,85
C_3 <i>Festuca</i>	54,0	42,1	29,3	0,61	44	2,96

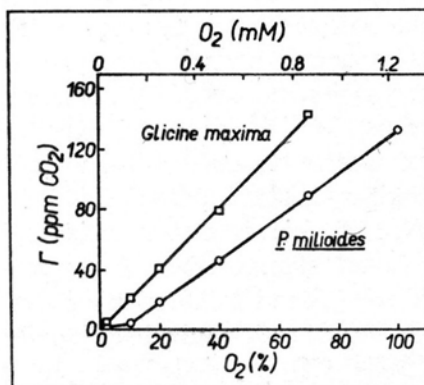


Ryc. 1. Wpływ stężenia tlenu na produkcję suchej masy; *Panicum bisulcatum* (C_3), *Panicum milioides* (C_3 - C_4) i *Panicum miliaceum* (C_4) [107]

Różne stężenie CO_2 w czasie hodowli roślin wywiera wpływ na przyrost suchej masy. Wzrost stężenia CO_2 od 300 ppm do 500 ppm powoduje wzrost suchej masy u gatunków *Panicum C_3* o około 26%, natomiast wzrost CO_2 do 1000 ppm powodował przyrost suchej masy o około 37%. Rośliny C_4 nie wykazywały większych różnic w przyroście suchej masy w różnych stężeniach CO_2 . Natomiast u *Panicum milioides* wzrost stężenia CO_2 do 500 ppm dawał przyrost suchej masy o około 15% i dalszy wzrost stężenia CO_2 do 1000 ppm pozostawał bez efektu [107].

Tlen wywiera wpływ na natężenie procesu fotosyntezy poprzez bezpośrednie hamowanie procesu fotosyntezy oraz poprzez wpływ na uwalnianie CO_2 w procesie fotooddychania, którego natężenie jest między innymi stymulowane przez tlen [46, 80, 106]. Mniejszy wpływ tlenu na proces fotosyntezy liści *Panicum milioides* jest związany z włączaniem pewnej ilości CO_2 przy współudziale PEPC [19, 50, 75, 77] oraz może być związany również ze zmianami we właściwościach RuDPC [90]. Ze względu na to, że aktywność PEPC nie jest uzależniona od stężenia tlenu [15], czynnik ten wywiera wpływ jedynie na aktywność RuDPC. RuDPC wykazuje powinowactwo zarówno do tlenu jak i do CO_2 [30]. Badania Kecka i Orgena [75] nad kinetycznymi właściwościami RuDPC otrzymanej z ekstraktów liściowych *Panicum milioides* wykazały, że powinowactwo jej do CO_2 jest większe, aniżeli u roślin C_3 , natomiast powinowactwo do tlenu było podobne.

Udział obydwu karboksylaz w fotosyntetycznym włączaniu CO_2 u tego gatunku, jak również występowanie odmiennych właściwości RuDPC zostało wykazane drogą określenia zależności stężenia kompensacyjnego CO_2 od stężenia tlenu. U roślin C_3 występuje liniowa zależność stężenia kompensacyjnego CO_2 od stężenia tlenu [90, 135], natomiast u roślin C_4 tlen nie wywiera wpływu na stężenie kompensacyjne CO_2 [75, 107]. U pośredniego gatunku *Panicum milioides* przy stężeniu tlenu poniżej 10% stężenie kompensacyjne CO_2 jest zbliżone do zera. Dalszy wzrost stężenia tlenu od 10% do 100% powoduje uzależnienie stężenia kompensacyjnego CO_2 od stężenia tlenu jednak w stopniu znacznie mniejszym aniżeli u roślin C_3 [75], (ryc. 2).



Ryc. 2. Zależność stężenia kompensacyjnego CO_2 od stężenia tlenu otrzymana dla liści *Panicum milioides* (C_3 - C_4) i *Glycine maxima* (C_3) [75]

Ilość włączanego CO_2 przy współdziale PEPC nie jest zbyt wielka. Analiza pierwszych trwałych produktów fotosyntezy liścia *Panicum milioides* powstałych w warunkach stężenia kompensacyjnego CO_2 wskazuje, że około 15% stanowią kwasy C_4 [76], podczas gdy w stężeniu 300 ppm CO_2 ich zawartość stanowi tylko 3%—4% [50, 73, 77, 83].

