Polskie Towarzystwo Przyrodników im. KOPENIKA

STANISŁAW MALESZEWSKI, BOŻENA KOZŁOWSKA Uniwersytet Warszawski, Filia w Białymstoku, Instytut Biologii Świerkowa 20B, PL-15-950 Białystok

W czterdziestolecie odkrycia fotooddychania

CZY FOTOODDYCHANIE JEST "MARNOTRAWNYM" PROCESEM BIOLOGICZNYM?

WSTĘP

W bieżącym roku upływa 40 lat od opublikowania pracy (DECKER 1955), której wyniki były podstawą do sformułowania hipotezy, że w fotosyntetyzujących komórkach przebiega proces związany z pobieraniem O_2 i wydzielaniem CO_2 , lecz różny od mitochondrialnego oddychania ciemniowego, i tak jak fotosynteza bezpośrednio zależny od napromienienia¹. Proces ten obecnie jest określany angielskim terminem "photorespiration" (DECKER i TIO 1959), natomiast w piśmiennictwie polskim jest stosowana nazwa fotooddychanie (POSKUTA 1970). Przebieg, powiązanie z innymi procesami komórkowymi, regulacja i fizjologiczne funkcje fotooddychania należą nadal do aktualnych problemów badawczych.

Już na początku lat sześćdziesiątych, dzięki kontaktom z kanadyjskimi biologami, profesorami G. Krotkovem i C. D. Nelsonem, kilku polskich pracowników naukowych miało szanse włączenia się do badań nad fotooddychaniem i przeniesienia tego problemu do własnych pracowni. W polskim języku opublikowano szereg artykułów omawiających przebieg fotooddychania, zależność tego procesu od czynników wewnętrznych i środowiskowych, jego fizjologiczne znaczenie oraz metody pomiaru (Poskuta 1970, 1992, Maleszewski 1974, 1988, KANIUGA 1977, Maleszewski i Bystrzejewska 1981, Maleszewski i KAMIŃSKA 1984, KLECZKOWSKI i współaut. 1988). Ukazał się też przekład obszernej monografii I. ZELITCHA (1971) dotyczącej współzależności pomiędzy fotosyntezą, fotooddychaniem i produktywnością roślin.

PRZEBIEG I POWIĄZANIE FOTOODDYCHANIA Z FOTOSYNTEZĄ

Integracja fotosyntezy i fotooddychania wynika z udziału w reakcjach rozpoczynających te procesy dwufunkcyjnego enzymu — karboksylazy/oksygenazy

¹Poprawny termin radiometryczny stosowany w miejsce tradycyjnego terminu "światło".

rybulozo-1,5-bifosforanu (rubisco, E.C. 4.1.1.39), wspólnego dla obu aktywności tego enzymu endogennego substratu — rybulozo-1,5-bisfosforanu (RuBP), oraz występowania w atmosferze Ziemi CO_2 i O_2 . Ponadto, w fotosyntezie są zużywane produkty fotooddychania: dwutlenek węgla i glicerynian. Przemiany węgla związane bezpośrednio z fotosyntetyczną asymilacją CO_2 są nazywane fotosyntetycznym redukcyjnym cyklem węgla (PCRC), cyklem Calvina lub cyklem C₃. Reakcje towarzyszące fotooddechowemu wytwarzaniu CO_2 noszą nazwę fotosyntetycznego oksydacyjnego cyklu węgla (PCOC), szlaku kwasu glikolowego lub cyklu C₂. Znaczenie terminu fotooddychanie jest często zawężane do wytwarzania CO_2 w PCOC. Przebieg obu cykli przemian węgla, ich powiązania, lokalizację komórkową oraz enzymy w nich uczestniczące przedstawia rysunek 1.

Reakcjami inicjującymi fotosyntetyczne (PCRC) i fotooddechowe (PCOC) przemiany związków węgla są karboksylacja i oksygenacja RuBP, obie katalizowane przez rubisco:

$$RuBP + CO_2 \rightarrow 2 PGA, \tag{1}$$

$$RuBP + O_2 \rightarrow PGA + P-glikolan.$$
 (2)

Powstający w stromie chloroplastów P-glikolan jest hydrolizowany do ortofosforanu (P_i) i glikolanu, który jest uznawany za bezpośredni substrat fotood-dychania.

Chloroplasty roślin wyższych wydzielają glikolan do cytoplazmy, skąd jest pobierany przez peroksysomy i utleniany do glioksylanu przy udziale oksydazy glikolanowej (E.C. 1.1.3.1). Jednokomórkowe glony znaczną ilość glikolanu (1%–10%) wydzielają do podłoża (TOLBERT 1979), a specyficzną cechą ich PCOC jest udział w reakcji utleniania glikolanu reduktazy glioksylanowej (E.C. 1.1.1.26), zlokalizowanej w mitochondriach i współdziałającej z NAD.

Glioksylan jest bardzo aktywnym metabolitem i mógłby hamować szereg procesów, na przykład aktywację rubisco oraz reakcje katalizowane przez ten enzym (CAMPBELL i OGREN 1990, COOK i współaut. 1985). W PCOC ulega przekształceniu w nietoksyczną glicynę, a z dwu cząsteczek glicyny powstaje cząsteczka seryny i fotooddechowy CO₂:

2 glicyna + NAD
$$\rightarrow$$
 seryna + CO₂ + NH₃ + NADH (3).

Zgodnie z podstawowym schematem fotooddychania (rys. 1) stosunek liczby atomów wegla uwalnianych jako CO_2 do uczestniczących w przemianach PCOC wynosi 1:4, to jest 25%. Pozostała ilość węgla poprzez serynę, hydroksypirogronian i glicerynian powraca do PCRC.

W badaniach *in vitro* z użyciem izolowanych enzymów, chloroplastów oraz peroksysomów uzyskano dane sugerujące, że w CO₂ może być przekształcona większa, od podanej wyżej, względna liczba atomów węgla glikolanu, wytwarzanego w PCOC. Nadtlenek wodoru, produkowany w reakcji utleniania glikolanu lub podczas fotosyntetycznego transportu elektronów (reakcja Mehlera), powoduje bowiem nieenzymatyczną dekarboksylację α -aldehydo- i α -ketokwasów. Produktami peroksydacji glioksylanu jest CO₂ i mrówczan, który może być również utleniany do CO₂:



Rys. 1. Fotosyntetyczne (linie przerywane) i fotooddechowe (linie ciągłe) przemiany asymilowanego węgla (TOLBERT 1979, CANVIN 1990, ZELITCH 1992, zmienione).

