

Funkcjonowanie fotosyntezy w łodygach i jej znaczenie dla bilansu węglowego rośliny

Maciej KOCUREK, Krzysztof TOKARZ, Jan PILARSKI

KOCUREK M., TOKARZ K., PILARSKI J. 2009. **Stem photosynthesis and its importance to the carbon budgets of plants.** *Wiadomości Botaniczne* 53(1/2): 7–20.

In herbaceous plants, most stems contain chlorophyll (even in the epidermis) giving them a visible green colour. The lignified plant stems also contain chlorophyll-rich tissues (chlorenchyma) beneath the cork layer. Green tissues are capable of carrying the photosynthesis using either external or internal sources of CO₂.

The photosynthetic activity of stems depends on the intensity and spectral composition of light. These parameters are reflected in the proportions of photosynthetic pigments such as chlorophylls *a* and *b*, and carotenoids. Because of poorer light conditions generally, the stems of herbaceous and lignified plants usually contain less photosynthetic pigments (per dm²) than the leaves of the same plant.

In leaves of C₃ plants, atmospheric air provides CO₂ for photosynthesis. In C₄ and CAM plants, atmospheric CO₂ is initially bound in the form of organic acids. In stems of C₃ plants, there are many sources of CO₂ for photosynthesis including: atmospheric CO₂ and CO₂ derived from *in situ* respiration of stems and roots, as well as dissolved CO₂ transported *via* xylem.

Recent research indicates that stems of herbaceous or lignified plants may conduct the photoassimilation process in the manner characteristic of C₄ plants. In terms of stem photosynthesis, the herbaceous and lignified plants can be divided into three groups: (I) CAM desert plants, (II) C₃ and C₄ plants of a tropical climate zone, adapted to seasonal water shortages, (III) herbaceous and lignified C₃ plants of a temperate climate zone.

The net stem photosynthesis in plants of the first two groups can attain high values ranging from 6 to 21 μmol (CO₂) · m⁻² · s⁻¹. In contrast, in the third group, the photosynthesis is usually non-measurable, and may be in the range of up to 1 μmol (CO₂) · m⁻² · s⁻¹. This process is sometimes manifested only as in decreased CO₂ efflux levels. The photosynthetic activity in stems of plants in the third group is undoubtedly lower than that of leaves, but still higher than manifested by the measurements of net photosynthesis. The reason is that the stem photosynthesis means CO₂ refixation, that can amount to ca 60–80% of the quantity of this gas produced in respiratory processes.

KEY WORDS: corticular photosynthesis, CO₂ exchange, internal CO₂, stem respiration

Maciej Kocurek, Instytut Fizjologii Roślin Polskiej Akademii Nauk im. Franciszka Górskiego, ul. Niezapominajek 21, 30-239 Kraków; Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny im. J. Kochanowskiego, ul. Świętokrzyska 15, 25-406 Kielce, e-mail: kocurek@ifr-pan.krakow.pl

Krzysztof Tokarz, Instytut Fizjologii Roślin Polskiej Akademii Nauk im. Franciszka Górskiego, ul. Niezapominajek 21, 30-239 Kraków, e-mail: K.Tokarz@ifr-pan.krakow.pl

Jan Pilarski, Instytut Fizjologii Roślin Polskiej Akademii Nauk im. Franciszka Górskiego, ul. Niezapominajek 21, 30-239 Kraków; Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny im. J. Kochanowskiego, ul. Świętokrzyska 15, 25-406 Kielce, e-mail: j.pilarski@ifr-pan.krakow.pl

WSTĘP

Głównym organem fotosyntetycznym roślin, najlepiej dostosowanym do przekształcania energii świetlnej w energię wiązań chemicznych, są liście. Jednak oprócz liści fotosynteza może przebiegać czasowo lub stale we wszystkich innych częściach nadziemnych. Spośród nich przeprowadzać fotosyntezę mogą przede wszystkim łodygi (Aschan, Pfanz 2003), a w dalszej kolejności: owoce (Atkins et al. 1977, Blanke, Lenz 1989, Hetherington 1997), kwiatostany (Weiss et al. 1988, Aschan, Pfanz 2003) i najrzadziej korzenie, np. korzenie powietrzne u storczyków (Benzing, Ott 1981, Aschan et al. 2005).

Łodygi przede wszystkim pełnią rolę szkieletu dla liści, spełniają funkcję przewodzącą wodę, sole mineralne i asymilaty, a także magazynują związki zapasowe, głównie skrobię (Essau 1973, Schaedle 1975, Ashworth et al. 1993). Natomiast mniej znany jest udział łodyg w fotosyntetycznym wiązaniu CO₂, stanowiący dodatkowy zysk energetyczny dla rośliny (Pilarowski 1998, Cernusak et al. 2001, Berveiller et al. 2007).

TYPY FOTOSYNTEZY W ŁODYGACH

Nilsen (1995) charakteryzuje trzy grupy roślin ze względu na wykształcony typ fotosyntezy łodyg:

- rośliny gruboszowate przeprowadzające fotosyntezę typu CAM,
- rośliny zielne i krzewy typu C₃ lub C₄ przystosowane do okresowego deficytu wody,
- rośliny zielne, drzewa i krzewy typu C₃, występujące w klimacie umiarkowanym.

Rośliny przeprowadzające fotosyntezę typu CAM to głównie sukulenty, często pozbawione liści. U wielu gatunków np. z rodzin Cactaceae, Euphorbiaceae, Asclepiadaceae czy Asteraceae, łodyga stanowi główny organ przeprowadzający fotosyntezę. Posiada ona epidermę bogatą w aparaty szparkowe, które otwierając się nocą umożliwiają pobieranie CO₂ z atmosfery i magazynowanie go w postaci kwasów organicznych: jabłczanu (Ashton et al. 1990, Hibberd,

Quick 2002) i być może cytrynianu (Lüttge 1988). Pobieranie nocne CO₂ przez łodygę sukulentów może utrzymywać się na wysokim poziomie: 10–20 μmol (CO₂) · m⁻² · s⁻¹ (Nilsen 1995). Dekarboksylacja kwasów organicznych w ciągu dnia umożliwia ponowne wiązanie CO₂, ale już w procesie fotosyntezy. Niektóre gatunki opuncji przeprowadzają fotosyntezę typu C₃ w liściach, a jednocześnie ich łodygi prowadzą fotosyntezę typu CAM (Nobel, Hartsock 1986). U niektórych roślin, wybór sposobu asymilacji CAM lub C₃ zależy od aktualnych warunków (Borland et al. 1992). U wielu gatunków tej grupy fotosynteza łodyg obejmuje 100% asymilacji CO₂ przez roślinę (Kluge, Ting 1978, Nobel, Hartsock 1986).

Inny typ fotosyntezy w łodygach prezentuje grupa roślin klimatu ciepłego okresowo poddawana stresowi suszy. Łodyga, podobnie jak liście, jest u nich przystosowana do asymilacji CO₂. Posiada bogatą w szparki epidermę, pod którą znajduje się rozwinięty miękisz gąbczasty. Dzięki temu fotosynteza netto łodyg jest wysoka i może osiągać poziom 6–21 μmol (CO₂) · m⁻² · s⁻¹ (Gibson 1983, Comstock, Ehleringer 1990, Nilsen et al. 1993). U roślin tej grupy liście są dominującym organem fotosyntetyzującym, ale w trakcie suszy gdy liście opadną, łodyga staje się jedynym źródłem asymilatów (Comstock, Ehleringer 1990). Przykładem roślin z tej grupy jest *Cytisus scoparius*, który przez kilka miesięcy w roku, w okresie bezlistnym, korzysta wyłącznie z asymilacji CO₂ przez łodygę (Bossard, Rejmanek 1992, Nilsen, Karpa 1994).

Trzeci typ fotosyntezy łodyg jest charakterystyczny dla roślin klimatu umiarkowanego: drzew, krzewów i roślin zielnych. W łodygach tych roślin nie stwierdzono miękiszu gąbczastego, charakterystycznego dla liści. Zwykle nie posiadają one szparek w epidermie łodygi lub ich liczba jest niewielka. Czasami szparki podczas ontogenezy przekształcają się w przetłoki, dzięki którym również może następować wymiana gazowa między wnętrzem łodygi i otoczeniem (Essau 1973, Malinowski 1978). Jednak fotosynteza netto łodyg tych

roślin przyjmuje niewielkie wartości i to zwykle w godzinach przedpołudniowych (Kharuok et al. 1995, Pilarski 1998, 1999, Pfan, Aschan 2001). Dotychczas rzadko opisywano aktywność fotosyntetyczną łodyg roślin zielnych, uprzywilejowanych wyższą dostępnością światła w porównaniu z roślinami wytwarzającymi korek (Kocurek, Pilarski 2007).

