

Andrzej Rzepka, Jan Krupa**

Natężenie wymiany gazowej liści *Catharina undulata* w warunkach różnej koncentracji dwutlenku węgla i tlenu

Streszczenie

Wpływ stężenia dwutlenku węgla i tlenu na intensywność fotosyntezy i oddychania był przedmiotem studiów niniejszej pracy. Wyraźny wzrost intensywności fotosyntezy w atmosferze zawierającej około 8% tlenu lub pozbawionej tego gazu wskazuje, że badany gatunek mchu należy do roślin typu C₃. W krzywej ilustrującej zależność fotosyntezy od stężenia CO₂ w normalnych warunkach koncentracji tlenu można wyróżnić dwa odcinki odróżniające je od roślin wyższych.

Natężenie oddychania jest stosunkowo niskie, a różnice między różnymi warunkami koncentracji dwutlenku węgla są słabo widoczne. Oddychanie ciemniowe zostało stwierdzone w liściach umieszczonych w powietrzu pozbawionym tlenu, co sugeruje, że wydzielanie dwutlenku węgla może być związane z funkcjonowaniem innych procesów powodujących produkcję dwutlenku węgla.

Wstęp

Zmiany w stężeniu dwutlenku węgla w atmosferze są powszechnie uważane jako czynnik regulujący natężenie fotosyntezy i oddychania.

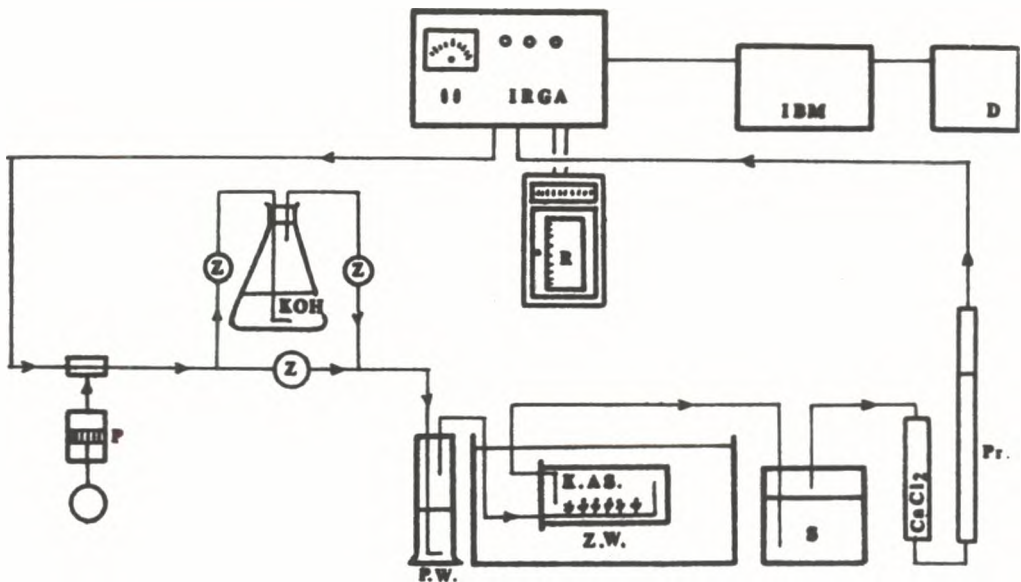
*Zakład Fizjologii Roślin Instytutu Biologii Wyższej Szkoły Pedagogicznej w Krakowie