Uwzględniono wymianę CO₂ i O₂ oraz uwalnianie P₁ i krążenie NH₃. Enzymy: (a) karboksylaza/oksygenaza RuBP, (b) fosfataza fosfoglikolanowa, (c) oksydaza glikolanowa, (d) katalaza, (e) seryna: glioksylan aminotransferaza, (f) glutaminian: glioksylan aminotransferaza, (g) dekarboksylaza glicynowa, (h) hydroksymetylotransferaza serynowa, (i) reduktaza hydroksypirogronianowa, (j) kinaza glicerynianowa, (k) syntetaza glutaminowa. (l) glutamina: 2-oksyglutaran aminotransferaza.Metabolity: GLU — glutaminian, 2-OG — oksoglutaran. glikolan + $O_2 \rightarrow$ glioksylan + $H_2O_2 \rightarrow$ mrówczan + CO_2 + $2H_2O$ (4).

Ponadto, może przebiegać peroksydacja wytwarzanego z seryny hydroksypirogronianu, prowadząca do CO_2 i glikolanu:

hydroksypirogronian +
$$H_2O_2 \rightarrow glikolan + CO_2 + 2H_2O$$
 (5).

Przy małej aktywności katalazy w peroksysomach glikolan może być w całości utleniony, a stechiometria wytwarzania CO_2 w fotooddychaniu wynosiłaby wówczas 100%. Wydaje się jednak, że przy normalnym przebiegu fotosyntezy aktywność katalazy w peroksysomach wystarcza do całkowitego rozkładu produkowanego tam H₂O₂ (HANSON i PETERSON 1985, ZELITCH 1992).

Należy zwrócić uwagę na to, że fotooddychanie pod względem substratów i produktów, jak też wymiany gazowej jest procesem odwrotnym do fotosyntezy. W procesie tym są bowiem zużywane związki organiczne powstające w fotosyntezie oraz O_2 , a CO_2 jest produktem końcowym.

POMIARY FOTOODDYCHANIA

Bezpośredni pomiar wytwarzania CO_2 w fotooddychaniu nie jest możliwy głównie z powodu przebiegu w tych samych komórkach, zwykle znacznie szybszej, fotosyntezy i oddychania ciemniowego.

Najprostszym sposobem ilościowej oceny fotooddychania (PR) jest przeprowadzenie pomiarów asymilacji CO_2 w powietrzu lub w innej atmosferze zawierającej znaczne stężenie O_2 oraz przy stężeniu O_2 obniżonym do 1%–3%. W pierwszym pomiarze uzyskuje się fotosyntezę netto (P_N), odpowiadającą fotosyntezie rzeczywistej (P_T) pomniejszonej o fotooddychanie (PR) i oddychanie ciemniowe (R_D):

$$P_{\rm N} = P_{\rm T} - (PR + R_{\rm D}) \tag{6}.$$

Drugi pomiar daje wartość zbliżoną do P_T , gdyż przy niskim stężeniu O_2 jest zahamowane PR. Różnica pomiędzy uzyskanymi wynikami, tak zwany efekt Warburga, stanowi podstawę do oszacowania PR w warunkach tlenowych pierwszego pomiaru.

Była stosowana również często metoda oznaczania PR polegająca na przeprowadzaniu pomiarów P_N przy różnych stężeniach CO_2 i ekstrapolacji wyników do stężenia zerowego. Uzyskana przez ekstrapolację ujemna wartość wymiany CO_2 charakteryzuje PR. Wskaźnikiem aktywności fotooddychania może być także wysokość stężenia kompensacyjnego CO_2 (Γ), które ustala się w zamkniętym układzie pomiarowym zawierającym fotosyntetyzujące tkanki. Są stosowane również metody, w których jest oznaczane wydzielanie CO_2 w warunkach eliminujących fotosyntezę: w krótkim czasie po zaciemnieniu liści (tak zwany pooświetleniowy wyrzut CO_2 , PIB) lub w atmosferze bez CO_2 .

Podstawą do oceny fotooddychania może być też różnica pomiędzy szybkością asymilacji ¹⁴CO₂ zmierzoną w krótkim odstępie czasu, po jego wprowadzeniu do zamkniętego układu pomiarowego (pomiar P_T), i po dłuższym czasie, potrzebnym do wysycenia węglem ¹⁴C substratów fotooddychania (pomiar P_N). Analiza włączania ¹⁴C podczas asymilacji ¹⁴CO₂ do produktów pośrednich PCOC, głównie do glicyny i seryny, pozwala też na oszacowanie aktywności przemian metabolicznych związanych z fotooddychaniem. Są stosowane również metody izotopowe, w których miarą fotooddychania jest włączanie ¹⁸O do metabolitów PCOC. Bardziej szczegółowy opis metod pomiarów fotooddychania zawiera artykuł KLECZKOWSKIEGO i współautorów (1988).

Fotooddychanie jest procesem cyklicznym, w którym nie ma ubytku lub akumulacji metabolitów, a uwalniany CO_2 może być częściowo lub w całości ponownie wiązany w fotosyntezie. Z tego powodu uważa się wyniki pomiarów fotooddychania, uzyskane za pomocą wymienionych metod, za zaniżone. Dodatkowe zastrzeżenia nasuwają metody, w których są stosowane warunki w dużym stopniu odbiegające od normalnych, na przykład atmosfera bez CO_2 lub ciemność (ZELITCH 1992). Rezultaty uzyskane każdą z tych metod są obarczone błędem spowodowanym brakiem możliwości uwzględnienia rzeczywistej wartości R_D fotosyntetyzujących komórek.

HANSON i PETERSON (1985) opracowali metodę polegającą na wykonywaniu równolegle gazometrycznych pomiarów wymiany CO_2 i biochemicznej analizy przemian wprowadzonego do fotosyntetyzujących tkanek glicerynianu specyficznie znaczonego izotopami ³H i ¹⁴C. Metoda ta nie nasuwa poważniejszych wątpliwości, jednak jej złożoność nie sprzyja szerszemu stosowaniu w badaniach.

KINETYKA REAKCJI KATALIZOWANYCH PRZEZ RUBISCO

Stosunek obu aktywności rubisco, karboksylacyjnej i oksygenacyjnej, można wyrazić jako funkcję kinetycznych parametrów enzymu oraz stężeń CO_2 i O_2 w miejscu jego działania (LAING i współaut. 1974):

$$v_{\rm C} / v_{\rm O} = V_{\rm C} K_{\rm O} / V_{\rm O} K_{\rm C} C / O$$
 (7)

gdzie: v_c , v_0 — szybkość karboksylacji, oksygenacji; V_c , V_0 — maksymalna szybkość karboksylacji, oksygenacji; K_c , K_0 — powinowactwo rubisco w stosunku do CO₂, O₂; C, O — stężenie CO₂, O₂ w miejscu działania rubisco.

