

JACEK OLEKSYN

FOTOSYNTENZA DRZEW W SKAŻONYM ŚRODOWISKU

Jednym z najbardziej wrażliwych fizjologicznych procesów u roślin narażonych na działanie toksycznych zanieczyszczeń przemysłowych jest asymilacja CO_2 .

Już na przełomie XIX i XX w. zdano sobie sprawę z tego, że zanieczyszczenia przemysłowe wpływają na ograniczenie przyswajania CO_2 u wielu gatunków roślin drzewiastych (Wislicenus 1898, Wierler 1903, według Keller 1977b.). Potwierdzenia zależności między wrażliwością roślin na toksyczne zanieczyszczenia a zaburzeniami w procesie fotosyntezy nosiły w pierwszym okresie badań charakter pośredni. Stwierdzono, że uszkodzenia roślin są większe przy optymalnej dla fotosyntezy wilgotności, oświetleniu i temperaturze, a mniejsze w warunkach nie sprzyjających temu procesowi. Zauważono także, że przez zanieczyszczenia uszkodzane są w pierwszym rzędzie tkanki asymilujące. W znacznie mniejszym stopniu lub w ogóle nie są uszkodzane natomiast organy nie biorące bezpośredniego udziału w procesie fotosyntezy.

W ostatnich dziesięcioleciach, wraz z rozwojem współczesnych technik badawczych, umożliwiających między innymi wykonywanie pomiarów zmian stężeń CO_2 za pomocą analizatorów podczerwieni czy też dzięki użyciu metod izotopowych, szeroko rozwinęły się badania wpływu toksycznych zanieczyszczeń na fotosyntezę. Koncentrują się one między innymi na wyjaśnieniu szeregu problemów, takich jak:

Skróty i oznaczenia używane w tekście: P_N — fotosynteza netto; R_D — oddychanie ciemniowe; Chl — chlorofil; Transp. — transpiracja; Γ — stężenie kompensacyjne CO_2 ; ppm — części na milion; PS I — fotosystem I; PS II — fotosystem II; RuDP — rybulozo-1,5-dwufosforan; RuDPC — karboksylaza rybulozo-1,5-dwufosforanu; PAR — promieniowanie fotosyntetycznie czynne; s.m. — sucha masa; I_s — natężenie światła, przy którym osiągnane jest wysycenie fotosyntezy; I_K — świetlny punkt kompensacyjny.

— Poznanie mechanizmów toksycznego oddziaływania zanieczyszczeń przemysłowych na fotosyntezę i przyczyn obserwowanych różnic we wrażliwości roślin.

— Określenie mechanizmów oraz czynników prowadzących do powstawania tzw. „szkod utajonych”, objawiających się redukcją produktywności bez wystąpienia wizualnych objawów uszkodzeń w postaci nekroz czy przebarwień.

Spośród wszystkich zanieczyszczeń przemysłowych najdłużej badane i najlepiej poznane jest oddziaływanie dwutlenku siarki. Pod wpływem tego gazu można wyróżnić następujące typy zmian w natężeniu fotosyntezy:

1. Przy niskich wartościach stężeń lub w początkowym okresie działania na rośliny stężeń wyższych obserwowany jest wzrost aktywności fotosyntetycznej. Tego rodzaju typ reakcji opisany został na izolowanych chloroplastach (Libera i in. 1973, Ziegler, Libera 1975), glonach (Puckett i in. 1974, Hällgren, Huss 1975), porostach (Hill 1971) i roślinach wyższych (Thomas, Hill 1937, Guderian 1970 za Mudd 1973, Bull, Mansfield 1974).

2. Odwracalny spadek aktywności fotosyntetycznej — spotykany jest u roślin traktowanych SO_2 w wyższych stężeniach ($> 0,1$ ppm). Tempo regeneracji aktywności tego procesu uzależnione jest od stopnia wrażliwości roślin na SO_2 i okresu ekspozycji na jego działanie (Börtitz 1964, Lorenc-Plucińska 1978, Oleksyn 1982).

3. Nieodwracalny spadek aktywności fotosyntetycznej ma na ogół miejsce pod wpływem działania dwutlenku siarki w stężeniach powodujących pojawienie się na liściach zmian nekrotycznych. Zdaniem Ilkuna (1978) spadek asymilacji CO_2 jest nieodwracalny w przypadku powstania nekroz przekraczających 20% powierzchni liści.

4. Brak wpływu w określonych granicach stężeń. W szeregu pracach nie wykryto istotnego wpływu na proces asymilacji CO_2 nawet w rezultacie wielotygodniowych ekspozycji roślin zielnych i drzewiastych na SO_2 (Cowling, Koziol 1978, Garsed i in. 1979).

Barachtenova i Nikolaevski (1981) uważają, że za zahamowanie procesu fotosyntezy odpowiedzialny jest cały kompleks przyczyn. Do najważniejszych z nich zaliczają oni:

I. Zmniejszenie się zawartości akceptora CO_2 — RuDP, wywoła-

nej: a) spadkiem aktywności fosfataz; zmniejszeniem się zawartości ATP i NADPH w wyniku zahamowania niecyklicznej fosforylacji; b) uszkodzeniem membran chloroplastów; c) przesunięciem maksimum pochłaniania światła przez chloroplasty w kierunku fal o większej częstotliwości i zaburzeniami w PS I.

II. Spadek rozpuszczalności CO_2 w zakwaszonej przez SO_2 protoplazmie.

III. Konkurencję SO_2 i CO_2 w metabolizmie transportu w chloroplastach.

IV. Zaburzenia w PS II.

V. Zmiany w transporcie elektronów w fotosyntezie i obniżenie natężenia reakcji Hilla.

VI. Zmiany oporów dyfuzyjnych.

VII. Zmiany przepuszczalności błon komórkowych.

W tabeli 1 zestawione zostały niektóre z opublikowanych dotychczas prac poświęconych wpływowi toksycznych zanieczyszczeń na fotosyntezę drzew. Pozwalają one z jednej strony na zorientowanie się w kierunkach prowadzonych badań, z drugiej zaś dobitnie świadczą o rosnącym z roku na rok zainteresowaniu tym problemem.

DAWKI ZANIECZYSZCZEŃ OGRANICZAJĄCE FOTOSYNTEZĘ

Jak już podkreślono wcześniej, jednym z kluczowych zagadnień stojących przed badaczami zajmującymi się określeniem wpływu toksycznych zanieczyszczeń powietrza na drzewa jest poznanie mechanizmów powstawania tzw. „szkod utajonych”. Dobrym wskaźnikiem ich występowania może być spadek asymilacji CO_2 (Keller 1982, 1984; Landolt, Keller 1985).

