

ROŚLINY W ZMIENIAJĄCYM SIĘ KLIMACIE: EFEKT SZKLARNIOWY

Plants in changing climate: the greenhouse effect

Paweł SOWIŃSKI*, Eugeniusz PARYS**, Edward DEMBIŃSKI*, Jacek FALFUS*,
Elżbieta ROMANOWSKA**, Jan ŚLASKI*

Summary. One of the most important ecological threats of the nearest future is „greenhouse” effect. The biochemical, physiological, ecological, genetical and evolutionary aspects of relationships between plants and possible environmental changes are discussed.

Key words: CO₂, „greenhouse” gases, lower plants, higher plants, photosynthetical types, Rubisco, photosynthesis, photorespiration, sugar metabolism, respiration, assimilate transport, mineral nutrition, mutants, gene manipulations

*Zakład Biochemii i Fizjologii Roślin, Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Radzików, 05–870 Błonie

**Zakład Fizjologii Roślin II, Uniwersytet Warszawski, Krakowskie Przedmieście 26/28, 00–950 Warszawa

WSTĘP

Ilość CO₂ w atmosferze jest jednym z czynników wpływających na globalny klimat Ziemi. Dwutlenek węgla, pomimo niewielkiego stężenia w atmosferze, silnie absorbuje promieniowanie podczerwone, co powoduje zwiększenie jej temperatury [84].

W ciągu ostatnich 300 lat stężenie CO₂ w atmosferze zwiększyło się z 260 do 350 µl/l. Za główną przyczynę uważa się intensyfikację zużycia paliw kopalnych oraz zmniejszenie arealu szaty roślinnej. Uwzględniając dynamikę rozwoju gospodarki światowej przewiduje się, że w drugiej połowie XXI wieku stężenie CO₂ w atmosferze zwiększy się do około 700 µl/l [1]. Z modeli prognostycznych [1, 44] wynika, że średnia temperatura powietrza zwiększy się w tym czasie o około 2.5–5.5°C, a w rejonach o wyższych szerokościach geograficznych nawet o

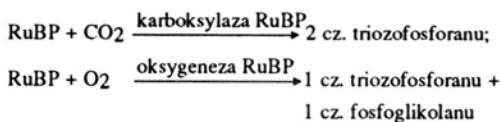
8–10°C [41, 44]. Tak szybki, bo zachodzący w okresie kilkudziesięciu lat, wzrost temperatury będzie równoważny zmianie, jaka dokonała się w okresie ostatnich 18 000 lat [99]. Może to wywołać ogromne zmiany w klimacie Ziemi. Tym bardziej, że możliwe jest wyzwolenie dużych ilości CO₂ pochodzących z rozkładu materii organicznej, zakumulowanej w wiecznej zmarzlinie. Tundra arktyczna zawiera 2–3 Gt węgla na powierzchni Ziemi, i aż 160 Gt pod powierzchnią [98]. Z tego względu efekt szklarniowy uznano za jedno z katastrofalnych zagrożeń ekologicznych na Ziemi. Dlatego analizowane są wszystkie aspekty tego problemu. Jednym z nich jest wpływ zmian klimatycznych na biosferę, w tym na rośliny.

Zależność między efektem szklarniowym a florą można rozpatrywać dwupłaszczyznowo. Z jednej strony rośliny, jak i inne organizmy, będą się przystosowywać do nowych warunków kli-

matycznych związanych ze zwiększonym stężeniem CO₂, wzrostem temperatury i innymi czynnikami, np. zmianami stosunków wodnych. Z drugiej zaś, rośliny są konsumentami CO₂ i mogą ograniczać wzrost jego stężenia w atmosferze. Celem pracy jest omówienie różnorodnych (biochemicznych, fizjologicznych, ekologicznych, genetycznych) uwarunkowań asymilacji CO₂ przez rośliny oraz wskazanie konsekwencji spodziewanych zmian klimatycznych dla wegetacji roślin.

CO₂ JAKO SUBSTRAT W FOTOSYNTYZIE

Wydajność fotosyntezy zależy od szeregu czynników zewnętrznych (światła, temperatury, stężenia CO₂ i O₂) oraz wewnętrznych, a głównie od właściwości enzymu katalizującego reakcję karboksylacji. Karboksylaza/oksygenaza rybulozo-1,5-bisfosforanu (Rubisco) jest kluczowym enzymem w asymilacji węgla. Enzym ten, stanowiący w liściu aż 50% białka rozpuszczalnego, katalizuje dwie reakcje:



Druga z reakcji jest pierwszym etapem fotooddychania – procesu, w efekcie którego u roślin wyższych następuje uwolnienie CO₂ na świetle [66]. Fotooddychanie zużywa siłę asymilacyjną (ATP, NADPH) i jest pozornie bezużyteczne. Ocenia się, że zablokowanie reakcji oksygenacji RuBP i fotooddychania zwiększyłoby szybkość fotosyntezy o 20–30% [125]. Sugeruje się [3, 67], że reakcja oksygenacji jest nieodłącznie związana z karboksylacją RuBP, z powodu szczególnej wrażliwości na O₂ jednego z metabolitów pośrednich, 2,3-enediolu RuBP. Jedynym czynnikiem stymulującym reakcję karboksylacji względem oksygenacji jest zwiększenie stosunku ciśnień parcjalnych CO₂ do O₂. Stosunek reakcji karboksylacji do oksygenacji dla danych stężeń CO₂ i O₂ wyrażany jest jako względna specyficzność Rubisco, S_{rel} .

$$\frac{V_c}{V_o} = S_{rel} \times \frac{CO_2}{O_2} = \frac{V_c / K_c}{V_o / K_o} \times \frac{CO_2}{O_2}$$

gdzie:

V_c, V_o – szybkość, odpowiednio karboksylacji i oksygenacji;

K_c, K_o – stałe Michaelisa dla odpowiednio CO₂ i O₂.

Organizmy fotosyntetyzujące wykazują znaczne różnice S_{rel} . U sinic S_{rel} wynosi około 60, podczas gdy u roślin wyższych około 100 [4]. W obrębie tych ostatnich, rośliny typu C₄ charakteryzują się niższym S_{rel} niż rośliny typu C₃. Jak uważają Andrews i Lorimer [4], różnice w S_{rel} nie są przejawem ewolucji Rubisco. U niektórych fototrofów rozwinęły się natomiast mechanizmy prowadzące do nagromadzenia CO₂ w miejscu jego asymilacji, co sprzyja reakcji karboksylacji.

MECHANIZM KONCENTRACJI CO₂ U JEDNOKOMÓRKOWYCH FOTOTROFÓW

U wielu wodnych fototrofów takich jak sinice i zielone glony jednokomórkowe rozwinął się mechanizm koncentracji CO₂, który umożliwia aktywny transport do komórek węgla nieorganicznego (C_i) w postaci CO₂ i/lub HCO₃ [6, 109]. W przypadku sinic stężenie C_i w miejscu karboksylacji (karboksosom) przewyższa stężenie zewnętrzne około 1000 razy, natomiast u glonów (chloroplast) około 40 razy. Mechanizm koncentrujący funkcjonuje u organizmów rosnących przy niskim stężeniu zewnętrznym CO₂ [55, 77, 109, 117] i silnie ogranicza reakcję oksygenacji RuBP [6, 55, 109]. Mechanizm transportu C_i przez błony nie jest znany [6, 109], choć wiadomo, że wymaga energii. Akumulacja węgla nieorganicznego w miejscu asymilacji jest uwarunkowana małą przepuszczalnością błon dla CO₂, co zapobiega jego ucieczce do środowiska [6]. Nie jest znany podobny mechanizm koncentracji CO₂ u roślin wyższych [6, 109].

MECHANIZM KONCENTRACJI CO₂ U ROŚLIN WYŻSZYCH

Niektóre rośliny wyższe są zdolne do zwiększenia stężenia CO₂ w miejscu jego asymilacji [39]. W tym przypadku CO₂ (w formie HCO⁻) jest wiązany w mezofilu liścia przy współdziałaniu karboksylazy fosfoenolopirogronianu (karboksylaza PEP) i w postaci czterowęglowych kwasów (stąd nazwa tego typu roślin – C₄) transportowany do komórek pochew okołowiązkowych, gdzie następuje dekarboksylacja kwasów i włączenie CO₂ w cyklu Calvina przy udziale Rubisco. Transport węgla odbywa się u tych roślin w postaci organicznej, a nie jak u jednokomórkowych fototrofów w postaci nieorganicznej. Wyciek CO₂ z komórek pochew okołowiązkowych ograniczany jest przez specyficzną budowę liścia określaną jako struktura typu Kranz, z wyróżnionym mezofilem, pochwami okołowiązkowymi z warstwą skorkowaciałych komórek.

Mechanizm koncentracji CO₂ u roślin typu C₄ sprzyja reakcji karboksylacji i ogranicza reakcję oksygenacji oraz fotooddychanie. Istnienie aktywnego mechanizmu nagromadzającego CO₂ w miejscu karboksylacji powoduje, że fotosynteza roślin C₄ jest wysycana przy niskim stężeniu zewnętrznym CO₂ [83]. Konsekwencją funkcjonowania mechanizmu typu C₄ jest niezależność wydajności kwantowej fotosyntezy od temperatury oraz ciśnień parcjalnych CO₂ i O₂ [9, 32, 60].

REAKCJA ROŚLIN NA PODWYŻSZENIE STĘŻENIA CO₂

Sądzi się powszechnie, że wzrastające stężenie dwutlenku węgla w atmosferze będzie miało korzystny wpływ na vegetację roślin. Przypuszczenie to oparte jest na wynikach badań, w których rośliny różnych gatunków poddawano długotrwałemu (tygodnie, miesiące), lecz nieprzekraczającemu jednego pokolenia, działaniu CO₂ w podwyższonym stężeniu (600 do 1400 µl/l). Stwierdzono, że podwojenie stężenia CO₂ spowodowało zwiększenie suchej masy roślin śre-

dnio o około 33% (od 24 do 43%). Dane te pochodzą z doświadczeń prowadzonych w warunkach szklarniowych, obejmują 430 obserwacji zebranych w ciągu 64 lat i dotyczą 37 gatunków roślin [58]. Dane przedstawione przez wielu innych autorów [8, 21, 26, 27, 30, 52, 102, 125, 127, 130, 131] potwierdzają sugestię, że wzrost stężenia CO₂ zwiększa produktywność roślin. Obserwacje te dotyczą przede wszystkim roślin C₃. Rośliny C₄ wykazują brak, bądź słabą pozytywną reakcję na podwyższenie stężenia CO₂ [5, 58, 100, 104]. Należy jednak zaznaczyć, że rośliny typu C₄ były przedmiotem nielicznych badań.