Pierwotne produkty fotosyntezy zarówno w stężeniu kompensacyjnym CO_2 , jak również w jego normalnym stężeniu atmosferycznym są to przeważnie produkty fotosyntezy C_3 [50, 73, 77]. Redukcja wrażliwości fotosyntezy na stężenie tlenu u tego gatunku jest bardziej zgodna ze zmianami właściwości kinetycznych RuDPC w odniesieniu do CO_2 aniżeli ze wzrostem włączania CO_2 poprzez PEPC [75]. Z drugiej strony, część aktywnej RuDPC jest zlokalizowana w komórkach pochwy okołowiązkowej, gdzie występuje mniejsze stężenie tlenu i kilkakrotnie większe stężenie CO_2 w porównaniu z komórkami mezofilu, co umożliwia w komórkach pochwy okołowiązkowej efektywne włączanie CO_2 , a przez to zmniejszenie hamującego oddziaływania tlenu [30].

Stężenie kompensacyjne CO_2 w normalnym powietrzu atmosferycznym charakteryzowanych gatunków; *Panicum milioides* (15,8 ppm CO_2), *Panicum laxum* (20 ppm) i *Panicum hians* (19 ppm) [19, 50, 57, 75, 77] przyjmuje wartości pośrednią pomiędzy wartością dla roślin C_3 (≥ 35 ppm) i roślin C_4 (< 10 ppm) [13, 28, 79, 99].

Wartość stężenia kompensacyjnego CO_2 uzależniona jest nie tylko od efektywności reakcji karboksylacyjnych, ale również od natężenia procesu fotooddychania [137]. W procesie fotooddychania wielu roślin C_3 może w krańcowych przypadkach zostać uwolnione około 50% fotosyntetycznie włączonego CO_2 [23, 89, 109, 136]. Rośliny C_4 charakteryzuje redukcja fotooddychania, który to proces u pewnych roślin tego typu może nie być wykrywalny za pomocą obecnie stosowanych metod [65, 97, 127]. Wszystkie pośrednie gatunki wykazują fotooddychanie [19, 76]. Natężenie tego procesu w liściach *Panicum* wynosi 0,85 mg $\text{CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ [19] (tab. IV), co stanowi pośrednią wartość pomiędzy roślinami C_3 i C_4 . Fotooddychanie liści *Mollugo verticillata* wyrażone w formie stosunku oddychania na świetle do oddychania w ciemności, wynosi 1,8 [76], co stanowi również wartość pośrednią pomiędzy roślinami C_3 (4,5) i roślinami C_4 (1,0). W chwili obecnej brak jest wyjaśnienia przyczyn zmniejszonego fotooddychania u gatunków pośrednich. Istotną przyczyną jest z pewnością obniżona aktywność niektórych enzymów fotooddechowych takich jak RuDPO i oksydazy glikolanowej [75, 83].

Umieszczenie roślin w ciemności bezpośrednio po oświetleniu powoduje w pierwszych kilkunastu sekundach wydzielanie dużych ilości CO_2 , tzw. pooświetleniowy wybuch CO_2 (PIB) [36, 124, 125]. Zjawisko to u roślin C_3 jest podobnie jak proces fotooddychania uzależnione od stężenia tlenu i natężenia działającego światła. Niskie stężenie tlenu, podobnie jak i niskie natężenie światła powoduje w tej grupie spadek wydzielania CO_2 w świetle oraz zanik PIB [5]. Rośliny C_4 charakteryzują się bardzo słabym wydzielaniem CO_2 w świetle lub zupełnym brakiem tego procesu. Jednak u pewnych z nich występuje PIB, który w tej grupie nie jest jednak eliminowany przez niskie stężenie tlenu [5, 20, 40]. *Panicum milioides* wykazuje PIB [20,

134], który jest mniej uzależniony od stężenia tlenu w porównaniu z roślinami C_3 [19].

Brak PIB u pewnych roślin C_4 oraz różna jego wrażliwość na tlen u roślin C_3 i C_4 pozwala sugerować [130], że uwalniany w tym procesie CO_2 ma inne źródło powstawania w tych dwóch grupach roślin. Liście roślin C_3 i C_4 poddane działaniu $^{14}CO_2$ w świetle i umieszczone w ciemności w atmosferze normalnej wykazują różnicę w procentowej zawartości ^{14}C w CO_2 uwalnianym w PIB w zależności od długości trwania okresu świetlnego [40, 134]. Niski procent radioaktywności CO_2 uwalnianego w PIB przez rośliny C_3 pozostaje względnie stały lub wzrasta nieznacznie z wydłużającym się okresem świetlnym. Gatunki C_4 charakteryzuje większy procent radioaktywności CO_2 uwalnianego w PIB, który to procent ulega szybko obniżeniu wraz z wydłużającym się okresem świetlnym [2, 24, 35, 124]. Liście *Panicum milioides* wykazują radioaktywność CO_2 uwalnianego w PIB typową dla gatunków C_3 [19, 134].