Liczbowa wartość wyrażenia V_cK_0/V_0K_c , współczynnika powinowactwa substratowego CO_2/O_2 rubisco, jest podobna u różnych fotosyntetycznych typów roślin wyższych (C₃, C₄, pośredniego typu C₃-C₄) i wynosi około 80. Niższa jest u glonów (około 60), sinic (około 50), a zwłaszcza u fotosyntetyzujących bakterii (około 10), co jest prawdopodobnie spowodowane odmienną czwartorzędową strukturą ich rubisco. Przy podanej wartości współczynnika powinowactwa substratowego i stężeniach CO_2 i O_2 występujących podczas zrównoważonej fotosyntezy w miejscu działania rubisco (ocenianych odpowiednio na około 10,5 μ M i 258 μ M) stosunek v_c/v_0 u roślin wyższych ma wartość około 3, zaś u innych fotoautotrofów jest odpowiednio mniejszy (JORDAN i OGREN 1983, OGREN 1984, CHEN i SPREITZER 1992). Względna szybkość karboksylacji i oksygenacji RuBP zależy więc od właściwej, dla danej grupy fotoautotrofów, wartości współczynnika powinowactwa substratowego rubisco oraz od stężeń CO_2 i O_2 w miejscu działania tego enzymu.

MODELE MATEMATYCZNE FOTOSYNTEZY I FOTOODDYCHANIA

Przy uwzględnieniu stechiometrii przemian zamieszczonych na rysunku 1 oraz zależności wyrażonych równaniem 7 opracowano matematyczne modele, przedstawiające relacje pomiędzy wymianą CO₂, O₂ oraz innymi elementami fotosyntetycznego i fotooddechowego metabolizmu węgla (LAING i współaut. 1974, FARQUHAR i współaut. 1980, FARQUHAR i von CAEMMERER 1982, HARLEY i współaut. 1985, HAHN 1987, 1991). Niektóre zostały przytoczone niżej, gdyż bardzo ułatwiają zrozumienie interakcji pomiędzy fotosyntezą i fotooddychaniem.

Stosunek ilości CO_2 wiązanego w fotosyntezie (P_T) do uwalnianego w fotooddychaniu (PR) określa równanie:

$$P_{\rm T}/PR = v_{\rm C} / 0.5 v_{\rm O}$$
 (8)

gdzie: 0,5 — stechiometryczny stosunek węgla uczestniczącego w fotooddychaniu do uwalnianego jako CO₂. Przyjmując wartości v_c i v₀ podane w poprzednim rozdziale uzyskuje się modelowy stosunek P/PR około 6.

Rozwiązując równanie (8) dla P_T = PR można określić wysokość kompensacyjnego stężenia (punktu) CO₂ fotosyntezy, Γ , nie uwzględniającą wytwarzania CO₂ w oddychaniu ciemniowym:

$$\Gamma_{*} = O (0.5 V_{O} K_{C} / V_{C} K_{O})$$
(9).

Zgodnie z równaniem (9), pomiędzy wysokością Γ • a stężeniem O₂ w miejscu działania rubisco, występuje prosta zależność stwierdzana doświadczalnie (OGREN 1984). Przyjmując podaną uprzednio wielkość tego stężenia O₂ otrzymuje się modelową wartość Γ • 1,6 μ M, to jest około 36 ppm, która mieści się w zakresie wielkości uzyskiwanych w pomiarach.

Szybkość asymilacji CO_2 , odpowiadająca fotosyntezie netto (P_N), zależy bezpośrednio od natężenia przebiegających równocześnie reakcji wiązania i uwalniania CO_2 . Wyraża to wzór:

$$P_{\rm N} = v_{\rm C} - 0.5 v_{\rm O} - R_{\rm D} \tag{10}$$

gdzie: R_D — wytwarzanie CO₂ w oddychaniu ciemniowym.

Wyprowadzanie bardziej złożonych modeli matematycznych (FARQUHAR i współaut. 1980, FARQUHAR i von CAEMMERER 1982) przekracza ramy tego artykułu. Przytoczone zostaną niżej tylko ich końcowe postacie.

Fotosyntezę netto przy napromienieniu niższym od wysycającego, gdy bezpośrednim czynnikiem ograniczającym zarówno karboksylację, jak i oksygenację jest odtwarzanie RuBP, wyraża wzór:

$$P_{\rm N} = J \left(C - \Gamma_{\rm *} / 4,5C + 10,5\Gamma_{\rm *} \right) - R_{\rm D}$$
(11)

gdzie: J określa potencjalną szybkość transportu elektronów zależną od natężenia napromienienia; współczynniki liczbowe uwzględniają stechiometrię reakcji PCRC i PCOC.

Fotosyntezę wysyconą fotonami przedstawia natomiast równanie:

$$P_{\rm N} = V_{\rm C} \left[C - \Gamma_* / C + K_{\rm C} (1 + O / K_{\rm O}) \right] - R_{\rm D} \,. \tag{12}$$

Przytoczone wyżej wzory zakładają, że natężenie funkcjonowania PCRC i PCOC przy napromienieniu niższym od wysycającego fotosyntezę zależy od gęstości strumienia fotosyntetycznych fotonów, a przy wyższych — od aktywności karboksylacyjnej rubisco. Natomiast stosunek ilości węgla metabolizowanego na obu drogach, tak jak relacja fotosyntezy do fotooddychania, zależy od kinetycznych parametrów rubisco oraz stężeń CO_2 i O_2 w miejscu funkcjonowania tego enzymu.

Na podstawie tych samych danych wyjściowych można określić inne parametry charakteryzujące funkcjonowanie obu sprzężonych cykli przemian węgla (BERRY i FARQUHAR 1978, FARQUHAR i współaut. 1980). Przykłady zamieszczono w tabeli 1.

Tabela 1

Wytwarzanie PGA oraz zużywanie NADPH i ATP w fotosyntetycznych i fotooddechowych przemianach węgla

Szybkość produkcji PGA	$2v_{\rm C} + 1,5v_{\rm O} = (2 + 1,5\phi) v_{\rm C} = (2 + 4\Gamma \cdot /C)v_{\rm C}$
Szybkość zużycia NADPH	$2v_{\rm C} + 2v_{\rm O} = (2 + 2\phi) v_{\rm C} = (2 + 4\Gamma \cdot / C)v_{\rm C}$
Szybkość zużycia ATP	$3v_{\rm C} + 3,5v_{\rm O} = (3 + 3,5\phi) v_{\rm C} = (3 + 7\Gamma \cdot /C) v_{\rm C}$

gdzie $\phi = v_0/v_c$

FOTOODDYCHANIE A PRODUKTYWNOŚĆ ROŚLIN

Około 90% súchej masy roślin powstaje z fotosyntetycznie asymilowanego CO_2 (ZELITCH 1992). Z tego powodu fotooddychanie, jako proces przeciwny do fotosyntetycznego wiązania CO_2 , należy do podstawowych czynników produktywności roślin. Nadrzędnym czynnikiem wydajności fotosyntetycznej i produktywność roślin jest fotosynteza netto (P_N), którą definiuje wzór 6.