WPLYW KRÓTKOTRWAŁEGO DZIAŁANIA CO₂ W PODWYŻSZONYM STĘŻENIU

W warunkach krótkotrwałego (minuty, godziny) działania podwyższonego stężenia CO₂ (2x i więcej w stosunku do stężenia atmosferycznego) na całe rośliny lub odcięte liście roślin typu C₃ notuje się najczęściej wzrost natężenia fotosyntezy. Rośliny typu C₄ nie wykazują zazwyczaj takiej reakcji [13, 124]. Wynika to przypuszczalnie z tego, że fotosynteza roślin C₃ nie ulega wysyceniu nawet przy wysokim stężeniu CO₂, natomiast u roślin typu C₄ wysycenie takie obserwuje się, gdy stężenie CO₂ w przestrzeniach międzykomórkowych wynosi około 100 µl/l CO₂ [18, 83.]. Dane te znajdują wy tłumaczenie w istnieniu mechanizmu koncentrującego CO₂ u roślin C₄. Wydaje się najprostszą interpretacją, że stymulacja fotosyntezy przez CO₂ obserwowana u roślin C₃ (w warunkach nie ograniczających ten proces przez natężenie światła, temperaturę, dostępność wody i soli mineralnych, jak również przez zwiększony opór szparkowy) może wynikać z zahamowania fotooddychania. Takie tłumaczenie jest zgodne z właściwościami karboksylazy/oksygenazy rybułozo-1,5-bisfosforanu (Rubisco), że wzrastające stężenie CO₂ hamuje oksygenacyjną aktywność tego enzymu [71]. Niektóre prace [28, 38] wskazują jednak, że przyrost natężenia fotosyntezy pod wpływem zwiększonego stężenia CO₂

był znacznie większy niż wynikałoby to z zahamowania fotooddychania. W literaturze brak jest jednoznacznych danych dotyczących wpływu CO₂ na fotooddychanie. Wyniki badań niektórych autorów [12, 68, 87] dowodzą, że natężenie tego procesu jest niezależne od stężenia CO₂ aż do stężenia ok. 1200 µl/l.

Zależność fotosyntezy od stężenia CO₂ może być modyfikowana przez natężenie światła i temperaturę. Uważa się [59, 95, 123], że w warunkach słabego, niewysycającego światła fotosynteza jest limitowana przez dostępność siły asymilacyjnej oraz zdolność systemu do regeneracji RuBP. Natomiast przy świetle wysycającym i wysokim stężeniu CO₂, fotosynteza jest ograniczana głównie przez szybkość odtwarzania P_i z trójzofosforanów, a więc przez zdolność roślin do metabolizowania tych związków i odprowadzenia produktów. Istnieją jednak dane, że istotnym czynnikiem limitującym fotosyntezę w warunkach silnego światła i wysokiego stężenia CO₂ może być szybkość karboksylacji RuBP [28, 29]. Wykazano [69], że aktywność Rubisco w liściach pszenicy rosła wraz ze wzrostem stężenia CO₂ od 0 do 10% w atmosferze otaczającej liście. Inni badacze [94] podali, że około trzykrotne podwyższenie stężenia CO₂ powodowało znaczne obniżenie stopnia aktywacji Rubisco, nie stanowiło to jednak czynnika ograniczającego fotosyntezę. W badaniach ostatnich lat stwierdzono, że w warunkach silnego światła i wysokiego stężenia CO₂ intensywność fotosyntezy była niezależna od stężenia tlenu w zakresie 1–21% [70, 97, 121, 128]. Niewrażliwość fotosyntezy na stężenie O₂ była skorelowana z niewrażliwością na koncentrację CO₂, tzn. wzrost stężenia CO₂ w atmosferze wokół liści nie powodował zwiększania natężenia fotosyntezy. Stwierdzono, że brak reakcji na O₂ nie był wynikiem zahamowania oksygenacyjnej funkcji Rubisco [97]. Brak wrażliwości na O₂ lub/i CO₂ może przejawiać się w warunkach stresowych takich jak: deficyt wodny, niska temperatura czy niedobór soli nieorganicznych. Według Sharkey'a [97], główną przyczyną utraty wrażliwości na O₂ i CO₂ jest, występujący w warun-

kach sprzyjających fotosyntezie (silne światło, wysokie stężenie CO₂), brak równowagi między zdolnością do tworzenia siły asymilacyjnej i karboksylacji RuBP a możliwością odprowadzenia tworzących się asymilatów. Efektem tego jest deficyt fosforanu nieorganicznego, przede wszystkim w chloroplastach, gdyż znaczna jego część jest związana w postaci trójzofosforanów. Może to ograniczać transport elektronów w fotosystemach i fotofosforylację.

DLUGOTRWAŁY WZROST ROŚLIN W ATMOSFERZE WZBOGACONEJ W CO₂

Rośliny poddane długotrwałemu działaniu atmosfery wzbogaconej w CO₂ wykazują szereg reakcji świadczących o przystosowywaniu się do nowych warunków wzrostu. Zmienia się natężenie wymiany gazowej, aktywność niektórych enzymów fotosyntetycznych, a także charakterystyka wzrostu. Reakcje adaptacyjne zachodzą z różną szybkością i mogą wymagać okresu od kilku godzin do tygodni, a nawet generacji [30].

FOTOSYNTENZA, FOTOODDYCHANIE I ODDYCHANIE

W początkowym okresie wzrostu roślin w atmosferze wzbogaconej w CO₂ obserwuje się zazwyczaj wzmoczenie fotosyntezy, a później stopniowy spadek [95]. Po dwutygodniowym okresie wzrostu roślin pomidora w atmosferze wzbogaconej w CO₂ do 900 µl/l natężenie fotosyntezy było podwyższone o około 30% w stosunku do kontroli, ale po 8 tygodniach jedynie o około 5% [130]. Podobne wyniki uzyskano w doświadczeniach z wieloma innymi gatunkami roślin [27, 34, 64, 96].

Dane dotyczące fotooddychania są niejednoznaczne. Według niektórych autorów [34, 57] fotooddychanie u roślin poddanych przedłużonemu działaniu atmosfery wzbogaconej w CO₂ nie zmieniało się. Natomiast inni [45, 74] stwierdzili silne zahamowanie tego procesu.

Rośliny poddane przedłużonemu działaniu CO₂ w podwyższonym stężeniu charakteryzo-

wały się wyższym niż u kontroli natężeniem oddychania ciemniowego [34, 48]. Mogło to być spowodowane nagromadzeniem cukrów w liściu [48]. Istnienie pozytywnej korelacji między zawartością węglowodanów w liściu a natężeniem oddychania ciemniowego postulowane jest przez wielu badaczy [5, 23, 76, 122].

Mało jest danych dotyczących wpływu atmosfery wzbogaconej w CO₂ na fotosyntezę, fotooddychanie i oddychanie u roślin C₄. ULR (unit leaf rate) u *Amaranthus retroflexus* rosnących przy 500 i 700 µl/l CO₂ nie był zmodyfikowany w istotny sposób w porównaniu z kontrolą [8]. Wskazuje to, że u badanych roślin typu C₄, CO₂ w wysokim stężeniu nie wpływało zasadniczo na asymilację i dysymilację węgla. W innych badaniach [104] stwierdzono natomiast, że przy silnym świetle zwiększenie stężenia CO₂ do 675 µl/l spowodowało u 4 gatunków roślin C₄ około 50% stymulację fotosyntezy. Punkt kompensacyjny nie zmieniał się wraz ze wzrostem stężenia CO₂ do 1000 µl/l i wynosił około 5 µl/l. Wykazano też [89], że wysokie stężenie CO₂ (675 µl/l) łagodziło ujemny wpływ chłodnej nocy na fotosyntezę u *Echinochloa crus-galli*.

APARATY SZPARKOWE

Podwyższenie stężenia CO₂ powoduje zamknięcie się aparatów szparkowych zarówno u roślin C₃, jak i C₄ [72]. Notowano w tych warunkach wzrost oporu szparkowego o 10–60% [47, 79, 120]. Uważa się jednak [27, 96], że opór szparkowy, choć zwiększa się, nie jest głównym czynnikiem limitującym fotosyntezę roślin rosnących w atmosferze wzbogaconej w CO₂. Aparaty szparkowe reagują nie tylko na ciśnienie parcjale CO₂ w przestrzeniach międzykomórkowych, ale i na temperaturę, potencjał wodny i natężenie światła. Jednoczesne działanie kilku tych czynników w warunkach naturalnych może modyfikować reakcję fotosyntezy na podwyższenie stężenia CO₂. Uważa się [30, 52], że w odpowiedzi na zwiększoną dostępność CO₂ może się zmniejszać liczba aparatów szparkowych na jednostkę powierzchni liścia. Stanowi to reakcję ada-

ptacyjną roślin ograniczającą straty wody, może jednak limitować fotosyntezę.

CHLOROPLASTY

Zmniejszeniu się szybkości fotosyntezy u roślin rosnących w warunkach podwyższonego stężenia CO₂ towarzyszą często zmiany w zawartości barwników fotosyntetycznych, chloroza lub/i deformacja chloroplastów [27, 57, 96], chociaż nie jest to regułą [34]. Niektórzy autorzy [27, 96] uważają, że rośliny poddane działaniu CO₂ w wysokim stężeniu nie są zdolne do wystarczająco szybkiego odprowadzania i wykorzystania produktów fotosyntezy, co może prowadzić do nagromadzenia skrobi w postaci nie-naturalnie dużych ziaren w chloroplastach i uszkodzenia tylakoidów. Ponieważ obniżenie stężenia CO₂ powodowało zmniejszenie się zawartości skrobi oraz stymulację fotosyntezy wskazuje to, że nagromadzenie się tego wielocukru może być przyczyną hamowania fotosyntezy przez ujemne sprzężenie zwrotne [96]. Niektórzy badacze [130, 131] sądzą jednak, że zwiększanie się zawartości skrobi nie może tłumaczyć reakcji fotosyntezy na podwyższenie stężenia CO₂.

RUBISCO I KARBOKSYLAZA PEP

Brak w literaturze jednoznacznych danych odnośnie długotrwałego działania CO₂ w wysokim stężeniu na Rubisco, a informacje dotyczące enzymu odnoszą się jedynie do jego aktywności karboksylacyjnej.