Większy procent ^{14}C w CO_2 uwalnianym w PIB przez rośliny C_4 wykazuje, że źródłem uwalnianego CO_2 są pierwsze produkty fotosyntezy, natomiast niski stopień radioaktywności CO_2 w PIB roślin C_3 sugeruje, że pochodzi on z dalszych metabolitów procesu fotosyntezy. Porównanie podobieństwa w stopniu radioaktywności CO_2 uwalnianego w PIB i fotooddychaniu roślin C_3 oraz podobna zależność obydwu procesów od stężenia tlenu stała się podstawą do stwierdzenia, że PIB w tej grupie reprezentuje pozostałość fotooddychania [2, 35, 36, 125]. Przemawia za tym również wynik eksperymentu z głodzeniem roślin C_3 , które poddane następnie działaniu silnego światła i 100% tlenu nie wykazywały zarówno fotooddychania, jak również PIB przez okres czasu konieczny do odbudowy pewnej puli substratów reakcji [1].

Wrażliwość PIB u *Panicum miloides* na wzrost stężenia tlenu, jak również wzrost radioaktywności w CO_2 uwalnianym w tym procesie wraz z wydłużającym się okresem świetlnym podczas eksperymentów z $^{14}CO_2$ sugeruje, że proces ten jest u tego gatunku pozostałością fotooddychania, podobnie jak u roślin C_3 [134].

Krzyżówki pomiędzy gatunkami C_3 i C_4

Rośliny o pośredniej charakterystyce próbowano uzyskać drogą sztucznych krzyżówek międzygatunkowych w obrębie rodzajów zawierających gatunki C_3 i C_4 . Próby dokonane na takich krzyżówkach w obrębie rodzajów *Panicum* i *Euphorbia* [98] nie przyniosły pozytywnych rezultatów. Spośród wielu krzyżówek przeprowadzonych przez Björkmana i współpracowników [7, 8] pomiędzy różnymi gatunkami C_3 i C_4 z rodzaju *Atriplex*, jedynie krzyżówki: *Atriplex rosea* [C_4] \times *Atriplex patula* ssp. *hastata* [C_3] zostały dokładnie zbadane. Fakt, że obydwa gatunki mogą być krzyżowane i dają silnie diploidalne pokolenie F_1 wskazuje, że genetyczna dywergencja pomiędzy gatunkami C_3 i C_4 w tym rodzaju nie jest wielka.

Większość cech morfologicznych, anatomicznych i cytologicznych osobników pokolenia F_1 była pośrednia pomiędzy cechami obydwójga rodziców. W pokoleniu F_2 wystąpiła większa różnorodność osobników; niektóre osobniki wykazywały cechy pośrednie, natomiast pozostałe były w przeważającej liczbie cech podobne do jednego z rodziców.

Zestawienie niektórych cech a) natemicznych, b) chemicznych i fizycznych roślin wykazujących fotosyntezę typu: C₃, C₃-C₄ i C₄

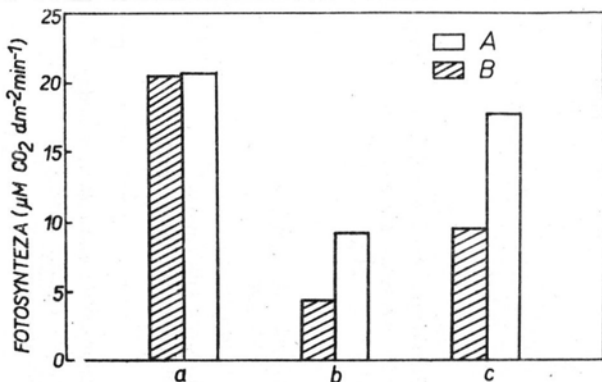
Cecha	Typ fotosyntezy		
	C ₃	C ₃ -C ₄	C ₄
Budowa anatomiczna liścia; a/ rośliny dwuliścienne b/ trawy	miększy palisadowy i miększy gąbczasty komórki pochwy okołowiązkowej nie zawierają chloroplastów lub zawierają nieliczne i słabo rozwinięte, komórki chlorken-chymy nie wykazują regularnego centrycznego układu	miększy palisadowy i gąbczasty oraz komórki pochwy okołowiązkowej z dobrze rozwiniętymi chloroplastami komórki pochwy okołowiązkowej z dobrze rozwiniętymi chloroplastami oraz kilka warstw regularnie rozmieszczonych komórek mezofilu wokół komórek pochwy okołowiązkowej	komórki pochwy okołowiązkowej z dobrze rozwiniętymi chloroplastami oraz regularnie ułożonymi komórkami mezofilu wokół komórek pochwy okołowiązkowej
Średnia odległość sąsiadujących wiązek przewodzących w liście w μm (trawy)	256	177	107
Liczba komórek mezofilowych pomiędzy sąsiadującymi wiązkami przewodzącymi	9—15	6—8	2
Rozmieszczenie organelli komórkowych pomiędzy obydwojma typami komórek fotosyntetycznych	równomiernie	większa liczba organelli znajduje się w komórkach pochwy okołowiązkowej	większa liczba organelli znajduje się w komórkach pochwy okołowiązkowej
Retikulum peryferyczne chloroplastu	brak	brak (<i>Mollugo verticillata</i>) występuje (rodzaj <i>Panicum</i>)	występuje