Istotna dla przebiegu tych procesów jest obecność w powietrzu nie tylko dwutlenku węgla, ale również tlenu, stąd też w badaniach nad wpływem stężenia dwutlenku węgla jest konieczne określenie zawartości tlenu w atmosferze. Zawartość dwutlenku węgla w powietrzu w normalnych warunkach jest w zasadzie stała, chociaż w poszczególnych ekosystemach można stwierdzić przynajmniej czasowe ważne różnice (Silvola 1985). Zjawisko to jest często obserwowane u mchów, które stanowiły przedmiot badań w niniejszej pracy. Rośliny te są niewielkich rozmiarów i tworzą często skupiska. Wiadomo także, że duże ilości dwutlenku węgla są uwalniane z gleby (Starzecki 1979; Czarnowski 1980). Mchy należą do organizmów o stosunkowo prostej budowie anatomicznej liści. Z tych względów, jako rośliny lądowe, są w ścisły sposób uzależnione od stosunków wodnych panujących w środowisku ich życia. Fotosynteza w liściach mchów zachodzi wtedy, gdy organy te znajdują się w stanie pełnego uwodnienia (Krupa 1974, 1984, 1986). Pełny stan uwodnienia wiąże się często z obecnością na powierzchni liścia „filmu wodnego”, który niewątpliwie modyfikuje stosunki dyfuzyjne dla dwutlenku węgla. Jest rzeczą niewątpliwą, że drogi dyfuzji CO₂ do chloroplastów z jednej strony są krótsze, z drugiej wielkość oporów dyfuzyjnych jest analogiczna do roślin wyższych, jeśli pominąć opory szparkowe (Proctor 1984, Bazzaz, Carlson 1984). W tym względzie analogia do roślin wyższych wydaje się być jeszcze bardziej złożona, ponieważ istotne dla szybkości dyfuzji są różnice stężeń danego gazu. Liście *Catharinea undulata*, które były obiektem badań niniejszej pracy, posiadają dobrze rozwinięty aparat fotosyntezy, a natężenie tego procesu przebiega z dużą intensywnością (Rzepka 1990). Intensywność fotosyntezy mchów jest porównywalna z natężeniem tego procesu u niektórych roślin naczyniowych (Maczek 1977; Carlson, Bazzaz 1980; Czarnowski 1980, 1984; Starzecki Czarnowski 1989; Šestak 1985). Jak wynika z nielicznych badań, rośliny te są zaliczane do typu C₃ (Dilks, Proctor 1979; Valanne 1984). Dla lądowych roślin tego typu głównym czynnikiem regulującym natężenie względnej fotosyntezy jest stosunek CO₂/O₂. Regulująca rola tego czynnika wynika z obecności u tych roślin fotorespiracji, co wiąże się z aktywnością karboksylazy/oksygenazy RuBP (Beck 1979; Calvin 1979; Kleczkowski, Łoboda, Nalborczyk 1988).

Materiał i metodyka badań

Do doświadczeń użyto gametofory mchu *Catharinea undulata*. Materiał doświadczalny, po przewiezieniu z terenu do laboratorium, był przetrzymywany w termostatach klimatyzacyjnych przez około 14 dni celem adaptacji do warunków hodowli. Hodowlę prowadzono tak, aby warunki świetlne oraz termiczne były zbliżone do naturalnych. Zamknięta przestrzeń i obecność wody (stałe uzupełnianie) powodowały, że była zachowana wysoka wilgotność powietrza.

Pomiaru przemiany gazowej gametoforu *Catharinea undulata* dokonano przy pomocy analizatora gazowego podczerwieni typu Infra-lyt-4 w układzie zamkniętym (ryc. 1).