Stwierdzono [21], że przedłużone działanie atmosfery wzbogaconej w CO₂ (990 µl/l) nie zmieniało u soi zarówno ilości białka Rubisco, jak też nie wpływało na jego aktywność. Inne dane [131] wskazują jednak, że podwyższenie stężenia CO₂ do podobnego poziomu powodowało u pomidora zwiększenie aktywności Rubisco w początkowym okresie wzrostu roślin. Natomiast po 10 tygodniach aktywność Rubisco obniżyła się do poziomu dwukrotnie niższego w porównaniu do kontroli (atmosferyczne stężenie CO₂).

Wielu badaczy [19, 95, 126] obserwowało obniżenie stopnia aktywacji Rubisco przy długotrwałym stosowaniu CO₂ w wysokim stężeniu. Może to sugerować, że w takich warunkach zdolność do wykorzystania zwiększonej ilości CO₂ nie jest ograniczana przez reakcję karboksylacji, a przez inne etapy pierwotnego metabolizmu węgla. Limitującymi mogą być niedostateczna szybkość odtwarzania RuBP [19], jak również zbyt wolne odtwarzanie P_i z triozofosforanów, co może prowadzić do zmniejszenia się puli P_i oraz do hamowania fotofosforylacji i fotosyntezy [95, 97].

W atmosferze wzbogaconej w CO₂, przy nadmiarze Rubisco, możliwe jest zmniejszenie ilości tego enzymu i wykorzystanie zwiększonej w ten sposób puli azotu do syntezy enzymów zaangażowanych w innych, limitujących etapach pierwotnego metabolizmu węgla, jak to postulowali Bloom i wsp. [11] oraz Field i Mooney [37]. Sugerowano także [130], że ograniczenie syntezy Rubisco jest spowodowane wysokim poziomem węglowodanów w liściu. U niektórych gatunków zaobserwowano zmniejszenie ilości tego enzymu w reakcji na około trzykrotne podwyższenie stężenia CO₂ [95]. Stan aktywacyjny enzymu pozostawał jednak niższy niż u kontroli. Sage i wsp. [95] uważają, że enzym wciąż pozostawał w nadmiarze w stosunku do możliwości wykorzystania CO₂, co świadczy o niepełnej adaptacji do warunków podwyższonego stężenia CO₂. Należy jednak zaznaczyć, że niektórzy autorzy [131] nie obserwowali obniżenia się stopnia aktywacji Rubisco u roślin rosnących w atmosferze wzbogaconej w CO₂.

Niewiele jest danych w literaturze dotyczących wpływu podwyższenia stężenia CO₂ na Rubisco roślin typu C₄. Stwierdzono [93], że aktywność tego enzymu u roślin C₄ nie różni się w porównaniu do C₃ mimo, że u tych pierwszych istnieje mechanizm zwiększający około 50 razy stężenie CO₂ w miejscu karboksylacji.

Zwiększenie stężenia CO₂ wywoływało u *Echinochloa cruss-galli*, trawy C₄, wzrost termostabilności oraz aktywności karboksylazy PEP [100]. Aktywność karboksylazy PEP nie

ulegała natomiast zmianom po podwyższeniu stężenia CO₂ u pomidora, rośliny C₃ [131].

ODPROWADZANIE ASYMILATÓW

Jak wspomniano wcześniej, wzrostowi stężenia CO₂ towarzyszy często nagromadzenie się skrobi w liściach [27, 34, 96, 127]. U *Lolium temulentum*, rośliny C₃, wykazano [124], że zwiększenie stężenia CO₂ do 720 μl/l powodowało akumulację asymilatów w liściu, natomiast ich eksport był zahamowany. Stwierdzono też [50], że cały nadmiar węgla zasymilowanego jako efekt wzrostu stężenia CO₂, nagromadzał się w liściu jako skrobia. Ponadto, o ile w tych warunkach zaobserwowano stymulację fotosyntezy, to aktywność syntetazy fosforanu sacharozy oraz intensywność eksportu asymilatów z liści pozostawała bez zmian. Aktywność tego enzymu jest uważana za jeden z głównych czynników determinujących ilość węgla przemieszczanego z liści oraz szybkość transportu [49, 114]. Przyjmuje się [49, 114], że zbyt wolna synteza sacharozy w stosunku do podaży produktów fotosyntezy może być przyczyną zmniejszenia się puli P_i. Prowadzi to do zahamowania transportu triozofosforanów z chloroplastu do cytosolu oraz, w konsekwencji, do akumulacji skrobi w tych organellach. Nagromadzenie się skrobi oraz triozofosforanów uznawane są za czynniki ograniczające fotosyntezę u roślin C₃ w warunkach podwyższonego stężenia CO₂ [27, 96, 97]. Wydaje się więc, że uzasadniony jest pogląd, iż wykorzystanie zwiększonej dostępności CO₂ może być ograniczone przez zbyt małą aktywność organów będących odbiorcami asymilatów [34, 127].

Podano [124], że w przeciwieństwie do *Lolium temulentum* (C₃), zwiększenie stężenia CO₂ nie powodowało u rośliny C₄ *Sorghum sudanese* akumulacji asymilatów w liściu. U *Echinochloa cruss-galli* (C₄) podwyższenie stężenia CO₂ do 675 μl/l powodowało zmniejszenie się intensywności eksportu asymilatów z liści [89, 90]. Wysokie stężenie CO₂ łagodziło u tego gatunku ujemny wpływ chłodnej nocy na fotosyntezę [89, 100]. Towarzyszył temu wzrost ilości węgla eksportowanego z liści [89, 90].

REAKCJA CAŁEJ ROŚLINY

Wzrost roślin w atmosferze wzbogaconej w CO₂ powoduje nie tylko zwiększenie się suchej masy, ale również zmiany anatomiczne. Obserwuje się wzrost liczby liści, ich powierzchni oraz masy [24, 105, 120]. Zwiększa się również średnica i masa łodyg [74, 115, 119]. Sugerowano [127], że zmiany w charakterystyce wzrostu roślin w warunkach podwyższonego stężenia CO₂ związane są z gromadzeniem się cukrów niestrukturalnych.

W niektórych badaniach [8, 127] stwierdzono zmniejszenie się stosunku korzeń/pęd. Ograniczenie alokacji suchej masy do korzeni może być wynikiem zahamowania transpiracji wskutek przymknięcia aparatów szparkowych. Zmniejszenie stosunku korzeń/pęd może wpłynąć ograniczająco na transport substancji pokarmowych z gleby do rośliny. Jak stwierdzono [103, 126], pozytywna reakcja roślin na podwyższenie stężenia CO₂ jest uwarunkowana wysokim poziomem nawożenia mineralnego. Wydaje się, że szczególne znaczenie ma nawożenie fosforowe [24, 25, 26] oraz azotowe [126, 127]. Postulowano [8], że zdolność do konkurowania o składniki mineralne gleby może mieć duże znaczenie dla adaptacji roślin C₃ i C₄ do atmosfery wzbogaconej w CO₂.

ŚRODOWISKO A REAKCJE ROŚLIN NA PODWYŻSZENIE STĘŻENIA CO₂

Reakcje roślin na podwyższenie stężenia CO₂ są wielorakie. Możliwe, że niespójność danych wynika ze zmienności gatunkowej. Możliwe również, że różnorodność reakcji roślin na wzrost stężenia CO₂ jest spowodowana modyfikującą rolą czynników środowiskowych, a więc i warunków eksperymentów oraz pomiarów. Szereg czynników może modyfikować reakcje roślin na zwiększenie stężenia CO₂ w atmosferze. Najważniejsze z nich to temperatura, stosunki wodne, światło i nawożenie mineralne.

TEMPERATURA

W rozważaniach dotyczących wpływu zmieniającego się klimatu na rośliny, efekt temperatury wydaje się być bardzo ważny. Dwukrotnemu wzrostowi stężenia CO₂ towarzyszyć ma bowiem podwyższenie się temperatury: średniej o 3–5°C, a w rejonie klimatu umiarkowanego nawet o 8–10°C [44, 84].

Kimball [58] powołując się na prace innych autorów [35, 40] uważa, że temperatura (w zakresie typowym dla danego gatunku) nie wpływa w sposób istotny na reakcję fotosyntezy na podwyższenie stężenia CO₂. Zmiana fotosyntezy związana z przedłużonym działaniem CO₂ w wysokim stężeniu jest jednak specyficzna dla gatunku i nie koreluje ze zwiększeniem produktywności w nowych warunkach.

Wzrost temperatury stymuluje fotooddychanie [54, 85, 86]. Mechanizm biochemiczny tego zjawiska nie jest jasny. Niektórzy autorzy [7, 15, 61] uważają, że wraz ze zwiększeniem się temperatury zmieniają się kinetyczne właściwości Rubisco w ten sposób, że stosunek reakcji karboksylacji do oksygenacji maleje. Inni badacze [65] stwierdzają natomiast, że stosunek ten nie jest zależny od temperatury, a stymulacja fotooddychania jest związana z towarzyszącym wzrostowi temperatury zmniejszeniem się rozpuszczalności CO₂ względem O₂ [60]. Skutkiem wzrostu temperatury jest stymulacja oddychania ciemniowego. Należy przy tym zaznaczyć, że rośliny poddane przedłużonemu działaniu CO₂ w podwyższonym stężeniu charakteryzują się wyższym niż u kontroli natężeniem oddychania ciemniowego, co może być związane z wysokim poziomem cukrów nagromadzonych w liściu w takich warunkach [34, 48]. Przedłużone działanie CO₂ w wysokim stężeniu CO₂ oraz podwyższona temperatura mogą więc stymulować oddychanie ciemniowe i zmniejszać przez to produktywność roślin w zmieniającym się klimacie.

STOSUNKI WODNE

W zmieniającym się klimacie ważną rolę mogą odegrać stosunki wodne [88]. Spodziewane jest stopnienie znacznych obszarów Ameryki Północnej, Europy i Azji [44]. Z drugiej strony, zwiększanie się powierzchni oceanów związane z topnieniem lodów, oraz przyspieszenie parowania wynikające ze wzrostu temperatury spowodują zapewne intensyfikację opadów w niektórych częściach globu. Wzrost stężenia CO₂ zmniejsza współczynnik transpiracji [8, 50, 52, 78]. Wiąże się to z faktem, że przy wyższym zewnętrznym ciśnieniu parcjalnym CO₂ aparaty szparkowe mogą być bardziej przymknięte. Wykazano ponadto, że niektóre rośliny poddane działaniu CO₂ w wysokim stężeniu są bardziej odporne na suszę [50, 78, 102]. Z drugiej strony, susza w warunkach silnego światła i podwyższonego stężenia CO₂ sprzyja powstawaniu sytuacji, w której nie obserwuje się stymulującego fotosyntezę działania CO₂ [97]. Występowanie opisanych warunków w przyszłym klimacie może być częste, nie można więc wykluczyć, że ograniczą one pozytywny efekt podwyższonego stężenia CO₂ na produktywność roślin.

