

ZALEŻNOŚCI POMIĘDZY FOTOSYNTEZĄ I ODDYCHANIEM U ROŚLIN

Relationships between photosynthesis and respiration in plants

Jerzy W. POSKUTA

Summary. In the review presented below the following questions concerning the relationships between photosynthesis and photorespiration and respiration are discussed.

1. Chloroplast respiration (chlororespiration) as a process of supplying oxidative pyridine nucleotide for dark chloroplastic metabolism. In broad term chlororespiration accounts for those processes in which reduced ferredoxin interacts with physiological electron transport acceptors other than NADP.

2. The relationships between electron transport coupled ATP synthesis either in mitochondria in the operation of oxidative phosphorylation or in chloroplasts in photosynthetic phosphorylation and roles of utilization of the assimilatory power in the processes of photorespiration and light enhanced dark CO₂ fixation.

3. A possible mechanisms of the occurrence of postillumination CO₂ burst (PIB), in C-3 and C-4 plants, roles of light intensity, oxygen concentration, bicarbonate and operation of the „proton pump” in photosynthesizing and respiratory organelles of cell during light/dark transitions.

Key words: photosynthesis, photorespiration, respiration, chlororespiration, postillumination CO₂ burst (PIB).

Prof. dr Jerzy W. Poskuta, Zakład Fizjologii Roślin II, Uniwersytet Warszawski, ul. Krakowskie Przedmieście 26/28, 00–927 Warszawa.

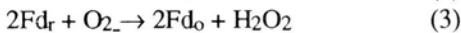
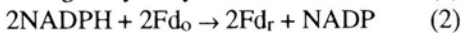
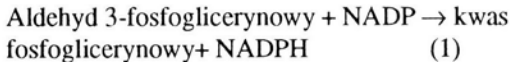
WSTĘP

20 lat temu opublikowałem artykuł pt.: „Fotooddychanie u roślin” [42]. W uwagach końcowych oraz w addendum artykułu sygnalizowałem szereg problemów przyszłościowych, które wówczas wyłoniły się i winny były stać się przedmiotem przyszłych badań na temat zależności pomiędzy fotosyntezą i oddychaniem, tj. dwoma podstawowymi procesami życiowymi zachodzącymi na naszej planecie. Retrospekcja 20 lat wykazuje, że poruszone wówczas problemy stały się przedmiotem obszernych badań. Niektóre z nich są nadal aktualne i pozostają nie wyjaśnione.

ODDYCHANIE CHLOROPLASTÓW

Jednym z podniesionych we wspomnianym artykule problemów było oddychanie chloroplastów. Dogmatem było wówczas przekonanie, wynikające z badań odkrywcy fotofosforylacji – Arnona [2], że chloroplasty nie oddychają ponieważ pozbawione są łańcucha przekaźników elektronów, charakterystycznego dla mitochondriów. W roku 1979 Sitt i ap Rees [50] wykazali, że chloroplasty liści grochu mają zdolność katalizowania rozkładu skrobi w przebiegu glikolizy albo w oksydacyjnym cyklu pentozofosforanowym. Przebieg tych szlaków metabolicznych

zakłada niezbędność dostarczania w sposób ciągły utlenionej formy nukleotydów pirydynowych z cyklu wodorowego. Ponieważ przemieszczanie się tych nukleotydów pomiędzy chloroplastami i cytoplazmą jest ograniczone, przeto, aby cykl wodorowy mógł zachodzić w połączeniu z rozkładem węglowodanów, postuluje się inną drogę. W pracowni Gibbsa [29] przedstawiono dowody, że oddychanie chloroplastów (chlorooddychanie) stanowi proces, dzięki któremu dostarczane są utlenione nukleotydy pirydynowe i wykazano, że tlen cząsteczkowy, kwas szczawiooctowy, a także NO_2 są potencjalnymi akceptorami elektronów w izolowanych chloroplastach. W chloroplastach zachodzą następujące reakcje:



