

NEWSZE WIADOMOŚCI O FOTOSYNTEZIE I ODDYCHANIU U GLONÓW I SINIC

News about photosynthesis and respiration
by *Algae and Cyanobacteria*

Stefan GUMIŃSKI

Summary. The short review of current literature concerning photosynthesis and respiration processes in algae and cyanobacteria cells with special interest in (1) carbon dioxide and hydrocarbonate ion assimilation, (2) influence of light intensity and (3) enzyme activities and metabolism is presented.

Key words: photosynthesis, photorespiration, respiration, light intensity, CO_2 , HCO_3^- ions and O_2 concentration.

Prof. dr Stefan Gumiński, Instytut Botaniki, Uniwersytet Wrocławski, ul. Kanonia 6/8, 50–328 Wrocław.

WSTĘP

W ostatnich latach ukazało się wiele prac z zakresu fizjologii glonów i sinic. Z nawału tych prac wybrałem te, które dotyczą fotosyntezy i oddychania. W krótkim artykule przeglądowym niesposób było omówić poszczególne prace, ograniczyłem się więc do ich zasygnalizowania i podania wyników bez ich interpretacji. Zainteresowanych bliżej poszczególnymi problemami odsyłam do zamieszczonej na końcu artykułu bibliografii.

Przedstawiony tutaj przegląd nawiązuje do artykułu Poskuty [38], omawiającego zależności pomiędzy fotosyntezą i fotooddychaniem. Niniejsze opracowanie można również uważać za dodatek do własnej monografii fizjologii glonów i sinic [14], która ukazała się w roku 1990.

WIAZANIE DWUTLENKU WĘGLA I JONÓW WODOROWĘGLANOWYCH

U zielenicy euryhalicznej *Dunaliella salina* przeprowadzono doświadczenia nad wpływem

stężenia dwutlenku węgla i jonów HCO_3^- w środowisku i znaleziono, że mechanizm przenoszenia CO_2 do wnętrza komórki regulowany jest przez aktywność anhidrazy węglanowej zawartej w plazmolemmie [35]. Enzym ten, jak wiadomo [14], powoduje dehydratację jonów HCO_3^- [14].

Studiując wpływ stężenia wodorowęglanów w pożywce na natężenie fotosyntezy u sinicy *Synechococcus leopoliensis* ujawniono, że zmiany natężenia fotosyntezy w czasie przystosowywania się do małych stężeń można wyjaśnić interakcją pomiędzy obniżaniem poziomu wodorowęglanów i aktywnością rybulozodwufosforanów (RUDP) w komórkach [24].

U zielenicy *Scenedesmus obliquus* zaobserwowano dwa różne sposoby nagromadzania węgla nieorganicznego w komórce: jeden prowadzi do wykorzystywania CO_2 ze środowiska przy pH 5 do 8, drugi służy do akumulacji wodorowęglanów ze środowiska przy pH 7 do 11. Miało to odzwierciedlenie w wydzielaniu O_2 w procesie fotosyntezy. Rolę odgrywa tutaj anhidraza węglanowa na powierzchni komórki i w cyto-

pląźmie, a transport jonów HCO_3^- przez błony lipoproteinowe odbywa się kosztem ATP. W chloroplastach jony HCO_3^- uwalniają CO_2 potrzebny do fotosyntezy [47].

Przy pomocy przeciwciał, znakowanych złotem, obserwowano w kulturach synchronicznych (14 godzin światła i 10 ciemności) *Euglena gracilis* tworzenie się pirenoidów w fazie wzrostu i zanik ich w fazie podziałów. Stwierdzono przy tym, że karboksylaza/oksygenaza (Rubisco) zawarta w pirenoidach jest jak najbardziej czynna w wiązaniu fotosyntetycznym CO_2 , co dotychczas nie było udokumentowane [28].

Izolowane chloroplasty zielenicy *Chlorella ellipsoidea* pobierały jony HCO_3^- , a dwutlenek węgla nie przenikał przez błonę chloroplastu. Efektywność fotosyntezy wynosiła u nich 30 do 70 % efektywności całych komórek z których pochodziły [38].

Badania nad przystosowaniem procesu fotosyntezy z dużego stężenia węgla nieorganicznego do jego niskiego stężenia przeprowadzono na zielenicy *Chlamydomonas reinhardtii*. Zaobserwowano znaczne zmniejszenie fluorescencji chlorofilu *a* fotosystemu II; przypuszcza się, że związane to jest z fosforylacją kompleksu chlorofilu *a/b* z białkiem fotosystemu II, pochłaniającego światło. Po dwóch godzinach przystosowywania do mniejszego stężenia węgla nieorganicznego obserwowano wzrost fluorescencji fotosystemu I, co autorzy tłumaczą albo zmianą stosunku ilościowego fotosystemu II do fotosystemu I, albo wzrostem zdolności pochłaniania światła przez fotosystem I. Po kilku godzinach stwierdzono znaczny wzrost przepływu pochłanianej energii świetlnej z fotosystemu II na fotosystem I. Znalaziono też przy małym stężeniu węgla nieorganicznego w środowisku zmniejszenie stosunku violaksantyny do zeaksantyny. Tej ostatniej przypisuje się rolę ochronną przed zbyt dużym natężeniem światła (fotooksydacją) [30].