NAWOŻENIE

Stwierdzono [103, 126], że przy niedoborze związków mineralnych reakcja roślin na podwyższone stężenie CO₂ jest nieznaczna. Szczególne znaczenie mają fosfor i azot, które warunkują zarówno silną stymulację fotosyntezy [24, 25], jak i przyspieszenie wzrostu roślin [26, 127] w atmosferze wzbogaconej w CO₂. Kimball [58] uważa, że korzyść z podniesienia się stężenia CO₂, jakie odniesie rolnictwo, będzie większa w krajach rozwiniętych niż w krajach nierozwiniętych.

ŚWIATŁO

Wysokie natężenie światła zwiększa efekt działania atmosfery wzbogaconej w CO₂ [41, 58]. Silne światło i wysokie stężenie CO₂ są jednak czynnikami, które silnie stymulując fotosyntezę, mogą powodować powstawanie sytuacji, gdy fotosynteza nie reaguje na zmiany stężenia

CO₂ [97]. Sprzyjają temu różne czynniki stresowe jak deficyt wody, niska temperatura bądź niedobór składników mineralnych.

Fotosynteza typu C₄ jest szczególnie dobrze przystosowana do warunków silnego światła [10]. Stwierdzono [104], że fotosynteza i przyrosty suchej masy 4 gatunków roślin C₄ w atmosferze wzbogaconej w CO₂ były stymulowane w warunkach silnego światła. Natomiast przy świetle słabym stymulacja była niewielka.

EWOLUCJA APARATU FOTOSYNTETYCZNEGO

Aparat fotosyntetyczny roślin powstał i rozwijał się w atmosferze z wysokim stężeniem CO₂ i niskim O₂ [14]. W takich warunkach właściwości oksygenacyjne Rubisco nie ujawniały się i nie mogły przejawiać negatywnej wartości selekcyjnej. Postępująca zmiana składu atmosfery spowodowała powstanie warunków sprzyjających reakcji oksygenacji prowadzącej do strat energetycznych. Funkcja oksygenacyjna Rubisco nie została jednak wyeliminowana na drodze ewolucji. Jak uważają niektórzy autorzy [3, 67, 129], reakcja oksygenacji może być nieodłącznym procesem przy wiązaniu węgla. Ewolucja pierwotnego metabolizmu węgla poszła natomiast w kierunku ograniczenia strat związanych z fotooddychaniem. Metabolit fotooddychania, glikolan, jest u glonów jednokomórkowych wydzielany do środowiska [80]. Natomiast u roślin wyższych szlak glikolanu sprzężony jest z cyklem przemian azotowych, wiązaniem NH₃ i biosyntezą aminokwasów [51, 101]. Wielu autorów [46, 82, 92, 108] uważa też, że fotooddychanie u roślin wyższych pełni ochronną rolę w stosunku do aparatu fotosyntetycznego w niekorzystnych warunkach środowiska.

ZNACZENIE PRZYSTOSOWAWCZE
MECHANIZMÓW KONCENTRACJI CO₂

Jednokomórkowe fototrofy i rośliny typu C₄ charakteryzują się funkcjonowaniem mechanizmu koncentrującego CO₂ w miejscu asymila-

cji, co ogranicza oksygenację i sprzyja karboksylacji RuBP. Znaczenie adaptacyjne mechanizmu koncentracji CO₂ u sinic i jednokomórkowych glonów nie jest jasne [109]. Stwierdzono jednak, że mutanty niezdolne do transportu i gromadzenia C₁ w komórce, rosły bardzo wolno przy atmosferycznym stężeniu CO₂ i normalnie przy wysokim (5%) stężeniu CO₂. Natomiast wzrost organizmów typu „dzikiego” był niezależny od składu atmosfery [110, 111, 112].

U roślin typu C₄ istnienie mechanizmu koncentracji CO₂ zapewnia wysokie ciśnienie parcjalne tego gazu w miejscu karboksylacji. W związku z tym, fotosynteza roślin C₄ jest wysycana przy niskich stężeniach CO₂ [83]. Sprawia to, że aparaty szparkowe u tych roślin mogą być bardziej przymknięte, co ogranicza straty wody. Wyraża się to niskim współczynnikiem transpiracji u roślin C₄ w porównaniu do roślin C₃ [16]. Wydajność kwantowa roślin typu C₄ nie jest zależna od temperatury w zakresie 15–35°C, natomiast w przypadku roślin typu C₃ wraz ze wzrostem temperatury obserwuje się stymulację fotooddychania [54, 85, 86] i zmniejszenie wydajności kwantowej fotosyntezy [9, 32, 60]. Niezależność wydajności kwantowej od temperatury i stężenia CO₂ jest zapewne przyczyną, że rośliny typu C₄ mają przewagę adaptacyjną w środowisku silnie naświetlonym, gorącym i suchym [9, 10, 83, 129]. Sugerowano również [16], że rośliny C₄ wyróżniają się bardziej ekonomiczną gospodarką azotową. Tłumaczy się to wydajniejszym wiązaniem węgla w fotosyntezie i związaną z tym możliwością ograniczenia syntezy RuBisco.

PRZYSTOSOWANIE ROŚLIN TYPU C₃ I C₄ DO WSPÓŁCZESNEGO KLIMATU

Szerokie rozprzestrzenienie się roślin typu C₃ na Ziemi wskazuje, że fotooddychanie w obecnym klimacie nie jest czynnikiem negatywnym selekcyjnie [80]. Jak się jednak wydaje, zasięg roślin C₄ rozszerza się na obszary klimatu umiarkowanego. Przykładem tego może być występowanie w Europie północnej i środkowej

gatunków C₄ z rodzajów *Spartina*, *Digitaria*, *Panicum*, *Atriplex*, *Asteraceae*, a nawet *Euphorbiaceae*. Wiele z nich jest szeroko rozpowszechnionymi chwastami roślin uprawnych. Ponadto przebiega wciąż ewolucja metabolizmu typu C₃ w kierunku C₄. Ogniwem pośrednim są prawdopodobnie rośliny typu pośredniego, C₃–C₄ [75]. U tych roślin jest zredukowane fotooddychanie, ale nie został w pełni wykształcony zestaw cech metabolicznych i anatomicznych roślin typu C₄ [31]. Przypuszcza się, że ewolucja roślin typu C₃ w kierunku C₄ przebiega niezależnie w wielu grupach taksonomicznych. Rodziny, w których występują zazwyczaj zarówno gatunki C₃, jak i C₄, należą do wysoko zorganizowanych okrytonasiennych: *Asterales*, *Caryophyllales*, *Poales*, *Cyperales*. Nie wykryto natomiast charakterystyki typu C₄ u prymitywnych okrytozależnych [31].

MOŻLIWE EFEKTY ZMIAN KLIMATYCZNYCH NA PRZYSTOSOWANIE ROŚLIN DO ŚRODOWISKA

Spodziewany pozytywny efekt podwyższenia stężenia CO₂ może być zmodyfikowany bądź nawet zniesiony przez oddziaływanie innych czynników środowiska. Podwyższona temperatura może stymulować procesy dyssypacyjne. Silne wiatry spodziewane w związku ze zmianami klimatycznymi mogą wysuszać rośliny, a ponadto mogą powodować ich wyleganie. Możliwe jest występowanie nienaturalnych dotąd warunków zewnętrznych. Wysokie stężenie CO₂ i silne światło w połączeniu z warunkami stresowymi jak susza czy niska temperatura mogą silnie ograniczać wykorzystanie CO₂. Nie można więc spodziewać się wyłącznie pozytywnych efektów podwyższenia stężenia CO₂ dla roślin.

W przypadku roślin C₃ może się ujawnić negatywny efekt podwyższenia stężenia CO₂ – zahamowanie fotooddychania pełniącego ochronną rolę w stosunku do aparatu fotosyntetycznego w niekorzystnych warunkach środowiska. Z drugiej strony, w wielu rejonach globu mogą po-

wstać warunki sprzyjające rozwojowi roślin C₄. Spodziewane jest bowiem stopowienie znacznych obszarów Azji, Europy i Ameryki Północnej.

Wyniki prac, w których badano konkurencję między roślinami C₃ i C₄ w atmosferze wzbogaconej w CO₂ są niejednoznaczne. Niektórzy autorzy [41] donoszą, że rośliny C₃ są bardziej konkurencyjne w takich warunkach niż C₄, natomiast inni [8] uzyskali wyniki przeciwne. W badaniach tych nie uwzględniono jednak modyfikującego wpływu innych czynników, co może mieć poważne znaczenie. Stwierdzono na przykład, że fotosynteza i przyrosty suchej masy 4 gatunków roślin C₄ w atmosferze wzbogaconej w CO₂ były silnie stymulowane w warunkach silnego światła. Natomiast przy świetle słabym stymulacja była niewielka [104].

Przewidywanie możliwych reakcji roślin w nowym klimacie wymaga określenia, jakie czynniki środowiska i w jakim stopniu ulegną zmianie. Wśród badaczy zajmujących się prognozowaniem przyszłego klimatu nie ma jednak zgody. Niektórzy [116] uważają, że wzrost stężenia CO₂ może być ograniczany przez różnorodne czynniki, jak pochłanianie CO₂ przez oceany, bądź wiązanie tego gazu przez lądowe ekosystemy. Inni autorzy [62] wskazują, że efekt szklarniowy może być wzmocniony przez inne gazy, jak: CH₄, CO, N₂O i chlorofluorowęglany. Nie jest więc pewne, w jakim stopniu wzrośnie stężenie CO₂ oraz temperatura. Trudno też określić, jakim zmianom ulegną stosunki wodne. Na przykład w zależności od przyjętego modelu, w Stanach Zjednoczonych można się spodziewać zwiększenia opadów, bądź ich zmniejszenia [1]. W obu przypadkach spodziewana jest jednak zmiana zasięgu różnych gatunków uprawnych – kukurydzy, pszenicy i soi.

Mimo, że trudno określić dokładny scenariusz zmian klimatycznych, należy zwrócić uwagę na ich gwałtowność. Spodziewany wzrost temperatury o około 5°C ma nastąpić w ciągu około 75 lat, a więc w okresie nieporównywalnie krótszym w stosunku do ewolucji. Można więc obawiać się, że niektóre gatunki roślin nie będą w stanie przy-

stosować się do nowych warunków w charakterystycznym dla nich środowisku, co doprowadzi nawet do ich wymierania.