Reakcja 3 nie zachodzi w warunkach beztlenowych. Przebiega ona jednak w tych warunkach wówczas, gdy układ zaopatrywany jest w alternatywne akceptory elektronów tj. kwas szczawiooctowy lub NO_2 . Ferredoksyna (Fd) występuje jako donor elektronów niezbędnych do redukcji NO_2^- do NH_3^+ z udziałem reduktazy azotanowej. Bezpośrednie utlenienie NADPH zachodzi przy udziale wahadłowego mechanizmu jabłczan/szczawiooctan. Autorzy wykazali, że w warunkach beztlenowych lepszym akceptorem elektronów jest NO_2 . U zielenic „chlorooddychanie” zostało odkryte przez Bennuona [5]. Wykazano, że „chlorooddychanie” u zielenic obejmuje oksydacyjny szlak biorący udział w kontroli stanu redoksoowego puli plastochinonu. Wcześniej [24] wykazano u *Chlamydomonas reinhardtii* obecność dehydrogenazy NADPH, a następnie [23] wykryto obecność u tegoż glonu szlaku oddechowego rozkładającego skrobię. Wytworzone podczas rozkładu skrobi zredukowane równoważniki włączone były do puli plastochinonu. U glonów stwierdzono:

1. Rozgałęzienie łańcuchów fotosyntetycz-

nego i oddechowego przenośników elektronów wokół cytochromu C_2 na poziomie układu chinonowego i możliwość skierowania elektronów z łańcucha oddechowego w kierunku fotochemicznego centrum reakcji.

2. Indukowany przez światło potencjał błony wykazuje właściwości termodynamicznej kontroli transportu elektronów w oddychaniu. Ostatnio Peschek [38] oraz Scherer i wsp. [47] prezentują dowody, że błony tylakoidów u sinic wydzielających w fotosyntezie tlen biorą udział w oddychaniu. Wspólnym dla oddechowego i fotosyntetycznego łańcuchów przenoszenia elektronów jest związany z błoną kompleks cytochrom b/f. Dane Matthijs i wsp. [32] wykazują, że zredukowany kompleks plastochinon – cytochrom b/f jest wspólnym donorem elektronów zarówno dla P700 w fotosyntezie jak i utleniania w oddychaniu. Już we wspomnianym artykule [42] przedstawiono dowody przemawiające za występowaniem współzawodnictwa o elektron w fotosyntezie i oddychaniu. Obecnie udowodniono, że współzawodnictwo o elektron pomiędzy tymi procesami kontroluje natężenie transportu elektronów w PSI [26].

Ostatnio Garab i wsp. [22] badali u szeregu roślin wyższych mechanizmy zmian poziomów fluorescencji łańcuchów fotosyntetycznego i oddechowego kontrolujące fotosyntetyczny transport elektronów w chloroplastach. Autorzy przedstawili dowody o występowaniu u tych roślin „chlorooddychania”. Wykazali oni ponadto, że transport elektronów w „chlorooddychaniu” zawiera w chloroplastach niewrażliwą na cjaniki komponentę i współzawodniczącą z fotosyntetycznym transportem elektronów o zredukowane równoważniki z puli plastochinonu. Autorzy stwierdzili również przemieszczanie się zredukowanych równoważników z cytozolu do puli plastochinonu. Interesujące zależności pomiędzy chloroplastami i mitochondriami obserwowali pozbawionych u mutantów *Chlamydomonas reinhardtii* aktywności RuBP karboksylazy/oksygenazy Rebeille i Gans [46], Wykazali oni, w ciemności inhibitory oddechowe – aktynomycyna a i kwas salicylohydroksamowy po-