U zielenicy z rodzaju *Udotea*, należącej do rzędu *Siphonales*, badano wykorzystywanie węgla nieorganicznego do fotosyntezy. Ten morski gatunek, zaliczany do roślin typu C_4 , pobiera tak dwutlenek węgla jak i jony HCO_3^- . Nie znaleziono w tonoplaście odpowiedniej anhidrazy.

W pobieraniu rozpuszczonego związku węgla nieorganicznego odgrywa istotną rolę ATP. Okazało się, że do pobierania węgla nieorganicznego potrzebny był chlorek wapnia, lecz nie miał on wpływu na sam proces fotosyntezy [5].

U *Chlamydomonas reinhardtii* znaleziono korelację pomiędzy umiejscowieniem skrobi wokół pirenoidu i mechanizmem koncentracji CO_2 w komórce. Przy niskim stężeniu dwutlenku węgla w środowisku następuje reorganizacja pirenoidu. Brak jest bliższych danych co do mechanizmu wzmiankowanej korelacji; wiadomo tylko, że reorganizacja pirenoidu zachodząca przy niskim stężeniu dwutlenku węgla w środowisku wpływa korzystnie na nagromadzenie się CO_2 wewnątrz komórki. Pirenoidy zawierają karboksylazę/oksygenazę (Rubisco), mają więc znaczenie w wykorzystywaniu dwutlenku węgla do fotosyntezy [37].

U tworzącej kokolity *Emiliana huxleyi* (Prymnesiaceae) stwierdzono akumulację wewnętrznego stężenia węgla nieorganicznego, a gromadzenie węglanu wapnia było wykorzystywane dla procesu fotosyntezy ze względu na wzmiankowaną akumulację węgla nieorganicznego. Okazało się przy tym, że do wytworzenia wewnątrz komórek węglanu wapnia służyło pobieranie jonów HCO_3^- , nie zaś CO_2 [41].

Przy pomocy spektrometru masowego mierzono wnikanie i wypływ CO_2 i jonów wodorowęglanowych podczas fotosyntezy i oddychania u sinicy *Synechococcus* PCC7942 i zielenicy *Chlamydomonas reinhardtii* i stwierdzono, że oba związki mogą być zużywane do fotosyntezy tak u sinicy jak u zielenicy. Pomiary przeprowadzano na świetle oraz w ciemności. Stosunek oddychania do fotosyntezy był znacznie wyższy u *Chlamydomonas* niż u *Synechococcus*. Celem porównywania przepływu obu związków węgla nieorganicznego do wewnątrz i na zewnątrz komórek używano szczepów nie zawierających anhidrazy węglanowej [2].

Badano aktywność anhidrazy węglanowej u dwóch gatunków zielenic, a mianowicie u *Chlamydomonas reinhardtii* i u *Scenedesmus obliquus*, tak wewnątrz komórek jak i w ich warstwie zewnętrznej. Stosując różne stężenia dwutlenku węgla oraz jonów HCO_3^- w pożywkach stwier-

dżono, że aktywność tego enzymu wzrastała silnie przy niskim stężeniu węgla nieorganicznego w środowisku. Zewnętrzna anhidraza była czterdziestokrotnie bardziej aktywna przy niskim stężeniu węgla nieorganicznego w porównaniu do jej aktywności przy stężeniu wysokim tego związku tak u *Chlamydomonas reinhardtii*, jak i u *Scenedesmus obliquus*. Jednakże u *Scenedesmus obliquus* przy niskim stężeniu węgla nieorganicznego anhidraza wewnątrzkomórkowa wykazywała najwyższą aktywność. Przy niskim stężeniu węgla nieorganicznego wzrastało pobieranie zarówno CO₂ jak i jonów HCO₃⁻, podobnie jak aktywność anhidrazy węglanowej, jednakże pobieranie CO₂ było szczególnie wzmacniane [31].

Przy pomocy fluorescencji chlorofilu ustalono, że u ramienicy *Chara crystallina* komórki internodalne wydzielając protony na zewnątrz komórek przy niskim pH środowiska, powodują pośrednio wzmocnienie fotosyntezy, gdyż to wydzielanie ułatwia zmianę jonów HCO₃⁻ na CO₂ w środowisku zewnętrznym i w ten sposób ułatwione zostaje wykorzystywanie węgla nieorganicznego dla fotosyntezy [32].

Krasnorost *Gracillaria tenuistipata* hodowano przy normalnym, niskim i podwyższonym stężeniu węgla nieorganicznego stosując fotoperiody 16/8 w temperaturze 25°C; jako pożywkę używano wodę morską. Natężenie oświetlania wynosiło 200 mikromol na m²·s⁻¹. Mierzono aktywność anhidrazy węglanowej, zawartość Rubisco oraz barwników biorących udział w fotosyntezie i stosunek C/N oraz natężenie fotosyntezy a także wzrostu. Wyniki wskazały, że stężenie węgla nieorganicznego w środowisku wpływa w sposób zasadniczy na proces fotosyntezy tak pod względem natężenia (wpływając na metabolizm wykorzystywania węgla nieorganicznego), jak też na zawartość barwników: chlorofilu i fikobilin [11].