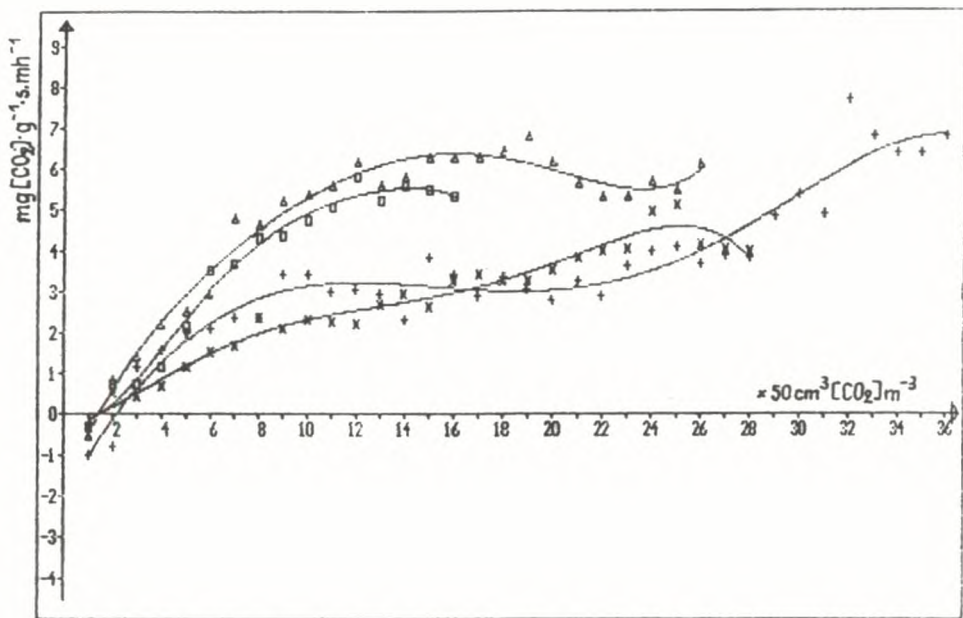
Ryc. 1. Schemat układu zamkniętego do pomiaru przemiany gazowej:

P – pompa, Z – zawór, KOH – roztwór 40%, P.W – płuczka wodna, Z. W – zbiornik z wodą, K. AS – komora asymilacyjna, S – schładzacz powietrza, CaCl₂ – kolumna osuszająca powietrze, Pr – przepływomierz, R – rejestrator, IRGA – gazowy analizator podczerwieni, IBM – komputer, D – drukarka

Dodanie lub absorpcja dwutlenku węgla w układzie zamkniętym pozwala na ustalenie stężenia tego gazu w atmosferze na żądanym poziomie. Ponieważ azot w butli zawiera pewną ilość tlenu, stąd też celem uzyskania atmosfery beztlenowej zastosowano absorber tlenu do chromatografii gazowej. Komorę reakcyjną oświetlano żarówką typu LRFR-Polam, a odpowiednią intensywność strumienia świetlnego uzyskiwano przez oddalanie bądź przybliżanie jej do badanego obiektu roślinnego zamkniętego w komorze reakcyjnej. Komora ta wraz z materiałem roślinnym była zanurzona w termostatywowanym naczyniu szklanym z wodą, a temperatura w czasie pomiarów wynosiła 25°C. Układ mierzący analizatora połączony był z komputerem typu LMC XT-Turbo, umożliwiało to stałą rejestrację danych i ich matematyczną obróbkę. Otrzymane wyniki opracowano statystycznie przy zastosowaniu testu Studenta-Gosseta, analizy wariancji, odchylenia standardowego według klasyfikacji pojedynczych. W opracowaniu przyjęto wartość $p = 0.01$.

Wyniki

Natężenie nett fotosyntezy liści *Catharinea undulata* umieszczonych w atmosferze zawierającej 21% tlenu, wyraźnie zależy od stężenia dwutlenku węgla w powietrzu. Punkt kompensacyjny jest osiągnięty w granicach $100 \text{ cm}^3\text{CO}_2\text{m}^{-3}$. Wzrost stężenia tego gazu do wartości około $500 \text{ cm}^3\text{CO}_2\text{m}^{-3}$ stymuluje fotosyntezę, a intensywność tego procesu osiąga wartości $3.4 \text{ mgCO}_2\text{g}^{-1}\text{s.m.h}^{-1}$ (ryc. 2). W zakresie stężeń CO_2 między $500 - 1300 \text{ cm}^3\text{m}^{-3}$ natężenie fotosyntezy nie ulega zasadniczym zmianom i utrzymuje się na stałym poziomie. W trzeciej fazie (od stężenia CO_2 $1300 \text{ cm}^3\text{m}^{-3}$ (stwierdzono ponowny wzrost intensywności badanego procesu, a w najwyższej koncentracji CO_2 natężenie fotosyntezy osiąga wartość $6.8 \text{ mgCO}_2\text{g}^{-1}\text{s.m.h}^{-1}$ (ryc. 2). Przebieg krzywej (ryc. 2) ilustruje zależności natężenia fotosyntezy od koncentracji dwutlenku węgla w atmosferze zawierającej 100% tlenu. Proces ten jest podobny do stwierdzonego w normalnych warunkach stężenia tlenu (ryc. 2).