wodowały obniżenie komórkowego ATP oraz glukozy-6-fosforanu, ale podwyższenie stężenia NADPH. Stwierdzono równocześnie podwyższenie poziomu fluorescencji, wskazujące na zmiany stanu oksydoredukcyjnego w łańcuchu przenoszenia elektronów w chloroplastach. Autorzy uważają, że zmiany w oddechowym łańcuchu transportu elektronów mają wpływ na łańcuch przenoszenia elektronów w fotosyntezie chloroplastów. Sugerują oni również, że przebieg fotosyntetycznej fosforylacji u glonów odgrywa główną rolę w kontroli procesu glikolizy. W tym miejscu należy wymienić pracę Kromera i wsp. [30], którzy wykazali, że inhibicja mitochondrialnej oksydacyjnej fosforylacji spowodowała spadek 50% fotosyntezy w protoplastach. Autorzy utrzymują, że oksydacyjna fosforylacja w mitochondriach dostarcza ATP do cytozolu i postulują, że synteza chloroplastowego ATP w mitochondriach utrzymuje się na skutek utlenienia NAD(P)/H. Wykazano, że chloroplasty wykazują zdolności do przenoszenia zredukowanych równoważników ze stromy do cytozolu [25] i postawiono tezę, że utlenienie chloroplastowych zredukowanych równoważników przez oksydazy mitochondriów kontroluje oddychanie roślin podczas fotosyntezy. Na podstawie obszernego przeglądu literatury przedmiotu Dauce [13] i Dauce i Neuberger [14] dochodzą do wniosku, że oddychanie mitochondrialne jest inhibowane podczas fotosyntezy na skutek wysokiego stosunku ATP/ADP cytozolu. Ostatnio Ahluwalia i wsp. [1] badali oddychanie tlenowe i beztlenowe chloroplastów szpinaku mierząc wydalanie $^{14}\text{CO}_2$ ze znakowanej ^{14}C glukozy. Autorzy wykazali zdolność tych chloroplastów do przeprowadzenia pełnego cyklu wodorowego (NADP, NADPH) zgodnie z wcześniej postulowanym przez nich mechanizmem chlorooddychania [29].

PROBLEM WYTWARZANIA ENERGII W FOTOODDYCHANIU

Był on sygnalizowany w jednym z wcześniejszych artykułów [42] jako ważne zadanie ba-

dawcze dotyczące zależności pomiędzy fotosyntezą i oddychaniem roślin. W wyniku badań okazało się, że ważną funkcją mitochondriów w czasie trwania fotosyntezy i fotooddychania jest przekształcanie glicyny do seryny w szlaku kwasu glikolowego. Podczas dekarboksylacji glicyny zachodzi redukcja NAD do NADH. Utlenienie NADH przebiega z udziałem mechanizmów wahadłowych jabłczan/szczawiooctan lub asparaginian/jabłczan [27, 56].

NADH w peroksyzomach jest zużywane do redukcji hydroksypirogronianu z wytworzeniem kwasu glicerynowego, bilansując w ten sposób wytworzenie i zużywanie NADH w szlaku kwasu glikolowego.

Alternatywnie NADH może być utlenione w łańcuchu oddechowym [16, 34]. Problem utylizacji siły asymilacyjnej (ATP + NADPH) w wiązaniu CO_2 u roślin typu C-4 w ciemności z jednej strony oraz tzw. wyrzutu CO_2 w ciemności po okresie fotosyntezy u roślin C-3, dotyczy bezpośrednio zależności pomiędzy fotosyntezą i oddychaniem. Był on przedmiotem naszych badań [21, 36, 41, 43], które dostarczyły dowodów wskazujących na złożoność zależności pomiędzy fotosyntezą i oddychaniem oraz fotooddychaniem zarówno roślin C-3, jak i C-4 i pozwoliły na wysunięcie hipotezy o roli „pompy protonowej” w fotosyntezie w przebiegu okresów przejściowych światło/ciemność u roślin [36, 37].

OKRESY PRZEJŚCIOWE W FOTOSYNTEZIE, FOTOODDYCHANIU I ODDYCHANIU U ROŚLIN C-3 I C-4

Liczni autorzy [8, 11, 15, 17, 20, 31, 35, 39, 43, 48, 52, 53, 54, 57] wykazali ponad wszelką wątpliwość, że wyrzut CO_2 w ciemności po okresie fotosyntezy obserwowany wcześniej przez Deckera [12], występuje zarówno u roślin C-3 jak i C-4 i CAM. Vines i wsp. [59, 60] opisali zjawisko międzyoświetleniowego wyrzutu CO_2 . Badacze tego zagadnienia zgodni są co do tego, że u roślin C-3 wyrzut CO_2 w ciemności po okresie fotosyntezy reprezentuje krótkotrwałą kontynu-