Zahamowanie fotosyntezy netto (P_N) pod wpływem działania niskich stężeń ozonu, nie wywołujących powstawania widocznych objawów uszkodzeń, obserwowano u wielu gatunków roślin. Badania wykonane przez Millera i in. (1969) wykazały, że istotny statystycznie spadek natężenia P_N wystąpił u trzyletnich siewek sosny żółtej podanych działaniu O_3 w stężeniu 0,15 ppm przez okres 60 dni, po 6 godzin dziennie. Doświadczenia przeprowadzone przez Reicha (1983)

Tabela 1

Zestawienie ważniejszych prac poświęconych badaniu wpływu toksycznych zanieczyszczeń przemysłowych na fotosyntezę i oddychanie drzew i krzewów

Gatunek	Rodzaj zanieczyszczeń	Drzewa	Siewki (sadzonki)	Fotosynteza	Oddychanie	Fotooddychanie	Badania laboratoryjne	Badania polowe	Uwagi (inne badane procesy i czynniki uwzględniane w doświadczeniu)	Źródło
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Drzewa i krzewy iglaste <i>Abies alba</i> , Jodła pospolita <i>Abies procera</i> , Jodła szlachetna <i>Chamaecyparis lawsoniana</i> , Cyprysik Lawsona <i>Larix decidua</i> , Modrzew europejski	SO ₂	×	×	×	×		×		zmiany dzienne różne stężenia SO ₂ , zmiany sezonowe zmiany sezonowe	Keller, Müller 1958 Keller 1977b
	SO ₂		×	×			×			
	SO ₂			×	×		×			Enderlein, Vogl 1966
	SO ₂	×			×		×			Enderlein, Vogl 1966
	SO ₂			×	×		×			Vogl, Börtitz 1965
	F ⁻			×	×		×			Chl, wpływ wieku, zmiany sezonowe

<i>Larix kaempferi</i> , Modrzew japoński	F ⁻		×	×		×	Chl, wpływ wieku, zmiany sezonowe	Keller 1977a	
	SO ₂	×		×	×	×		Lorenc-Plucińska 1978	
<i>Picea abies</i> , Świerk pospolity	SO ₂		×	×	×	×		Vogl i in. 1964	
	SO ₂		×	×	×	×	×	Transp., zmiany sezo- nowe	Börtitz 1968
	Pyły wę- glowy i cemen- towy		×	×		×	Transp., różne oświe- tlenie	Auclair 1976	
	SO ₂		×	×		×	Zmiany sezonowe	Keller 1976	
	F ⁻		×	×		×	Chl, wpływ wieku, zmiany sezonowe	Keller 1977a	
	SO ₂		×	×		×		Keller 1977b	
	SO ₂		×	×		×	Zmiany sezonowe	Keller 1978	
	SO ₂		×	×		×	Różne stężenia SO ₂ , struktura przyrostów	Keller 1980a	
	NaF, SO ₂		×	×		×	Akumulacja S i F ⁻	Keller 1980b	
	SO ₂		×	×	×	×	Badania chloroplastów	Oku i in. 1980	
	SO ₂		×	×		×	Transp., opory dyfu- zyjne, szparki	Brenninger, Tran- quillini 1983	
<i>Picea glauca</i> , Świerk biały	SO ₂ + H ₂ S	×		×		×	Transp., opory dyfu- zyjne	Legge i in. 1977	
	SO ₂		×	×	×	×	Różne podłoża, za- wartość S	Addison i in. 1984	
<i>Picea mariana</i> , Świerk czarny	SO ₂		×	×	×	×	Różne podłoża, za- wartość S	Addison i in. 1984	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Picea omorica</i> , Świerk serbski	SO ₂		×	×	×		×		Transp., zmiany sezonowe	Börtitz 1968
<i>Picea pungens</i> , Świerk kłujący	SO ₂		×	×			×			Enderlein, Vogl 1966
<i>Pinus banksiana</i> , Sosna Banksa	SO ₂		×	×	×		×		Różne podłoża, wartość S	Addison i in. 1984
<i>Pinus contorta</i> , Sosna Murraya	SO ₂ + H ₂ S	×		×	×			×	Transp., opory dyfuzyjne	Legge i in. 1977
<i>Pinus contorta</i> × <i>P. banksiana</i>	SO ₂ + H ₂ S	×		×				×	Transp., opory dyfuzyjne	Legge i in. 1977
<i>Pinus echinata</i>	NaF	×		×	×		×		Zmiany sezonowe	McLaughlin, Barnes 1975
<i>Pinus eliotti</i>	O ₃		×	×	×		×			Barnes 1972
<i>Pinus mugo</i> , Kosodrzewina	SO ₂		×	×			×			Vogl i in. 1964
<i>Pinus nigra</i> , Sosna czarna	SO ₂ F ⁻ F ⁻		×	×			×	×		Enderlein, Vogl 1966 Keller 1973
			×	×			×	×	Wpływy wieku, zmiany sezonowe, Chl.	Keller 1977a