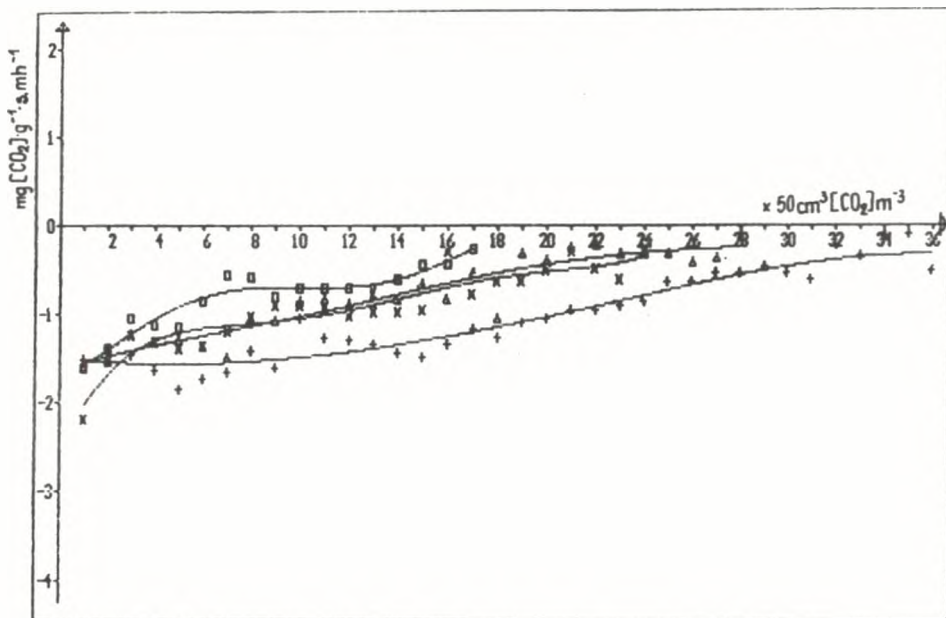


Ryc. 2. Intensywność fotosyntezy pozornej liści *Catharinaea undulata* w atmosferze: + -21% tlenu, □ - 0% tlenu, Δ - 2-8% tlenu, X - 100% tlenu

Punkt kompensacyjny jest jednak osiągnięty w granicach $50 \text{ cm}^3 \text{CO}_2 \text{m}^{-3}$. Natężenie fotosyntezy w niższych stężeniach dwutlenku węgla, aż do wartości $900 \text{ cm}^3 \text{m}^{-3}$, jest nieznacznie mniejsze od intensywności tego procesu w atmosferze zawierającej 21% tlenu. W zakresie badanych stężeń obserwuje się stały wzrost intensywności tego procesu, a więc brak jest wyraźnej fazy stacjonarnej stwierdzonej dla warunków niższej koncentracji tlenu (ryc. 2). Obniżenie koncentracji tlenu w atmosferze 2-8% lub jej całkowite pozbawienie wpływa korzystnie na fotosyntezę badanego gatunku mchu. Intensywność fotosyntezy pozornej przy CO_2 wynoszącym $800 \text{ cm}^3 \text{m}^{-3}$ dla atmosfery 0% tlenu wynosi $5.34 \text{ mg CO}_2 \text{g}^{-1} \text{s.m.h}^{-1}$, zaś przy tym samym stężeniu CO_2 dla atmosfery 2-8% tlenu intensywność tego procesu jest wyższa około trzy razy od wartości intensywności tego procesu w atmosferze zawierającej 21% tlenu, jak i 100% tlenu (ryc. 2). Intensywność fotosyntezy w atmosferze 0% tlenu oraz 2-8% począwszy od punktu