ację fotooddychania w ciemności. Ostatnio Cao-Shou-Jiang i wsp. [9] notowali u roślin C-3, ale nie u C-4, wzmożone pobieranie O₂ w ciemności po fotosyntezie. Na podstawie szczegółowej analizy wyników różnych autorów badających zjawisko wyrzutu CO₂ w ciemności po okresie fotosyntezy doszli do wniosku, że zjawisko to tylko częściowo można łączyć z fotooddychaniem i że możliwa jest inna interpretacja procesu wzmożonego wydalania CO₂ w ciemności po okresie fotosyntezy u roślin C-3 oraz pochłaniania CO₂ w ciemności u roślin C-4 [21, 36]. Dane literaturowe [51] wskazywały, że po oświetleniu wyrzut CO₂ u glonów *Chlamydomonas reinhardtii* wynika z raptownego uwolnienia CO₂ z puli nieorganicznego węgla akumulowanego w komórkach charakteryzujących się nieaktywną anhidrazą węglanową. W naszych badaniach [36, 37] wykazaliśmy, że wyrzut CO₂ po okresie świetlnym był prawie o połowę wyższy po infiltracji liści roztworem dwuwęglanu sodu. Obserwowano także większe rozmiary wyrzutu CO₂ w wyższych stężeniach CO₂ w atmosferze. Ważną obserwacją tych badań było to, że takie działanie dwuwęglanu wprowadzonego do liści dotyczyło zarówno trzcinnika piaskowego – rośliny C-3 jak i kukurydzy – rośliny C-4, u której, jak wiadomo, fotooddychanie jest ograniczone lub niewykrywalne [41]. Co więcej – wyrzut CO₂ po fotofotosyntezie notowano u trzcinnika w atmosferze 2% O₂, gdy CO₂ punkt kompensacyjny (-) był bliski zera. Niektórzy autorzy [53, 58] notowali wydalanie CO₂ podczas wyrzutu CO₂ po fotosyntezie z puli nieorganicznego węgla. Obserwacje te wydają się być całkowicie zgodne z tymi z lat 80-tych [7, 8, 19, 49]. Na podstawie danych tych autorów jak również obserwacji własnych doszliśmy do przekonania, że wyrzut CO₂ po fotosyntezie zależy od puli nieorganicznego węgla w komórce. Opierając się na doświadczeniach Werdana i wsp. [55], Ensera i Hebera [18], Colmana i Espiego [10], a dotyczących mechanizmu hamowania fotosyntezy przez dwuwęglan, założyliśmy, że zanik lub powstawanie gradientów pH pomiędzy chloroplastami i strumą spowodowany funkcjono-

waniem „pompy wodorowej” w fotosyntezie, łączy się bezpośrednio z obserwowanymi raptownymi zmianami w wymianie gazowej fotosyntetyzujących tkanek roślin w okresach przejściowych światło/ciemność. Dodatkowym dowodem na potwierdzenie tej konkluzji jest praca [37], w której wykazano, że wyrzut CO₂ był liniową funkcją stężenia dwuwęglanu wprowadzonego do liści kostrzewy. W tych warunkach notowano także bardzo duży wzrost natężenia oddychania ciemniowego, zwłaszcza w warunkach podwyższonego w stosunku do atmosferycznego stężenia O₂.

UWAGI KOŃCOWE

W niniejszym artykule podniesiono problemy dotyczące bezpośrednio prowadzonych przez nas badań. Pamiętać wszakże należy, że relacje pomiędzy fotosyntezą i oddychaniem są bardziej wszechstronne niż przedstawione w tym opracowaniu. Do tych nie omawianych problemów wymagających odrębnego monograficznego potraktowania, autor zalicza:

1. Relacje pomiędzy fotosyntezą, oddychaniem i fotooddychaniem a produkcją biomasy i plonowaniem i kwestia dziedziczenia przez wysokowydajne fotosyntetycznie rośliny cech przydatnych do hodowli z jednej strony i eliminacji cech wysokiej aktywności oddechowej z drugiej [3, 28, 33, 44, 45].

2. Dostępność węglowodanów wytworzonych w fotosyntezie dla ich utylizacji w oddychaniu i problem ich *kompartmentalizacji*, odgrywające ważne role w regulacji fotosyntezy i oddychania.