Dimorfizm chloroplastów	brak	brak	występuje
$\delta^{13}\text{C}$	—25‰ do —35‰	—25,1‰ do —26,4‰	—9‰ do —16‰
Stężenie kompensacyjne CO_2 ppm	≥ 35	19	< 10
Natężenie fotosyntezy rzeczywistej $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$	15—35	29	40—80
Obniżenie fotosyntezy rzeczywistej w % przy wzroście stężenia tlenu od 1% do 21%	do 45	30	0—6
Aktywność enzymów; RuDPC PEPC oksydazy glikolanowej dekarboksylaz kwasów C_4	wysoka niska wysoka niska	wysoka średnia średnia niska	niska wysoka niska wysoka
Rozmieszczenie enzymów pomiędzy dwoma typami komórek fotosyntetycznych	równomiernie	równomiernie	zróżnicowane
Skład pierwszych trwałych produktów fotosyntezy	około 80% 3—PGA i fosforany cukrów prostych, 0% kwasu C_4	75% 3—PGA i fosforany cukrów prostych, 3—4% kwasu C_4	10%—20% 3—PGA i fosforany cukrów prostych, 80—90% kwasu C_4
Natężenie fotooddychania	duże	średnie	brak lub bardzo słabe

Poziom aktywności RuDPC zarówno u osobników pokolenia F_1 jak i F_2 był zbliżony do aktywności tego enzymu u *Atriplex patula*. Aktywność PEPC osobników pokolenia F_1 była pośrednia pomiędzy aktywnością tego enzymu u obojga rodziców, przy czym była ona w tym pokoleniu uzależniona od warunków świetlnych występujących w okresie wzrostu w stopniu znacznie większym aniżeli w przypadku rodziców. U osobników pokolenia F_2 aktywność PEPC w pewnej grupie była pośrednia, a u pozostałej części osobników znacznie niższa aniżeli u *Atriplex patula*. Nie znaleziono jednak korelacji pomiędzy aktywnością PEPC w pokoleniu F_2 a anatomią liścia. Osobniki pokolenia F_2 wykazujące budowę liścia zbliżoną do *Atriplex patula* posiadały często większą aktywność tego enzymu aniżeli osobniki podobne pod względem budowy anatomicznej do *Atriplex rosea*.

Skład pierwszych trwałych produktów fotosyntezy był u osobników pokolenia F_1 pośredni pomiędzy składem pierwszych trwałych produktów fotosyntezy charakterystycznych dla osobników rodzicielskich i obejmował w 44% kwasy C_4 i 56% 3-PGA i fosforany cukrów prostych. Natomiast procentowy skład pierwszych produktów fotosyntezy osobników pokolenia F_2 wykazywał większy stopień różnorodności i składał się w zależności od osobników od 14% do 38% z kwasów C_4 i w pozostałej części odpowiednio z 3-PGA i fosforanów cukrów prostych. Wystąpienie większej różnorodności cech w pokoleniu F_2 związane jest zdaniem autorów z różnym stopniem aneupoliploidalności osobników tego pokolenia.

O ile podana powyżej charakterystyka anatomiczna i częściowo biochemiczna jest przynajmniej w pokoleniu F_1 pośrednia, o tyle charakterystyka fotosyntetyczna nie wykazuje cech pośrednich. Stężenie kompensacyjne CO_2 osobników pokolenia F_1 wynosi 37 ppm, co daje wartość zbliżoną do stężenia kompensacyjnego CO_2 *Atriplex patula*, natomiast stężenie kompensacyjne CO_2 osobników pokolenia F_2 wynosiła od 19 ppm do 46 ppm. Te różnice w stężeniu kompensacyjnym CO_2 pomiędzy osobnikami pokolenia F_1 i F_2 nie odbiły się w natężeniu fotosyntezy rzeczywistej, której wartość u osobników obydwu pokoleń była zbliżona i przyjmowała w punkcie wysycenia połowę wartości osiąganą przez *Atriplex patula* i tylko jedną trzecią fotosyntezy rzeczywistej *Atriplex rosea* (ryc. 3).