kompensacyjnego rośnie prawie liniowo do wartości wynoszącej około $900 \text{ cm}^3\text{CO}_2\text{m}^{-3}$.

Intensywność oddychania ciemniowego liści *Catharinea undulata* umieszczonych w atmosferze 21% tlenu również zależy od stężenia dwutlenku węgla. Najwyższe wartości natężenia tego procesu są stwierdzane w powietrzu zawierającym około $500 \text{ cm}^3\text{CO}_2\text{m}^{-3}$ (ryc. 3). W stężeniach wyższych następuje stopniowy spadek natężenia oddychania ciemniowego. Prawie całkowite zahamowanie tego procesu zauważa się, jeśli koncentracja dwutlenku węgla jest wyższa od $1500 \text{ cm}^3\text{m}^{-3}$ (ryc. 3). Zwiększenie ilości tlenu w atmosferze otaczającej liście *Catharinea undulata* powoduje w niższych koncentracjach CO_2 (między $50\text{--}200 \text{ cm}^3\text{m}^{-3}$) pewien wzrost intensywności oddychania. Natężenie tego procesu w tych warunkach koncentracji tlenu jest najwyższe spośród badanych, bo osiąga wartość $1.2 \text{ mg CO}_2\text{g}^{-1}\text{s.m.h}^{-1}$ (ryc. 3). Zwiększenie stężenia dwutlenku węgla w atmosferze tlenu prowadzi do stopniowego spadku intensywności tego procesu, by w zakresie koncentracji CO_2 wynoszącej około $1100 \text{ cm}^3\text{m}^{-3}$ osiągnąć wartość prawie zerową. Jest rzeczą charakterystyczną, że wartości natężenia oddychania w atmosferze zawierającej tylko tlen są niższe w wyższych koncentracjach CO_2 od intensywności tego procesu w normalnych warunkach koncentracji tlenu. Obniżenie stężenia tlenu do 2–8% powoduje spadek intensywności tego procesu w poszczególnych zakresach stężenia dwutlenku węgla w porównaniu do 21% tlenu. Natomiast wartości te są zbliżone do atmosfery zawierającej 100% tlenu. Pozbawienie powietrza tlenu redukuje intensywność tego procesu, jednak zachodzi on z intensywnością wynoszącą $1.61 \text{ mg CO}_2\text{g}^{-1}\text{s.m.h}^{-1}$ (ryc. 3), a więc zbliżoną do warunków 100% tlenu. Dopiero gdy stężenie dwutlenku węgla w powietrzu osiąga wartość $900 \text{ cm}^3\text{m}^{-3}$, następuje prawie całkowite zahamowanie intensywności oddychania (ryc. 3).



Ryc. 3. Wpływ stężenia dwutlenku węgla na intensywność oddychania ciemniowego liści *Catharinea undulata* w atmosferze: + -21% tlenu, Δ-0% tlenu, Δ-2-8% tlenu, x - 100% tlenu