3. Hamowania oddychania podczas fotosyntezy u roślin C-3, C-4 i u gruboszowatych (CAM).

LITERATURA

- [1] AHLUVALIA K. J. K., WILLEFORD O., GIBBS M. 1989. Aerobic and anaerobic respiration in intact spinach chloroplast. *Plant Physiol.* **90**: 653–656.
- [2] ARNON D. J. 1966. The energy conversion process in isolated chloroplasts. *Experientia* **22**: 275–344.
- [3] AUSTIN R. B. 1990. Plant productivity and genetic variation in photosynthesis. W: *Trends in Photosynthetic*

- research. Advanced course. Lectures Universitat de les Illes Balears. CSIC. 43–47.
- [4] AZCON-BIETO J. 1990. Relationships between photosynthesis and respiration in plants. W: *Trends in photosynthesis research*. Advanced course. Lectures. Universitat de les Illes Balears, CSIC. 40–52.
- [5] BENNOUN P. 1982. Evidence for respiratory chain in the chloroplast. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **79**: 4352–4356.
- [6] BOWN A. W. 1982. An investigation into the roles of photosynthesis and respiration in H⁺ efflux from aerated suspensions of asparagus mesophyll cells.
- [7] BOWN A. W., NICHOLS F. 1985. An investigation into the role of photosynthesis in regulation ATP levels and rates of H⁺ efflux in isolated mesophyll cells. *Plant Physiol.* **79**: 928–934.
- [8] BROWN R. H., GRACEN V. E. 1972. Distribution of the postillumination CO₂ burst among grasses. *Crop Sci.* **12**: 30–33.
- [9] CAO-SHOU-JIANG, CHEN-SHENG-SHU, LI-MING-QI. 1988. Rapid post-illumination oxygen consumption and its relation to photorespiration. *Acta Phytophysiologica Sinica*. **14**: 313–317.
- [10] COLMAN B., ESPIE G. S. 1985. CO₂ uptake and transport in leaf mesophyll cells. *Plant Cell Environ.* **8**: 449–457.
- [11] CREWS C. E., VINES H. M., BLACK C. C. Jr. 1975. Postillumination burst of carbon dioxide in crassulacean acid metabolism plants. *Plant Physiol.* **55**: 652–657.
- [12] DECKER J. P. 1955. A rapid postillumination deceleration of respiration in green leaves. *Plant Physiol.* **30**: 82–84.
- [13] DOUCE R. 1985. Mitochondria in higher plants: Structure, function and biogenesis. *Academic Press. New York*.
- [14] DOUCE R., NEUBERGER M. 1989. The uniqueness of plant mitochondria. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **40**: 371–414.
- [15] DOWNTON W. J. S. 1970. Preferential C-4 dicarboxylic acid synthesis, the postillumination CO₂ burst, carboxyl transfer step and grana configuration in plants with C-4 photosynthesis. *Can. J. Bot.* **48**: 1795–1800.
- [16] DRY I. B., DAY D. A., WISKICH T. J. 1983. Preferential oxidation of glycine by the respiratory chain in pea leaf mitochondria. *FEBS Lett* **158**: 154–158.
- [17] EL-SHARKAWY M. A., COCK J. H. 1987. C3-C4 intermediate photosynthesis characteristics of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). I. Gas exchange. *Photosynth. Res.* **12**: 219–235.
- [18] ENSER U., HEBER U. 1980. Metabolic regulation by pH gradients. Inhibition of photosynthesis by indirect proton transfer across of chloroplast envelope. *Biochim. Biophys. Acta* **592**: 577–591.