W szeregu prac donoszono o paradoksie wyrażającym się brakiem prostej ilościowej zależności pomiędzy P_N , wyrażoną na jednostkę powierzchni liścia, a wytwarzaniem masy roślinnej (plonowaniem). Wydaje się jednak, że stwierdzenia te zostały sformułowane na podstawie wyników wyrywkowych pomiarów P_N , nie reprezentujących rzeczywistej asymilacji netto CO_2 całej rośliny (ZELITCH 1982). Badania, w których zapewniono odpowiednią dokładność oznaczeń wymiany CO_2 , wykazywały bowiem prostą zależność pomiędzy P_N całej rośliny a jej wzrostem (BUGBEE i MONJE 1992, GRODZINSKI 1992). Również autorzy tego artykułu w badaniach prowadzonych z pszenicą, żytem i pszenżytem, rosnącymi w warunkach kontrolowanych przy małym napromienieniu, stwierdzali ścisłą korelację pomiędzy suchą masą roślin i ich całkowitą fotosyntezą netto (MALE-SZEWSKI i współaut. 1993).

Rośliny C_3 w normalnych warunkach atmosferycznych tracą w wyniku fotooddychania około 40% fotosyntetycznie już związanego CO₂. Powoduje to zmniejszenie produktywności i dodatkowe zużywanie wytwarzanych w świetlnej fazie fotosyntezy ATP i NADPH. Z tego względu jest uzasadnione uznawanie fotooddychania za niekorzystny, marnotrawny (ang. wasteful) proces (ZELITCH 1992).

REGULACJA FOTOODDYCHANIA

Niekorzystne znaczenie fotooddychania dla szybkości fotosyntezy i wytwarzania masy roślinnej stanowiło dodatkowy bodziec do podejmowania badań, których celem było poznanie mechanizmów regulacji fotooddychania oraz znalezienie sposobów wpływania na jego ilościowy stosunek do fotosyntezy. Równanie 7 wskazuje, że korzystna dla fotosyntezy zmiana relacji szybkości obu procesów może być następstwem zwiększenia współczynnika powinowactwa substratowego rubisco (V_cK_o /V_oK_c) oraz stosunku stężeń CO₂/O₂ w miejscu działania tego enzymu. Uwzględniano także możliwość zmniejszenia fotooddychania przez ograniczenie aktywności aparatu enzymatycznego PCOC.

Współczynnik powinowactwa substratowego CO_2/O_2 rubisco nie zależy od napromienienia ani od stężenia RuBP jako trzeciego substratu wspólnego dla obu aktywności enzymu (JORDAN i OGREN 1983, 1984, OGREN 1984). W badaniach mających na celu poznanie możliwości oddziaływania na względne szybkości fotooddychania i fotosyntezy poprzez zmianę właściwości rubisco znaleziono zaledwie kilka czynników wpływających na kinetyczne parametry tego enzymu.

Dla osiągnięcia maksymalnej szybkości katalitycznej rubisco musi ulec aktywacji, polegającej na przyłączeniu kolejno CO_2 i Mg²⁺. W procesie aktywacji jon magnezowy wiąże się z karbaminianem ε-aminowej reszty lizyny 201 polipeptydu dużej podjednostki rubisco (MALESZEWSKI 1988, PORTIS 1990). Stwierdzono, że po zastąpieniu magnezu jonem innego metalu następuje znaczne zmniejszenie współczynnika powinowactwa substratowego enzymu i odpowiednie zwiększenie jego względnej aktywności oksygenacyjnej. Na przykład, współczynnik powinowactwa substratowego rubisco zaktywowanej jonami Mn^{2+} obniża się z około 70 do zaledwie około 4, co prawdopodobnie wynika z tego, że w reakcji oksygenacji RuBP, Mn^{2+} jest lepszym katalizatorem niż Mg^{2+} (JORDAN i OGREN 1981, CHEN i SPREITZER 1992).

Już w początkowym okresie badań nad fotooddychaniem (BJORKMAN i współaut. 1968, JOLLIFFE i TREGUNNA 1968, 1973, LAING i współaut. 1974) uzyskano pośrednie dane prowadzące do wniosku, że wzrost temperatury powoduje zwiększenie stosunku szybkości fotooddychania do szybkości fotosyntezy. Obecnie są podstawy do przyjęcia, że zjawisko to rzeczywiście występuje i ma co najmniej dwie przyczyny. Jedną z nich jest większy spadek rozpuszczalności CO_2 niż O_2 i spowodowane tym obniżenie stosunku stężeń CO_2/O_2 w miejscu działania rubisco, które zwiększa dodatkowo temperaturową stymulację aktywności oksygenacyjnej enzymu (KU i EDWARDS 1977, JORDAN i OGREN 1984). Druga przyczyna jest bezpośrednio związana ze zmianą wartości współczynnika powinowactwa substratowego CO₂/O₂ rubisco, spowodowaną odmienną energią aktywacji w reakcjach karboksylacji i oksygenacji RuBP (CHOLLET i OGREN 1975, CHEN i SPREITZER 1992).

Stosunek stężeń CO_2/O_2 w miejscu działania rubisco podczas fotosyntezy przebiegającej w atmosferze powietrza zależy od szybkości karboksylacji RuBP oraz dopływu CO_2 do chloroplastów spoza komórki oraz ze źródeł wewnętrznych. Przedstawiony na rysunku 1 schemt fotosyntetycznego i fotooddechowego metabolizmu węgla dotyczy w zasadzie wszystkich fotoautotrofów. W typowej postaci występuje jednak tylko u lądowych roślin C₃. U sinic, mikroglonów, wodnych makrofitów oraz lądowych roślin C₄ i CAM funkcjonują dodatkowe mechanizmy, zwiększające stosunek stężeń CO_2/O_2 w miejscu działania rubisco, które istotnie modyfikują względne ilości metabolizowanego węgla w PCRC i PCOC (BADGER i PRICE 1994).

U sinic i glonów, których rubisco charakteryzuje się szczególnie niskim powinowactwem do CO_2 działa złożony, słabo jeszcze poznany, mechanizm aktywnego transportu przez błony komórkowe nieorganicznych form węgla i zwiększania stężenia ich w fotosyntetyzujących komórkach. Poznanymi składnikami tego mechanizmu są transbłonowe przenośniki nieorganicznych form węgla oraz anhydraza węglanowa (E.C. 4.2.1.1). W wyniku działania mechanizmu zatężającego, wewnątrzkomórkowe stężenie CO_2 może być nawet 10^3 razy wyższe niż w otoczeniu, przez co aktywność oksygenacyjna rubisco może być istotnie ograniczona. Analogiczny mechanizm funkcjonuje u wyższych roślin wodnych.