POWIERZCHNIA FOTOSYNTETYZUJĄCA ROŚLIN

Badania nad fotosyntezą zwykle nie uwzględniają powierzchni łodyg, owoców, kwiatów i korzeni powietrznych w całkowitej powierzchni fotosyntetycznie czynnej rośliny (Solhaug, Haugen 1998, Pilarski 1999). Jednocześnie należy zauważyć, że w przypadku niektórych roślin typu CAM, np. *Freeria indica* (Lange, Zuber 1977) lub *Carnegia gigantea* (Nobel, Hartsock 1986), łodygi stanowią nawet 100% powierzchni fotosyntetycznej. Także u roślin typu C_3 klimatu suchego w okresie niedoboru wody tkanki łodyg są niemal wyłącznym miejscem asymilacji CO_2 . Na przykład u *Eriogonum inflatum* udział łodyg w całej aktywnej fotosyntetycznie powierzchni stanowi do 80% (Smith, Osmond 1987), a u *Encelia farinosa* i *Ambrosia dumosa* nawet 100% (Comstock, Ehleringer 1988). Również w przypadku drzew i krzewów liściastych naszego klimatu w okresie bezlistnym, od jesieni do wiosny, powierzchnia łodyg stanowi jedyną powierzchnię fotosyntetycznie czynną (Larcher et al. 1988, Kharuok et al. 1995, Pilarski 1999).

Stosunek powierzchni łodyg do powierzchni liści roślin wytwarzających korek został zbadany np. u *Malus domestica* (Tokarz 2007). W okresie wegetacyjnym udział łodyg w ogólnej powierzchni fotosyntetycznej zmniejszał się i w czerwcu wyniósł 60–70%, a we wrześniu obniżał się do 30–50%, w zależności od odmiany. Inaczej u wczesnowiosennej rośliny zielnej *Helleborus viridis*, u której na początku wegetacji łodygi stanowią 34% w ogólnej powierzchni, podczas gdy pod koniec lata jedynie 10%. U gatunku tego w początkowym okresie

wegetacji liście stanowią jedynie 10%, a 56% powierzchni fotosyntetycznej stanowi okwiat (Aschan et al. 2005).

WŁAŚCIWOŚCI OPTYCZNE ROŚLIN

Do czynników umożliwiających wykorzystanie powierzchni łodyg dla fotosyntezy należy przede wszystkim dostępność światła. U roślin zielnych warunki świetlne dla przebiegu fotosyntezy w łodygach są znacznie korzystniejsze, w porównaniu z drzewami i krzewami, ponieważ są one pokryte epidermą podobnie jak liście. W przypadku drzew i krzewów, okrywający łodygi korek ogranicza znacznie możliwość dostępu światła (Pilarski 1989, Manetas 2004, Pilarski, Tokarz 2005, Kocurek, Pilarski 2007). Jednak po usunięciu korka ukazuje się zielona warstwa chlorenchimy, która świadczy o docieraniu pod warstwę martwych komórek promieniowania aktywnego fotosyntetycznie (Pilarski 1984, Larcher et al. 1988, Kharouk et al. 1995). Chlorofil obecny jest także w drewnie i rdzeniu, co oznacza, że również tam dociera promieniowanie w zakresie aktywnym fotosyntetycznie (PAR) (Wiebe et al. 1974, van Cleve et al. 1993, Pfan, Aschan 2001).

Niewiele jest informacji na temat dystrybucji promieniowania w łodygach zarówno drzew i krzewów, jak i roślin zielnych. Tokarz i Pilarski (2005) podają, że tylko 1/3 promieniowania w zakresie PAR padającego na łodygę może być transmitowana przez korek *Malus domestica* do komórek chlorofilowych kory. Nieco mniejszą transmisją w zakresie PAR (17%) charakteryzowały się łodygi *Syringa vulgaris*. Wraz z wiekiem łodygi i przyrostem grubości korka zmniejsza się ilość energii promienistej transmitowanej przez korek, co powoduje zubożenie warstwy chlorofilowej w łodygach. Obserwowano to np. u *Syringa vulgaris* (Pilarski 1989), *Betula pendula*, *Fagus sylvatica* (Kocurek, Pilarski 2007, Pilarski, Tokarz 2006), a także u drzew owocowych: *Cerasus vulgaris*, *Prunus avium*, *P. domestica*, *Pyrus communis* i *Juglans regia* (Pilarski, Tokarz 2005). Jednocześnie stwierdzono, że promieniowanie padające na

łodygę może ulegać transmisji w jego tkankach, docierając do rdzenia (Wiebe et al. 1974, van Cleve et al. 1993), a także aż do korzeni (Sun et al. 2003).

BARWNIKI FOTOSYNTETYCZNE

Efektom docierania światła do komórek liści i łodyg jest wytworzenie barwników fotosyntetycznych: chlorofilu *a*, *b* oraz karotenoidów. Jednak ze względu na mniej korzystne warunki świetlne łodygi zawierają zwykle mniejsze ilości barwników fotosyntetycznych w przeliczeniu na powierzchnię w porównaniu z liśćmi tej samej rośliny. Łodygi *Ilex aquifolium* zawierały 30–70% mniej chlorofilu w porównaniu z liśćmi (Schmidt et al. 2000). Również u *Syringa vulgaris* zawartość chlorofilu w łodygach bieżącego rocznika wynosiła około 70% jego zawartości w liściach (Pilarski 1984). Nieco mniejszą, bo 30–50% zawartością chlorofilu w odniesieniu do liści charakteryzowały się łodygi *Fagus sylvatica* (Damesin 2003), natomiast Gundersen (1954), również u *Fagus sylvatica* stwierdził zbliżoną zawartość chlorofilu w łodygach i liściach. Podobną zawartość w obu organach opisywano u *Populus tremuloides* (Kharouk et al. 1995), czy *Cytisus scoparius* (Bossard, Rejmanek 1992). Zawartość chlorofilu zawsze maleje wraz z wiekiem łodygi i przyrostem korka (Pilarski 1984, 1999, Tokarz, Pilarski 2005).

Stosunek chlorofilu *a/b* w łodygach bieżącego rocznika drzew może osiągać wartości zbliżone do liści, jednak wraz z wiekiem i przyrostem korka na grubość, wartość ta maleje (Larcher et al. 1988, Pilarski 1999). Podobnie notowano malejący stosunek chlorofilu *a/b* wraz z odległością od powierzchni łodyg i obniżającym się natężeniem PAR (van Cleve et al. 1993, Pilarski 1999).

Liście są organami o niewielkiej miąższości w porównaniu z łodygami. Zawierają one chlorofil w całym przekroju poprzecznym, z wyjątkiem epidermy. Inaczej jest w przypadku łodyg, które charakteryzując się zwykle sporą miąższością tkanek żywych i martwych, wykształcają chlorofil w znacznie grubszej warstwie tkanek

(Essau 1973, Kramer, Kozłowski 1979, Pfanz, Ashan 2001). Obejmuje ona perydermę bez korka, a także miękisz kory pierwotnej i wiązki łykowe. Chlorofil, już w znacznie mniejszych ilościach, zaobserwowano także w głębszych warstwach łodygi: komórkach miękiszowych drewna i o wiele wyraźniej w promieniach rdzeniowych (Pilarski, Tokarz 2006, Witman et al. 2006). U wielu roślin wytwarzających korek, żywe komórki rdzenia zawierają chlorofil lub rdzeń jest otoczony warstwą komórek zawierających chlorofil (Szujkó-Lacza et al. 1970, Larcher et al. 1988, van Cleve et al. 1988, 1993, Pilarski, Tokarz 2006).

CHLOROPLASTY

Barwniki fotosyntetyczne umiejscowione są w chloroplastach, których rozmieszczenie, wielkość i budowa również zależy od warunków świetlnych. W łodygach drzew i krzewów ilość chloroplastów w komórce zmniejsza się wraz ze wzrostem odległości od korka, co stwierdzono u *Euonymus europaeus* (Szujkó-Lacza et al. 1971) i *Populus tremuloides* (Shaedle et al. 1968). Larcher et al. (1988) u *Fagus sylvatica* nie znaleźli różnic w ultrastrukturze chloroplastów z perydermy, drewna i rdzenia, podczas gdy u *Taxus baccata* chloroplasty pochodzące z perydermy i rdzenia posiadały wykształcone grana, czego nie notowano w chloroplastach z miękiszu drewna (Buns et al. 1993). Różnice w ultrastrukturze chloroplastów pochodzących z różnych warstw kory zanotowano również u *Syringa vulgaris*. Lepiej rozwinięty system lamelarny zaobserwowano w chloroplastach zewnętrznej części kory niż tych z wewnętrznej (Pilarski 1998).