Porównywanie pobierania węgla nieorganicznego wykorzystywanego do fotosyntezy przez kilka gatunków zielenic i jednego gatunku sinicy, będących symbiontami porostów wykazało, że porosty współżyjące z zielenicą z rodzaju *Trebouxia* nagromadzają znacznie więcej węgla nieorganicznego niż porosty współżyjące z

zielenicami z rodzaju *Coccomyxa* i *Dictyochloropsis* oraz te, które współżyją z sinicą z rodzaju *Nostoc*. We wszystkich przypadkach ważną rolę odgrywała anhidraza węglanowa, wpływając tak na pobieranie jak też wykorzystywanie węgla nieorganicznego do fotosyntezy [29].

W badaniach nad interakcją pomiędzy indukcją aktywności anhidrazy węglanowej, a indukcją mechanizmu nagromadzania węgla nieorganicznego w komórkach, które to badania prowadzono na dwóch szczepach zielenicy *Chlamydomonas reinhardtii*, wykazano, że zmiana dużego stężenia zewnętrznego dwutlenku węgla na stężenie małe tego gazu powodowała u obu szczepów wzrost aktywności anhidrazy węglanowej oraz syntazy glutaminowej. Zaznaczyć należy, że szczep będący mutantem fotorespiracyjnym różnił się od szczepu naturalnego aktywnością fosfotazy glikolanowej. Wyniki tych badań doprowadziły do wniosku, iż integracja trzech procesów: wytwarzania syntazy glutaminowej, nagromadzania węgla nieorganicznego i wytwarzania glikolanu, a więc także i fotorespiracji, występuje u obu szczepów pomimo różnic w aktywności fosfatazy glikolanowej [45].

Badając te dwa szczepy znaleziono znaczne różnice w metabolizmie fotorespiracji szczepu normalnego i mutantu. Przyczyną była różnica jednego genu [46].

WPŁYW NATĘŻENIA ŚWIATŁA NA FOTOSYNTEZĘ

Na krasnoroscie *Borophyridium cruentum* wykonano badania nad wpływem natężenia światła na stosunki ilościowe fotosystemów I i II oraz fikobilisomów. Okazało się, że stechiometria fotosystemu I, fotosystemu II i fikobilisomów utrzymana jest w aparacie fotosyntetycznym na stałym poziomie przy dość dużej rozpiętości natężenia światła [7]. Dalsze badania wykonano różnicując barwy światła. Przy świetle zielonym stosunek absorpcji światła przez PS II do PS I wynosił 0,26. Przy tej barwie światła w PS II absorbowane było głównie przez fikobilisomy. Przy świetle zielonym chlorofil w PS II

wynosił 12%, w białym 22%, w czerwonym 39%. W czerwonym świetle, absorbowanym głównie przez chlorofil PS II, komórki zawierały go około 5 razy więcej niż fikobilisomów [8].

U zielonicy *Dunaliella tertiolecta* obserwowano pod wpływem dziesięciokrotnego zmniejszenia natężenia światła redukcję podziałów komórek; równocześnie zmniejszała się akumulacja barwników asymilacyjnych, obniżała się liczba kompleksów anten zbierających światło, ośrodków fotosystemu II i lipidów błon tylakoidowych. Powodowało to osłabienie fotosyntezy, w szczególności przepływu elektronów z wody do CO₂. Badania syntezy *de novo* błon tylakoidowych wskazało, że odbywa się to poprzez syntezę lipidów prowadzącą następnie do syntezy kompleksów białkowo-chlorofilowych anten zbierających światło, co służy do adaptacji wykorzystywania słabego natężenia światła dla fotosyntezy [44].

Dalsze badania nad tym organizmem wykonano celem wyjaśnienia procesów adaptacyjnych przy zmniejszaniu natężenia światła. Po przeniesieniu glonu z silnego do słabego światła stwierdzono wzrost ilości kompleksu chlorofilowo-białkowego fotosystemu II. Okazało się przy tym, że przy działaniu gabakuliny, która hamuje syntezę chlorofilu ilość apoproteiny dalej wzrastała, ale nie wzrastała ilość kompleksu chlorofilowo-białkowego. Synteza chlorofilu nie jest więc związana z syntezą apoproteiny, natomiast jest konieczna dla syntezy aktywnego w fotosyntezie kompleksu chlorofilowo-białkowego [26].

Zmniejszając natężenie światła lub nadmiernie je zwiększając powoduje się uszkodzenie fotosystemu II. Przy osłabieniu światła naprawa ośrodka D₁ będącego reakcyjnym centrum białkowym PS II, trwa u zielonicy *Dunaliella salina* 7 godzin. Natomiast przy uszkodzeniu silnym światłem zjawisko uszkodzenia i naprawy odbywa się w ciągu zaledwie 20 minut. Różnica wywodzi się stąd, że przy słabym świetle stosunek chlorofilu *a* do chlorofilu *b* wynosi około 5, natomiast silnym około 17 i naprawa stosunku chlorofilu *a* do *b* wymaga znacznie więcej czasu [21]. Takie były wyniki wzmiankowanych tutaj doświadczeń.