U roślin fotosyntetycznego typu C4, do których należy między innymi trzcina cukrowa, kukurydza, szarłat, portulaka, wnikający do liści CO₂ jest pierwotnie wiązany w komórkach mezofilu przy udziale karboksylazy fosfoenolopirogronianowej (E.C. 4.1.1.31). Czterowęglowy produkt karboksylacji, kwas szczawiooctowy, ulega redukcji do kwasu jabłkowego lub aminacji do kwasu asparaginowego. Metabolity te są transportowane do komórek pochwy wokółwiązkowej, otaczających wieńcowo wiązki przewodzące liścia, gdzie są przekształcane w CO₂ i pirogronian. Ten ostatni powraca do komórek mezofilu i jest substratem dla odtwarzania pierwotnego akceptora CO₂ w fotosyntezie roślin C₄, kwasu fosfoenolopirogronowego. Uwalniany w komórkach pochwy wokółwiązkowej CO₂ jest wtórnie wiązany przez rubisco i przekształcany w cyklu Calvina, działającym tylko w tych komórkach. Jedną z funkcji tego dodatkowego mechanizmu fotosyntetycznego u roślin C4 jest wydajne dostarczanie CO2 dla rubisco i ograniczanie aktywności oksygenacyjnej enzymu i fotooddychania. Dzięki niemu fotosynteza u roślin C₄ przy optymalnym napromienieniu i temperaturze charakteryzuje się większą szybkością od fotosyntezy u roślin C3, punktem kompensacyjnym zbliżonym do zerowego i niewrażliwością na O_2 w stężeniu atmosferycznym.

Podobny rozdział przestrzenny reakcji fotosyntezy, umożliwiający ograniczenie fotooddychania, występuje u roślin fotosyntetycznego typu pośredniego C_3 - C_4 . Należą do niego niektóre gatunki z rodzajów *Panicum, Mollugo, Moricandia, Neurachne* i *Flaveria.* W liściach tych roślin występują szczątkowe pochwy wokółwiązkowe, a fotosynteza ma szereg pośrednich właściwości fotosyntezy C_3 i C₄: mniejszą niż u roślin C₃ wrażliwość na O₂ w stężeniu atmosferycznym, obniżony punkt kompensacyjny, donoszono też o podwyższonej P_N (ZELITCH 1992).

U roślin fotosyntetycznego typu CAM, obejmującego sukulenty należące do rodziny gruboszowatych (*Crassulaceae*), występują elementy fotosyntezy C₃ i C₄ w tych samych komórkach, lecz działanie ich jest rozdzielone czasowo (BADGER i PRICE 1994). Pierwotna karboksylacja kwasu fosfoenolopirogronowego i synteza kwasów czterowęglowych odbywa się w nocy, przy otwartych aparatach szparkowych, a dekarboksylacja tych kwasów i wtórne wiązanie uwolnionego CO₂ przez rubisco następuje podczas dnia, gdy aparaty szparkowe są zamknięte. Główną fizjologiczną korzyścią z CAM jest ograniczenie transpiracji. Nagromadzenie w fotosyntetyzujących komórkach dużej puli prekursorów CO₂ podczas nocy i zamknięcie aparatów szparkowych podczas dnia niewątpliwie minimalizuje także straty węgla powodowane fotooddychaniem.

INHIBITORY FOTOODDYCHANIA

W badaniach mających na celu zwiększenie szybkości fotosyntezy netto i produktywności roślin brano pod uwagę możliwość stosowania inhibitorów fotooddychania, działających na reakcje poprzedzające uwalnianianie w tym procesie CO2. Znaleziono szereg związków hamujących przemiany PCOC (KLE-CZKOWSKI 1994). Najczęściej były stosowane: kwas glicydowy, inhibitor wytwarzania glikolanu (ZELITCH 1974); kwas α-hydroksy-2-pirydynometanosulfonowy (α-HPMS) hamujący oksydazę glikolanową (ZELITCH 1966); kwas oksyaminooctowy (AOA) hamujący działanie aminotransferazy glioksalanowej (YOKOTA i KI-TAOKA 1987) oraz hydrazyd kwasu izonikotynowego (INH), który hamuje zlokalizowana w mitochondriach reakcję przekształcania glicyny w serynę (PRITCHARD i współaut. 1963). W zasadzie, żaden z tych związków nie spełnił oczekiwań, to jest nie powodował zwiększenia fotosyntezy netto przez specyficzne hamowanie fotooddychania. Co prawda, w kilku pracach doniesiono o uzyskaniu przejściowego wzrostu fotosyntezy netto w liściach pobierających małe dozy α -HPMS (ZELITCH 1966, ŁOBODa i współaut. 1988), lecz inne badania nie potwierdzały takiego efektu, co sugeruje, że może on wystąpić tylko w szczególnych warunkach doświadczalnych. Inhibitory fotooddychania, zwłaszcza INH, α-HPMS i AOA, powodujące gromadzenie się pośrednich metabolitów cyklu PCOC w fotosyntetyzujących komórkach, są natomiast przydatne w badaniach mających na celu określenie udziału tego cyklu w przemianach asymilowanego wegla (MALE-SZEWSKI I KAMIŃSKA 1984).

GENETYCZNE MODYFIKACJE FOTOODDYCHANIA

Podwyższenie fotosyntezy netto i produktywności roślin, zwłaszcza gatunków roślin o fotosyntezie typu C_3 , teoretycznie może być osiągnięte przez uzyskanie mutantów o obniżonej aktywności fotooddechowej (równanie 6).

Jedną z dróg prowadzących do takiego celu może być genetyczna modyfikacja powinowactwa substratowego rubisco: względne zwiększenie aktywności karboksylacyjnej i obniżenie aktywności oksygenacyjnej tego kluczowego dla fotosyntezy i fotooddychania enzymu. Analizując poddaną mutacjom rubisco z różnych szczepów glonu *Chlamydomonas reinhardtii* stwierdzono, że zmiana jednego lub dwu aminokwasów w dużej podjednostce enzymu powoduje zmianę współczynnika powinowactwa substratowego CO_2/O_2 w zakresie od 62 u typu dzikiego do 36 u mutanta. Chociaż uzyskana zmiana bezpośrednio powodowała efekt przeciwny do pożądanego, to jednak potwierdza możliwość genetycznej modyfikacji funkcji rubisco (CHEN i współaut. 1990, CHEN i SPREITZER 1992, ZELITCH 1992).

Dążąc do zwiększenia fotosyntetycznej wydajności poszukiwano też mutantów roślin z defektami genetycznymi, wyrażającymi się fenotypowo brakiem lub obniżoną aktywnością niektórych enzymów PCOC. Okazało się jednak, że mutanty takie nie są zdolne do wegetacji w normalnej atmosferze. Przeżywają jedynie w warunkach nie sprzyjających fotooddychaniu, to jest przy wysokim stężeniu CO_2 lub niskim stężeniu O_2 . Na przykład u mutanta rośliny typu C_3 — *Arabidopsis thaliana* z niską aktywnością fosfatazy fosfoglikolanowej (E.C. 3.1.3.18), podczas fotosyntezy przebiegającej w warunkach umożliwiających fotooddychanie, gromadził się w tkankach fosfoglikolan, bezpośredni produkt oksygenacji RuBP, który hamował fotosyntetyczny metabolizm węgla i wzrost roślin (McCourt i SOMERVILLE 1987, PIERCE 1988).