<i>Pinus pinea</i> , Sosna pinia	SO ₂	×		×			×	Auclair, Caput 1977
<i>Pinus ponderosa</i> , Sosna żółta	O ₃		×	×		×		Miller, Parmeter 1967
	O ₃	×		×			×	Coyne, Bingham 1982
	O ₃		×	×				Miller i in. 1969
<i>Pinus serotina</i>	O ₃		×	×			×	Barnes 1972
<i>Pinus taeda</i>	O ₃		×	×	×		×	Barnes 1972
	F ⁻	×		×	×		×	Wpływ wieku McLaughlin, Barnes 1975
	PbCl ₂		×	×			×	Transp. Rolfé, Bazzaz 1975
<i>Pinus strobus</i> , Sosna wejmutka	O ₃		×	×			×	Botkin i in. 1971
	O ₃		×	×	×		×	Barnes 1972
	O ₃		×	×			×	Botkin i in. 1972
	F ⁻	×		×			×	Keller 1973
	F ⁻	×		×	×		×	McLaughlin, Barnes 1975
	F ⁻	×	×	×			×	Chl., wiek, zmiany se- zonowe Keller 1977a
	SO ₂		×	×			×	Różna wrażliwość, przyrost igieł Eckert, Houston 1980
	O ₃	×	×	×			×	Zmiany sezonowe, Chl. Mann i in. 1980
	O ₃	×		×			×	Transport asymilatów, wzrost McLaughlin i in. 1982
O ₃		×	×	×		×	Różna wrażliwość, transp. Yang i in. 1983a	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Pinus sylvestris</i> , Sosna zwyczajna	SO ₂	×	×	×	×		×		Zmiany dzienne	Keller, Müller 1958
	SO ₂		×	×			×			Enderlein, Vogl 1966
	SO ₂		×	×	×		×	×	Transp., zmiany sezonowe	Börtitz 1968
	SO ₂	×		×				×	Różna wrażliwość	Börtitz, Vogl 1969
	SO ₂	×		×	×			×		Vogl, Börtitz 1969
	mieszanina	×		×	×		×		Transp., temperatura, Chl.	Havas 1971
	SO ₂	×		×				×	Transp.	Vogl i in. 1971
	SO ₂ , pyły	×		×	×			×	Wiek	Żelawski, Łotocki 1974
	pyły węgla i cementu			×	×			×		Auclair 1977
	SO ₂			×	×			×	Transp., przyrost	Farrar i in. 1977
	F ⁻			×	×			×	Chl., zmiany sezonowe, wiek	Keller 1977a
	SO ₂			×	×			×		Keller 1977b
	mieszanina	×		×	×				×	Zmiany sezonowe, wpływ wieku
SO ₂			×	×			×		RuDPC	Hällgren, Gezelius 1978
O ₃	×			×	×	×	×		Zmiany sezonowe, różna wrażliwość	Lorenc-Plucińska 1979
SO ₂	×			×	×		×		Różna wrażliwość	Lorenc-Plucińska 1978
NaCl, SO ₂			×					×		Cornelius 1980a

<i>Pinus sylvestris</i> Sosna zwyczajna	mieszanina		×	×			×		Cornelius 1980b
	Kwaśny opad		×	×			×	Chl., zmiany sezonowe	Jaakkola i in. 1980
	SO ₂		×	×			×	Oświetlenie, wiek	Wierzbicki 1980
	SO ₂	×		×	×		×	Różna wrażliwość	Oleksyn 1981
	HF	×	×	×	×	×	×	Różna wrażliwość, wiek	Lorenc-Plucińska, Oleksyn 1982
	SO ₂		×	×	×	×	×	Różna wrażliwość	Lorenc-Plucińska 1982
	SO ₂		×	×			×	Szparki, transp., opory dyfuzyjne	Brenninger, Tranquillini 1983
	mieszanina	×		×	×		×		Huttunen i in. 1983
	SO ₂		×	×	×		×	Oświetlenie, regeneracja	Katainen, Mäkinen 1983
	SO ₂ , NO ₂ , HF	×		×	×		×	Wpływ wieku, różne stężenia SO ₂ i NO ₂	Oleksyn 1984
Drzewa i krzewy liściaste									
<i>Acer platanoides</i> , Klon pospolity	mieszanina	×		×	×		×		Czarnowski 1977
	mieszanina	×		×	×		×	Efektywna prod. fotosyntetyczna	Czarnowski 1974
<i>Acer pseudoplatanus</i> , Klon jawor	NaCl+SO ₂		×	×			×	Regeneracja P _N	Cornelius 1980a
	mieszanina		×	×			×	Różne oświetlenie	Cornelius 1980b
<i>Acer saccharinum</i> , Klon srebrzysty	SO ₂ , Cd ²⁺	×		×			×	Transp., opory dyfuzyjne	Lamoreaux, Chaney 1978

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Acer saccharum</i> , Klon cukrowy	SO ₂ , O ₃		×	×			×		Wilgotność pow., róż- ne oświetlenie	Carlson 1979
<i>Betula pendula</i> , Brzoza brodawkowata	SO ₂		×	×			×		Opory dyfuzyjne, wpływ światła	Garsed i in. 1979
<i>Carpinus betulus</i> , Grab pospolity	mieszanina	×		×	×			×	Efektywna prod. fo- tosyntetyczna	Czarnowski 1977
<i>Carya illinoensis</i>	SO ₂		×	×			×		Opory dyfuzyjne, absorpcja SO ₂	Sisson i in. 1981
<i>Corylus avellana</i> , Leszczyna pospolita	mieszanina	×		×	×			×	Efektywna prod. foto- syntetyczna	Czarnowski 1974
<i>Elaeagnus umbellata</i>	PbCl ₂		×	×			×		Transp.	Rolfe, Bazzaz 1975
<i>Fagus sylvatica</i> , Buk pospolity	mieszanina	×		×	×			×	Efektywna prod. fo- tosyntetyczna	Czarnowski 1974
<i>Fraxinus americana</i> , Jesion amerykański	SO ₂ , O ₃		×	×			×		Wilgotność pow., róż- ne oświetlenie	Carlson 1979
<i>Fraxinus excelsior</i> , Jesion wyniosły	SO ₂		×	×			×		Transp., opory dyfu- zyjne, ruchy szparek	Brenninger, Tran- quillini 1983
<i>Populus deltoides</i> × <i>P. trichocarpa</i>	SO ₂ , SO ₂ + +SO ₃ O ₃		×	×			×		Różne stężenia CO ₂	Jensen, Noble 1984
			×	×	×		×		Chl., wpływ światła i wieku liści	Reich 1983

<i>Populus euramericana</i>	O ₃		×	×	×	×	×	Różne stężenia CO ₂ , I _K , I _S	Furukawa, Kadota 1975
	pył węglowy			×	×		×		Auclair 1977
	SO ₂			×	×		×	Różne stężenia CO ₂	Furukawa i in. 1979
	O ₃			×	×		×	Transp., opory dyfu- zyjne	Furukawa i in. 1983
<i>Populus koreana</i> × <i>P. trichocarpa</i>	O ₃			×	×		×	Transp., opory dyfu- zyjne	Furukawa i in. 1983
<i>Populus maximowiczii</i> × <i>P. plantierensis</i>	O ₃			×	×		×	Transp., opory dyfu- zyjne	Furukawa i in. 1983
<i>Populus tremuloides</i> , Osika amerykańska	SO ₂ + H ₂ S	×		×			×	Transp., opory dyfu- zyjne	Legge i in. 1977
<i>Quercus robur</i> , Dąb szypułkowy	mieszanina	×		×	×		×	Efektywna prod. fo- tosyntetyczna	Czarnowski 1977
<i>Quercus vetulina</i>	SO ₂ , O ₃			×	×		×	Wilgotność powie- trza, różne oświetlenie	Carlson 1979
<i>Tilia cordata</i> , Lipa drobnolistna	mieszanina	×		×	×		×		Czarnowski 1977
	NaCl + SO ₂ mieszanina			×	×		×	Regeneracja P _N	Cornelius 1980a Cornelius 1980b
<i>Tilia grandifolia</i> Lipa szerokolistna	mieszanina	×		×	×		×	Efektywna prod. foto- syntetyczna	Czarnowski 1977
	mieszanina	×		×	×		×		Czarnowski 1977
<i>Ulmus campestris</i> Wiąz polny	mieszanina	×		×	×		×		Czarnowski 1977