- [19] ESPIE G. S., COLMAN B. 1981. The intercellular pH of isolated, photosynthetically active asparagus mesophyll cells. *Planta*. **153**: 210–216.
- [20] FORRESTER M. L., KROTKOV G. and NELSON C. D. 1966. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. II. Corn and other monocotyledons. *Plant Physiol.* **41**: 428–431.
- [21] FRANKIEWICZ-JÓZKO A., POSKUTA J. W. 1987. Effect of oxygen concentration and irradiance on the CO₂ exchange in detached leaves of maize. *Photosynthetica* **21**: 193–194.
- [22] GARAB G., LEIKO S., MUSTARDY L., MARTON L. 1989. Respiratory control over photosynthetic electron transport in chloroplasts of higher plant cell: Evidence for chlororespiration. *Planta* **179**: 349–358.
- [23] GFELLER R. P., GIBBS M. 1985. Fermentative metabolism of *Chlamydomonas reinhardtii* II. Role of plastoquinone. *Plant Physiol.* **82**: 160–166.
- [24] GODDE D., TREBST A. 1980. NADH as electron donor for the photosynthetic membrane of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Arch. Microbiol.* **127**: 245–252.
- [25] HATCH M. D., DRESCHER L., FLUGGE U. J., HELDT H. W. 1984. A specific translocator for oxaloacetate transport in chloroplasts. *FEBS Lett.* **178**: 15–19.
- [26] HOCHINS J. P., HIND G. 1983. Flash – spectroscopic characterization of photosynthetic electron transport in isolated heterocysts. *Arch. Biochem. Biophys.* **224**: 272–282.
- [27] JOURNET E. P., NEUBERGER M., DOUCE R. 1981. Role of glutamate – oxaloacetate transaminase and malate dehydrogenase in the regeneration of NAD⁺ for glycine oxidation by spinach leaf mitochondria. *Plant Physiol.* **67**: 467–469.
- [28] KEHRBERG G., POSKUTA J. W. 1991. Photosynthesis in tall fescue genotypes as examined by fluorescence in blue – green spectral region and O₂ evolution at saturating CO₂ concentration. *Photosynthetica* **25**: 379–384.
- [29] KOW Y. W., ERBES D. J., GIBBS M. 1982. Chloroplasts respiration: a means of supplying oxidized pyridine nucleotide for dark chloroplastic metabolism. *Plant Physiol.* **69**: 442–447.
- [30] KROMER S., SITT M., HELDT W. H. 1988. Mitochondrial oxidative phosphorylation participating in photosynthetic metabolism of a leaf cell. *FEBS Lett.* **226**: 352–356.
- [31] LUDWIG L. J., CANVIN D. T. 1971. The rate of photorespiration during photosynthesis and the relationship of the light respiration to the products of photosynthesis in sunflower leaves. *Plant Physiol.* **48**: 712–729.
- [32] MATTHIJS H. C. P., LUDERUS E. M. E., SCHOLTS M. J. C., KRAYENHOF R. 1984. Energy metabolism in the cyanobacterium *Plectonema boryanum*. Oxidative phosphorylation and respiratory pathway. *Biochim. Biophys. Acta* **766**: 38–44.
- [33] NELSON C. J. 1988. Genetic association between photosynthetic characteristics and yield: Review of evidence. *Plant Physiol. Biochem.* **26**: 543–554.
- [34] OLIVER D. J. 1984. Evidence of the involvement of the mitochondrial electron transport chain in photorespiratory glycine oxidation. W: W. JUNK, C. SYBESMA