Drogą prowadzącą do zmniejszenia fotooddychania może być także uzyskiwanie mutantów fotoautotrofów z wysoką aktywnością katalazową. Są bowiem podstawy, aby sądzić, że w ich tkankach fotooddechowe wytwarzanie CO₂ w innych przemianach (równanie 4 i 5) niż należąca do PCOC reakcja przekształcania glicyny w serynę będzie znacznie ograniczone lub wyeliminowane. Wynik badań prowadzonych w tym kierunku wykazał, że mutanty (na przykład tytoniu) z dużą aktywnością katalazową mają wyższą niż typy dzikie fotosyntezę netto w warunkach sprzyjających intensywnemu fotooddychaniu, to jest przy podwyższonej temperaturze, wysokim stężeniu O₂, niskim stężeniu CO₂. Rezultaty uzyskane w laboratorium zostały potwierdzone w doświadczeniach polowych. Są więc poważne podstawy do stwierdzenia, że wysoka aktywność katalazowa w fotosyntetycznych tkankach może zmniejszać fotooddechowe straty węgla (ZELITCH 1992).

WPŁYW WYSOKIEGO STĘŻENIA CO2 W ATMOSFERZE NA FOTOODDYCHANIE

Rośliny C₃ rozwijające się w atmosferze powietrza, zawierającego objętościowo około 21% O₂ i 0,035% CO₂, tracą w wyniku fotooddychania około 40% asymilowanego netto węgla (ZELITCH 1992). Metodą zwiększania produktywności roślin, stosowaną często w uprawach szklarniowych, jest utrzymywanie w otaczającej je atmosferze stężenia CO₂ w zakresie 0,06%–0,2%. Skutki nawożenia roślin zwiększonymi dawkami CO₂ były też przedmiotem wielokierunkowych badań (GRODZINSKI 1992). Warto nadmienić, że zagadnienie to jest także uwzględnione w realizowanym w USA od 1988 roku przez NASA programie badań kosmicznych CELSS (Controlled Ecological Life Support System), którego celem jest skonstruowanie samoodtwarzalnego, sztucznego środowiska, umożliwiającego długotrwałe przebywanie człowieka w prawie pełnej izolacji, jedynie przy dopływie energii słonecznej lub ze sztucznych źródeł jądrowych (GALSTON 1992).

Dotychczasowe badania wykazały, że utrzymywanie w atmosferze stężenia CO₂ znacznie wyższego od występującego obecnie w powietrzu powoduje ograniczenie fotooddychania, zwiększenie fotosyntezy i szybkości wzrostu u większości roślin typu C₃. Problem stałego oddziaływania podwyższonego stężenia CO₂ jest jednak bardzo złożony, gdyż modyfikuje ono równocześnie liczne inne procesy i właściwości roślin: zagęszczenie i stan aparatów szparkowych, działanie naturalnych mechanizmów pobierania i transportu CO₂, wytwarzanie i rodzaj końcowych produktów fotosyntezy, ich przemieszczanie i dalsze przemiany, działanie hormonów i rozwój. Powoduje to liczne wtórne, nieprzewidziane i nie zawsze korzystne konsekwencje (GRODZINSKI 1992).

FIZJOLOGICZNE FUNKCJE FOTOODDYCHANIA

Podejmując próby minimalizacji fotooddychania, jako procesu niekorzystnego dla produktywności roślin, należałoby znać jego fizjologiczne funkcje i wiedzieć w jakich warunkach mogą być one ograniczone lub zbędne. Niestety, mimo 40 lat wielokierunkowych badań poglądy dotyczące tego problemu opierają się jeszcze w dużym stopniu na hipotezach.

Fotooddychanie jest niewątpliwie wewnętrznym źródłem CO_2 , które przy utrudnionym dopływie CO_2 z atmosfery zewnętrznej, na przykład przy zamkniętych szparkach podczas stresu wodnego, zapewnia funkcjonowanie fotosyntezy kosztem nagromadzonych już w komórkach asymilatów. Umożliwia to odprowadzanie energii pochłoniętej przez barwniki fotosyntetyczne i chroni aparat fotosyntetyczny przed uszkodzeniami (MALESZEWSKI i KAMIŃSKA 1984, HEBER i współaut. 1989, PETERSON 1991). Podstawową funkcją cyklu C_2 jest natomiast odzyskiwanie dla fotosyntezy, przez ponowne włączenie do cyklu C_3 , do 75% węgla uczestniczącego w przemianach fotooddechowych, nie przekształconego w CO_2 (CANVIN 1990).

Zintegrowane procesy fotosyntezy i fotooddychania przebiegają w trzech organellach: chloroplastach, peroksysomach i mitochondriach (rys. 1). Uaktywnia to wewnątrzkomórkową wymianę metabolitow i ich transport. Nie jest wyjaśniony w zadawalającym stopniu problem wpływu tych procesów na oddychanie ciemniowe fotosyntetyzujących komórek (POSKUTA 1970, 1992). W napromienionych liściach stwierdzano wielokrotnie ograniczenie funkcjonowania oddechowych przemian związków węgla. Ostatnio wysunięto hipotezę, że może to następować w wyniku, zależnego od reakcji PCOC, hamowania dehydrogenazy pirogronianowej, regulującej dopływ węgla do cyklu Krebsa. Przy czym NADH wytwarzany w fotooddechowej reakcji przekształcania glicyny w serynę (równanie 3) może podtrzymywać mitochondrialny transport elektronów i wytwarzanie ATP (GEMEL i RANDALL 1992).

Przedmiotem licznych badań jest fotooddechowy cykl azotu. Wiadomo, że przebiegająca w mitochondriach reakcja przekształcania glicyny w serynę (równanie 3) jest głównym źródłem NH_3 w fotooddychających tkankach, który

powstaje w takich samych ilościach jak CO₂. Przy udziale układu enzymatycznego GS/GOGAT (rys. 1) azot amonowy jest reasymilowany przez włączenie do 2-oksyglutaranu z wytworzeniem glutaminianu. Ten ostatni stanowi donor grupy aminowej w reakcji PCOC glioksylan \rightarrow glicyna, przebiegającej w peroksysomach. Ostatnio, gromadzą się dowody wskazujące, że fotooddechowy cykl azotu nie jest zamknięty lecz powiązany z ogólnym metabolizmem azotowym rośliny i może pełnić funkcje syntetyczne, na przykład wytwarzanie netto glicyny i seryny w rosnących liściach (GIVAN i współaut. 1988, CANVIN 1990).