Ryc. 3. Natężenie fotosyntezy rzeczywistej: a — *Atriplex rosea* (C_4), b — mieszane pokolenie F_1 , c — *Atriplex patula* (C_3) w atmosferze zawierającej 1% tlenu — A i w atmosferze zawierającej 21% tlenu — B [10]

Natężenie fotosyntezy zarówno w pokoleniu F_1 jak i F_2 uzależnione jest od stężenia tlenu w stopniu podobnym jak u gatunków C_3 i przy wzroście stężenia tlenu od 1% do 21% spadek fotosyntezy wynosił dla:

<i>Atriplex rosea</i> (C_4)	— 0%
<i>Atriplex patula ssp. hastata</i> (C_3)	— 37%
mieszaiców pokolenia F_1	— 43%
mieszaiców pokolenia F_2	— 36%

Również wartość $\delta^{13}C$ jest typowa dla gatunków C_3 i przyjmowała wartość — 23,6‰ dla osobników pokolenia F_1 i od — 26,8‰ do 30,7‰ dla osobników pokolenia F_2 .

Pomimo wystąpienia w pokoleniu F_1 i F_2 szeregu cech pośrednich, nie udało się jednak w drodze krzyżówek międzygatunkowych uzyskać osobników o całkowitej charakterystyce $C_{3,5}$.

Streszczenie

Ewolucyjnie pierwotnym typem jest fotosynteza C_3 , z której rozwinęła się fotosynteza C_4 . Istniejące gatunki pośrednie fotosyntetycznie są pozostałością pewnego etapu rozwoju fotosyntezy C_4 . Gatunki pośrednie pozwalają prześledzić przebieg rozwoju fotosyntezy C_4 w niektórych grupach. Ze względu na zupełny brak danych paleobotanicznych trudno obecnie ustalić dokładny okres powstania fotosyntezy C_4 . Zestawienie najważniejszych cech anatomicznych, fizjologicznych i biochemicznych gatunków pośrednich w porównaniu z gatunkami C_3 i C_4 podaje tabela V. Odkrycie pośrednich fotosyntetycznie gatunków może mieć pewne znaczenie w przyszłych studiach dotyczących zależności biochemicznych i strukturalnych fotosyntezy C_4 .

Autor serdecznie dziękuje prof. dr Janowi Zurzyckiemu, kierownikowi Zakładu Fizjologii Roślin UJ za przegłównienie maszynopisu oraz cenne wskazówki udzielone w trakcie opracowywania niniejszego artykułu.

Zakład Fizjologii Roślin UJ, ul. Grodzka 53, 31-001 Kraków

LITERATURA

- [1] Ashley D. A., 1972. *Crop Sci.*, 12, 69—74.
- [2] Atkins C. A., Calvin D. T., 1971. *Can. J. Bot.*, 49, 1225—1234.
- [3] Bender M. M., 1968. *Amer. J. Sci. Radiocarbon Suppl.*, 10, 468—472.
- [4] Bender M. M., 1971. *Phytochem.*, 10, 1239—1244.
- [5] Björkman O., 1968. *Carnegie Inst. Washington Yearb.*, 66, 220—228.
- [6] Björkman O., Hiesey W. M., Nobs M., Nicholson F., Hart R. W., 1968. *Carnegie Inst. Washington Yearb.*, 66, 228—232.
- [7] Björkman O., Pearcy R. W., Malcom A. N., Boynton J. E., 1970. *Carnegie Inst. Washington Yearb.*, 69, 624—648.
- [8] Björkman O., Nobs M., Berry J., 1971. *Carnegie Inst. Washington Yearb.*, 70, 507—511.
- [9] Björkman O., 1971. w *Photosynthesis and Photorespiration*, red. Hatch M. D., Osmond C. B., Slayter R. O., str. 18—32, Wiley-Interscience New York.