świadczą o tym, że w przypadku topoli *P. deltoides* × *P. trichocarpa* znacznie ograniczają fotosyntezę jeszcze mniejsze stężenia O_3 — 0,125 i 0,085 ppm, działające po 5,5 h przez okres 67 dni (ryc. 4). Wykonane w tym samym laboratorium przez Reicha i in. (Reich 1983) doświadczenia z ekspozycją na działanie 0,09 i 0,13 ppm O_3 klonu cukrowego i dębu czerwonego wykazały, że stężenia te są w stanie w sposób istotny obniżyć natężenie fotosyntezy.

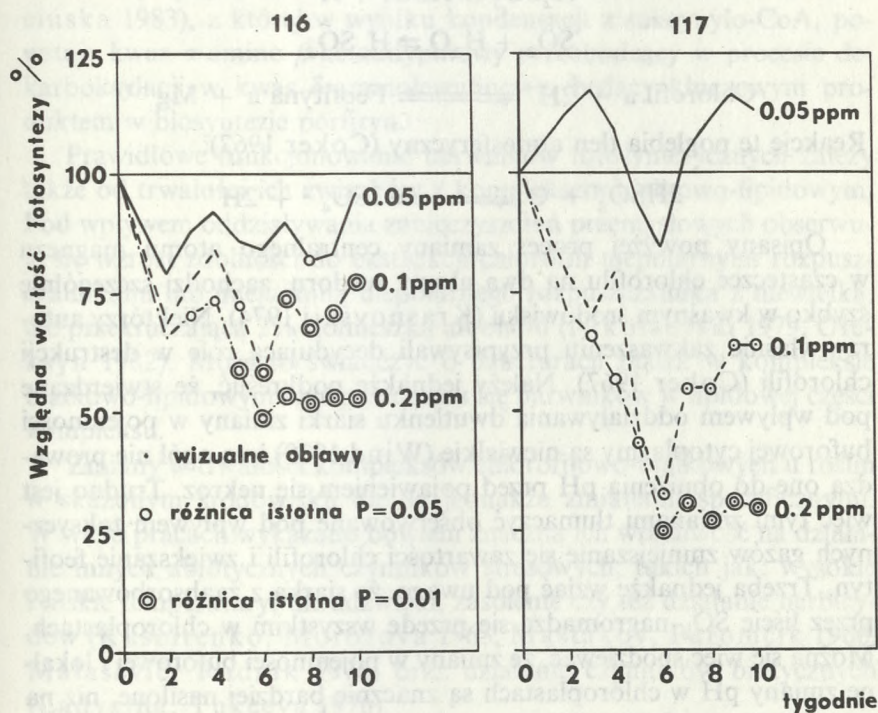
Wielkość zahamowania asymilacji CO_2 pod wpływem oddziaływania ozonu jest uzależniona od stopnia wrażliwości na ten gaz poszczególnych klonów czy osobników w obrębie gatunku. Wykazali to między innymi Botkin i in. (1972) eksponując wrażliwe, pośrednie i tolerancyjne drzewa sosny wejmutki na kilka stężeń O_3 . Dziesięciogodzinne działanie 0,9—1,0 ppm O_3 redukowało całkowicie fotosyntezę wrażliwych drzew, podczas gdy taka sama dawka ozonu ograniczała natężenie P_N średnio wrażliwych osobników o 50% i nie miała istotnego wpływu na drzewa tolerancyjne.

Także Yang i in. (1983b), którzy eksponowali dwuletnie siewki wejmutki na działanie 0,1, 0,2 i 0,3 ppm O_3 po 4 h dziennie w przeciągu 50 dni odnotowali znaczne różnice w wielkości zahamowania natężenia fotosyntezy w zależności od wrażliwości badanych drzew. Stwierdzili oni, że w przypadku wrażliwego na O_3 klonu spadki natężenia P_N wynoszą dla przytoczonych powyżej stężeń ozonu odpowiednio: 24, 42 i 51% w stosunku do kontroli. Tolerancyjny na O_3 klon *P. strobus* nie wykazywał przy tej samej dawce gazu istotnych statystycznie różnic w porównaniu z roślinami kontrolnymi. Nie stwierdzono także wizualnych objawów uszkodzeń przy stężeniach O_3 wynoszących 0,1 i 0,2 ppm, podczas gdy igły klonu wrażliwego charakteryzowały się w tych warunkach nekrozami sięgającymi 20 i 30% powierzchni.

Badaniem wpływu różnych stężeń dwutlenku siarki na fotosyntezę świerka pospolitego zajmował się między innymi Keller (1980a). Eksponował on w tym celu trzyletnie szczepy tego gatunku na działanie 0,05, 0,1 i 0,2 ppm SO_2 w okresie 10 tygodni. Doświadczenia te wykazały, że dwutlenek siarki w stężeniu 0,05 ppm nie wywoływał istotnych statystycznie zmian w asymilacji CO_2 (ryc.1). Szczepy użyte w tych doświadczeniach różniły się wyraźnie stopniem wrażliwości na SO_2 . Wizualne objawy uszkodzeń pojawiły się u bardziej wrażliwego klonu

świerka (117, ryc. 1) po 5 tygodniach ekspozycji w atmosferze 0,2 ppm SO_2 i po 6 tygodniach działania 0,1 ppm. W większym stopniu tolerancyjny szczep, oznaczony na rycinie 1 numerem 116, charakteryzował się mniejszym spadkiem asymilacji CO_2 . Nekrozy powstawały w tym przypadku jedynie przy stężeniu 0,2 ppm w 7 tygodniu ekspozycji.