ROŚLINY JAKO CZYNNIK OGRANICZAJĄCY ZWIĘKSZANIE SIĘ STĘŻENIA CO₂ W ATMOSFERZE

Zmniejszanie się powierzchni lasów jest jednym z czynników sprzyjających wzrostowi stężenia CO₂ w atmosferze. Z tego względu, jednym z przedsięwzięć dla ograniczenia efektu szklarniowego jest zahamowanie dalszego wycinania lasów oraz zalesianie. Jak podawano [52], dla związania CO₂ w ilości równoważnej obecnej jego produkcji z paliw kopalnych potrzebny jest obszar lasu równy dwukrotnej powierzchni Europy. Ze względu na proces starzenia się, las na tym obszarze powinien być wymieniany co 80 lat. Dla zapobieżenia dekompozycji materii organicznej i wydzielania się CO₂ drewno powinno być składowane w nieczynnych kopalniach [43] bądź na dnie oceanów [52]. Powyższe uwagi dobrze ilustrują skalę problemu. Realność tego przedsięwzięcia mogłaby być zwiększona poprzez wyselekcjonowanie organizmów roślinnych zdolnych do bardziej wydajnego wiązania CO₂ z atmosfery.

OTRZYMYWANIE ORGANIZMÓW Z BARDZIEJ WYDAJNĄ RUBISCO

Opisano wiele mutantów o zmienionych własnościach Rubisco [106]. Somerville i wsp. [107] otrzymali mutantą *Arabidopsis thaliana*, który wymagał wysokiego stężenia CO₂ dla wzrostu. W warunkach normalnych mutant wyróżniał się małym natężeniem fotosyntezy i nie normalnie dużą pulą RuBP. Rubisco tego mutantu, choć występująca w normalnej ilości, nie była aktywowana *in vivo*, przy normalnym stężeniu CO₂.

Wyizolowano również mutantą *Chlamydomonas reinhardtii* [113] charakteryzującego się zmienioną dużą podjednostką Rubisco. Enzym był nieaktywny. Niektóre z uzyskanych rewertantów były natomiast zdolne do wzrostu autotroficznego, ale nie udało się zmienić szybkości

karboksylacji względem oksigenacji i własności kinetyczne Rubisco rewertantów były takie same jak w organizmie typu „dzikiego” [4].

Dla zrozumienia mechanizmu działania genów kodujących Rubisco zastosowano ostatnio technikę rekombinacji DNA. Geny pochodzące z różnych organizmów takich jak *Rhodospirillum rubrum*, *Anabaena variabilis* i *Zea mays* były wprowadzone do *Escherichia coli* [106]. Ekspresja genów prokariotycznych powodowała akumulację w pełni funkcjonalnego holoenzymu. Uzyskano też [42] u *E. coli* ekspresję genu z *Z. mays* kodującego polipeptyd dużej podjednostki Rubisco. Produkt był jednak nieaktywny katalitycznie. Geny kodujące polipeptyd małej podjednostki są zlokalizowane w jądrze, natomiast dużej w chloroplastcie. Istotny jest więc mechanizm koordynujący syntezę obu tych genów. Na uwagę zasługuje więc sugestia, że synteza jednej podjednostki wpływa na syntezę drugiej [53].

Andrews i Lorimer [4] podali, że zwiększenie s_{rel} Rubisco można osiągnąć drogą mutagenyzy *in vitro*. W tym celu wyizolowane geny Rubisco należy poddać intensywnej mutagenyzy *in vitro*. Produkt powinien być wprowadzony do genomu i poddany selekcji w takich warunkach CO₂/O₂, aby wzrost mutantów był możliwy tylko w przypadku, gdyby s_{rel} Rubisco był wyższy niż w typie „dzikim”. Obiekt odpowiedni dla przeprowadzenia tego rodzaju próby powinien być aerobowym fototrofem z genetycznie uwarunkowanym brakiem mechanizmu koncentracji CO₂, zdolnym do wzrostu heterotroficznego w czasie manipulacji genetycznych.

Wydaje się niepodobnym, aby pojedyncza mutacja mogła zwiększyć wydajność karboksylacji Rubisco. Taka zmiana, o pozytywnej wartości selekcyjnej, powinna była pojawić się w czasie milionów lat ewolucji aparatu fotosyntetycznego. Obserwowane różnice w s_{rel} między sinicami, glonami jednokomórkowymi, roślinami C₃ oraz C₄ nie są zapewne wynikiem zróżnicowania ewolucyjnego enzymu. Mogą być one związane z występowaniem u niektórych organizmów mechanizmu koncentrującego CO₂ w

miejscu karboksylacji, co ogranicza presję selekcyjną skierowaną na s_{rel} Rubisco [4, 80].

OGRANICZENIE FOTOODDYCHANIA

U *Arabidopsis thaliana* opisano [106] wiele mutacji związanych z metabolizmem fotooddychowym, a głównie z biosyntezą aminokwasów. W normalnych warunkach u mutantów takich obserwowano zahamowanie fotosyntezy oraz postępującą chlorozę. Natomiast w warunkach niesprzyjających fotooddychaniu (niskie stężenie tlenu, wysokie stężenie CO₂), wzrost mutantów nie różnił się w porównaniu do roślin typu „dzikiego”. Jak się wydaje, hamowanie fotosyntezy oraz niezdolność mutantów do życia przy normalnym składzie atmosfery jest związana z nagromadzeniem się produktów fotooddychowych.

U jęczmienia znaleziono mutantów charakteryzujących się brakiem aktywności katalazy [56]. Mutant ten ginął w warunkach sprzyjających fotooddychaniu (wysoka temperatura, wysokie stężenie O₂), natomiast przy wysokim stężeniu CO₂ jego wzrost był normalny. W warunkach sprzyjających fotooddychaniu nadmiar tworzonego H₂O₂ może wchodzić w reakcję z ketokwasami czego produktem jest CO₂. Wysoka aktywność katalazy może temu zapobiegać. Potwierdza to znalezienie u tytoniu mutantów wyróżniających się wysoką aktywnością katalazy [132, 133, 134]. Fotosynteza tych mutantów nie była wrażliwa na działanie tlenu, a w warunkach normalnych była wyższa niż u roślin typu „dzikiego”.

WPROWADZENIE MECHANIZMU KONCENTRACJI CO₂ DO ROŚLIN C₃

W obrębie niektórych rodzajów występują gatunki o różnym typie metabolizmu fotosyntetycznego: C₃, C₄, a niekiedy również C₃-C₄. Wykorzystano to do badania mechanizmu dziedziczenia się cech decydujących o przynależności gatunku do różnych typów fotosyntezy [31].

Po skrzyżowaniu gatunku *Atriplex rosea* (C₄) i *A. triangularis* (C₃), w F₁ otrzymano mieszańce typu pośredniego pod względem szeregu

cech anatomicznych (budowa liścia) i biochemicznych (aktywność niektórych enzymów). Natomiast w mieszańcach tych nie stwierdzono w pełni zintegrowanego metabolizmu C₄. Badania mieszańców wzajemnych uzyskanych z krzyżówek *A. rosea* i *A. triangulis* i następnie poddanych samozapyleniu wskazują, że funkcjonowanie mechanizmu typu C₄ jest w tym rodzaju uwarunkowane wieloma genami zarówno jądrowymi, jak i chloroplastowymi.

W badaniach nad rodzajem *Flaveria* stwierdzono, że hybrydacja umożliwia przeniesienie cech typu C₄ do gatunków o pośrednim typie fotosyntezy C₃–C₄. Nie powiodło się natomiast wprowadzenie tego typu fotosyntezy do roślin C₃ [17, 20].

Przeniesienie charakterystyki C₄ do C₃ jest zadaniem bardzo trudnym, tym bardziej, że potomstwo krzyżówek między gatunkami o różnym typie fotosyntetycznego metabolizmu węgla jest często bezpłodne z powodu zaburzeń w podziałach komórkowych [31].

Mechanizm koncentracji CO₂, jako węgla w postaci nieorganicznej funkcjonuje tylko u jednokomórkowych fototrofów. Wydaje się, że zastosowanie nowoczesnych technik inżynierii genetycznej mogłoby umożliwić wprowadzenie tego mechanizmu do roślin wyższych. Należałoby wbudować w błonę chloroplastu przENOŚNIK C_i, ponadto konieczna byłaby zmiana struktury błony chloroplastu tak, aby uniemożliwić ucieczkę CO₂ na zewnątrz. Możliwe, że nieodzowne byłoby wprowadzenie specyficznej anhidrazy węglanowej. Można przypuścić, że prostsze byłoby wprowadzenie do komórki rośliny wyższej całego chloroplastu glonu jednokomórkowego dysponującego pełnym mechanizmem koncentracji CO₂.

SELEKCJA GENOTYPÓW ZDOLNYCH DO WYKORZYSTANIA CO₂ W WYSOKIM STĘŻENIU

Reakcje roślin na podwyższenie stężenia CO₂ nie są w pełni poznane. Wydaje się jednak, że wykorzystanie zwiększonej dostępności CO₂ nie jest maksymalne, a powodem tego jest brak

stymulacji procesów niefotosyntetycznych przez CO₂ w wysokim stężeniu.

Mechanizm zahamowania fotosyntezy u roślin C₃ w reakcji na przedłużone działanie CO₂ w podwyższonym stężeniu nie jest wyjaśniony. Jedni autorzy uważają, że przyczyną tego jest nagromadzenie się skrobi powodujące zwrotne hamowanie fotosyntezy oraz uszkodzenie chloroplastów. Inni natomiast upatrują przyczynę w niezdolności roślin do wykorzystania zwiększonej puli triozofosforanów i w spowodowanym tym deficycie P_i. Postulowane jest też zmniejszenie się ilości Rubisco jako efekt zahamowania syntezy białka, co może być wywołane wysokim poziomem węglowodanów w liściu. Wspólnym mianownikiem tych wszystkich stanowisk jest niezdolność roślin C₃ do sprawnego odprowadzania zwiększonej ilości produktów fotosyntezy. Nie jest jasne, czy brak akumulacji asymilatów w liściach roślin C₄ w atmosferze wzbogaconej w CO₂ jest związany z niewielkim jedynie przyspieszeniem fotosyntezy w takich warunkach, czy przejawem sprawniejszego transportu asymilatów. Rośliny typu C₄ charakteryzują się intensywnym przemieszczaniem substancji organicznych [118].