- [10] Björkman O., Berry J., 1973. *Sci. Amer.*, 229, 1—12.
- [11] Black C. C., Mollenhauer H. H., 1971. *Plant Physiol.*, 47, 15—23.
- [12] Black C. C., 1971. *Adv. Ecol. Res.*, 7, 87—113.
- [13] Black C. C., 1973. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24, 253—286.
- [14] Bowes G., Orgen W. L., Hageman R. H., 1971. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 45, 716—722.
- [15] Bowes G., Orgen W. L., 1972. *J. Biol. Chem.*, 247, 2171—2176.
- [16] Brinkmann R. T., 1969. *J. Geophys. Res.*, 74, 5355—5368.
- [17] Brown W. V., 1958. *Bot. Gaz.*, 119, 170—178.
- [18] Brown R. H., 1976. w CO_2 Metabolism and Productivity of Plants, red. Burris R. H., Black C. C., Univ. Park Press Baltimore.
- [19] Brown R. H., Brown W. V., 1975. *Crop Sci.*, 15, 681—685.
- [20] Brown R. H., Gracen V. E., 1972. *Crop Sci.*, 12, 30—33.
- [21] Brown R. H., Smith B. N., 1972. *Nature*, 239, 345—346.
- [22] Bruce N. Smith, Turner B. L., 1975. *Am. J. Bot.*, 62, 541—545.
- [23] Bulley N. R., Tregunna E. B., 1971. *Can. J. Bot.*, 49, 1277—1284.
- [24] Carlson G. E., Pearce R. B., Lee D. R., Hart R. H., 1971. *Crop Sci.*, 11, 35—37.
- [25] Calvin M., 1962. *Science*, 135, 879—889.
- [26] Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesek M., 1973. *Bot. J. Linn. Soc.*, 66, 259—275.
- [27] Chang F. H., Troughton J. H., 1972. *Phytosynthetica*, 6, 57—65.
- [28] Chen T. M., Brown R. H., Black C. C., 1970. *Weed Sci.*, 18, 399—403.
- [29] Chen T. M., Dittrich P., Campbell W. H., Black C. C., 1974. *Arch. Bioch. Biophys.*, 163, 246.
- [30] Chollet R., Orgen W. L., 1975. *Bot. Rev.*, 41, 137—179.
- [31] Cloud P. E., 1965. *Science*, 148, 27—35.
- [32] Cloud P. E., 1968. *Science*, 160, 729—736.
- [33] Cloud P. E., 1972. *Am. J. Sci.*, 272, 537—548.
- [34] Crookston R. K., Moss D. N., 1974. *Crop Sci.*, 14, 123—125.
- [35] D'Aoust A. L., Canvin D. T., 1972. *Photosynthetica*, 6, 150—157.
- [36] Decker J. P., 1955. *Plant Physiol.*, 30, 82—84.
- [37] Dole M., 1935. *J. Am. Chem. Soc.*, 57, 2731.
- [38] Dole M., Hawkins R. C., Barker H. A., 1947. *J. Am. Chem. Soc.*, 69, 226—228.
- [39] Downes R. W., Hesketh J. D., 1968. *Planta*, 78, 79—84.
- [40] Downton W. J. S., 1970. *Can. J. Bot.*, 48, 1795—1800.
- [41] Downton W. J. S., 1971. w *Photosynthesis and Photorespiration*, red. Hatch M. D., Osmond C. B., Slayter R. O., str. 419—425, Wiley-Interscience, New York.
- [42] Downton W. J. S., 1971. w *Photosynthesis and Photorespiration*, red. Hatch M. D., Osmond C. B., Slayter R. O., str. 3—17, Wiley-Interscience, New York.
- [43] Downton W. J. S., Berry J., Tregunna E. B., 1969. *Science* 163, 78—79.
- [44] Ellis R. P., 1974. *S. Afric. J. Sci.*, 70, 169—173.
- [45] Evans L. T., Donstone R. L., Rawson H. M., Williams R. B., 1970. *Aust. J. Biol. Sci.*, 23, 743—752.
- [46] Ferrester M. L., Korotkov G., Nelson C. D., 1966. *Plant Physiol.*, 41, 428—431.
- [47] Frederick S., Newcomb E. H., 1971. *Planta*, 96, 152—174.
- [48] French C. S., 1971. *Carnegie Inst. Washington Yearb.*, 69, 623.
- [49] Gallaher R. N., Ashley D. A., Brown R. H., 1975. *Crop Sci.*, 15, 55—59.
- [50] Goldstein L. D., Ray T. B., Kestler D. P., 1976. *Plant Sci. Lett.*, 6, 85—90.
- [51] Gutierrez M., Gracen V. E., Edwards G. E., 1974. *Planta*, 119, 279—300.
- [52] Gutierrez M., Kanai R., Huber S. C., Ku S. B., Edwards G. E., 1974. *Z. Pflanzenphysiol.*, 72, 305—319.
- [53] Haberlandt B., 1904. *Physiologische Pflanzenanatomie*, str. 611, Engelmann, Leipzig.
- [54] Hamilton E. J., 1965. *Appl. Geochronal. Ac. Press*, New York., str. 41.
- [55] Hart C. E., Kortschak H. P., 1967. *Plant Physiol.*, 42, 89—94.
- [56] Hatch M. D., 1971. *Bioch. J.*, 125, 425—442.