- (red.), *Advances in Photosynthesis Research*. Vol. 3 The Hague, ss. 855–858.
- [35] PALOVSKY R., HAK R. 1988. A model of light – dark transition of CO₂ exchange in the leaf (postillumination burst of CO₂). Theoretical approach. *Photosynthetica* **22**: 423–430.
- [36] PARYS E., ROMANOWSKA E., LECHOWICZ W., POSKUTA J. W. 1989. Postillumination burst of CO₂ in maize and reed grass leaves determined in a closed gas exchange system. *Plant Physiol. Biochem.* **27**: 27–34.
- [37] PARYS E. 1990. Postillumination and postlower illumination burst of CO₂ from tall fescue leaves determined in a closed gas exchange system. *Plant Physiol. Biochem.* **28**: 711–717.
- [38] PESCHEK G. A. 1983. The cytochrome fb electron transport complex. A common link between photosynthesis and respiration in the cyanobacterium *Anacystis nidulans*. *Biochem. J.* **210**: 269–272.
- [39] PETERSON R. B. 1983. Estimation of photorespiration based on the initial rate of postillumination CO₂ release. I. A non – steady model for measurement of CO₂ exchange transients. *Plant Physiol.* **73**: 978–982.
- [40] PETERSON R. B. 1983. Estimation of photorespiration based of the initial rate of postillumination CO₂ release. II. Effects of O₂, CO₂ and temperature. *Plant Physiol.* **73**: 983–988.
- [41] POSKUTA J. W. 1969. Photosynthesis, respiration and postillumination fixation of CO₂ by corn leaves as influenced by light and oxygen concentration. *Physiol Plantarum* **22**: 76–85.
- [42] POSKUTA J. W. 1970. Fotooddychanie u roślin. *Wiadomości Botaniczne.* **14**: 43–54.
- [43] POSKUTA J. W. 1972. Studies of the CO₂ exchange rates in light and in darkness by detached leaves of tobacco as influenced by oxygen concentration. W: G. FORTI, M. AVRON, A. MELANDRI, W. JUNG (red.), *Proceedings of the II International Congress on Photosynthesis Research*, N. V. Publishers. The Hague 2121–2127.
- [44] POSKUTA J. W. 1987. Photosynthesis and the world food problem. *Acta Soc. Bot. Pol.* **56**: 557–567.
- [45] POSKUTA J. W., NELSON C. J., SLEPER D. A. 1988. CO₂ exchange, leaf area and herbage yield of tetraploid and polyhaploid *Festuca* spp. *Photosynthetica* **22**: 341–349.
- [46] REBEILLE F., GANS P. 1988. Interaction between chloroplasts and mitochondria in microalgae. *Plant Physiol.* **88**: 973–975.
- [47] SCHERER S., HELMAR A., BOGER P. 1988. Interaction of photosynthesis, respiration and nitrogen fixation in cyanobacteria. *Photosynth. Res.* **15**: 95–114.
- [48] SHARKEY T. D. 1988. Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiol. Plant.* **73**: 147–152.
- [49] SIANOUDIS J., KUSEL A. C., MAYER A., GRIMME H. and LEIBFRITZ D. 1987. The cytoplasmic pH in photosynthesizing cell of the green alga *Chlorella fusca*, measured by P-31 MNR spectroscopy. *Arch. Microbiol.* **147**: 25–29.
- [50] SITT M., ap REES T. 1976. Capacities of pea chloroplasts to catalyze the pentose cycle and glycolysis. *Phytochemistry* **18**: 1905–1911.
- [51] SPALDING M. H., OGREN W. L. 1985. CO₂ exchange characteristics during darklight transitions in wild type and mutant *Chlamydomonas reinhardtii* cells. *Photosynth. Res.* **6**: 363–369.
- [52] TREGUNNA E. B., KROTKOV G., NELSON C. D. 1961. Evolution of carbon dioxide by tobacco leaves during the dark period following illumination with light of different intensities. *Can. J. Bot.* **39**: 1045–1056.
- [53] TREGUNNA E. B., KROTKOV G., NELSON C. D. 1964. Further evidence of the effects of light on respiration during photosynthesis. *Can. J. Bot.* **42**: 987–997.
- [54] TREGUNNA E. B., KROTKOV G., NELSON C. D. 1966. Effect of oxygen on the rates of photorespiration in detached tobacco leaves. *Physiol. Plant.* **19**: 723–733.
- [55] WERDAN K., HELDT H. W., MILOVANCEV M. 1975. The role of pH in the regulation of carbon fixation in the chloroplast stroma. Studies on CO₂ fixation in light and dark. *Biochim. Biophys. Acta* **396**: 276–292.
- [56] WOO K. C., OSMOND C. B. 1976. Glycine decarboxylation in mitochondria isolated from spinach leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* **63**: 783–787.
- [57] WYNN T., BROWN H. CAMPBELL W. H., BLACK C. C. Jr. 1973. Dark release of ¹⁴CO₂ from higher plant leaves. *Plant Physiol.* **52**: 288–291.
- [58] Van der VEEN R. 1960. Induction phenomena. W: W. RUHLAND (red.), *Encyclopedia of Plant Physiology*. V/1. The assimilation of carbon dioxide. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg. ss. 675–688.
- [59] VINES H. M., ARMITAGE A. M., CHEN S. S., TU Z. P., BLACK C. C. 1982. A transient burst of CO₂ from geranium leaves during illumination at various light intensities as a measure of photorespiration. *Plant Physiol.* **70**: 629–632.
- [60] VINES H. M., TU Z. P., ARMITAGE A. M., CHEN S. S., BLACK C. C. 1983. Environmental responses of postlower illumination CO₂ burst as related to leaf photorespiration. *Plant Physiol.* **73**: 25–30.