W chloroplastach łodygi może następować gromadzenie ziaren skrobi. Część pochodzi z asymilatów powstających w liściach, a część, co zbadano za pomocą izotopu ^{14}C , z własnej produkcji fotosyntetycznej łodygi, co wykazano np. u *Picea abies* (Langenfeld-Heyser 1987). Obserwowano to także u wielu innych gatunków: *Euonymus europaea* (Szujkó-Lacza et al. 1971), *Populus tremuloides* (Ames, Tepper 1978),

Fouquieria splendens (Nedoff et al. 1985), *Syringa vulgaris* (Pilarski 1993). U roślin tych największe średnice ziaren skrobi zawierały chloroplasty pochodzące z tkanek najbliższych powierzchni łodygi, a więc posiadające najlepsze warunki świetlne do przeprowadzania fotosyntezy. Natomiast średnica ziaren zmniejszała się w miarę przesuwania się w głąb łodygi i najmniejsza była notowana w rdzeniu, gdzie dociera najmniej światła (Szujkó-Lacza et al. 1971).

INTENSYWNOŚĆ FOTOSYNTEZY W ŁODYDZE

Rośliny klimatu suchego, np. pozbawiony liści *Cytisus scoparius*, charakteryzują się wysoką fotosyntezą netto łodyg, dochodzącą do $18 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, a u *Spartium junceum* osiagającą nawet ponad $20 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Nielsen, Karpa 1994). Wielkość tego parametru w liściach roślin pochodzących z tych samych warunków jest znacznie wyższa: *Gossypium hirsutum* i *Chenopodium album* osiagają maksymalne wartości około $55 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Osmond et al. 1982, Pearcy, Ehleringer 1984). W warunkach klimatu umiarkowanego nie stwierdzono tak wysokich wartości fotosyntezy netto łodyg. Rośliny zielne oraz drzewa i krzewy pochodzące z klimatu umiarkowanego charakteryzują się znacznie niższą intensywnością wymiany gazowej. Fotosynteza netto zwykle utrzymuje się na poziomie $0,5\text{--}2 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ i jest uzależniona od stadium wegetacji. U *Syringa vulgaris* rosła od początku wegetacji, osiagając maksymalne wartości w lipcu, by obniżyć się aż do zrzucenia liści w listopadzie (Pilarski 1999). Fotosynteza netto w łodygach jest zwykle notowana w godzinach od 9 do 15, czyli w okresie najbardziej sprzyjających warunków do przeprowadzenia fotosyntezy liściowej (Pilarski 2000). Łodygi wykazują fotosyntezę netto także w okresie bezliśnym, a po opadnięciu liści łodygi drzew i krzewów mogą wykorzystywać w większym stopniu bezpośrednio padające promieniowanie słoneczne.

Na skutek absorpcji promieniowania w zakresie bliskiej podczerwieni (700–1100 nm),

żywe tkanki pod korkiem mogą nagrzewać się do wartości wyższych nawet o 12°C od temperatury otoczenia (Derby, Gates 1966, Sakai 1966, Jensen et al. 1970, Pilarski 1997). Pozwala to na uzyskanie korzystniejszych warunków termicznych dla aktywności enzymów uczestniczących w redukcji CO_2 . W wyniku ogrzewania słonecznego fotosynteza netto łodyg jest wykazywana w temperaturze powietrza zbliżonej do zera lub nawet poniżej zera (Foote, Schaedle 1976a, b, 1978, Coe, McLaughlin 1980).

Fotosynteza łodyg drzew i krzewów często objawia się jedynie zmniejszeniem wydzielania CO_2 na świetle, w porównaniu z ciemnością. U *Syringa vulgaris* intensywność wydzielania CO_2 w styczniu w ciągu ciepłego dnia ($4\text{--}5^\circ\text{C}$) wynosiła od $0,1$ do $0,6 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, i była niższa niż po zmroku – ok. $1,1 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Pilarski 2002).

Niska intensywność fotosyntezy netto łodyg, mierzona wymianą gazową CO_2 z otoczeniem stoi w sprzeczności z innymi obserwacjami, np. wysoką zawartością chlorofilów w łodygach. Dlatego obecnie przyjmuje się, że CO_2 atmosferyczny nie jest podstawowym substratem dla fotosyntezy przebiegającej w łodygach.

ŹRÓDŁA CO_2 DLA FOTOSYNTEZY

Dla liści źródłem CO_2 do przebiegu fotosyntezy jest powietrze atmosferyczne, o zawartości dwutlenku węgla od $0,035$ do $0,045\%$. W łodygach zaopatrzenie w CO_2 dla przebiegu fotosyntezy jest bardziej skomplikowane (Pfan, Aschan 2001, Hibberd, Quick 2002).

Niewątpliwie substratem dla fotosyntezy, którym mogą być zasilane chloroplasty łodygi, jest CO_2 obecny w soku floemowym i w ksylemie (Pfan, Aschan 2001). Jest on transportowany głównie w drewnie (Larcher 1994, Mauseth 1995, Levy et al. 1999), a może być pobierany z podłoża w postaci HCO_3^- (Białczyk et al. 1994). Powstaje on również w procesach oddechowych w korzeniu i w samej łodydze, a zużywany jest w łodydze, ogonkach liściowych lub nawet w liściach (Aschan, Pfan 2003). Transport ksylemowy jest uzależniony od

gatunku rośliny: w przypadku drzew o drewnie rozpięchło-naczyniowym szybkość transportu ksylemowego osiąga $6 \text{ m} \cdot \text{h}^{-1}$, natomiast w drewnie pierścieniowo-naczyniowym nawet $44 \text{ m} \cdot \text{h}^{-1}$. Transport floemowy zanotowany u świerka i sosny jest znacznie mniejszy i osiąga wartości od 0,13 do $1,2 \text{ m} \cdot \text{h}^{-1}$ (Larcher 1994, Mauseth 1995). Jednocześnie należy zauważyć, że oprócz CO_2 w postaci zdysocjowanej w ksylemie lub floemie, istnieje transport powietrzny CO_2 w łądydze, który może być szybszy i osiągać wartości nawet $100 \text{ m} \cdot \text{h}^{-1}$ (Essau 1973).

Wydaje się jednak, że podstawowym procesem dostarczającym CO_2 jest oddychanie, a uwolniony CO_2 ulega w mniejszym lub większym stopniu reasymilacji. Dlatego kluczowym wydaje się określenie ilości CO_2 powstałego w wyniku oddychania w łądydze. Globalnie, oddychanie łądyg, pni i gałęzi może stanowić od 40 do ponad 50% zasymilowanego węgla poprzez ekosystem leśny (Kira 1975, Law et al. 1999, Granier et al. 2000, Janssens et al. 2001). Z kolei udział gałęzi stanowi 50% oddychania neliściowych części nadziemnych, a pozostałe 50% obejmuje oddychanie pni (Damesin et al. 2002). Oddychanie mitochondrialne jest procesem silnie uzależnionym od temperatury. Relacje pomiędzy oddychaniem a temperaturą opisuje współczynnik temperaturowy Q10, który dla łądyg *Fagus sylvatica* oscyluje wokół wartości 1,3 do 2 (Damesin et al. 2002). Maksymalne oddychanie zmierzone w drewnie tego gatunku osiągało $17,2 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