Prace wykonane przez Kellera (1977b, 1980b) na szczepach *Abies alba*, *Picea abies* i *Pinus sylvestris* dowiodły, że dłuższa ekspozycja drzew w atmosferze 0,2 ppm SO_2 wpływa na drastyczne zahamowanie procesu fotosyntezy. W tym świetle stwierdzenie Ziegler (1975), zgodnie z którym długotrwała ekspozycja roślin na SO_2 w stężeniu 0,2—0,3 ppm stymuluje fotosyntezę nie wydaje się słuszne.

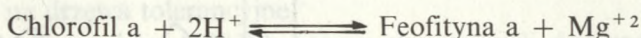
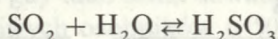
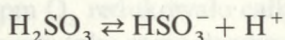


Ryc. 1. Wpływ różnych stężeń SO_2 na fotosyntezę dwóch klonów świerka pospolitego (*Picea abies* L. (Karst.)) (Keller 1980a)

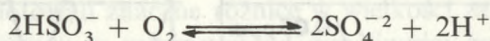
Dalszych badań wymaga natomiast mało jeszcze poznany, a stwierdzony przez niektórych autorów (Katainen i in. 1984), znaczny wzrost natężenia fotosyntezy w okresie regeneracji — po ustaniu stresu wywołanego przez dwutlenek siarki.

WPLYW ZANIECZYSZCZEŃ NA BARWNIKI FOTOSYNTETYCZNE

Toksyczne gazy przemysłowe wpływają na fotosyntezę także przez zmiany zachodzące w barwnikach. Stwierdzono, że w rezultacie działania SO_2 i innych gazów o charakterze kwaśnym chlorofile przekształcają się w feofityny (Rao, LeBlanc 1965, Oleksyn i in. 1982). Reakcja ta przebiega według następującego schematu:



Reakcję tę pogłębia tlen atmosferyczny (Coker 1967):



Opisany powyżej proces zamiany centralnego atomu magnezu w cząsteczce chlorofilu na dwa atomy wodoru, zachodzi szczególnie szybko w kwaśnym środowisku (Krasnovskij 1974). Niektórzy autorzy właśnie zakwaszeniu przypisywali decydującą rolę w destrukcji chlorofili (Coker 1967). Należy jednakże podkreślić, że stwierdzane pod wpływem oddziaływania dwutlenku siarki zmiany w pojemności buforowej cytoplazmy są niewielkie (Wind 1979) i na ogół nie prowadzą one do obniżenia pH przed pojawieniem się nekroz. Trudno jest więc tymi zmianami tłumaczyć obserwowane pod wpływem toksycznych gazów zmniejszanie się zawartości chlorofili i zwiększanie feofityn. Trzeba jednakże wziąć pod uwagę, że siarka z zaabsorbowanego przez liście SO_2 nagromadza się przede wszystkim w chloroplastach. Można się więc spodziewać, że zmiany w pojemności buforowej i lokalne zmiany pH w chloroplastach są znacznie bardziej nasilone, niż na to wskazują wyniki uzyskiwane na homogenatach całych tkanek asymilacyjnych (Miszalski 1981).

Ujemny wpływ zmian w barwnikach fotosyntetycznych na rośliny polega także na tym, że mimo zahamowania fotosyntezy pochłaniają one w dalszym ciągu energię świetlną, która następnie zużywana jest na fotodynamiczne utlenianie protoplazmy i samych barwników (Noack 1920, 1925 według Rabinowitch 1951, Krasinskij 1950, Nikolaevski 1979). Do wiązania energii świetlnej zdolna jest także feofityna, charakteryzująca się większymi zdolnościami utleniającymi niż chlorofil (Nikolaevski 1979, Klimov i in. 1980).

Oprócz feofitynizacji, spadek zawartości chlorofili w liściach roślin eksponowanych na działanie toksycznych gazów może być wywołany także innymi przyczynami. Jedną z nich są zaburzenia w jego biosyntezie. Potwierdzają to obserwowane pod wpływem SO_2 zmiany w zawartości glicyny (Barachtenova, Nikolaevski 1981, Lorenc-Plucińska 1983), z której w wyniku kondensacji z sukcynylo-CoA, powstaje kwas α -amino- β -ketoadypinowy przechodzący w procesie dekarboksylacji w kwas δ -aminolewulinowy, będący kluczowym produktem w biosyntezie porfiryn.

Prawidłowe funkcjonowanie barwników fotosyntetycznych zależy także od trwałości ich związków z kompleksem białkowo-lipidowym. Pod wpływem oddziaływania zanieczyszczeń przemysłowych obserwuje się wzrost zdolności do ekstrakcji chlorofili niepolarnymi rozpuszczalnikami lub mieszaniną niepolarnego rozpuszczalnika z niewielką, nie przekraczającą 2% domieszką alkoholu (Nikolaevski 1979, Oleksyn 1982). Może to świadczyć o denaturacji białek w kompleksie białkowo-lipidowym i rozpuszczeniu się barwników w lipidowej części kompleksu.

Zmiany w trwałości kompleksów chlorofilowo-białkowych u roślin w skażonym środowisku nie są jednakże zmianami specyficznymi. W wielu pracach wykazano bowiem znaczną ich wrażliwość na działanie innych abiotycznych czynników stresowych, takich jak: wysokie i niskie temperatury, ultradźwięki, zasolenie czy też działanie herbicydów (Kušnirenko, Morozova 1963, Maštakov, Paromčik 1966, Malašević, Radiuk 1976) oraz działanie czynników biotycznych (Ladygina, Tukeeva 1976).

Labilny chlorofil ulega dalszej hydrolizie za pomocą chlorofilazy. Możliwe jest także, że stwierdzana pod wpływem zanieczyszczeń mniej-

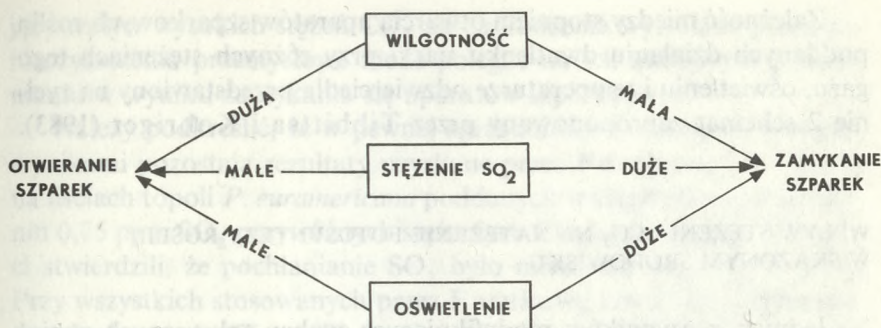
sza wrażliwość chlorofilu b (Nouchi, Odaira 1973, Knudson i in. 1977, Oleksyn 1982) związana jest częściowo ze zwiększeniem się zawartości labilnego chlorofilu a. Malašević i Šlyk (1972) wykazali bowiem, że labilne cząsteczki chlorofilu a zdolne są do przekształcenia się w chlorofil b. Zwiększanie puli labilnych barwników przez labilizację endogennego lub wprowadzenie do chloroplastów egzogenego chlorofilu a prowadziło w konsekwencji do wzmożonej biosyntezy chlorofilu b.