Podobną rolę spełnia PCOC i fotooddychanie w gospodarce fosforowej komórki. Odpowiedni poziom ortofosforanu nieorganicznego (P_i) jest niezbędny dla prawidłowego przebiegu fotosyntezy i innych procesów metabolicznych. P_i jest bowiem substratem w licznych reakcjach oraz pełni funkcje regulacyjne, na przykład w aktywacji enzymów. W fotosyntezie jest przekształcany w organiczne fosforany i odtwarzany podczas wytwarzania produktów końcowych: skrobi i sacharozy. Dodatkowym źródłem P_i jest przebiegająca w chloroplastach, należąca do PCOC, reakcja: fosfoglikolan \rightarrow glikolan + P_i. Funkcja fotooddychania w gospodarce fosforowej sprowadza się więc do utrzymywania właściwej równowagi pomiędzy fosforanami organicznymi i ortofosforanem nieorganicznym w stromie chloroplastów (JACOB i LAWLOR 1993, KOZŁOWSKA i MALESZEWSKI 1994).

HAHN (1991) po dokonaniu metodami matematycznymi analizy funkcjonowania aparatu fotosyntetycznego i fotooddechowego w następujący sposób sformułował końcową konkluzję swoich badań. Najważniejszym wynikiem tej pracy jest stwierdzenie, że fotooddychanie, proces przeciwny do fotosyntezy i dlatego uważany za marnotrawny (ang. wasteful), ma stabilizujące znaczenie dla fotosyntetycznego cyklu Calvina. Przy braku fotooddychania równowaga cyklu Calvina nie jest możliwa. Zostało to ustalone z całą pewnością.

ZAKOŃCZENIE

Fotooddychanie zmniejsza fotosyntezę, która jest podstawowym czynnikiem w produktywności roślin. Z tego względu przyjęte powszechnie w piśmiennictwie określanie tego procesu przymiotnikiem marnotrawny (ang. wasteful) można uznać za uzasadnione, chociaż lepiej wyrażającym ten jego aspekt byłby termin energetycznie kosztowny. Zrozumiałe też są próby znalezienia metod specyficznego oddziaływania na fotooddychanie.

W ostatnich latach nagromadziły się jednak fakty wskazujące, że przemiany fotooddechowe są biologicznie ważnym elementem, rozszerzającym zakres zdolności przystosowawczych roślin do zróżnicowanych i zmiennych warunków środowiska. Tezę tę mocno potwierdza już sam fakt ewolucyjnego ukształtowania się i utrwalenia fotooddychania. Potwierdzeniem jej jest także zawężony zakres przystosowawczy, na przykład do warunków świetlnych i temperaturowych roślin typu C₄, u których fotooddychanie jest w sposób naturalny ograniczone.

Wyeliminowanie lub ograniczenie fotooddychania u niektórych roślin użytkowych mogłoby przynieść pozytywne efekty. Trzeba się jednak liczyć z tym, że byłoby to związane ze zmianami wielu ich właściwości biochemicznych, anatomicznych i fizjologicznych oraz wymagań odnośnie warunków środowiskowych. Uzyskanie praktycznych korzyści z takiej modyfikacji wydaje się też bardziej realne przy uprawie roślin w warunkach częściowo lub całkowicie kontrolowanych.

IS PHOTORESPIRATION A WASTEFUL BIOLOGICAL PROCESS?

Summary

Photorespiration decreases the photosynthetic rate and plant productivity. Therefore, the definition of photorespiration as a wasteful process and search for the methods of its reduction in usable plants is reasonable. There are, however, some data indicating that photorespiration has also a number of positive effects which are necessary for normal function of photosynthesis under different and variable environmental conditions.

LITERATURA

- BADGER M. R., PRICE G. D., 1994. The role of carbonic anhydrase in photosynthesis. Annu. Rev. Pant Physiol. Plant Mol. Biol. 45, 369–392.
- BERRY J. A., FARQUHAR G. D., 1978. The CO₂ concentrating function of C₃ photosynthesis. A biochemical model. [W:] HALL D., COOMBS J., Goodwin T., (red.). Proc. 4th Int. Congr. Photosynthes. Biochem. Soc. London, 119–131.
- BJORKMAN O., HIESEY W. M., NOBS M. A., NICHOLSON F., HART R. W., 1968. Effect of oxygen concentration in higher plants. Carnegie Inst. Wash. Year Book 66, 228–232.
- BUGBEE B., MONJE O., 1992. Limits of crop productivity. BioScience, 42, 494–502.
- CAMPBELL W. J., OGREN W. L., 1990. Glyoxylate inhibition of ribulosebisphosphate carboxylase/oxygenase activation in intact, lysed, and reconstituted chloroplasts. Photosynth. Res. 23, 257–68.
- CANVIN D. T., 1990. Photorespiration and CO₂ concentrating mechanisms. W:] DENNIS D. T., TURPIN D. H., (red.) Plant Physiology, Biochemistry and Molecular Biology, Longman Scientific & Technical 253–273.
- CHEN Z., SPREITZER R. J., 1992. How various factors influence the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5bisphosphate carboxylase / oxygenase. Photosynt. Res. 31, 157–164.
- CHEN Z., GREEN D., WESTHOFF C., SPREITZER R. J., 1990. Nuclear mutation restores the reduced CO₂/O₂ specificity of ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase in a temperature conditional chloroplast mutant of Chlamydomonas reinhardtii. Arch. Biochem. Biophys. 283, 60–67.
- CHOLLET R., OGREN W. L., 1975. Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. Bot. Rev. 41, 137–179.
- COOK C. M., MULLIGAN R. M., TOLBERT N. E., 1985. Inhibition and stimulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase by gloxylate. Arch. Biochem. Biophys. 240, 392-401.
- DECKER J. P., 1955. A rapid postillumination deceleration of respiration in green leaves. Plant Physiol. 30, 82–84.
- DECKER J. P., TIO M. A., 1959. Photosynthetic surges in Cofea arabica. J. Agr. Univ. P. R. 43, 50-55.
- FARQUHAR G. D., von CAEMMERER S., 1982. Modeling of photosynthetic response to evironmental conditions. [W:] Encyclopedia of Plant Physiology, 12B, LANGE O. L., NOBEL P. S., OSMOND C.B., ZIEGLER H. (red.). Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 549–587.
- FARQUHAR G. D., von CAEMMERER S., BERRY J. A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. Planta 149, 78–90.
- GALSTON A. W., 1992. Photosynthesis as a basis for life support on earth and in spase. BioScience 42, 490–493;
- GIVAN C. V., JOY K. W., KLECZKOWSKI L. A., 1988. A decade of photorespiratory nitrogen cycling. TIBS 13 (11), 433–437.
- GEMEL J., RANDALL D. D., 1992. Light regulation of leaf mitochondrial pyruvate dehydrogenase complex. Plant Physiol. 100, 908–914.
- GRODZINSKI B., 1992. Plant nutrition and growth regulation by CO₂ enrichment. BioScience 42, 517–525.
- HAHN B. D., 1987. A matematical model of photorespiration and photosynthesis. Ann. Bot. 60, 157–169.