Dyskusja

Fotosynteza lądowych roślin, do jakich są zaliczane mchy, jest regulowana przez zmiany stężenia dwutlenku węgla. Mchy należą do specyficznych roślin lądowych ze względu na budowę liści jako organu asymilacyjnego, a ponadto bardzo ścisłego uzależnienia od stosunków wodnych w środowisku. U roślin tych blaszka liściowa jest często zbudowana z jednej warstwy komórek zielonych, co czyni ten układ stosunkowo prostym w studiach nad dyfuzją dwutlenku węgla do wnętrza liścia. Stąd też było możliwe określenie wpływu CO₂ w tak szerokim zakresie stężeń, gdyż w przypadku roślin, o złożonej budowie liścia w wyższych stężeniach następuje zamykanie aparatów szparko-

wych (Parkhurst et al 1988). Reakcja na podwyższenie stężenia CO₂ badanego gatunku mchu jest dość charakterystyczna i nie spotykana u roślin wyższych. Wyraźny wzrost natężenia fotosyntezy pozornej w wysokich stężeniach dwutlenku węgla może się wiązać z hamującym wpływem tego gazu na fotooddychanie. Rośliny te bowiem należą do typu C₃, które charakteryzuje obecność fotorespiracji (Dilks 1976). Powyższe przypuszczenia potwierdzają dane dotyczące przebiegu procesu fotosyntezy w atmosferze pozbawionej tlenu lub przy niskiej jego koncentracji. W wyższych stężeniach CO₂ w tych warunkach natężenie fotosyntezy pozornej jest prawie dwukrotnie wyższe niż w normalnych warunkach koncentracji tlenu. Taki wynik przeprowadzonych doświadczeń sugeruje, że hamowanie wydzielania dwutlenku węgla związane z fotooddychaniem jest spowodowane z jednej strony mniejszą koncentracją lub brakiem w atmosferze tlenu (Canvin 1979), z drugiej zaś podwyższonym stężeniem dwutlenku węgla. W zakresie niższych stężeń CO₂ różnice między intensywnością fotosyntezy przy normalnych stężeniach tlenu, a środowiskiem anareobowym są typowe dla roślin typu C₃. Wielkość wymiany gazowej u mchów w dość istotny sposób zależy od natężenia oddychania. Intensywność tego procesu w warunkach różnych koncentracji dwutlenku węgla sugeruje, że wyższe stężenie hamuje procesy wydzielania tego gazu. Przebieg oddychania ciemniowego w atmosferze zawierającej różne stężenia tlenu pokazuje, że wydzielanie dwutlenku węgla jest nie tylko związane z oddychaniem mitochondrialnym. Intensywność oddychania w warunkach anareobowych jest zbliżona do natężenia tego procesu, gdy stężenie tlenu wynosi 100%. Wyniki te potwierdzałyby przypuszczenia, że wydzielanie CO₂ przez liście badanego gatunku mchu może być związane z innymi procesami niż oddychanie mitochondrialne.

Mchy należą do pierwotnych roślin lądowych bardzo ściśle powiązanych z wodą. Procesy fizjologiczne tych roślin zachodzą z optymalną szybkością, jeżeli znajdują się w stanie pełnego uwodnienia (Krupa 1984, 1986) mając bezpośredni kontakt z wodą w postaci płynnej. W tym aspekcie powyższe wyniki można traktować jako swoisty rodzaj adaptacji tych pierwotnych roślin do lądowych warunków życia.

Problem ten jest jednak niejasny i wymaga dalszych krytycznych badań.