W przypadku drzew pochodzących z klimatu borealnego oddychanie liści i łądyg zmierzone jako wydzielanie CO_2 w przeliczeniu na jednostkę powierzchni było zbliżone i utrzymywało się w granicach $0,2\text{--}1 \text{ } \mu\text{mol (CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Ryan et al. 1997). U *Abies balsamea* dochodziło nawet do $1,8 \text{ } \mu\text{mol (CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Lavigne et al. 1996). Oddychanie żywych tkanek pni i gałęzi ekosystemu leśnego może pokrywać przynajmniej w 20% zapotrzebowanie na CO_2 młodego lasu. Dzielne oddychanie pnia i gałęzi dębu osiąga wartość zbliżoną do zmierzonej u liści, a nawet może ją przekraczać 2,5-krotnie (Edwards, Hanson 1995). Najbardziej intensywne

oddychanie łądyg jest notowane w okresie lata czyli w czasie szybkiego przyrostu drewna. Wielokrotnie potwierdzono, że oddychanie łądyg jest ściśle skorelowane z aktywnością kambium (Matysek, Schulze 1988, Ryan et al. 1997, Wieser 1997). Oddychanie mitochondrialne utrzymuje się również w okresie bezlistnym, jednak na znacznie niższym poziomie (Forte, Shadle 1976a, Pilarski 2002). Obniża się ono znacznie wraz z wiekiem i np. u łądyg bieżącego rocznika *Populus tremuloides* wyniosło $11 \text{ } \mu\text{mol (CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, podczas gdy u starszych roczników uzyskano jedynie ok. $3 \text{ } \mu\text{mol (CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Han, Suzaki 1981, Ryan et al. 1996, Cernusak, Marshall 2000, Ashan et al. 2001). Wysokie wartości oddychania w przeliczeniu na 1 kg drewna, przy jednocześnie wysokich oporach dyfuzyjnych korka, prowadzą do nagromadzenia się CO_2 wewnątrz łądyg, a dzięki fotosyntetycznej aktywności tkanek w łądydze, odbywa się redukcja jego zawartości. Jest ona najkorzystniejszym sposobem na wykorzystanie wysokich stężeń CO_2 i uzyskania O_2 dla procesów oddechowych.

SKŁAD POWIETRZA WEWNĄTRZ ŁODYG

Analizy składu powietrza w łądydze wykazują znaczne różnice w stosunku do powietrza otaczającego roślinę od zewnątrz. Szczególnie interesujące jest stężenie O_2 i CO_2 . Wzajemne relacje zmian stężenia tych gazów mogą świadczyć o przebiegu fotosyntezy, oddychania ciemniowego lub fotooddychania. Badaniami objęto łądygi szeregu gatunków, m.in. *Pinus sylvestris* (Hari et al. 1991), *Betula pendula* (Levy et al. 1999), *Populus deltoides* (Chase 1934), *Carnegia gigantea*, *Salix lasiolepis* i *Quercus agrifolia* (McDougal, Working 1933). Zawartość CO_2 w drewnie różniła się znacznie: począwszy od wartości zbliżonej do zawartości CO_2 w powietrzu atmosferycznym (0,04%) u *Carnegia gigantea*, aż do ponad 20% u *Quercus agrifolia* (McDougal, Working 1933). Zawartość CO_2 w drewnie drzew nie jest stała w ciągu roku. Eklund (1990) u *Picea abies* zanotował najniższe jego stężenie w maju – 1%, a następnie

wzrost, aż do 10% w czerwcu. Wahanie zawartości O_2 również zmieniały się w ciągu roku. Najniższe notowano w miesiącach letnich, około 5%, a najwyższe, równe stężeniu atmosferycznemu – 21% jesienią (Carrodus, Triffett 1975, Eklund 1990, Levy et al. 1999).

Tlen jest warunkiem koniecznym do przebiegu oddychania mitochondrialnego i fotooddychania. Ocenia się, że około 80% O_2 obecnego w łodygach jest używane przez procesy oddychowe (Ziegler 1957, Langenfeld-Heyser 1997). Prawdopodobnie pochodzi on z produkcji fotosyntetycznej *in situ* i jedynie w niewielkich ilościach przenika z zewnątrz przez przetchlinki.

Przetchlinki były od dawna uważane za element umożliwiający wymianę gazową pomiędzy łodygą a atmosferą, różniący się od szparek brakiem możliwości regulacji ich rozwarcia (Essau 1973, Hejnowicz 2002). Tłumaczono to budową perydermy w rejonie przetchlinek, gdzie komórki są mniej zbite, a przestrzenie międzykomórkowe są znacznie większe niż w pozostałych obszarach perydermy (Wutz 1955). Komórki perydermy w obszarach poza przetchlinkami są zwarte i wysyczone suberyną o znikomej przewodności dla wody i gazów (Ziegler 1957, Schönherr, Ziegler 1980).

Rolę przetchlinek w wymianie gazowej potwierdzają doświadczenia z izotopem węgla ^{14}C . Langenfeld-Heyser et al. (1996) dodając go do otaczającej atmosfery, stwierdzili jego asymilację w łodydze, ale jedynie w obszarach wokół przetchlinek. Jednak Pilarski (1994) stwierdził, że wielkość oporu w łodygach bieżącego rocznika *Syringa vulgaris* zaopatrzonego w przetchlinki była 18 razy większa niż w przypadku dolnej strony liścia zaopatrzonego w aparaty szparkowe. Przyrost korka na grubość powodował zwiększenie oporu, który w 2-letnich łodygach był prawie 60-krotnie wyższy niż w liściach. Tak duży opór dyfuzyjny przeczy tezie o funkcji przewodzącej przetchlinek. Opór perydermy łodygi bieżącego rocznika *Syringa vulgaris* był 5 razy mniejszy od wartości otrzymanych dla pokrytych cienkościennej włoskami łodyg topinambura. Wynika z tego, że większą rolę z punktu widzenia wymiany gazowej odgrywają

włoski zwiększające powierzchnię łodygi, niż przetchlinki (Kocurek 2007).

Opór dyfuzyjny łodygi jest związany z utrzymywaniem strumienia wody zaopatrującego liście i zapobieganie jej stratom w wyniku transpiracji. W wyniku tego wymiana CO_2 z otaczającym powietrzem jest utrudniona, jednak w przypadku wielu drzew, krzewów i roślin zielnych jest notowana fotosynteza netto m.in. u *Fagus crenata* (Han, Suzaki 1981), *Syringa vulgaris* (Pilarski 1999), *Populus tremuloides* (Brayman, Schaedle 1982), *Cerasus vulgaris*, *Malus domestica* i *Prunus domestica* (Pilarski 2000).

REASYMILACJA CO_2 W ŁODYDZE

Fotosyntetyczne wbudowywanie *in situ* CO_2 , wydzielonego w procesach oddychowych, nazywamy reasymilacją. Jest ona uzależniona od wieku łodyg. U *Pinus sylvestris* obniżała się wraz z wiekiem z 45% w 2-letnich łodygach do 5% w 12-letnich gałęziach (Linder, Troeng 1981). Zaobserwowano także spadek reasymilacji nawet podczas rozwoju łodyg bieżącego rocznika *Populus tremula*: z 80% w początkowym okresie rozwoju zmniejszało się do 50% jesienią (Aschan et al. 2001). Cernusak i Marshall (2000) wskazują na ścisłą zależność reasymilacji od intensywności oddychania ciemniowego, które wspólnie maleją wraz z wiekiem łodygi np. u *Alnus glutinosa* i *Pinus monticola*. W cyklu rocznym kora *Populus tremuloides* reasymiluje od czerwca do sierpnia około 60% CO_2 , uwalnianego w procesie oddychania (Foote, Shaedle 1976a). Z kolei Kharouk et al. (1995) szacują udział reasymilacji przez korę na 30–50%, co stanowi 10–15% dodatkowego zysku w globalnym bilansie CO_2 u *Populus tremuloides* podczas miesięcy letnich.

Reasymilacja wpływa nie tylko na wzrost współczynnika wykorzystania CO_2 (Ryan et al. 1997), ale również na współczynnik wykorzystania wody w łodydze. Liście, aby uzyskać CO_2 z powietrza atmosferycznego, otwierają szparki, co wiąże się z transpiracją pary wodnej. W przypadku liści współczynnik wykorzystania wody

określony jest jako stosunek fotosyntezy netto do ilości wytranspirowanej wody. Ponieważ fotosynteza netto kory jest niska lub ujemna definiuje się go jako stosunek poziomu reasymilacji do transpiracji. Tak obliczony współczynnik wykorzystania wody wyniósł dla łądog sosny $130 \text{ mmol (CO}_2\text{)} \cdot \text{mol}^{-1} \text{ (H}_2\text{O)}$ i był 50 razy wyższy niż w przypadku liści – $2,6 \text{ mmol (CO}_2\text{)} \cdot \text{mol}^{-1} \text{ (H}_2\text{O)}$ (Cernusak, Marshall 2000).

Wydaje się, że poziom reasymilacji CO_2 informuje o właściwej aktywności fotosyntetycznej łądog. Jednak precyzyjne oszacowanie reasymilacji nie jest łatwe. Poszukuje się zatem nowych metod umożliwiających szybkie i bezinwazyjne badania nad fotosyntezą łądog.