Z doświadczeń przeprowadzonych na brunatnicy *Laminaria saccharina* można wywnioskować, że izolowane chloroplasty są reprezentatywne pod względem procesu fotosyntezy w stosunku do komórek nienaruszonych, są one jednak bardziej wrażliwe na podwyższenie natężenia światła (fotoinhibicja). Zaobserwowano w szczególności, że z biegiem czasu następuje rozkład violaksantyny i zeaksantyny, które to barwniki wykorzystywane są w procesie fotosyntezy. Przenoszą one pochłoniętą energię na chlorofil [4].

Badano fotoinhibicję fotosyntezy przez bezpośrednie działanie światła słonecznego na plechę *Ulva lactivirens*, stosowano też filtr świetlny. Po wystawieniu na światło bez filtra zarówno fluorescencja, jak też i wydzielanie tlenu gwałtownie spada. Przy usunięciu przez filtr promieniowania UV B inhibicja fluorescencji nie ulegała zmianie, natomiast wydzielanie tlenu było mniej osłabione. Przy zahamowaniu promieniowania poniżej 400 nm efekt inhibycyjny był wyraźnie osłabiony. Tak więc nawet niewielki udział promieniowania UV B ma duży wpływ. Ale tak UV A, jak i widzialne światło bierze udział w efekcie inhibicji fotoinhibicji u *Ulva*. [15].

WPLYW CZYNNIKÓW MINERALNYCH

Badając wpływ zmian ilościowych NPK w środowisku na natężenie fotosyntezy i oddychania u krasnorostu *Cyanidium caldarium* stwierdzono, że stopniowy dodatek N i P, gdy były to pierwotnie czynniki ograniczające, stymulował oddychanie ciemniowe i zmniejszał wydzielanie tlenu przez fotosyntezę. Pierwiastki te były wykorzystywane w metabolizmie dla nich właściwym, który był pierwotnie hamowany ich niedoborem; stąd czasowe obniżenie natężenia fotosyntezy. Dodawanie potasu nie dawało takich efektów w fotosyntezie i oddychaniu [50].

Usuwanie jonów sodu powodowało u sinicy *Synechocystis* inhibicję fotosyntezy. Okazało się, że anteny fotosystemu II zostają odłączone od centrum reakcji. Odnowa anten fotosystemu II po dodaniu Na⁺ do pożywki wymaga nowej syntezy białka [54].

Stosując spektrometr masowy ujawniono, że wymiana gazowa u zielenicy *Chlamydomonas reinhardtii* tak na świetle, jak i w ciemności przy asymilacji jonów NH_4^+ charakteryzuje się skierowaniem przepływu węgla nieorganicznego do wytwarzania nowych szkieletów związków węglowych, co przyczynia się do syntezy aminokwasów. Stąd zmniejsza się stosunkowo wydzielanie tlenu w procesie fotosyntezy. W metabolizmie tym główną rolę w przenoszeniu elektronów odgrywa droga cytochromowa, pomimo że organizm ten zdolny jest do wykorzystywania także tak zwanej drogi alternatywnej, niewrażliwej na cyjanek potasu [51].

ENZYMATYKA I METABOLIZM

W czasie sympozjum fitofizjologicznego przedstawiono zmiany w metabolizmie wskazujące na wzajemne oddziaływanie fotosyntezy, oddychania i przyswajania azotu, co nawiązuje do pracy przedstawionej powyżej [51].

Przeprowadzono obszerne badania nad obniżaniem pobierania tlenu w oddychaniu mitochondrialnym u trzech szczepów zielenicy *Selenastrum minutum* i dwóch szczepów zielenicy *Chlamydomonas reinhardtii* o różnych wydolnościach oddychania, stosując inhibitory KCN i SHAM (kwas salicylohydroksamowy). KCN powodował obniżenie natężenia oddychania na drodze cytochromowej od 18,89 do 20,43 %. Przy nieobecności KCN szczep normalny *Chlamydomonas reinhardtii*, który posiadał tak drogę cytochromową jak i alternatywną, nie wykorzystywał tej ostatniej; przy obecności KCN droga alternatywna była hamowana przez SHAM do 25,46 %. Przy nieobecności SHAM, będącego inhibitorem drogi alternatywnej, pobieranie tlenu przez ten szczep nie było silnie hamowane przez KCN: hamowanie przez KCN wzrastało silnie przy zwiększaniu dawek SHAM. U *Selenastrum minutum* KCN hamował pobieranie tlenu także i w nieobecności SHAM. Wydaje się, że przekazywanie elektronów może być częściowo kierowane z drogi cytochromowej na alternatywną. Wskazuje na to słaba inhibicja pobierania tlenu u *Chlamydomonas reinhardtii* szczepu naturalnego przez KCN przy

nieobecności SHAM. Mutant *Chlamydomonas reinhardtii* był nieczuły na KCN, gdyż nie posiadał oksydazy cytochromowej, natomiast *Selenastrum minutum* reagowało tylko na KCN, ponieważ nie posiadało alternatywnej drogi oddechowej [52].