- [57] Hatch M. D., 1971. w Photosynthesis and Photorespiration, red. Hatch M. D., Osmond C. B., Slatyer R. O., str. 565, Wiley-Interscience, New York.
- [58] Hatch M. D., Slack C. R., 1966. *Bioch. J.* 101, 103—111.
- [59] Hatch M. D., Slack C. R., 1970. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 21, 141—162.
- [60] Hatch M. D., Slack C. R., Johnson H. S., 1967. *Biochem. J.*, 102, 417—422.
- [61] Heichel G., 1971. *Plant Physiol.*, 48, 178—182.
- [62] Hesketh J., 1967. *Planta*, 73, 371—374.
- [63] Hilliard J. H., Gracen V. E., West S. T., 1971. 97, 93—105.
- [63] Lin A. Y., Black C. C., 1972. *Arch. Bioch. Biophys.*, 149, 269—280.
- [65] Hofstra G., Hesketh J. D., 1969. *Planta*, 85, 228—237.
- [66] Hofstra G., Nelson C. D., 1969. *Can. J. Bot.*, 47, 1435—1442.
- [67] Hofstra G., Nelson C. D., 1969. *Planta*, 88, 103—112.
- [68] Jackson W. A., Volk R. J., 1970. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 21, 385—432.
- [69] Johnson C., Brown W. V., 1973. *Am. J. Bot.*, 60, 727—735.
- [70] Kagawa T., Hatch M. D., 1975. *Arch. Bioch. Biophys.*, 167, 687—696.
- [71] Kanai R., Edwards G. E., 1973. *Plant Physiol.*, 51, 1133—1137.
- [72] Kanai R., Edwards G. E., 1973. *Naturwiss.*, 60, 157—158.
- [73] Kanai R., Kashiwaga M., 1975. *Plant and Cell Physiol.*, 16, 669—679.
- [74] Karpilow Y., 1960. *Kazakhstan Agric. Inst.*, 4, 21.
- [75] Keck R. W., Orgen W. L., 1976. *Plant Physiol.*, 58, 552—555.
- [76] Kennedy R. A., Laetsch W. M., 1974. *Science*, 184, 1087—1089.
- [77] Kestler D. P., Mayrne B. C., Ray T. B., 1975. *Bioch. Biophys. Res. Commun.*, 66, 1439—1446.
- [78] Kortschak H. P., Hartt C. E., Burr G. O., 1965. *Plant Physiol.*, 40, 209—213.
- [79] Krenzer E. G., Moss D. N., 1969. *Crop Sci.*, 9, 619—621.
- [80] Krenzer E. G., Moss D. N., Crookston R. K., 1975. *Plant Physiol.*, 56, 194—206.
- [81] Ku S. B., Gutierrez M., Kanai R., Edwards G. E., 1974. *Z. Pflanzenphysiol* 70, 320—327.
- [82] Ku S. B., Edwards G. B., 1975. *ibid.*, 77, 16—32.
- [83] Ku S. B., Edwards G. B., Kanai R., 1976. *Plant and Cell Physiol.*, 17, 615—620.
- [84] Laetsch W. M., 1968. *Am. J. Bot.*, 55, 875—883.
- [85] Laetsch W. M., 1969. *Sci. Progr. Oxford*, 57, 323—351.
- [86] Laetsch W. M., 1971. w Photosynthesis and Photorespiration, red. Hatch M. D., Osmond C. B., Slatyer R. O., str. 323—349, Wiley-Interscience, New York.
- [87] Laetsch W. M., 1974. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 25, 27—52.
- [88] Laetsch W. M., Price I., 1969. *Am. J. Bot.* 56, 77—87.
- [89] Laing W. A., Forde B. J., 1971. *Planta*, 98, 221—231.
- [90] Laing W. A., Orgen W. L., Hageman R., 1974. *Plant Physiol.*, 54, 678—685.
- [91] Lane G. A., Dole M., 1956. *Science*, 123, 574—576.
- [92] Lerman J. C., Raynal J., 1972. *Comp. Ren. Ac. Sci.*, 275, 1391—1394.
- [93] Lerimer G. H., Andrews T. J., 1973. 243, 359—360.
- [94] Meyer F. J., 1962. *Das Trophische Parenchyma*, Beuffer Borntaeger, Berlin.
- [95] Montes G., Bradbeer J. W., 1976. *Plant Sci. Lett.*, 6, 35—41.
- [96] Moser H., 1934. *Beih. Bot. Zentr.*, 52, 378—388.
- [97] Moss D. N., 1966. *Crop Sci.*, 6, 351—354.
- [98] Moss D. N., 1971. w Photosynthesis and Photorespiration, red. Hatch M. D., Osmond C. B., Slatyer R. O., str. 120—123, Wiley-Interscience, New York.
- [99] Moss D. N., Krenzer E. G., Brun W. A., 1969. *Science*, 164, 187—188.
- [100] Moss D. N., Rasmussen H. P., 1969. *Plant Physiol.*, 44, 1063—1068.
- [101] Olsen P., 1975. *Planta*, 123, 199—202.
- [102] Osmond C. B., Allaway W. G., Suttan B. G., Troughton J. H., Ouerroz O., 1973. *Nature*, 246, 41—42.
- [103] Osmond C. B., Troughton J. H., Goolchild D. J. G., 1969. *Z. Pflanzenphysiol.*, 61, 218.
- [104] Quebedeaux B., Hardy R. W. F., 1973. *Nature*, 243, 477—479.