FLUORESCENCJA CHLOROFILU A

Skuteczną metodą badającą fotosyntezę łądog wydaje się być pomiar fluorescencji chlorofilu *a*, testujący sprawność reakcji zarówno fazy świetlnej jak i pośrednio fazy ciemnej fotosyntezy. W przypadku liści pomiary takie nie nastroczają trudności ze względu na znikomą grubość epidermy i możemy mieć dużą pewność, że promieniowanie wysycające, jak i fluorescencja, nie są tłumione przez zewnętrzne tkanki okrywające. Natomiast w przypadku łądog gruba warstwa korka może odbijać i pochłaniać 20–80% promieniowania w zakresie fluorescencji chlorofilu.

Wyniki pomiarów fluorescencji ujawniły, że chloroplasty kory łądog charakteryzują się dużą ilością zredukowanych centrów PSII oraz stosunkowo dużym udziałem wolnoredukującego się plastochinonu w ogólnej jego puli (Ivanov et al. 2006, Kotakis et al. 2006). Ponadto pokrywający łądogi korek w ogromnej części zatrzymuje promieniowanie krótkofalowe, przepuszczając do niżej położonych warstw niewielką jego ilość w zakresie absorpcji PSII (Sum et al. 2003), natomiast w znacznie większej ilości promieniowanie wzbudające PSI (Manetas 2004, Manetas, Pfanz 2005). Jednocześnie chlorenchyma kory posiada mniejszą ilość chlorofilu oraz niższą wartość stosunku chlorofilu *a/b* w porównaniu z liśćmi (Pfanz et al. 2002, Tokarz, Pilarski

2005, Ivanov et al. 2006, Pilarski, Tokarz 2006). Szczegółowa charakterystyka aparatu fotosyntetycznego kory łądog wykazała występowanie wszystkich komponentów białkowych budujących centrum PSI, tożsamy z obecnymi w liściach (Krause, Weiss 1984), jednak w mniejszej ilości (Ivanov et al. 1990, Ivanov et al. 2006), świadcząc jedynie o ilościowo-stechiometrycznych, a nie funkcjonalnych różnicach w PSI między tymi organami (Ivanov et al. 2006). Mniejsza ilość PSI według niektórych autorów (Heber et al. 1992, Ivanov et al. 2001) mogłaby wpływać na dużą ilość zredukowanych centrów PSII oraz na duży udział wolnoredukującego się plastochinonu w całkowitej jego puli w korze łądog. Jednak wysoka aktywność PSI pochodzącego z kory, nawet w mniejszych ilościach, wyklucza pojawianie się obserwowanego bardzo niskiego tempa liniowego transportu elektronów. Zatem obserwowane w łądogach niskie wydajności PSII i bardzo wolny liniowy transport elektronów wynikać mogą raczej z warunków, w jakich powstawał aparat fotosyntetyczny kory oraz z wysokich stężeń wewnętrznego CO_2 , niż z małej ilości PSI (Ivanov et al. 2006).

Niska aktywność PSII kory może powodować spadek ilości tworzonych zredukowanych nukleotydów NADPH, a także ograniczać trans-membranowy gradient protonów, a tym samym zmniejszać ilość ATP (Bukhov, Carpentier 2004, Johnson 2005). Jednocześnie w korze łądog obserwuje się wysoką aktywność PSI oraz wysokie tempo ponownej redukcji P700^+ w ciemności (Ivanov et al. 2001), którego szybkość odzwierciedla rozmiar cyklicznego transportu elektronów wokół PSI (Maxwell, Biggins 1976). Zachodzący wokół centrum PSI cykliczny transport elektronów prowadzi do wzrostu trans-membranowego gradientu elektronów, powodując powiększenie puli nukleotydów oraz zwiększenie stężenia ATP (Ivanov et al. 2006, Kotakis et al. 2006). Zwiększona ilość ATP powstała w cyklicznym transporcie elektronów wokół PSI kompensowałaby niską aktywność PSII i mogłaby być wykorzystana w reasymilacji oddechowego CO_2 (Manetas 2004, Ivanov et al. 2006, Kotakis et al. 2006).

Wysokie zapotrzebowanie na ATP w procesie reasymilacji wiąże się, z przyjmowanym przez wielu autorów, występowaniem w korze łądyg mechanizmu fotosyntezy typu C_4 (Hibberd, Quick 2002, Damesin 2003).

Niska aktywność PSII i wysoka PSI w tkankach łądygi może świadczyć o większym znaczeniu produkcji ATP (konieczny do zapewnienia aktywnego transportu asymilatów w roślinie) w stosunku do fotosyntetycznego wbudowywania CO_2 .

METABOLIZM CO_2 W ŁODYDZE

Fotosynteza łądyg, zarówno drzew jak i roślin zielnych, przebiega w znacznie trudniejszych, wręcz ekstremalnych warunkach w porównaniu z liśćmi. Wysokie stężenie CO_2 i utrudniona wymiana gazowa z otoczeniem może sugerować inny niż znany dla liści model asymilacji CO_2 . Rośliny naszego klimatu to w znakomitej większości rośliny przeprowadzające fotosyntezę typu C_3 . Dotychczas sądzono, że aktywność fotosyntetyczna łądyg obejmuje ten sam typ asymilacji. Jednak Hibberd i Quick (2002) wskazują na duże prawdopodobieństwo występowania w łądydze rośliny typu C_3 mechanizmu C_4 , co stwierdzili w ogonkach liściowych selera i tytoniu.

Fotosynteza typu C_4 to mechanizm umożliwiający wstępne związanie CO_2 i powstanie kwasów organicznych w mezofilu liścia, następnie ich transport do komórek pochwy okółwiązkowej, gdzie następuje dekarboksylacja tych kwasów i powtórne wbudowanie uwolnionego CO_2 , już dzięki cyklowi Calvina–Bensona. Fotosynteza typu C_4 wiąże się z większym nakładem energii. Umożliwia jednak wykluczenie fotooddychania i obniżenie transpiracji przez co rośliny typu C_4 , charakteryzują się niższym punktem kompensacyjnym CO_2 , wyższym współczynnikiem wykorzystania wody i w konsekwencji są bardziej odporne na suszę (Burris, Black 1976, Hall, Rao 1999).

We wstępnym wiązaniu CO_2 w mechanizmie C_4 bierze udział PEP-karboksylaza, umożliwiająca karboksylację fosfoenolopirogronianu do

szczawiooctanu, który następnie przekształcony jest w jabłczan i w tej postaci może być transportowany między komórkami w roślinie. Enzym ten jest aktywny w niemal wszystkich tkankach rośliny, jednak najczęściej jego aktywność była badana w owocach: jabłoni (Blanke et al. 1987), kiwi (Blanke et al. 1988) oraz jabłka budyniowego (Munoz et al. 2001). Stwierdzono, że PEP-karboksylaza bierze udział w reasymilacji CO_2 powstającego w procesach oddechowych w owocach jabłoni (Blanke et al. 1987).

Produktem PEP-karboksylazy jest jabłczan łatwo migrujący z mezofilu do pochwy okółwiązkowej roślin C_4 . Ulega on dekarboksylacji poprzez dwa enzymy jabłczanowe: zależne odpowiednio od NAD lub NADP. U tytoniu (Hibberd, Quick 2002) zanotowano wysoką aktywność obu enzymów jabłczanowych w komórkach otaczających wiązki przewodzące ogonków liściowych, kilkakrotnie przekraczające aktywność w blaszce liściowej. Sugeruje to według wyżej wymienionych autorów, że źródłem CO_2 dla fotosyntezy łądygi ogonków jest jabłczan, transportowany ksylemem lub floemem i dekarboksylowany w miarę potrzeb na całej długości łądygi. Przypuszcza się, że jabłczan jest produkowany (przy udziale PEP-karboksylazy) w korzeniach z CO_2 , powstałego w procesach oddechowych lub pochodzącego z podłoża (Hibberd, Quick 2002). Przeprowadzone w ostatnich latach badania nad występowaniem tego mechanizmu w korze niektórych drzew nie potwierdziły wprost jego istnienia, chociaż wykazały wysokie prawdopodobieństwo jego funkcjonowania (Ivanov et al. 2006).