Śledząc zmiany fluorescencji chlorofilu u *Selenastrum minutum* udało się przewidywać główny nurt przepływu elektronów w fotosyntezie, niezależnie od tego czy akceptorami elektronów był dwutlenek węgla czy układ $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$. Autorzy posłużyli się równaniem wskazującym przepływ elektronów:

$$J = I \cdot Q_q - [0.4777 - 0.3282 Q_{NP}]$$

gdzie J oznacza fotosyntetyczne natężenie napromieniowania określane w skrócie jako PAR, wynoszące tutaj wartość $I \cdot Q_q$ fotochemiczne tłumienie fluorescencji, Q_{NP} tłumienie nie fotochemiczne. Zmiany fluorescencji powodowane przez stosowanie asymilowanego azotu w formie soli amonowych lub azotanów dały się tłumaczyć przy zastosowaniu powyższego równania [16].

U sinicy *Synechococcus* stwierdzono, że aldehyd glikolowy inhibuje asymilację CO_2 bez inhibicji akumulowania jonów węglanowych. Przeszkadza zatem wykorzystywaniu już pobranych przez komórkę węglanów do procesów fotosyntezy. W pracy tej brak jest wyjaśnienia inhibicji wykorzystywania do fotosyntezy akumulowanego węgla nieorganicznego. Zauważono jednak, że aldehyd glikolowy przytłumia częściowo fluorescencję chlorofilu *a* [25].

Porównawcze badania przeprowadzone na zielenicy *Chlorella pyrenoidosa* i złotowiciowcu *Pavlova lutheri* wykazały różnice w reakcji na stężenie tlenu i dwutlenku węgla w środowisku. U *Chlorella* wyższe stężenia tlenu powodowały stymulację syntezy glikolanu, a wyższe stężenia dwutlenku węgla ją hamowały. W normalnym powietrzu nie stwierdzono wydzielania glikolanu przez ten organizm. U *Pavlova* wydzielanie glikolanu przy normalnym powietrzu było znaczne. Glon ten nie syntetyzuje z glikolanu glicyny ani aminoseryny. Prawdopodobnie wydzielanie glikolanu przez ten złotowiciowec pochodzi z fotorespiracji tak, jak u niektórych okrzemek [9, 14].

U zielenicy *Chlamydomonas reinhardtii* znaleziono znaczne różnice w metabolizmie fotorespiracji szczepu normalnego i mutantu. Do życia autotroficznego mutant wymaga wysokiego stężenia CO₂ w środowisku, podczas gdy szczep normalny przeprowadza prawidłowo fotosyntezę przy zwykłym stężeniu tego gazu. Mutant wykazuje przepływ węgla nieorganicznego do fotorespiracji przy normalnym stężeniu CO₂. Przyczyną jest niedostatek lub brak fosfatazy fosfoglikolanicznej, wywołowany różnicą jednego genu w porównaniu do szczepu normalnego [46].

Przy pomocy oksyaminoocjanu powodowano wydzielanie przez komórki *Euglena gracilis* w czasie fotosyntezy glikolanu. Oksyaminoocjan jest inhibitorem aminotransferazy glutaminian/glioksalan i powoduje wydzielanie wytwarzanego w toku fotosyntezy/fotorespiracji glikolanu. Przy normalnej zawartości CO₂ w powietrzu wydzielanie sięgało 70% aktywności fotosyntezy, przy 1% tylko 10%. Powodowało to zmniejszenie gromadzenia paramylomu przy normalnym powietrzu i znacznie większe gromadzenie przy 1% CO₂ w powietrzu. Analiza pośrednich metabolitów wykazała, że przyczyną hamowania syntezy paramylomu było obniżanie poziomu 3-fosfoglicerynianu. Okazało się też, że glikolan może być wtórnie pobierany po jego wydzieleniu [53].

Przy pomocy dwuetyloeteru udało się usunąć większość filochinonu z centrum P 700 u sinicy *Synechococcus* bez zniszczenia P 700. Regeneracja funkcji fizjologicznej P 700 przez dodawanie filochinonu udawała się jedynie w obecności detergentu trytonu 100. Rzuciło to światło na funkcjonowanie redoksove poszczególnych elementów filochinonu, a w szczególności tego, który określany jest jako F_x i w ogólności filochinonu w procesie fotosyntezy [19].

U sinicy *Synechocystis* stwierdzono, że przy stresie solnym nasilają się procesy energetyczne, potrzebne do przeżycia i wzrostu w tych warunkach. Wzrasta transport elektronów, przy czym bierze udział oksydaza cytochromowa *c* i fotosystem I. Znaleziono podobieństwa w adaptacji na stres solny w przepływie elektronów w oddychaniu ciemniowym i w cyklicznym przepływie elektronów w czasie fotosyntezy [20].

W studiach nad przepływem elektronów w procesie fotosyntezy u sinicy *Synechococcus* zwrócono uwagę na znaczenie dysmutazy nadtlenu żelaza w transporcie elektronów pomiędzy PS II i PS I; przy silnym świetle brak tego enzymu utrudnia adaptację do takiego światła. Stwierdzono też, że NADH jest pośrednikiem zarówno przy przepływie elektronów w procesie oddychania, jak też i w cyklicznym przepływie fosforylacji fotosyntetycznej [39].