Można przypuszczać, że zintensyfikowanie włączania węgla przez rośliny może być związane z wyselekcjonowaniem i wykorzystaniem genotypów zdolnych do pełnej adaptacji do warunków atmosfery wzbogaconej w CO₂. O takiej adaptacji może świadczyć zmniejszenie ilości Rubisco połączone ze zwiększeniem się stopnia jej aktywacji, zdolność do przemieszczenia z liści zwiększonej ilości produktów fotosyntezy oraz stymulacja aktywności organów będących odbiorcami asymilatów. Dokładne kryteria oceny zdolności adaptacji roślin do wysokiego stężenia CO₂ muszą być dopiero określone. Selekcja genotypów powinna objąć możliwie szeroki zakres gatunków z uwzględnieniem roślin C₃, C₄ oraz C₃–C₄. Reakcja roślin C₄ na podwyższenie stężenia CO₂ jest mało poznana. Brak jest danych odnośnie roślin typu CAM i C₃–C₄.

ZAKOŃCZENIE

Uważa się, że do końca tego wieku wzrost temperatury związany z efektem szklarniowym przekroczy próg fluktuacji. Przypuszcza się, że wzrost stężenia CO₂ w atmosferze może zwiększyć produktywność roślin typu C₃. Wyniki badań laboratoryjnych wskazują jednak, że dłuższy wzrost roślin typu C₃ przy podwyższonym stężeniu CO₂ może działać ograniczająco na fotosyntezę. Przyczyny tego nie są jasne.

Wzrost temperatury i stopowienie dużych obszarów łądów może faworyzować rośliny typu C₄. Jest ich jednak zdecydowanie mniej niż roślin C₃, a gwałtowność zmian klimatycznych nieporównywalnie przekroczy szybkość ewolucji. Zdolność przystosowawcza gatunku nie wynika jedynie z typu metabolizmu fotosyntetycznego. Również inne cechy anatomiczne i fizjologiczne decydują, że populacje przystosowują się do konkretnego typu siedliska. Szybka zmiana warunków klimatycznych może doprowadzić do poważnych zakłóceń w ekosystemach i do ginienia wielu gatunków.

Ograniczenie wzrostu stężenia CO₂ w atmosferze przez zwiększenie arealu lasów nie wydaje się na razie realne. Nie powiodły się również próby zwiększenia wydajności wiązania CO₂ przez rośliny. Postęp w tej dziedzinie jest zapewne możliwy przy pomocy nowoczesnych metod biologii molekularnej. Jest do tego konieczne rozwinięcie technik inżynierii genetycznej umożliwiających ingerencję w aparat fotosyntetyczny roślin. Do tego czasu należy zrozumieć, jakie czynniki ograniczają zdolność roślin C₃ do wykorzystania zwiększonej ilości CO₂. Pozwoli to być może na znalezienie genotypów lepiej przystosowujących się do nowych warunków niedalekiej przyszłości.

PODZIĘKOWANIA

Dziękujemy Prof. dr hab. Konstancji Raczyńskiej-Bojanowskiej i Prof. dr hab. Jerzemu Poskucie za krytyczne uwagi dotyczące pracy.

LITERATURA

- [1] ADAMS R. M., ROSENZWEIG C., PEART R. M., RITCHIE J. T., MCCARL B. A., GLYER J. D., CURRY R. B., JONES J. W., BOOTE K. J., ALLEN L. H. 1990. Global climate change and US agriculture. *Nature* **345**: 219–224.
- [2] ALLEN S. G., IDSO S. B., KIMBALL B. A. 1990. Interactive effects of CO₂ and environment on net photosynthesis of water-lily. *Agric. Ecosys. Env.* **30**: 81–88.
- [3] ANDREWS T. J., LORIMER G. H. 1978. Photorespiration – still unavoidable? *FEBS Lett.* **90**: 1–9.
- [4] ANDREWS T. J., LORIMER G. H. 1987. Rubisco: structure, mechanisms, and prospects for improvement. W: M. D. HATCH, N. K. BOARDMAN (red.), *The biochemistry of plants. A comprehensive treatise*, vol. 10. Academic Press, London, ss. 132–219
- [5] AZCON-BIETO J., OSMOND C. B. 1983. Relationship between photosynthesis and respiration. The effect of carbohydrate status on the rate of CO₂ production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves. *Plant Physiol.* **71**: 574–581.
- [6] BADGER M. R. 1987. The CO₂-concentrating mechanism in aquatic phototrophs. W: M. D. HATCH, N. K. BOARDMAN (red.), *The biochemistry of plants. A comprehensive treatise*, vol. 10. Academic Press, London, ss. 132–219.
- [7] BADGER M. R., ANDREWS T. J. 1974. Effects of CO₂, O₂ and temperature on a high-affinity form of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase from spinach. *Biochim. Biophys. Res. Commun.* **60**: 204–210.
- [8] BAZZAZ F. A., GARBUIT K., REEKIE E. G., WILLIAMS W. E. 1989. Using growth analysis to interpret competition between a C₃ and a C₄ annual under ambient and elevated CO₂. *Oecologia*, **79**: 223–235.
- [9] BERRY J., BJÖRKMAN O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **31**: 491–543.
- [10] BJÖRKMAN O. 1981. Ecological adaptation of the photosynthetic apparatus. W: G. AKOYUNOGLU (red.), *Photosynthesis VI. Photosynthesis and Productivity, Photosynthesis and Environment*, Balaban Int. Sci. Services, Philadelphia, ss. 191–202.
- [11] BLOOM A. J., CHAPIN F. S., MOONEY H. A. 1985. Resource limitation in plants an economic analogy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 363–392.
- [12] BRAVDO P. A., CANVIN D. T. 1979. Effect of carbon dioxide on photorespiration. *Plant Physiol.* **63**: 399–401.
- [13] BREEN P. J., HESKETH J. D. PETERS, D. B. 1986. Field measurements of leaf photosynthesis of C₃ and C₄ species under high irradiances and enriched CO₂. *Photosynthetica* **20**: 281–285.
- [14] BRODA E. 1975. The evolution of the bioenergetic processes. Pergamon Press. Oxford.
- [15] BROOKS A., FARQUHAR G. D. 1985. Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bispho-

- sphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta* **165**: 397–406.
- [16] BROWN R. H. 1978. A difference in N use efficiency in C₃ and C₄ plants and its implications in adaptation and evolution. *Crop Sci.* **18**: 93–98.
- [17] BROWN R. H., BASSETT C. L., CAMERON R. G., EVANS, P. T., BOUTON J. H., BLACK C. C., STERNBERG L. O'R., DeNIRO M. J. 1986. Photosynthesis of F1 hybrids between C₄ and C₃-C₄ species of *Flaveria*. *Plant Physiol.* **82**: 211–217.
- [18] BYRD G. T., BROWN R. H. 1990. Environmental effects on photorespiration of C₃-C₄ species. I. Influence of CO₂ and O₂ during growth on photorespiratory characteristics and leaf anatomy. *Plant Physiol.* **90**: 1022–1028.
- [19] CAEMMERER S. von, FARQUHAR G. D. 1984. Effects of partial defoliation, changes of irradiance during growth, short-term water stress and growth at enhanced p(CO₂) on the photosynthetic capacity of leaves of *Phaseolus vulgaris* L. *Planta* **160**: 320–329.
- [20] CAMERON R. G., BASSETT C. L., BOUTON J. H., BROWN R. H. 1989. Transfer of C₄ photosynthetic characters through hybridization of *Flaveria* species. *Plant Physiol.* **90**: 1538–1545.
- [21] CAMPBELL W. J., ALLEN L. H., BOWES G. 1988. Effects of CO₂ concentrations on Rubisco activity, amount, and photosynthesis in Soybean leaves. *Plant Physiol.* **88**: 1310–1316.
- [22] CANVIN D. T. 1979. Photorespiration: comparison between C₃ and C₄ plants. W: M. GIBBS, E. LATZKO (red.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, vol. 6. New Series. Springer-Verlag, Heidelberg, ss. 368–396.
- [23] COGGESHALL B. M., HODGES H. F. 1980. Effect of carbohydrate concentration on the respiration rate of soybean. *Crop Sci.* **20**: 86–90.
- [24] CONROY J. P., BARLOW E. W. R., BEVEGE D. I. 1986. Response of *Pinus radiata* seedlings to carbon dioxide enrichment at different levels of water and phosphorus: growth, morphology and anatomy. *Ann. Bot.* **57**: 165–177.
- [25] CONROY J. P., SMILLIE R. M., KUPPERS M., BEVEGE D. I., BARLOW E. S. 1986. Chlorophyll a fluorescence and photosynthetic growth responses of *Pinus radiata* to P deficiency, drought stress and high CO₂. *Plant Physiol.* **81**: 423–429.
- [26] CONROY J. P., MILHAM P. J., REED M. L., BARLOW E. W. 1990. Increases in phosphorus requirements for CO₂-enriched pine species. *Plant Physiol.* **92**: 977–982.
- [27] DELUCIA E. H., SASEK T. W., STRAIN B. R. 1985. Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthesis Research* **7**: 175–184.
- [28] DIETZ K.-J., HEBER U. 1984. Rate-limiting factors in leaf photosynthesis I. Carbon fluxes in the Calvin cycle. *Biochim. Biophys. Acta* **767**: 432–433.
- [29] DIETZ K.-J., NEIMANIS S., HEBER U. 1984. Rate limiting factors in leaf photosynthesis. II. Electron transport. *Biochim. Biophys. Acta* **767**: 444–450.
- [30] EAMUS D., JARVIS P. G. 1989. The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Adv. Ecol. Res.* **19**: 1–55.
- [31] EDWARDS G. E., KU S. B. 1987. Biochemistry of C₃-C₄ intermediates. W: M. D. HATCH, N. K. BOARDMAN (red.), *The biochemistry of plants. A comprehensive treatise*, vol. 10. Academic Press, ss. 276–327.
- [32] EHLERINGER J., BJÖRKMAN O. 1977. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. *Plant Physiol.* **59**: 86–90.
- [33] EHLERINGER J., PEARCY R. W. 1983. Variation in quantum yield for CO₂ uptake among C₃ and C₄ plants. *Plant Physiol.* **73**: 555–559.
- [34] EHRET D. L., JOLLIFFE P. A. 1985. Photosynthetic carbon dioxide exchange of bean plants grown at elevated carbon dioxide concentrations. *Can. J. Bot.* **63**: 2026–2030.
- [35] ENOCH H. Z., HURD R. G. 1977. Effect of light intensity, carbon dioxide concentration, and leaf temperature on gas exchange of spray carnation plants. *J. Exp. Bot.* **28**: 84–95.
- [36] FARQUHAR G. D., VON CAEMMERER S. 1981. Electron transport limitations on the CO₂ assimilation rate of leaves: A model and some observations in *Phaseolus vulgaris* L. W: G. AKOYUNOGLU (red.), *Photosynthesis IV. Regulation of carbon metabolism*, Balaban Int. Sci. Serv. Philadelphia, ss. 163–175.
- [37] FIELD C., MOONEY H. A. 1986. The photosynthesis-nitrogen in wild plants. W: T. A. GIVINSH (red.), *On the economy of plant form and function*, Cambridge University Press, London, ss. 25–55.
- [38] FOCK H., KLUG K., CANVIN D. T. 1979. Effect of carbon dioxide and temperature on photosynthetic CO₂ uptake and photorespiratory CO₂ evolution in sunflower leaves. *Planta* **145**: 219–223.
- [39] FURBANK R. T., FOYER C. H. 1988. C₄ plants as valuable model experimental systems for the study of photosynthesis. *New Phytol.* **109**: 265–277.
- [40] GAASTRA P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* **59**: 1–68.
- [41] GATES D. M., STRAIN B. R., WEBER J. A. 1984. Ecophysiological effects of changing atmospheric CO₂ concentration. W: P. S. NOBEL, C. B. OSMOND, H. ZEIGLER (red.), *Encyclopedia of Plant Physiology New series*. Springer Verlag, Berlin, ss. 503–526.
- [42] GATENBY A. A. 1984. The properties of large subunit of maize ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase synthesized in *E. coli*. *Eur. J. Biochem.* **144**: 361–366.