PODSUMOWANIE

Niemal wszystkie łądygi zarówno roślin zielnych jak i drzew posiadają warstwę komórek zawierających liczne chloroplasty z wykształconymi granami, których tylakoidy zawierają chlorofil wbudowany w kompleksy fotosyntetyczne PSII i PSI w ilościach niejednokrotnie dorównującym liściom. Pomiarы wymiany gazowej CO_2 jak i fluorescencji chlorofilu *a* wskazują, że łądygi są organami pełniącymi również

funkcję fotosyntetyczną. Jednak ze względu na trudności związane z metodyką badań, oszacowanie właściwej wydajności fotosyntezy tych organów jest wciąż zbyt niedokładne. Wydaje się, że dzięki lodygom możliwe jest nie tylko zwiększanie ilości CO₂ asymilowanego przez roślinę, ale przede wszystkim oszczędne nim gospodarowanie w warunkach niedoboru wody.

LITERATURA

- AMES I. H., TEPPER H. B. 1978. Seasonal changes in the ultrastructure of aspen bark chloroplasts. *Photosynthetica* **12**: 70–72.
- ASCHAN G., PFANZ H. 2003. Non-foliar photosynthesis – a strategy of additional carbon acquisition. *Flora* **198**: 81–97.
- ASCHAN G., PFANZ H., VODNIK D., BATIC F. 2005. Photosynthetic performance of vegetative and reproductive structures of green hellebore (*Helleborus viridis* L. agg.). *Photosynthetica* **43**: 55–64.
- ASCHAN G., WITTMANN C., PFANZ H. 2001. Age-dependent bark photosynthesis of aspen twigs. *Trees* **15**: 431–437.
- ASHTON A. R., BURNELL J. N., FURBANK R. T., JENKINS C. L. D., HATCH M. D. 1990. Enzymes of C₄ photosynthesis. W: P. J. LEA (red.), *Methods in Plant Biochemistry*. 3. Enzymes of primary metabolism. Academic Press, San Diego, s. 39–72.
- ASHWORTH E. N., STRIM V. E., VOLENEC J. J. 1993. Seasonal variation in soluble sugars and starch within woody stems of *Cornus sericea* L. *Tree Physiol.* **13**: 379–388.
- ATKINS C. A., KUO J., PATE J. S., FLINN A. M., STEELE T. W. 1977. Photosynthetic pod wall of Pea (*Pisum sativum* L.): distribution of carbon dioxide-fixing enzymes in relation to pod structure 1. *Plant Physiol.* **60**(5): 779–786.
- BENZING D. H., OTT D. W. 1981. Vegetative reduction in epiphytic *Bromeliaceae* and *Orchidaceae*: its origin and significance. *Biotropica* **13**: 131–140.
- BERVEILLER D., KIERZKOWSKI D., DAMESIN C. 2007. Inter-specific variability of stem photosynthesis among tree species. *Tree Physiol.* **27**: 53–61.
- BIAŁCZYK J., LECHOWSKI Z., LIBIK A. 1994. Growth of tomato seedlings under different HCO₃⁻ concentration in the medium. *J. Plant Nutr.* **17**: 801–816.
- BLANKE M. M., HUCKLESBY D. P., NOTTON B. A. 1988. Phosphoenolpyruvate carboxykinase in aubergine, kiwi and apple fruit. *Gartenbauwissenschaft* **53**: 65–70.
- BLANKE M. M., HUCKLESBY D. P., NOTTON B. A., LENZ F. 1987. Utilization of bicarbonate by apple fruit phosphoenolpyruvate carboxylase. *Phytochem.* **26**: 2475–2476.
- BLANKE M. M., LENZ F. 1989. Fruit photosynthesis. Utilization of bicarbonate by apple fruit phosphoenolpyruvate carboxylase. *Plant, Cell Environ.* **12**: 31–46.
- BORLAND A. M., GRIFFITHS H., MAXWELL C., BROADMEADOW M. S. J., GRIFFITHS N. M., BARNES J. D. 1992. On the ecophysiology of the *Clusiaceae* in Trinidad: expression of CAM in *Clusia* minor during the transition from wet to dry season and characterization of three endemic species. *New Phytol.* **122**: 349–57.
- BOSSARD C. C., REJMANEK M. 1992. Why have green stems? *Funct. Ecol.* **6**: 197–205.
- BRAYMAN A. A., SCHAEDEL M. 1982. Photosynthesis and respiration of developing *Populus tremuloides* internodes. *Plant Physiol.* **69**: 911–915.
- BUKHOV N., CARPENTIER R. 2004. Alternative photosystem I-driven electron transport routes: mechanisms and functions. *Photosynth. Res.* **82**: 17–33.
- BUNS R., ACKER G., BECK E. 1993. The plastids of the yew tree (*Taxus baccata* L.): ultrastructure and immunocytochemical examination of chloroplastic enzymes. *Bot. Acta* **106**: 32–41.
- BURRIS R. H., BLACK C. C. 1976. CO₂ metabolism and plant productivity. University Park Press, Baltimore.
- CARRODUS B. B., TRIFFETT A. C. K. 1975. Analysis of respiratory gases in woody stems by mass spectrometry. *New Phytol.* **74**: 243–246.
- CERNUSAK L. A., MARSHALL J. D. 2000. Photosynthetic refixation in branches of western white pine. *Funct. Ecol.* **14**: 300–311.
- CERNUSAK L. A., MARSHALL J. D., COMSTOCK J. P., BALSTER N. J. 2001. Carbon isotope discrimination in photosynthetic bark. *Oecologia* **128**: 24–35.
- CHASE W. W. 1934. The composition, quantity, and physiological significance of gases in tree stems. *Univ. Minn. Agr. Exp. Sta., Tech. Bull.* **99**: 1–51.
- COE J. M., MCLAUGHLIN S. B. 1980. Winter season cortical photosynthesis in *Cornus florida*, *Acer rubrum*, *Quercus alba* and *Liriodendron tulipifera*. *For. Sci.* **26**: 561–566.
- COMSTOCK J. P., EHRLINGER J. R. 1988. Seasonal patterns of canopy development and carbon gain in nineteen warm desert shrub species. *Oecologia* **75**: 327–335.
- COMSTOCK J., EHRLINGER J. 1990. Effect of variations in leaf size on morphology and photosynthetic rate of twigs. *Funct. Ecol.* **4**: 209–221.
- DAMESIN C. 2003. Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance. *New Phytol.* **158**: 465–475.