ODDZIAŁYWANIE TOKSYCZNYCH GAZÓW NA APARATY SZPARKOWE

Główną drogą przenikania gazowych zanieczyszczeń powietrza w głąb tkanek liściowych są aparaty szparkowe. Przyjmuje się, że od ich zachowania się pod wpływem toksycznych gazów w znacznym stopniu zależy wielkość zmian w natężeniu fotosyntezy, oddychania i transpiracji, a pośrednio także stopień wrażliwości roślin (Majernik, Mansfield 1970, 1971, 1972, Bonte i in. 1976, 1977, Mansfield 1973, Asheden 1979).

Podzielone są zdania poszczególnych autorów o kierunku zmian zachodzących w stopniu rozwarcia aparatów szparkowych pod wpływem działania zanieczyszczeń. Zdaniem jednych dwutlenek siarki indukuje ich otwieranie się (Mansfield, Majernik 1970, Unsworth i in. 1972, Biscoe i in. 1973), a doświadczenia wykonane przez innych wskazują, że SO_2 stymuluje ich zamykanie się (Bonte i in. 1977, Caput i in. 1978, Kondo, Sugahara 1978).

Zróznicowanie reakcji szparek roślin eksponowanych na zanieczyszczenia uwarunkowane jest szeregiem czynników wewnętrznych i zewnętrznych, takich jak: temperatura powietrza i liści, stężenie CO_2 w otaczającym powietrzu czy też przez endogenne rytmy ruchów szparek (Noland, Kozłowski 1979). Czynnikiem modyfikującym w istotny sposób zachowanie się szparek są także zmiany w wilgotności powietrza (Lange i in. 1971, Aston 1976). Norby i Kozłowski (1982) eksponując siewki *Betula papyrifera* na działanie SO_2 w warunkach różnej wilgotności powietrza stwierdzili, że badane rośliny były bardziej wrażliwe w atmosferze o wysokiej wilgotności. W badaniach tych



Ryc. 2. Wpływ różnej wilgotności powietrza, stężenia SO_2 i natężenia światła na ruchy szparek (Tibbitts, Kobriger 1983)

dwutlenek siarki w stężeniu 0,2 i 0,8 ppm stymulował częściowe zamykanie się szparek. Z wykonanej przez Blacka i Unswortha (1980) analizy danych literaturowych wynika, że reakcja aparatów szparkowych jest ściśle uzależniona od stężenia dwutlenku siarki. Za wartość graniczną uważają oni 1 ppm SO_2 . Rośliny poddawane działaniu stężeń wyższych od przytoczonego zamykają szparki, a niższych — otwierają.

Konsekwencją różnic w stopniu otwarcia aparatów szparkowych przy małej i dużej wilgotności powietrza są także znaczne różnice w pochłanianiu dwutlenku siarki przez liście (Taylor 1983). Między ilością pochłoniętego SO_2 i spadkiem natężenia fotosyntezy istnieje jak wiadomo bezpośrednia zależność, co udowodnili między innymi Sisson i in. (1981) w badaniach wykonanych na *Carya illinoensis* i *Medicago sativa* oraz Katase i in. (1983) na szeregu gatunkach roślin typu C_3 i C_4 .

Jensen i Kozłowski (1975) donoszą także, że na stopień uszkodzeń roślin przez SO_2 może mieć wpływ wielkość aparatów szparkowych. Stwierdzili oni, że siewki *Fraxinus americana* charakteryzujące się większymi aparatami szparkowymi absorbują więcej dwutlenku siarki niż siewki *Acer saccharinum* o szparkach mniejszych. Wydaje się jednak, że wyciągania dalej idących wniosków na podstawie tego doświadczenia byłoby przedwczesne, ze względu na małą ilość przebadanych przez autorów gatunków.

Zależność między stopniem otwarcia aparatów szparkowych roślin poddanych działaniu dwutlenku siarki przy różnych stężeniach tego gazu, oświetleniu i temperaturze odzwierciedla przedstawiony na rycinie 2 schemat zaproponowany przez Tibbittsa i Kobriger (1983).

WPLYW STĘŻENIA CO₂ NA NATĘŻENIE FOTOSYNTEZY ROŚLIN W SKAŻONYM ŚRODOWISKU

Jednym z czynników modyfikujących wpływ toksycznych zanieczyszczeń powietrza na fotosyntezę jest zawartość dwutlenku węgla. Hou i in. (1977) eksponując siewki *Medicago sativa* L. 'Ranger' na działanie SO₂ oraz mieszaniny SO₂ i NO₂ w atmosferze 315 i 645 ppm CO₂ stwierdzili, że przy wyższym stężeniu dwutlenku węgla uszkodzenia liści były prawie trzykrotnie mniejsze. Zahamowanie fotosyntezy przez SO₂ i SO₂ + NO₂ przy 645 ppm CO₂ było także znacznie mniejsze niż przy normalnym stężeniu dwutlenku węgla w powietrzu.

Mechanizm ochraniającego działania wyższych stężeń CO₂ na rośliny eksponowane na toksyczne zanieczyszczenia przemysłowe nie jest jeszcze do końca poznany. Doświadczenia wykonane przez Majernika i Mansfielda (1972), którzy działali 0,7 ppm SO₂ na siewki *Vicia faba* L. cv. *Windsor Harlington* przy różnej zawartości CO₂ w powietrzu (320—330, 550 i 1000 ppm) wskazują, że wyższe stężenia dwutlenku węgla w obecności SO₂ stymulują zamykanie się aparatów szparkowych. Redukuje ono pochłanianie dwutlenku siarki, ochraniając w ten sposób w pewnym sensie rośliny przed uszkodzeniami wywołanymi przez SO₂. Taka sama dawka SO₂ przy normalnym stężeniu CO₂ (320—330 ppm) powodowała otwieranie się szparek.