- [43] GIFFORD R. M. 1988. Interactions with vegetation. W: G. I. PEARMAN (red.), *Greenhouse. Planning for climate change*, CSIRO, Australia, ss. 83–89.
- [44] HANSEN J., JOHNSON D., LACIS A., LEBEDEFF S., LEE P., RIND D., RUSSELL G. 1981. Climate impact of increasing atmospheric carbon dioxide. *Science* **213**: 957–966.
- [45] HICKLENTON P. R., JOLLIFFE P. A. 1980. Carbon dioxide and flowering in *Pharbitis nil* Choisy. *Plant Physiol.* **66**: 13–17.
- [46] HEBER U., KRAUSE G. H. 1980. What is the physiological role of photorespiration? *TIBS* 32–34.
- [47] HOLLINGER D. Y. 1987. Gas exchange and dry matter allocation responses to elevation of atmospheric CO₂ concentration in seedlings of three tree species. *Tree Physiol.* **3**: 193–202.
- [48] HRUBEC T. C., ROBINSON J. M., DONALDSON R. P. 1985. Effects of CO₂ enrichment and carbohydrate content on the dark respiration of soybeans. *Plant Physiol.* **79**: 684–689.
- [49] HUBER S. C. 1983. Role of sucrose–phosphate synthase in partitioning of carbon in leaves. *Plant Physiol.* **71**: 818–821.
- [50] HUBER S. C., ROGERS H. H., MOWRY F. L. 1984. Effects of water stress on photosynthesis and carbon partitioning in soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) plants grown in the field at different CO₂ levels. *Plant Physiol.* **76**: 244–249.
- [51] HUSIC D. W., HUSIC H. D., TOLBERT N. E. 1987. The oxidative photosynthetic carbon cycle or C₂ cycle. *CRC Critical Rev. in Plant Sci.* **5**: 45–100.
- [52] JARVIS P. G. 1989. Atmospheric carbon dioxide and forests. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **324**: 369–392.
- [53] JELLINGS A. J., LEESE B. M., LEECH R. M. 1983. Location of chromosomal control of ribulose biphosphate carboxylase amounts in wheat. *Mol. Gen. Genet.* **192**: 272–274.
- [54] JOLLIFFE P. A., TREGUNA E. B. 1968. Effect of temperature, CO₂ concentration, and light intensity on oxygen inhibition of photosynthesis in wheat leaves. *Plant Physiol.* **43**: 902–906.
- [55] KAPLAN A., BERRY J. A. 1981. Glycolate excretion and the oxygen to carbon dioxide net exchange ratio during photosynthesis in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol.* **67**: 229–232.
- [56] KENDALL A. C., KEYS A. J., TURNER J. C., LEA P. J., MIFLIN B. J. 1983. The isolation and characterization of a catalase-deficient mutant of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Planta* **159**: 505–511.
- [57] KHAVARI-NEJAD R. A. 1987. Effects of CO₂ enrichment preconditioning on chlorophylls contents and photosynthetic CO₂ exchange in tomato leaves. W: J. BIGGENS *Progress in Photosynthesis Research*, Martinus Nijhoff Publishers. Dordrecht, ss. 419–421.
- [58] KIMBALL B. A. 1983. Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agron. J.* **75**: 779–789.
- [59] KOBZA J., EDWARDS G. E. 1987. Influences of leaf temperature on photosynthetic carbon metabolism in wheat. *Plant Physiol.* **83**: 69–74.
- [60] KU S.-B., EDWARDS G. E. 1978. Oxygen inhibition of photosynthesis. III. Temperature dependence of quantum yield and its relation to O₂/CO₂ solubility ratio. *Planta* **140**: 1–6.
- [61] LAING W. A., OGREN W. L., HAGEMAN R. H. 1974. Regulation of soybean net photosynthetic CO₂ fixation by the interaction of CO₂, O₂ and ribulose – 1,5–diphosphate carboxylase. *Plant Physiol.* **54**: 678–685.
- [62] LASHOF D. A., AHUJA D. R. 1990. Relative contributions of greenhouse gas emissions to global warming. *Nature* **344**: 529–531.
- [63] LAWLOR D. W. 1980. Photorespiration and its control: Is there a role for plant growth regulators? W: *Joint DPGRG and BPGRG Symposium „Aspects and Prospects of Plant Growth Regulators”*, ss. 111–121.
- [64] LARIGAUDERIE A., ROY J., BERGER A. 1986. Long term effects of high CO₂ concentration on photosynthesis of water hyacinth (*Eichhorna crassipes* (Mart.) Solms). *J. Exp. Bot.* **37**: 1303–1312.
- [65] LEHNHERR B., MÄCHLER F., NOSBERGER J. 1985. Influence of temperature on the ratio of ribulose biphosphate carboxylase to oxygenase activities and on ratio of photosynthesis to photorespiration of leaves. *J. Exp. Bot.* **36**: 1117–1125.
- [66] LORIMER G. H. 1981. The carboxylation and oxygenation of ribulose–1,5–biphosphate: The primary events in photosynthesis and photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **32**: 349–380.
- [67] LORIMER G. H., ANDREWS T. J. 1973. Plant photorespiration – an inevitable consequence of the existence of atmospheric oxygen. *Nature* **248**: 359–360.
- [68] LUDWIG L. J., CANVIN D. T. 1971. The rate of photorespiration during photosynthesis and the relationship of the substrate of light respiration the products of photosynthesis in sunflower. *Plant Physiol.* **48**: 712–719.
- [69] MÄCHLER F., NÖSBERGER J. 1980. Regulation of ribulose biphosphate carboxylase activity in intact wheat leaves by light, CO₂, and temperature. *J. Exp. Bot.* **31**: 1485–1491.
- [70] MCVETTY P. B. E., CANVIN D. T. 1981. Inhibition of photosynthesis by low oxygen concentrations. *Can. J. Bot.* **59**: 721–725.
- [71] MIZORKO H. M., LORIMER G. H. 1983. Ribulose–1,5–biphosphate carboxylase–oxygenase. *Ann. Rev. Biochem.* **52**: 721–725.
- [72] MORISON J. I. L., GIFFORD R. M. 1983. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. A comparison of two C₃ and C₄ grass species. *Plant Physiol.* **71**: 789–796.
- [73] MORTENSEN L. M. 1983. Growth response of some greenhouse plants to environment. VIII. Effect of CO₂ on photosynthesis and growth of Norway spruce. *Meldinger fra Norges Landbrukshøgskole* **62**: 1–13.