Używając mutantów zielenicy *Chlamydomonas reinhardtii* przekonano się, że wydzielane do środowiska przy fotorespiracji jony amonowe wiązane są z powrotem przez syntazę glutaminową, a poziom tego enzymu zmienia się wraz ze zmianami zewnętrznego stężenia dwutlenku węgla. Zastosowanie inhibitora tego enzymu powodowało trwałe wydzielanie amoniaku przy fotorespiracji [36].

Wewnątrz komórek zielenicy *Chlamydomonas reinhardtii* stwierdzono w szczególnej frakcji ekstraktu komórkowego obecność anhidrazy węglanowej o ciężarze 30 KD. Zidentyfikowano ją jako polipeptyd [18].

Przy pomocy odpowiednich detergentów wyodrębniono z anten PS II *Chlamydomonas reinhardtii* 15 polipeptydów, które zidentyfikowano stosując przeciwciała. Polipeptydy te miały około 200 Daltonów. Okazało się, że większość tych polipeptydów reagujących z przeciwciałami roślin wyższych nie była ufosforylowana. Tylko polipeptydy *Chlamydomonas* oznaczone jako CP 29 były ufosforylowane. Istnieje więc znaczna różnica pomiędzy polipeptydami występującymi w antenach zbierających światło u tej zielenicy i ich odpowiednikami u roślin wyższych [1].

Stwierdzono obecność polipeptydów o ciężarze około 95 kDa w plazmolemie zielenicy *Ulva sp.*, które to polipeptydy biorą udział w przenoszeniu jonów HCO₃⁻ do wnętrza komórek, co wykorzystywane jest w fotosyntezie. Przy pomocy przeciwciał przekonano się, że polipeptydy te odpowiadają tym, które biorą udział w transporcie jonów HCO₃⁻ w płytkach krwi ludzkiej [42].

Stosując inhibitory reagujące specyficznie z arginina i hamujące fotosyntezę autorzy pracu-

jący na materiale *Ulva* sp. doszli do wniosku, że reszty argininy i być może lizyny pełnią istotną rolę przy wnikanii jonów HCO_3^- do wnętrza komórek tej zielonicy [10].