- [105] Quebedeaux B., Hardy R. W. F., 1976. w *CO₂ Metabolism and Productivity of Plants* red. Burris R. H., Black C. C., str. 185—204, Univ. Park Press Baltimore.
- [106] Quebedeaux B., Chollet R., 1976. *Plant Physiol. Suppl.*, 57, 59.
- [107] Quebedeaux B., Chollet R., 1977. *Plant Physiol.*, 59, 42—44.
- [108] Park R., Epstein S., 1960. *Geochim. Cosm. Acta*, 21, 110—126.
- [109] Parkinson K. J., Penman H. L., Tregunna E. B., 1974. *J. Exp. Bot.*, 25, 132—144.
- [110] Perry E. C., Monster J., Reimer T., 1971. *Science*, 171, 1015—1016.
- [111] Rutten M. G., 1970. *Space Life Sci.*, 2, 5—17.
- [112] Ryan F. J., Jolly S. O., Tolbert N. E., 1974. *Bioch. Biophys. Res. Commun.*, 59, 1233—1241.
- [113] Samish Y. B., Pallas J. E., Dornhoff G. M., Shibles R. M., 1972. *Plant Physiol.*, 50, 28—30.
- [114] Schidrowski M., 1971. *Geol. Rundschau*, 60, 1351—1384.
- [115] Siegel S. M., Halpern L. A., Guimarro C., Renwich G., Davis G., 1963. *Nature*, 197, 329—331.
- [116] Sillen G., 1963. *Svensk. Kem. Tedskr.*, 75, 161—177.
- [117] Smith B. N., 1972. *Bio Science*, 22, 226—231.
- [118] Smith B. N., 1976. *BioSystems*, 8, 24—32.
- [119] Smith B. N., Brown W. V., 1973. *Am. J. Bot.*, 60, 505—513.
- [120] Smith B. N., Epstein S., 1971. *Plant Physiol.*, 47, 380—384.
- [121] Smith B. N., Robbinso M. J., 1974. w *Proceedings 3rd International Congress Photosynthesis*, red. Avron M., str. 1579—1587, Elsevier Amsterdam.
- [122] Takeda T., Fukuyama M., 1971. *Proc. Crop. Sci. Soc., Japan*, 40, 12—20.
- [123] Tolbert N. E., 1971. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 22, 45—74.
- [124] Tregunna E. B., Krotkov G., Nelson C. D., 1961. *Can. J. Bot.*, 39, 1045—1056.
- [125] Tregunna E. B., Krotkov G., Nelson C. D., 1964. *Can. J. Bot.*, 42, 989—997.
- [126] Tregunna E. B., Smith B. N., Berry J. A., Downton W. J. S., 1970. *Can. J. Bot.*, 48, 1209—1214.
- [127] Troughton J. H., 1971. *Planta*, 100, 87—92.
- [128] Urey H. C., 1952. *The Planets Their Origin and Development*, Yale Univ. Press, New Haven, Conn.
- [129] Walker D. A., 1971. w *Photosynthesis and Photorespiration*, red. Hatch M. D., Osmond C. B., Slatyer R. O., str. 294—296, Wiley-Interscience, New York.
- [130] Whelan T., Sackett W. M., Benedict C. R., 1970. *Bioch. Biophys. Res. Commun.*, 41, 1205—1210.
- [131] Whelan T., Sackett W. M., Benedict C. R., 1973. *Plant Physiol.*, 51, 1051—1054.
- [132] Woo K. C., Pylotis N. A., Downton W. J. S., 1971. *Z. Pflanzenphysiol.*, 64, 400—413.
- [133] Woodford A. P., 1972. *J. Geol. Educat.*, 20, 276—280.
- [134] Wynn T., Brown H., Campbell W. H., Black C. C., 1973. *Plant Physiol.*, 52, 288—291.
- [135] Zelitch I., 1973. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, 70, 579—584.
- [136] Zelitch I., 1974. *Arch. Biochem. Biophys.*, 163, 367—377.
- [137] Zelitch I., 1975. *Ann. Rev. Bioch.*, 44, 123—145.