- [74] MORTENSEN L. M., SANDVIK M. 1987. Effects of CO₂ enrichment at varying photon flux density on the growth of *Picea abies* (L.) Karst. seedlings. *Scan. J. Forest Res.* **2**: 325–334.
- [75] MONSON R. K., MOORE B. D. 1989. On the significance of C₃–C₄ intermediate photosynthesis to the evolution of C₄ photosynthesis. *Plant, Cell Env.* **12**: 689–699.
- [76] MOSER L. E., VOLENEC J. J., NELSON C. J. 1982. Respiration, carbohydrate content and leaf growth of tall fescue. *Crop Sci.* **22**: 781–786.
- [77] NAKAMURA Y., MIYACHI S. 1980. Effects of temperature and CO₂ concentration on photosynthetic CO₂ fixation by *Chlorella*. *Plant Cell Physiol.* **21**: 765–774.
- [78] NIJS I., IMPENS I., BEHAEGE T. 1989. Effects of long-term elevated atmospheric CO₂ concentration on *Lolium perenne* and *Trifolium repens* canopies in the course of a terminal drought stress period. *Can. J. Bot.* **67**: 2750–25.
- [79] OBERBAUER S. F., STRAIN B. R., FETCHER N. 1985. Effect of CO₂ enrichment on seedling physiology and growth of two tropical species. *Physiol. Plant.* **65**: 352–356.
- [80] OGREN W. L. 1984. Photorespiration: pathways, regulation, and modification. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **35**: 415–442.
- [81] OSMOND C. B. 1981. Photorespiration and photoinhibition. Some implications for the energetics of photosynthesis. *Bioch. Biophys. Acta* **639**: 77–98.
- [82] OSMOND C. B., BJORKMAN O. 1972. Simultaneous measurement of oxygen effects on net photosynthesis and glycolate metabolism in C₃ and C₄ species. *Carnegie Institution of Washington, Yearbook* **71**: 141–148.
- [83] PEARCY R. W., EHLERINGER J. 1984. Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants. *Plant, Cell Env.* **7**: 1–13.
- [84] PEARMAN G. I. 1988. Greenhouse gases: evidence for atmospheric changes and anthropogenic causes. W: G. I. PEARMAN (red.), *Greenhouse. Planning for climate change*, CSIRO, Australia, ss. 3–21.
- [85] PEISKER M., APEL P. 1977. Influence of oxygen on photosynthesis and photorespiration in leaves of *Triticum aestivum*. 3. Response of CO₂ gas exchange to oxygen at various temperatures. *Photosynthetica* **11**: 29–37.
- [86] PEISKER M., TYCHA I., APEL P. 1979. Variations in the effect of temperature on oxygen dependence of CO₂ exchange in wheat leaves. *Biochem. Physiol. Pflanzen.* **174**: 391–397.
- [87] PETERSON R. B. 1983. Estimation of photorespiration based on the initial rate of postillumination CO₂ release. I. A nonsteady state model for measurement of CO₂ exchange transients. *Plant Physiol.* **73**: 978–982.
- [88] PITTOCK A. B. 1988. Actual and anticipated changes in Australia climate. W: G. I. PEARMAN (red.), *Greenhouse. Planning for climate change*, CSIRO, Australia, ss. 35–51.
- [89] POTVIN C. 1985. Amelioration of chilling effects by CO₂ enrichment. *Physiol. Veg.* **23**: 345–352.
- [90] POTVIN C., STRAIN B. R., GOESCHL J. D. 1985. Low night temperature effect on photosynthetic translocation of two C₄ grasses. *Oecologia* **67**: 305–309.
- [91] POTVIN C., GOESCHL J. D., STRAIN B. R. 1984. Effects of temperature and CO₂ enrichment on carbon translocation of plants of the C₄ grass species *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. from cool and warm environments. *Plant Physiol.* **75**: 1054–1057.
- [92] POWLES S. B., CORNIC G., LOUASON G. 1984. Photoinhibition of in vivo photosynthesis induced by strong light in the absence of CO₂: an appraisal of the hypothesis that photorespiration protects against photoinhibition. *Physiol. Veg.* **22**: 437–446.
- [93] RINTAMAKI E., KEYS A. J., PARRY A. J. 1988. Comparison of the specific activity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase from some C₃ and C₄ plants. *Physiol. Plant.* **74**: 326–331.
- [94] SAGE R. F., SHARKEY T. D., SEEMAN J. R. 1988. The in-vivo response of the ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activation state and the pool sizes of photosynthetic metabolites to elevated CO₂ in *Phaseolus vulgaris* L. *Planta* **174**: 407–416.
- [95] SAGE R. F., SHARKEY T. D., SEEMAN J. R. 1989. Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiol.* **89**: 590–596.
- [96] SASEK T. W., DELUCIA E. H., STRAIN B. R. 1985. Reversibility of photosynthetic inhibition in cotton after long-term exposure to elevated CO₂ concentrations. *Plant Physiol.* **78**: 619–622.
- [97] SHARKEY T. D. 1985. O₂-insensitive photosynthesis in C₃ plants. Its occurrence and a possible explanation. *Plant Physiol.* **78**: 71–75.
- [98] SCHLESINGER W. K. 1984. Soil organic matter: A source of atmospheric CO₂. W: G. M. WOODWELL, JOHN WILLEY and sons (red.), *The role of terrestrial vegetation in the global carbon cycle: measurement by remote sensing* Chichester, SCOPE, ss. 111–127.
- [99] SCHNEIDER S. H. 1989. The changing climate. *Sci. Am.* **261**: 38–48.
- [100] SIMON J.-P., POTVIN C., STRAIN B. R. 1981. Effects of temperature and CO₂ enrichment on kinetic properties of phospho-enol-pyruvate carboxylase in two ecotypes of *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., a C₄ weed grass species. *Oecologia* **63**: 145–152.
- [101] SINGH P., KUMAR P. A., ABROL Y. P., NAIK M. S. 1985. Photorespiratory nitrogen cycle – a critical evaluation. *Physiol. Plant.* **66**: 169–176.
- [102] SIONIT N., HELLMERS H., STRAIN B. R. 1980. Growth and yield of wheat under CO₂ enrichment and water stress. *Crop Sci.* **20**: 687–690.
- [103] SIONIT N., MORTENSEN D. A., STRAIN B. R., HELLMERS H. 1981. Growth response of wheat to CO₂ enrich-

- ment and different levels of mineral nutrition. *Agron. J.* **73**: 1023–1027.
- [104] STONIT N., PATTERSON D. T. 1984. Responses of C₄ grasses to atmospheric CO₂ enrichment. I. Effect of irradiance. *Oecologia* **65**: 30–34.
- [105] STONIT N., STRAIN B. R., HELLMERS H., RIECHERS G., Jaeger C. H. 1985. Long-term atmospheric CO₂ enrichment affect the growth and development of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings. *Can. J. Forest Res.* **15**: 468–471.
- [106] SOMERVILLE C. R. 1986. Analysis of photosynthesis with mutants of higher plants and algae. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **37**: 467–507.
- [107] SOMERVILLE C. R., PORTIS A. R., OGREN W. L. 1982. A mutant of *Arabidopsis thaliana* which lacks activation of RuBP carboxylase *in vivo*. *Plant Physiol.* **70**: 381–387.
- [108] SOWINSKI P., ZAGDANSKA B. 1984. Photorespiration as a „safety valve” for the light phase of photosynthesis under unfavourable environmental conditions. *Bull. Pol. Acad. Sci.* **32**: 43–46.
- [109] SPALDING M. H. 1989. Photosynthesis and photorespiration in freshwater green algae. *Aquat. Bot.* **34**: 181–209.
- [110] SPALDING M. H., SPREITZER R. J., OGREN W. L. 1983. Carbonic anhydrase deficient mutant of *Chlamydomonas reinhardtii* requires elevated carbon dioxide concentration for photoautotrophic growth. *Plant Physiol.* **73**: 268–272.
- [111] SPALDING M. H., SPREITZER R. J., OGREN W. L. 1983. Reduced inorganic carbon transport in a CO₂-requiring mutant of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol.* **73**: 273–276.
- [112] SPALDING M. H., SPREITZER R. J., OGREN W. L. 1983. Genetic and physiological analysis of the CO₂-concentrating system of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Planta* **159**: 261–266.
- [113] SPREITZER R. J., METS L. J. 1980. Nonmendelian mutation affecting ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase structure and activity. *Nature* **285**: 114–5.
- [114] STITT M., QUICK W. P. 1989. Photosynthetic carbon partitioning: its regulation and possibilities for manipulation. *Physiol. Plant.* **77**: 633–641.
- [115] SURANO K. A., DALEY P. F., HOUPIS J. L. J. 1986. Growth and physiological responses of *Pinus ponderosa* Dougl. ex. P. Laws. to long-term elevated CO₂ concentrations. *Tree Physiology* **3**: 243–259.
- [116] TANS P. P., FUNG I. Y., TAKAHASHI T. 1990. Observational constraints on the global atmospheric CO₂ budget. *Science* **247**: 1431–1438.
- [117] THIELMAN J., TOLBERT N. E., GOYAL A., SENGER H. 1990. Two systems for concentrating CO₂ and bicarbonate during photosynthesis by *Scenedesmus*. *Plant Physiol.* **92**: 622–629.
- [118] THOMPSON R. G., FENSOM D. S., ANDERSON R. R., DROUIN R., LEIPER W. 1979. Translocation of ¹¹C from leaves of *Helianthus*, *Heracleum*, *Nymphoides*, *Ipomoea*, *Tropaeolum*, *Zea*, *Fraxinus*, *Ulmus*, *Picea*, and *Pinus*: comparative shapes and some fine structure profiles. *Can. J. Bot.* **57**: 845–863.
- [119] TOLLEY L. C., STRAIN B. R. 1984. Effects of CO₂ enrichment on growth of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings under different irradiance levels. *Can. J. Forest Res.* **14**: 343–350.
- [120] TOLLEY L. C., STRAIN B. R. 1985. Effects of CO₂ enrichment and water stress on gas exchange of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings grown under different irradiance levels. *Oecologia* **65**: 166–172.
- [121] VILL J., LAISK A., PÄRNİK T. 1977. Enhancement of photosynthesis caused by oxygen under saturating irradiance and high CO₂ concentrations. *Photosynthetica* **11**: 251–259.
- [122] VOLENEC J. J., NELSON C. J. 1984. Carbohydrate metabolism in leaf meristems of tall fescue. *Plant Physiol.* **74**: 590–594.
- [123] WALKER D. A., SIVAK M. N. 1985. Can phosphate limit photosynthetic carbon assimilation *in vivo*? *Phycol. Veg.* **23**: 829–841.
- [124] WARDLAW I. F. 1982. Assimilate movement in *Lolium* and *Sorghum* Leaves. III. Carbon dioxide concentration effects on the metabolism and translocation of photosynthate. *Aust. J. Plant Physiol.* **9**: 705–713.
- [125] WHITTINGHAM C. P. 1981. Photosynthesis, Photorespiration and crop productivity W: G. AKOYUNO-GLOU (red.), *Photosynthesis VI. Photosynthesis and Productivity, Photosynthesis and Environment*, Balaban Int. Sci. Services, Philadelphia, ss. 3–9.
- [126] WONG S.-C. 1979. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interactions of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C₃ and C₄ plants. *Oecologia* **44**: 68–74.
- [127] WONG S.-C. 1990. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. II. Non-structural carbohydrate content in cotton plants and its effects on growth parameters. *Photos. Res.* **23**: 171–180.
- [128] WOO K. C., WONG S. C. 1983. Inhibition of CO₂ assimilation by supraoptimal CO₂: Effect of light and temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* **10**: 75–85.
- [129] WOOLHOUSE H. W. 1986. Adaptation of photosynthesis to stress: A critical appraisal of current approaches and future perspectives. W: N. R. BAKER. S. P. LONG (red.), *Photosynthesis in Contrasting Environments*, Elsevier Science Publishers, ss. 1–12.
- [130] YELLE S., BEESON R. C., TRUDEL M. J., GOSSELIN A. 1989. Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO₂. I. Sugar and starch concentrations. *Plant Physiol.* **90**: 1465–1472.
- [131] YELLE S., BEESON R. C., TRUDEL M. J., GOSSELIN A. 1989. Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO₂. II. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and phosphoenolpyruvate carboxylase. *Plant Physiol.* **90**: 1473–1477.

- [132] ZELTCH I. 1989. Selection and characterization of tobacco plants with novel O₂-resistant photosynthesis. *Plant Physiol.* **90**: 1457-1464.
- [133] ZELTCH I. 1990. Further studies on O₂-resistant photosynthesis and photorespiration in a tobacco mutant with enhanced catalase activity. *Plant Physiol.* **92**: 352-380.
- [134] ZELTCH I. 1990. Physiological investigations of a mutant with O₂ resistant photosynthesis and enhanced catalase activity. *Plant Physiol.* **93**: 1521-1524.