LITERATURA

- [1] ALLEN K. D., STAHELIN L. A. 1994. Polypeptide composition, assembly and phosphorylation patterns of photosystem II antenna system of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Planta* **194**: 42–54.
- [2] BADGER M. R., PALMQUIST K., YU J. W. 1994. Measurement of CO_2 and HCO_3^- fluxes in *Cyanobacteria* and microalgae during steady-state photosynthesis. *Physiol. Plant.* **90**: 529–536.
- [3] BADGER M. R., PRICE G. D. 1990. Carbon oxysulfide is inhibitor both CO_2 and HCO_3^- uptake in the cyanobacterium *Synechococcus* PCC 7942. *Plant Physiol.* **94**: 36–39.
- [4] BENET H., BRUSS U., DUVAL J.-C., KLOAREG B. 1994. Photosynthesis and photoinhibition in protoplasts of the marine brown alga *Laminaria saccharina*. *J. Exp. Bot.* **45**: 211–220.
- [5] BURSCH B. A., BOVES G. 1994. Inorganic carbon utilization by the marine microalga *Udotea*. *Plant Physiol.* **105**: 35. (Supplement)
- [6] BOWLEBY N. R., ESPIE M., BLATMAYER R., WANG J., HOGANSON C., MEINTOSH L., BABCOCK G. T. 1994. Analytical procedure for the quantification isotopic amino acid in incorporation into photosynthetic proteins of *Synechocystis* PCC 6803. *Plant Physiol.* **105**: 80 (Supplement).
- [7] CUNNINGHAM F. X., DEMBER R. J., JURŠINIC P. A., GANT A. E. 1989. Stechiometry of photosystem I, photosystem II and phycobilisomes in the red alga *Porphyridium cruentum* as function of growth irradiance. *Plant Physiol.* **91**: 1179–1187.
- [8] CUNNINGHAM F. X., DEMBERG R. J., JURŠINIC P. A., GANT A. E. 1990. Growth under red light enhances photosystem II relative to photosystem I and phycobilisomes in the red alga *Porphyridium cruentum*. *Plant Physiol.* **93**: 888–895.
- [9] DE VEAU K. J., BURNS J. E. 1989. Glycolate metabolism in low and high CO_2 – grown *Chlorella pyrenoidosa* and *Pavlova lutheri* as determined by $^{18}\text{O}_2$ labeling. *Plant Physiol.* **91**: 1085–1093.
- [10] DRECHSLER Z., SHARKIA R., CABANTSCHIK Z. I., BEER S. 1994. The relationship of arginine group to photosynthetic uptake in *Ulva* sp. mediated by a putative anion exchanger. *Planta* **194**: 250–255.
- [11] GARCIA-SANCHEZ M. J., FERNANDEZ J. A., NIELL X. 1994. Effect of inorganic carbon supply on the photosynthetic physiology of *Gracillaria tenuistipata*. *Planta* **194**: 55–61.
- [12] GERETH M. W., CHRISHOLM S. W. 1989. Change in photosynthetic capacity over the cell cycle light/dark synchronised *Amphihilium carteri* is solely due to photocycle. *Plant Physiol.* **91**: 999–1005.
- [13] GRYMETH S. L., OFFNER D., TROXLER R. 1900. Studies on *Cyanidium phycolii* protein pigments mutants. *Plant Physiol.* **93**: 772–777.
- [14] GUMIŃSKI S. 1990. Fizjologia glonów i sinic. Wydawnictwo Uniwersytetu Wrocławskiego, Wrocław, ss. 207.
- [15] HERMANN H., CHETTI F., SCHEUERLEIN R., HADER D. P. 1995. Photosynthetic oxygen and fluorescence measurements in *Ulva lactivirens* affected by solar irradiation. *J. Plant Physiol.* **145**: 221–227.
- [16] HOLMES J. J., WEGER H. G., TURPIN D. H. 1989. Chlorophyll a fluorescence predicts total photosynthetic electron flow to CO_2 or $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$ under transient conditions. *Plant Physiol.* **91**: 331–337.
- [17] MI H., ENDO T., SCHREIBER M., OGAWA T., ASADA K. 1994. NAD(P)/H dehydrogenase-dependent cyclic electron flow around photosystem I in cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803: A study of dark starved cell and spheroplasts. *Plant Cell Physiol.* **35**: 163–173.
- [18] HUSIC H. D., MARCUS CH. A. 1994. Identification of intracellular carbonic anhydrase in *Chlamydomonas reinhardtii* with a carbonic anhydrase directed photosynthetic affinity label. *Plant Physiol.* **105**: 133–139.
- [19] IKEGAMI J., ITON S., WARREN P. G., GOLBECK J. H. 1993. Reconstitution of the photosystem I secondary quinone acceptor (A_1) in the P 700 – F_X core isolated from *Synechococcus* PCC 6301. *Plant Cell Physiol.* **34**: 843–853.
- [20] JEAN R., MATTHS H. C., OMANA B., HARAUX M., JOSET F. 1993. Exposure of the cyanobacterium *Synechocystis* 6803 to salt stress induces concerted changes in respiration and photosynthesis. *Plant Cell Physiol.* **34**: 1073–1079.
- [21] KIM H., NEMSON J. A., MELIS A. 1993. Photosystem II reaction center damage and repair in *Dunaliella salina* (green alga). Analysis under physiological and irradiation stress conditions. *Plant Physiol.* **103**: 181–189.
- [22] LEMARGAN T. A. 1990. Step linking the photosynthesis in light reactions. *Plant Physiol.* **93**: 110–115.
- [23] LERS A., BIENER Y., ZAMIR A. 1990. Photoinhibition of massive caroten accumulation by the alga *Dunaliella bardavi*. *Plant Physiol.* **93**: 389–395.
- [24] MAGO W. P., ELRIFF J. R., TURPIN D. H. 1989. The relation between ribulose biphosphate concentration, dissolved inorganic carbon transport and DIC – limited photosynthesis in the cyanobacterium *Synechococcus leopoliensis* grown at different concentration of inorganic carbon. *Plant Physiol.* **90**: 720–727.
- [25] MILLER A. C., CANVIN D. T. 1989. Glycolaldehyd inhibic CO_2 fixation in the cyanobacterium *Synechococcus utex* 626 without inhibiting the accumulation of inorganic carbon or the associated quenching of the chlorophyll fluorescence. *Plant Physiol.* **91**: 1044–1049.
- [26] MORTAIN-BERTRAND A., BENETT J., FALKOWSKI P. G. 1990. Photoregulation of the light – harvesting chlorophyll – protein complex associated with photosystem II in *Dunaliella tertiolecta*. *Plant Physiol.* **94**: 394–311.
- [27] NOAK P. J., MELS A. 1990. Activation of reserve pool of photosystem II in *Chlamydomonas reinhardtii* co-