- HAHN B. D., 1991. Photosynthesis and photorespiration: modelling the essentials. J. Theor. Biol. 151, 123–139.
- HANSON K. R., PETERSON R. B., 1985. The stoichiometry of photorespiration during C_3 -photosynthesis is not fixed: evidence from combined physical and stereochemical methods. Arch. Biochem. Biophys. 237, 300–313.
- HARLEY P. C., WEBER J. A., GATES D. .M., 1985. Interactive effects of light, leaf temperature, CO₂ and O₂ on photosynthesis in soybean. Planta 165, 249–263.
- HEBER U., VIIL J., NEIMANIS S., MIMURA T., DIETZ K. J., 1989. Photoinhibitory damage to chloroplasts under phosphate deficiency and alleviation of deficiency and damage by photorespiratory reactions. Z. Nathurforsch. 44, 524–536.
- JACOB J., LAWLOR D. W., 1993. Extreme phosphate deficiency decreases the in vivo CO₂/O₂ specificity factor of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase in intact leaves of sunflower. J. Exp. Bot. 44, 1635–1641.
- JOLLIFFE P. A., TREGUNNA E. B., 1968. Effect of temperature, CO₂ concentration, and light intensity on oxygen inhibition of photosynthesis in wheat leaves. Plant Physiol. 43, 902–906.
- JOLLIFFE P.A., TREGUNNA E.B., 1973. Environmental regulation of the oxygen effect on apparent photosynthesis in wheat. Canad. J. Bot. 51, 841–853.
- JORDAN D. B., OGREN W. L., 1981. A sesitive assay procedure for simultaneous determination of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and oxygenase activity. Plant Physiol. 67, 237–245.
- JORDAN D. B., OGREN W. L., 1983. Species variation in kinetic properties of RuBP carboxylase/oxygenase. Arch. Biochem. Biophys. 227, 425–33.
- JORDAN D. B., OGREN W. L., 1984. The CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase /oxygenase: Dependence on ribulosebisphosphate concentration, pH and temperature. Planta 161, 308–313.
- KANIUGA Z., 1977. Regulacja fotooddychania. Zesz. Nauk. Uniw. Jagiell. 464, 75-86.
- KLECZKOWSKI L. A., 1994. Inhibitors of photosynthetic enzymes/carriers and metabolism. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 45, 239–267.
- KLECZKOWSKI L. A., ŁOBODA T., NALBORCZYK E., 1988. Pomiary fotooddychania u roślin wyższych. Wiad. Bot. 32, 227–240.
- KOZŁOWSKA B., MALESZEWSKI S., 1994. Low level of inorganic orthophosphate in growth medium increases metabolism and excretion of glycolate by Chlorella vulgaris cells cultivated under air conditions. Plant Physiol. Biochem. 32 (5), 717-721.
- KU S. B., EDWARDS G. E., 1977. Oxygen inhibition of photosynthesis. I. Temperature dependence and relation to O₂/CO₂ solubility ratio. Plant Physiol. 59, 986–990.
- LAING W. A., OGREN W. L., HAGEMAN R. H., 1974. Regulation of soybean net photosynthetic O₂ fixation by the interaction of CO₂, O₂ and ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. Plant Physiol. 54, 678–685.
- LOBODA T., KLECZKOWSKI L. A., TARLOWSKI J., NALBORCZYK E., 1988. A transient stimulation of net photosynthesis of rye leaves by α -hydroxy-2-pyridinemethanesulphonic acid (α -HPMS) due to inhibition of photorespiratory CO₂ release. J. Exp. Bot. 39, 1765–770.
- Maleszewski S., 1974. Tlen jako element regulacji fotosyntezy. Post. Biochem. 20, 379–402.
- MALESZEWSKI S., 1988. Karboksylaza/oksygenaza rybulozo-1,5-bisfosforanu kluczowy enzym fotosyntezy i fotooddychania. Post. Biol. Kom. 15, 233–254.
- MALESZEWSKI S., BYSTRZEJEWSKA G., 1981. Czynniki biofizyczne i biochemiczne warunkujące produktywność fotosyntetyczną roślin. Post. Biol. Kom. 8, 211–225.
- MALESZEWSKI S., KAMIŃSKA Z., 1984. Działanie tlenu w fotosyntetycznym metabolizmie węgla. Post. Biochem. 30, 317–334.
- MALESZEWSKI S., TOMCZYK J., KOŁACIŃSKA B., KOZŁOWSKA B., 1993. Photosynthesis and growth of wheat, rye and Triticale at various daylengths and night temperatures. Plant Physiol. Biochem. 31, 773–776.
- McCOURT P., SOMERVILLE C. R., 1987. The use of mutants for the study of plant metabolism. [W:] The Biochemistry of Plants, STUMPF P. K., CONN E. E. (red.). Academic Press, San Diego, New York, Berkeley, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto, 33–64.
- OGREN W. L., 1984. Photorespiration: Pathways, regulation, and modufication. Ann.Rev. Plant Physiol. 35, 415–442.
- PETERSON R. B., 1991. Effects of O_2 and CO_2 concentrations on quantum yields of photosystems I and II in tobacco leaef tissue. Plant Physiol. 97, 1388–1394.
- PIERCE J., 1988. Prospects for manipulating the substrate specifity of ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase. Physiol. Plant. 72, 690–698.

PORTIS A. R., 1990. Rubisco activase. Biochim. Biophys. Acta 1015, 15-28.

POSKUTA J., 1970. Fotooddychanie u roślin. Wiadom. Bot., 14, 43-54.

POSKUTA J., 1992. Zależności pomiędzy fotosyntezą i oddychaniem u roślin. Wiadom. Bot. 36, 7–52.

- PRITCHARD G. G., WHITTINGHAM C. P., GIFFINR W. J., 1963. The effect of isonicotinyl hydrazide on the photosynthetic incorporation of radioactive carbon dioxide into ethanol — soluble compounds of Chlorella. J. Exp. Bot. 14, 281–289.
- TOLBERT N. E., 1979. Glycolate metabolism by higher plants and algae. [W:] Encyclopedia of Plant Physiology, New series, 6, GIBBS M., LATZKO E., (red.). Springer-Verlag, Berlin, 338–352.
- YOKOTA A., KITAOKA S., 1987. Rates of glycolate synthesis and metabolism during photosynthesis of Euglena and microalgae grown on low CO₂. Planta 170, 181–189.
- ZELITCH I., 1966. Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase. Plant Physiol. 41, 1623–1631.

ZELITCH I., 1971. Photosynthesis, photorespiration and plant productivity. Academic Press, New York;

- ZELITCH I., 1974. The effect of glycidate, an inhibitor of glycolate synthesis, on photorespiration and net photosynthesis. Arch. Biochem. Biophys. 163, 367–377.
- ZELITCH I., 1982. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. BioScience 32, 796–802.
- ZELITCH I., 1992. Control of plant productivity by regulation of photorespiration. BioScience 42, 510–516.