- DAMESIN C., CESCHIA E., LE GOFF N., OTTORINI J.-M., DUFRÈNE E. 2002. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytol.* **153**: 159–172.
- DERBY R. W., GATES D. M. 1966. The temperature of tree trunks-calculated and observed. *Am. J. Bot.* **53**: 580–587.
- EDWARDS T. E., HANSON P. J. 1995. Stem respiration in closed-canopy upland oak forest. *Tree Physiol.* **16**: 433–439.
- EKLUND L. 1990. Endogenous levels of oxygen, carbon dioxide and ethylene in stems of Norway spruce trees during one growing season. *Trees* **4**: 150–154.
- ESSAU K. 1973. Anatomia roślin. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa.
- FOOTE K. C., SCHAEDEL M. 1976a. Diurnal and seasonal patterns of photosynthesis and respiration by stems of *Populus tremuloides* Michx. *Plant Physiol.* **58**: 651–655.
- FOOTE K. C., SCHAEDEL M. 1976b. Physiological characteristics of photosynthesis and respiration in stems of *Populus tremuloides* Michx. *Plant Physiol.* **58**: 91–94.
- FOOTE K. C., SCHAEDEL M. 1978. The contribution of aspen bark photosynthesis to the energy balance of the stem. *Forest Sci.* **24**: 569–573.
- GIBSON A. 1983. Anatomy of photosynthetic old stems of nonsucculent dicotyledons from North American deserts. *Bot. Gaz.* **144**: 981–991.
- GRANIER A., CESCHIA E., DAMESIN C., DUFRÈNE E., EPRON D., GROSS P., LEBAUDE S., LE DANTEC V., LE GOFF N., LEMOINE D., LUCOT E., OTTORINI J. M., PONTAILLER J. Y., SAUGIER B. 2000. Carbon balance of a young beech forest over a two-year experiment. *Funct. Ecol.* **14**: 312–325.
- GUNDERSEN K. 1954. Chlorophyll in young shoots of European Beech (*Fagus sylvatica*) in Winter. *Nature* **174**: 87–88.
- HALL D. O., RAO K. K. 1999. Photosynthesis. The Press Syndicate of the University of Cambridge, Cambridge.
- HAN S. S., SUZAKI T. 1981. Studies on the production and consumption of assimilate by trees. IX. Bark photosynthesis and dark respiration of young green stems and branches of *Fagus crenata* and *Quercus acutissima*. *J. Jap. Forest. Soc.* **63**: 242–244.
- HARI P., NYGREN P., KORPILAHTI E. 1991. Internal circulation of carbon within a tree. *Can. J. Forest Res.* **21**: 514–515.
- HEBER U., NEIMANIS S., SIEBKE K., SCHÖNKNECHT G., KATONA E. 1992. Chloroplast energization and oxidation of P700/plastocyanin in illuminated leaves at reduced levels of CO₂ or oxygen. *Photosynth. Res.* **34**: 433–447.
- HEJNOWICZ Z. 2002. Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- HETHERINGTON S. 1997. Profiling photosynthetic competence in mango fruit. *J. Hortic.* **72**: 755–763.
- HIBBERD J. M., QUICK W. P. 2002. Characteristics of C₄ photosynthesis in stems and petioles of C₃ flowering plants. *Nature* **415**: 451–454.
- IVANOV A. G., IGNATOVA N. S., CHRISTOV A. M. 1990. Comparative ultrastructural and fluorescence studies of grapevine (*Vitis vinifera* L.) chloroplasts isolated from stem and leaf tissues. *Plant Sci.* **67**: 253–257.
- IVANOV A. G., KROL M., SVESHNIKOV D., MALMBERG G., GARDESTRÖM P., HURRY V., ÖQUIST G., HUNER N. P. A. 2006. Characterization of the photosynthetic apparatus in cortical bark chlorenchyma of Scots pine. *Planta* **223**(6): 1165–1177.
- IVANOV A. G., SANE P. V., ZEINALOV Y., MALMBERG G., GARDESTRÖM P., HUNER N. P. A., ÖQUIST G. 2001. Photosynthetic electron transport adjustments in overwintering Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Planta* **213**: 575–585.
- JANSSENS I. A., LANKREIJER H., MATTEUCCI G., KOWALSKI A. S., BUCHMANN N., EPRON D., PILEGAARD K., KUTSCH W., LONGDOZ B., GRUNWALD T., MONTAGNANI L., DORE S., REBMANN C., MOORS E. J., GRELLE A., RANNIK U., MORGENSTERN K., BERBIGIER P., IBROM A., MONCRIEFF J., AUBINET M., BERNHOFER C., JENSEN N. O., VESALA T., GRANIER A., SCHULZE E.-D., LINDROTH A., DOLMAN A. J., JARVIS P. G., CEULEMANS R., VALENTINI R. 2001. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biol.* **7**: 269–278.
- JENSEN R. E., SAVAGE E. F., HAYDEN R. A. 1970. The effects of certain environmental factors on cambium temperatures of peach trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **95**: 286–292.
- JOHNSON G. N. 2005. Cyclic electron transport in C₃ plants: fact or artefact? *J. Exp. Bot.* **56**: 407–416.
- KHAROUK V. I., MIDDLETON E. M., SPENCER S. L., ROCK B. N., WILLIAMS D. L. 1995. Aspen bark photosynthesis and its significance to remote sensing and carbon budget estimate in the boreal ecosystem. *Water Air Soil Pollut.* **82**: 483–497.
- KIRA T. 1975. Primary productivity of forests. W: J. P. COOPER (red.), Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge University Press, Cambridge, s. 5–40.
- KLUGE M., TING I. P. 1978. Crassulacean acid metabolism. Analysis of an ecological adaptation. Ecol. Studies 30. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- KOCUREK M. 2007. Udział pędów roślin zielnych: *Reynoutria japonica* i *Helianthus tuberosus* w fotosyntety-

- cznym wiązaniu CO₂. Praca doktorska, Instytut Botaniki PAN, Kraków.
- KOCUREK M., PILARSKI J. 2007. Dystrybucja promienionowania w liściach i pędach roślin zdrewniałych i zielnych. *Pamiętnik Puławski* **144**: 91–104.
- KOTAKIS CH., PETROPOULOU Y., STAMATAKIS K., YIOTIS CH., MANETAS Y. 2006. Evidence for active cyclic electron flow in twig chlorenchyma in the presence of an extremely deficient linear electron transport activity. *Planta* **225**: 245–253.
- KRAMER P. J., KOZŁOWSKI T. T. 1979. Physiology of woody plants. Academic Press, New York.
- KRAUSE G. H., WEIS E. 1984. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II. Interpretation of fluorescence signals. *Photosynth. Res.* **5**: 139–157.
- LANGE O. L., ZUBER M. 1977. *Frerea indica*, a stem succulent CAM plant with deciduous C₃ leaves. *Oecologia* **31**: 67–72.
- LANGENFELD-HEYSER R. 1987. Distribution of leaf assimilates in the stem of *Picea abies* L. *Trees* **1**: 102–109.
- LANGENFELD-HEYSER R., SCHELLA B., BUSCHMANN K., SPECK F. 1996. Microautoradiographic detection of CO₂ fixation in lenticel chlorenchyma of young *Fraxinus excelsior* L. stem in early spring. *Trees* **10**: 255–260.
- LANGENFELD-HEYSER R. 1997. Physiological functions of lenticells. W: H. RENNENBERG, W. ESCHRICH, H. ZIEGLER (red.), *Trees – contributions to modern tree physiology*. Backhuys, Leiden, s. 43–46.
- LARCHER W. 1994. Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. Wyd. 5. Ulmer, Stuttgart.
- LARCHER W., LUTZ C., NAGELLE M., BODNER M. 1988. Photosynthetic functioning and ultrastructure of chloroplasts in stem tissues of *Fagus sylvatica*. *J. Plant Physiol.* **132**: 731–737.
- LAW B. E., RYAN M. G., ANTHONI P. M. 1999. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. *Global Change Biol.* **5**: 169–182.
- LAVIGNE M. B., FRANKLIN S. E., HUNT E. R. 1996. Estimating stem maintenance respiration rates of dissimilar balsam fir stands. *Tree Physiol.* **16**: 687–695.
- LEVY P. E., MEIR P., ALLEN S. J., JARVIS P. G. 1999. The effect of aqueous transport of CO₂ in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiol.* **19**: 53–58.
- LINDER S., TROENG E. 1981. The seasonal variation in stem and course root respiration of a 20-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Mitt. Forstl. Versuchsanst.* **142**: 125–139.
- LÜTTGE U. 1988. Day-night changes of citric-acid levels in crassulacean acid metabolism: phenomenon and ecophysiological significance. *Plant Cell Environ.* **11**: 445–451.
- MALINOWSKI E. 1978. Anatomia roślin. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- MANETAS Y. 2004. Probing cortical photosynthesis through in vivo chlorophyll fluorescence measurements: evidence that high internal CO₂ levels suppress electron flow and increase the risk of photoinhibition. *Physiol. Plant.* **120**: 509–517.
- MANETAS Y., PFANZ H. 2005. Spatial heterogeneity of light penetration through periderm and lenticels and concomitant patchy acclimation of cortical photosynthesis. *Trees – Struct. Funct.* **19**(4): 409–414.
- MASSACCI A., BATTISTELLI A., LORETO F. 1996. Effect of drought stress on photosynthetic characteristics, growth and sugar accumulation of field-grown sweet sorghum. *Austral. J. Pl. Physiol.* **23**: 331–340.
- MATYSSEK R., SCHULZE E. D. 1988. Carbon uptake and respiration in above-ground parts of *Larix decidua* times *leptolepis* tree. *Trees* **2**: 233–241.
- MAUSETH J. D. 1995. Botany: An introduction to plant biology. Wyd. 2. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury.
- MAXWELL P. C., BIGGINS J. 1976. Role of cyclic electron transport in photosynthesis as measured by the photoinduced turnover of P700 in vivo. *Biochemistry* **15**: 3975–3981.
- MCDUGAL D. T., WORKING E. B. 1933. The pneumatic system of plants, especially trees. Carnegie Institution Washington Publication 441, Washington.
- MOHAMMED G. H., BINDER W. D., GILLIES S. L. 1995. Chlorophyll fluorescence: a review of its practical forestry applications and instrumentation. *Scand. J. For. Res.* **10**: 383–410.
- MUNOZ T., ESCRIBANO M. I., MERODIO C. 2001. Phosphoenolpyruvate carboxylase from cherimoya fruit: properties, kinetics and effects of high CO₂. *Phytochemistry* **58**: 1007–1013.
- NEDOFF J. A., TING I. P., LORD E. M. 1985. Structure and function of the green stem tissue in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Am. J. Bot.* **72**: 143–151.
- NILSEN E. T. 1992. Partitioning growth between leaves and stems during nitrogen limitation in *Spartium junceum*. *Am. J. Bot.* **1979**: 1217–1223.
- NILSEN E. T. 1995. Stem photosynthesis: extent, patterns, and role in plant carbon economy. W: B. GARTNER (red.), *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press, San Diego, s. 223–240.
- NILSEN E. T., KARPA D. 1994. Seasonal acclimation of stem photosynthesis in two invasive, naturalized legume species from coastal habitats of California. *Photosynthetica* **30**: 77–90.
- NILSEN E. T., KARPA D., MOONEY H. A., FIELD C. 1993. Patterns of stem photosynthesis in two invasive legumes