Carlson (1983) działając na siewki *Glycine max* L. dwutlenkiem siarki przy różnych stężeniach CO₂ stwierdził, że między pochłanianiem SO₂ i jego stężeniem istnieje liniowa zależność. Największe natężenie pochłaniania dwutlenku siarki odnotowano w tych doświadczeniach przy 300 ppm CO₂. Zmniejszało się ono przy 450 i 600 ppm CO₂. Pochłanianie SO₂ przy 1200 ppm CO₂ stanowiło jedynie 1/3 wielkości obserwowanej przy 300 ppm CO₂. Doświadczenia te potwierdzają przypuszczenie Majernika i Mansfielda (1972), że ochrania-

jący wpływ wysokich stężeń CO_2 na uszkodzenia wywołane przez zanieczyszczenia przemysłowe może polegać na ich mniejszym pochłanianiu w wyniku zamykania się aparatów szparkowych.

Należy podkreślić, że w pewnej sprzeczności z opisanymi powyżej wynikami pozostają rezultaty uzyskane przez Furukawę i in. (1979) na liściach topoli *P. euramericana* poddanych w ciągu 60 minut działaniu 0,75 ppm SO_2 przy różnych stężeniach CO_2 w powietrzu. Autorzy ci stwierdzili, że pochłanianie SO_2 było niezależne od stężenia CO_2 . Przy wszystkich stosowanych przez Furukawę i in. (1979) stężeniach dwutlenku węgla (75 — 500 ppm) natężenie pochłaniania SO_2 wahało się w bardzo nieznacznych granicach 0,10 — 0,13 $\text{mg SO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

Sądzi się także, że jedną z przyczyn ochraniającego działania wysokich stężeń CO_2 na proces fotosyntezy i wrażliwość roślin na SO_2 może być wzmożone inaktywowanie siarczynów w liściach stymulowane przez wzrost natężenia fotosyntezy (Hou i in. 1977, Furukawa i in. 1979).

Zdaniem Carlsona (1983) wysokie stężenia CO_2 mogą także przeciwdziałać uszkodzeniom wywołanym przez SO_2 przez dostarczenie roślinie dodatkowych dostępnych węglowodanów, które mogą być zużyte w procesach metabolicznych do odbudowy i/lub zapobieganiu uszkodzeniom.

Wzbogacenie atmosfery w CO_2 w celu ochrony roślin przed szkodliwym działaniem zanieczyszczeń przemysłowych możliwe jest jedynie w zamkniętych pomieszczeniach, takich jak szklarnie (Majernik, Mansfield 1972). Należy sądzić, że tego typu zjawisko może mieć pewne znaczenie praktyczne, szczególnie w przypadku wykorzystania do wzbogacenia w CO_2 odsiarczonych wstępnie gazów odlotowych z kominów ciepłowni. Lokalnie, w pobliżu emitorów zanieczyszczeń przemysłowych, ochraniający wpływ wyższych stężeń CO_2 może też odgrywać pewną rolę. Mansfield i Majernik (1970) wspominają bowiem, że stężenie CO_2 w terenach silnie zanieczyszczonych może okazjonalnie osiągać nawet wartość 600 ppm! Trzeba bowiem pamiętać, że dwutlenek węgla jest gazem emitowanym w znacznych ilościach przy spalaniu wszelkiego rodzaju paliw. Dla przykładu, jak podają Hou i in. (1977) jedna elektrownia węglowa o mocy 420 MW emituje dziennie 10 187 t CO_2 , 44,8 t SO_2 i 36 t NO_2 .

Prowadzone są także próby wykorzystania pomiarów natężenia P_N wykonywanych przy wyższych od normalnego stężeniach CO_2 do oceny wpływu toksycznych zanieczyszczeń na fotosyntezę i wrażliwość drzew. Z powodzeniem tego typu badania zastosowano w przypadku określenia wpływu środowiska miejskiego na fotosyntezę *Carpinus betulus*, *Tilia cordata* i *Ulmus campestris* (Starzecki 1981), mieszaniny SO_2 i NO_2 na *Populus deltoides* × *P. trichocarpa* (Jensen, Noble 1984) czy też na drzewach *Pinus ponderosa* rosnących w środowisku narażonym na działanie smogu o charakterze utleniającym (Green, Wright 1977).

Wzrastające na naszej planecie w tempie 1,5 do 2,0 ppm rocznie stężenie CO_2 może, oprócz opisanego powyżej łagodzenia wpływu zanieczyszczeń przemysłowych, wywoływać także cały szereg innych zmian w reakcji roślin na działanie czynników stresowych. Jak podaje Wittwer (1983) podwojenie poziomu CO_2 w powietrzu atmosferycznym w stosunku do istniejącej obecnie wartości 340 ppm może wpłynąć między innymi na wzrost odporności roślin na suszę i zasolenie, zwiększenie się optimum temperaturowego czy też wzmocnienie fotosyntezy przy niskich natężeniach światła. Można się jednakże spodziewać, że w ślad za korzystnymi zjawiskami biologicznymi związanymi z wzbogaceniem atmosfery w CO_2 mogą nastąpić znaczne zaburzenia klimatyczne (Hampicke 1979). Ellsaesser (1985) sądzi nawet, że obserwowana od 17 lat susza w rejonie Sahelu jest pierwszą oznaką globalnych zmian klimatycznych wywołanych zwiększeniem się stężenia dwutlenku węgla.

WPLYW ZANIECZYSZCZEŃ PRZEMYSŁOWYCH NA STĘŻENIE KOMPENSACYJNE CO_2

Istotną wielkością charakteryzującą związek między fotosyntezą i oddychaniem na świetle jest stężenie kompensacyjne CO_2 (Γ). Wartość Γ (stężenie dwutlenku węgla, przy którym natężenie P_N równe jest natężeniu wydzielania CO_2 w procesach oddechowych) jest różna u różnych gatunków roślin. Liczne badania wskazują także na to, że zależy ono od całego szeregu czynników, takich jak: oświetlenie, temperatu-

ra, stężenie O_2 w powietrzu, warunki żywienia, zawartość wody w liściach, infekcje patogenów, wiek liści i inne. Jednym z czynników wpływających w sposób istotny na wielkość Γ u drzew są zanieczyszczenia przemysłowe (Lorenc-Plucińska, Oleksyn 1982, Lorenc-Plucińska 1982, Jensen, Noble 1984).