- interacts photoinhibition. *Plant Physiol.* **92**: 1196–1204.
- [28] OSAFUMA T., YOKOTA A., SUMIDA S., HASE E. 1990. Immunogold localisation of ribulose 1/5 biphosphate carboxylase with reference to pyrenoid morphology in chloroplasts of synchronised *Euglena gracilis* cells. *Plant Physiol.* **92**: 802–808.
- [29] PALQUIST K., SAMUELSON G., BADGER M. R. 1994. Photobiont – related differences in carbon acquisition among green algal lichens. *Planta* **195**: 70–79.
- [30] PANQUIST K., SUNDBLAD LARS-GÖRAN, WINGDLE G., SAMUELSON G. 1990. Acclimation of photosynthesis light reaction in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol.* **94**: 357–360.
- [31] PALMQUIST K., YU J.-W., BADGER M. R. 1994. Carbonic anhydrase activity and inorganic carbon fluxes in low and high Ci cells of *Chlamydomonas reinhardtii* and *Scenedesmus obliquus*. *Physiol. Plant.* **90**: 537–547.
- [32] PLIETH CH., TALASIRI H., HASEN U.-P. 1994. Relationship between banding and photosynthetic activity in *Chara crystallina* as studied by spatially different induction curves of chlorophyll fluorescence observed by an image analysis system. *Physiol. Plant.* **91**: 205–211.
- [33] POSKUTA J. W. 1992. Zależności pomiędzy fotosyntezą i oddychaniem. *Wiad. Bot.* **36**: 47–52.
- [34] RAMAZANOW Z., CARDINAS J. 1992. Involvement of photorespiration and glycolate pathway in carbonic anhydrase induction and inorganic carbon concentration. *Physiol. Plant.* **84**: 502–508.
- [35] RAMAZANOW Z., CARDINAS J. 1992. Inorganic carbon transport across cell compartment of halotolerant alga *Dunaliella salina*. *Physiol. Plant.* **85**: 121–128.
- [36] RAMAZANOW Z., CARDINAS J. 1994. Photorespiratory ammonium assimilation in chloroplasts of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Physiol. Plant.* **91**: 495–503.
- [37] RAMAZANOW Z., RAWAT M., HENK M. C., MASON C. B., MARONEY J. W. 1994. The induction of CO_2 concentrating mechanism is correlated with formation of the sheath around the pyrenoid of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant. Physiol.* **105**: 35 (Supplement).
- [38] ROTATORE C., COLMAN B. 1990. Uptake of inorganic carbon by isolated chloroplasts of unicellular green alga *Chlorella elipsoidea*. *Plant Physiol.* **93**: 1597–1600.
- [39] SAMSON G., HERBERT S. K., FORK D. C., LANDENBACH D. E. 1994. Acclimation of the photosynthetic apparatus to growth irradiance in a mutant strain of *Synechococcus* lacking iron superoxide dismutase. *Plant Physiol.* **105**: 289–294.
- [40] SCHULLER K. A., PLAXTON W. C., TURPIN D. H. 1990. Regulation of phosphopyruvate carboxylase from the green alga *Selenastrum minutum*. *Plant Physiol.* **93**: 1303–1311.
- [41] SEKINO K. A., SHIMATA Y. 1994. Accumulation and utilization of dissolved inorganic carbon by a marine unicellular coccolithophorid *Emiliana huxleyi*. *Plant Cell Physiol.* **35**: 353–361.
- [42] SHARKIA R., BEER S., CABANTCHIK Z. J. 1994. A membrane – located polypeptide of *Ulva sp.* which may involved in HCO_3^- – uptake is recognized by antibodies raised against the human redbloodcell anion – exchange protein. *Planta*. **194**: 247–249.
- [43] SMITH B. M., MORRISSEY P. J., GUENTHER J. E., NEMSON J. A., HARRISON M. A., ALLEN J. F. 1990. Response of the photosynthetic apparatus in *Dunaliella salina* (green alga) to irradiance stress. *Plant Physiol.* **93**: 1433–1440.
- [44] SUKENIK A., BENNET J., MORTAIN-BERTRAND A., FALKENBERG G. 1990. Adaptation of the synthetic apparatus to irradiance in *Dunaliella tertiolecta*. *Plant Physiol.* **92**: 891–998.
- [45] SUZUKI K., SPALDING M. H. 1989. Adaptation of *Chlamydomonas reinhardtii* high- CO_2 requiring mutants to limiting CO_2 . *Plant Physiol.* **90**: 1195–1200.
- [46] SUZUKI K., MAREK L. F., SPALDING M. H. 1990. A photorespiratory mutant of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol.* **93**: 231–237.
- [47] THIELMAN J., TOLBERT N. E., GOYAL A., SENER H. 1990. Two systems for concentrating CO_2 and bicarbonate during photosynthesis by *Scenedesmus*. *Plant Physiol.* **92**: 622–629.
- [48] TURPIN D. H. 1993. Metabolic physiology of C and N metabolism. *Plant Physiol. Symposium II, Supplement* **102**: 3.
- [49] VANDENBERGH CZ., SCHULLER K. A., SMITH R. G., FEIL R., PLAXTON W. C., TURPIN D. H. 1990. Regulation of anaplerotic carbon flow in the green alga *Selenastrum*. *Plant Physiol.* **94**: 294–290.
- [50] VONA V., DI MARTINO C., RIGANO V., ESPOSITO S., RIGANO C. 1992. Growth, photosynthesis, respiration intracellular free amino acid profiles in the unicellular alga *Cyanidium caldarium*. Effect of nutrient limitation resupply. *Physiol. Plant.* **85**: 652–658.
- [51] WEGER H. G., CHADDERTON A. R., LIN MIN., GUY R. D., TURPIN D. H. 1990. Cytochrome and alternative pathway respiration during transient ammonium assimilation by N-limited *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol.* **94**: 1131–1136.
- [52] WEGER H. G., GUY R. D., TURPIN D. H. 1990. Cytochrome and alternative pathway respiration in green algae. *Plant Physiol.* **93**: 356–360.
- [53] YAKOTA A., ASAMA K., KITAOKA S. 1990. Evidence of reentrance of glycolate carbon into photosynthetic carbon reduction cycle in photosynthesizing *Euglena gracilis*. *Plant Physiol.* **94**: 388–391.
- [54] ZHAO J., BRAND J. J. 1989. Sequential events in the photoinhibition. *Plant Physiol.* **91**: 91–100.