Literatura

- Bazzaz F., Carlson R., 1984, *The response of plants to elevated CO₂*. *Oecologia*. 62: 196–198
- Beck E., 1979, *Glycolate synthesis*. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series, Vol. 6 Photosynthesis II, 325–337
- Canvin D., 1979, *Photorespiration: Comparison between C₃ and C₄ plants*. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series, Vol., 6, Photosynthesis II, 368–396
- Carlson R., Bazzaz F., 1980, *The effects of elevated CO₂ concentrations on growth, photosynthesis, transpiration and water use efficiency of plants*. *Environmental and Climatic Impact of Coal Utilization*, 609–623
- Czarnowski M., 1980, *Fotosynteza a produktywność roślin warzywnych*. *Biul. Warzywniczy*, 24, 15–83
- Czarnowski M., 1984, *Spektralna wydajność fotosyntezy roślin wyższych*. *Wiad. Bot.* 28, nr 1, 9–26
- Dilks T., 1976, *Measurement of the carbon dioxide compensation point and the rate of loss of ¹⁴CO₂ in the light and dark in some bryophytes*. *J. Exp. Bot.* vol. 27, No. 96, 98–104
- Dilks T., Proctor M., 1979, *Photosynthesis, respiration and water content in Bryophyte*. *New Phytol.* 82–97
- Kleczkowski I., Łoboda T., Nalborczyk E., 1988, *Pomiary fotooddychania u roślin wyższych*. *Wiad. Bot.* 32, 4, 227–240
- Krupa J., 1974, *Struktura anatomiczna liści mchów a ich aktywność fizjologiczna*. *Wyd. Nauk. WSP, Kraków*
- Krupa J., 1984, *Strukturalno-funkcjonalna adaptacja mchów do lądowych warunków życia*. *Wiad. Bot.* 28. 1, 53–66
- Krupa J., 1986, *Physiologische Aspekte der Beeinflussung des Photosyntheseapparates von Moosen durch einige Schwefelverbindungen*. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Brnst-Moritz-Arndt-Universitat. Greiswald.* XXXV. 4, 53–56
- Maczek W., 1977, *Photosynthesis production of Pinus silvestris in the Niepołomice Forest in the range of industrial emission*. *Bul. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol.* 25, 685–693
- Parkhurst D., 1988, *Gradients of intercellular CO₂ levels across the leaf mesophyll*. *Plant. Physiol.* 86, 1032–1037
- Proctor M., 1984, *The Experimental Biology of Bryophytes*, 9–30
- Rzepka A., 1990, *Zależność napięcia wymiany gazowej gametoforów i sporogonów wybranych gatunków mchów w zależności od stężenia dwutlenku węgla*. *Zeszyt Badań Regionu Tarnobrzeskiego PAN – Kraków*, nr 2, 38–66
- Silvola J., 1985, *CO₂ – dependence of photosynthesis in certain forest and peat mosses and simulated photosynthesis at various actual and hypothetical CO₂ concentrations*. *Lindbergia*, 11, 86–93

- Sarzecki W., 1979, *The influence of CO₂ concentration on the net photosynthesis in greenhouse Tomato seedlings (var. Paghham cross)*. Biul. Acad. Polen. Sci. Ser. Sci. Biol. 27, 289–294
- Starzecki W., Czarnowski M., 1989, *Increase of photosynthetic rate in tomato leaves induced by compensation of low irradiation intensity by rise CO₂ concentrations*. Acta Physiol. Plant. 38, 37–53
- Šestak Z., *Photosynthesis during leaf development* Academia. Praha, 23, 43–76
- Valanne N., 1984, *The Experimental Biology of Bryophytes*, Verlag Springer 257–269

Andrzej Rzepka, Jan Krupa

The Intensity of Gas Exchange of the Leaves of *Catharinea Undulata* under the Conditions of Various Concentration of Carbon Dioxide and Oxygen

Summary

The effect of the photosynthesis of carbon dioxide and oxygen upon the intensity of photosynthesis and respiration was the subject of present paper. A significant increase of the rates of photosynthesis on the atmosphere containing about 8% of oxygen devoid of this gas indicates that the examined species of mosses belongs to the plants of type C₃.

Two sections differentiating these plants from higher plants can be distinguished in the curve which illustrates the dependence of photosynthesis on the concentration of CO₂ under the normal conditions of oxygen content.

The intensity of respiration is relatively low and the differences between various concentration conditions of CO₂ are difficult to recognize.

Dark respiration was found in the leaves grown under the air devoid of oxygen which suggests that the efflux of CO₂ can be dependent on the functioning of various processes responsible for the production of CO₂.