- (*Spartium junceum*, *Cytisus scoparius*) of the California coastal region. *Am. J. Bot.* **80**: 1126–1136.
- NOBEL P. S., HARTSOCK T. L. 1986. Leaf and stem CO₂ uptake in the three subfamilies of the Cactaceae. *Plant Physiol.* **80**: 913–917.
- OSMOND C. B., WINTER K., ZIEGLER H. 1982. Functional significance of different pathways of CO₂ fixation in photosynthesis. W: O. L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND, H. ZIEGLER (red.), *Physiological Plant Ecology. II. Water Relations and Carbon Assimilation*. Springer-Verlag, Berlin, s. 479–548.
- PEARCY R. W., EHLENGER J. 1984. Comparative eco-physiology of C₃ and C₄ plants. *Plant Cell Environ.* **7**: 1–13.
- PFANZ H., ASCHAN G. 2001. The existence of bark and stem photosynthesis in woody plants and its significance for the overall carbon gain. An eco-physiological and ecological approach. *Ecology* **62**: 477–510.
- PFANZ H., ASCHAN G., LANGENFELD-HEYSE R., WITTMAN C., LOOSE M. 2002. Ecology and ecophysiology of tree stems corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften* **89**: 147–162.
- PILARSKI J. 1984. Content of chlorophyllous pigments in shoot bark and leaves in *Syringa vulgaris* L. *Bull. Pol. Acad. Sci., Biol. Sci.* **32**: 415–423.
- PILARSKI J. 1989. Optical properties of bark and leaves of *Syringa vulgaris* L. *Bull. Pol. Acad. Sci., Biol. Sci.* **37**: 253–260.
- PILARSKI J. 1993. Intensity of oxygen production in the process of photosynthesis in shoots and leaves of lilac (*Syringa vulgaris* L.). *Acta Physiol. Plant.* **15**: 249–256.
- PILARSKI J. 1994. Diffusion of carbon dioxide through the cork and stomata in lilac. *Acta Physiol. Plant.* **16**: 137–140.
- PILARSKI J. 1997. Relations between solar irradiation, temperature and the photochemical activity of chloroplasts isolated from the bark and leaves of lilac *Syringa vulgaris* L.). *Pol. J. Environ. Stud.* **6**: 53–57.
- PILARSKI J. 1998. Fotosyntetyczna funkcja kory pędów lilaka (*Syringa vulgaris* L.) Polska Akademia Nauk, Zakład Fizjologii Roślin im. Franciszka Górskiego, Kraków.
- PILARSKI J. 1999. Gradient of photosynthetic pigments in the bark and leaves of lilac (*Syringa vulgaris* L.) *Acta Physiol. Plant.* **21**: 365–373.
- PILARSKI J. 2000. Photosynthetic activity of stems and leaves of apple, sweet cherry, and plum trees. *Folia Horticolt.* **12**: 41–44.
- PILARSKI J. 2002. Diurnal and seasonal changes in the intensity of photosynthesis in stems of lilac (*Syringa vulgaris* L.). *Acta Physiol. Plant.* **24**: 29–36.
- PILARSKI J., TOKARZ K. 2005. Comparing the optical properties of fruit trees: the sweet cherry, cherry, pear, common plum and walnut trees. *Folia Horticolt.* **17**: 89–101.
- PILARSKI J., TOKARZ K. 2006. Chlorophyll distribution in the stems and trunk of beech trees. *Acta. Physiol. Plant.* **28**: 233–236.
- RYAN M. G., HUBBARD R. M., PONGRACIC S., RAISON R. J., MCMURTRIE R. E. 1996. Autotrophic respiration in *Pinus radiata* in relation to nutrient status. *Tree Physiol.* **16**: 333–343.
- RYAN M. G., LAVIGNE M. B., GOWER S. T. 1997. Annual carbon costs of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. *J. Geophys. Res.* **102**: 871–883.
- SAKAI A. 1966. Temperature fluctuations in wintering trees. *Physiol. Plant.* **19**: 105–114.
- SCHAEDEL M. 1975. Tree photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **26**: 101–115.
- SCHAEDEL M., IANNACCONE P., FOOTE K. C. 1968. Hill reaction capacity of isolated quaking aspen bark chloroplasts. *For. Sci.* **14**: 222–223.
- SCHMIDT J., BATIC F., PFANZ H. 2000. Photosynthetic performance of leaves and twigs of evergreen holly (*Ilex aquifolium* L.). *Phyton* **40**: 179–190.
- SCHÖNHERR J., ZIEGLER H. 1980. Water permeability of *Betula* periderm. *Planta* **147**: 345–354.
- SMITH S. D., OSMOND C. B. 1987. Stem photosynthesis in a desert ephemeral, *Eriogonum inflatum*: Morphology, stomatal conductance and water-use efficiency in field populations. *Oecologia* **72**: 533–541.
- SOLHAUG K. A., HAUGEN J. 1998. Seasonal variation of photoinhibition of photosynthesis in bark from *Populus tremula* L. *Photosynthetica* **35**: 411–417.
- SUN Q., YODA K., SUZUKI M., SUZUKI H. 2003. Vascular tissue in the stem and roots of woody plants can conduct light. *J. Exp. Bot.* **54**: 1627–1635.
- SZUJKÓ-LACZA J., FEKETE G., FALUDI-DANIEL A. 1970. Contributions to the conditions of photosynthetic activity of lignifying shoot axes. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **16**: 393–404.
- SZUJKÓ-LACZA J., RAKOVAN J. N., HORVATH G., FEKETE G., FALUDI-DANIEL A. 1971. Anatomical, ultrastructural and physiological studies on one-year-old *Euonymus europaeus* bark displaying photosynthetic activity. *Acta Agron. Acad. Sci. Hung.* **20**: 247–260.
- TOKARZ K. 2007. Fotosyntetyczna rola pędów jabłoni (*Malus domestica*) i ich udział w bilansie wiązania CO₂. Praca doktorska, Wydział Ogrodniczy Akademii Rolniczej, Kraków.
- TOKARZ K., PILARSKI J. 2005. Optical properties and the content of photosynthetic pigments in the stems and leaves of apple-tree. *Acta Physiol. Plant.* **27**: 183–191.

- VAN CLEVE B., CLAUSEN S., SAUTER J. J. 1988. Immunohistochemical localization of storage protein in poplar wood. *J. Plant Physiol.* **133**: 371–374.
- VAN CLEVE B., FORREITER C., SAUTER J., APEL K. 1993. Pith cells of poplar contain photosynthetic active chloroplasts. *Planta* **189**: 70–73.
- WEISS D., SCHÖNFELD M., HALEVY A. 1988. Photosynthetic activities in the *Petunia* corolla. *Plant Physiol.* **87**: 666–670.
- WIEBE H. H., AL-SAAD H. A., KIMBALL S. L. 1974. Photosynthesis in the anomalous secondary wood of *Atriplex confertifolia* stems. *Amer. J. Bot.* **61**: 444–448.
- WIESER G. 1997. Carbon dioxide gas exchange of cembra pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during winter. *Tree Physiol.* **17**: 473–477.
- WITTMANN C., PFANZ H., LORETO F., CENTRITTO M., PIETRINI F., ALESSIO G. 2006. Stem CO₂ release under illumination: cortical photosynthesis, photorespiration or inhibition of mitochondrial respiration? *Plant, Cell & Environment* **29**(6) 1149–1158.
- WUTZ A. 1955. Anatomische Untersuchungen über System und periodische Veränderungen der Lenticellen. *Bot. Stud.* **4**: 43–72.
- ZIEGLER H. 1957. Über den Gaswechsel verholzter Achsen. *Flora* **144**: 229–250.