Badania przeprowadzone przez Jensena i Noble (1984), którzy eksponowali sadzonki *Populus deltoides* \times *P. trichocarpa* na działanie 0,5 ppm SO_2 i 0,5 ppm SO_2 + 0,25 ppm O_3 w ciągu 3 tygodni, po 12 h dziennie, wykazały, że wyżej wymienione traktowanie wpływa w sposób istotny na wielkość Γ (tab. 2).

Tabela 2

Wpływ trzytygodniowej ekspozycji, po 12 h dziennie w atmosferze 0,5ppm SO_2 i 0,5ppm SO_2 + 0,25ppm O_3 na stężenie kompensacyjne CO_2 (Γ) i fotosyntezę netto (P_N) sadzonek *Populus deltoides* \times *P. trichocarpa* (Jensen, Noble 1984, zmienne)

Traktowanie	Γ , ppm	P_N mg CO_2 dm $^{-2}$ h $^{-1}$
Kontrola	57a	23,1
SO_2	68b	19,7
$SO_2 + O_3$	102b	14,9

Przytoczone przez Jensena i Noble (1984) dane wskazują na to, że istotny statystycznie wzrost Γ nastąpił w przypadku ekspozycji sadzonek topoli na SO_2 już przy 14,7% spadku P_N w porównaniu z kontrolą. Uzyskane przez tych autorów wyniki nie potwierdzają więc przypuszczeń Bauera i in. (1983), którzy na podstawie własnych doświadczeń stwierdzili, że pod wpływem działania większości czynników zewnętrznych wartość Γ nie ulega zmianie do chwili zredukowania fotosyntezy więcej niż 50% od pełnej wydajności.

Także Furukawa i Kadota (1975) eksponując liście topoli *P. euramericana* na działanie 0,9 ppm O_3 przez okres 90 minut stwierdzili, że wartość Γ wzrasta pod wpływem tego gazu. U liści kontrolnych stężenie kompensacyjne CO_2 wynosiło 50, a u traktowanych O_3

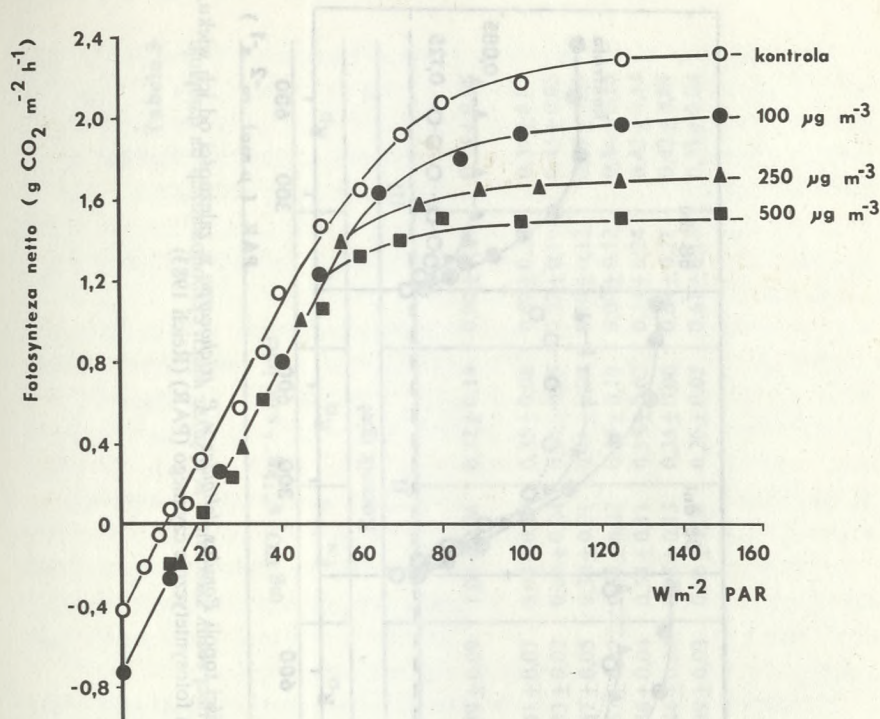
— 70 ppm CO_2 . W związku z tym, że Γ nie zależy od oporów warstwy granicznej i szparkowych dla dyfuzji CO_2 , to jest ono limitowane jedynie przez opory dyfuzyjne przestworów międzykomórkowych i oddychanie. Na to ostatnie składa się jak wiadomo fotooddychanie i oddychanie ciemniowe na świetle. Dlatego też Furukawa i Kadota (1975) sądzą, że wzrost punktu kompensacyjnego pod wpływem ozonu następuje w rezultacie spadku aktywności fotosyntetycznej chloroplastów i/lub wzrostu oddychania.

Z przeprowadzonych w Instytucie Dendrologii PAN w Kórniku badań wynika także, że wartość Γ roślin eksponowanych na HF i SO_2 zależy od stopnia ich wrażliwości na działanie tych gazów (Lorenc-Plucińska, Oleksyn 1982, Lorenc-Plucińska 1982). Dwuletnie siewki sosny zwyczajnej będące potomstwem z wolnego zapylenia drzew matecznych o różnej wrażliwości na fluorowodór wykazywały po trzydniowej, po 6 h dziennie, ekspozycji na 0,1 ppm HF istotne statystycznie różnice w wielkości stężenia kompensacyjnego CO_2 . Wartość Γ u potomstwa roślin tolerancyjnych nie różniła się istotnie od kontroli, podczas gdy w przypadku roślin wrażliwych znacznie ją przewyższała (Lorenc-Plucińska, Oleksyn 1982). Podobna zależność została stwierdzona na tego typu materiale roślinnym w przypadku, gdy działającym gazem był dwutlenek siarki (Lorenc-Plucińska 1982).

WPLYW ŚWIATŁA I WIEKU LIŚCI NA FOTOSYNTEZĘ DRZEW W SKAŻONYM ŚRODOWISKU

Czynnikiem, który w istotny sposób wpływa na fotosyntezę roślin poddanych działaniu zanieczyszczeń przemysłowych jest natężenie oświetlenia. Wpływ ten może się między innymi odbywać przez zmiany w stopniu otwarcia aparatów szparkowych (ryc. 2).

Przy wysokich wartościach natężenia światła stwierdza się zazwyczaj większe uszkodzenia roślin (Black, Unsworth 1979, Dunning, Heck 1973). Matsuoka (1978), który badał wpływ światła o natężeniu 5 — 50 Klx na fotosyntezę ryżu stwierdził, że proces ten hamowany jest w większym stopniu przy dużym oświetleniu. Do podobnych



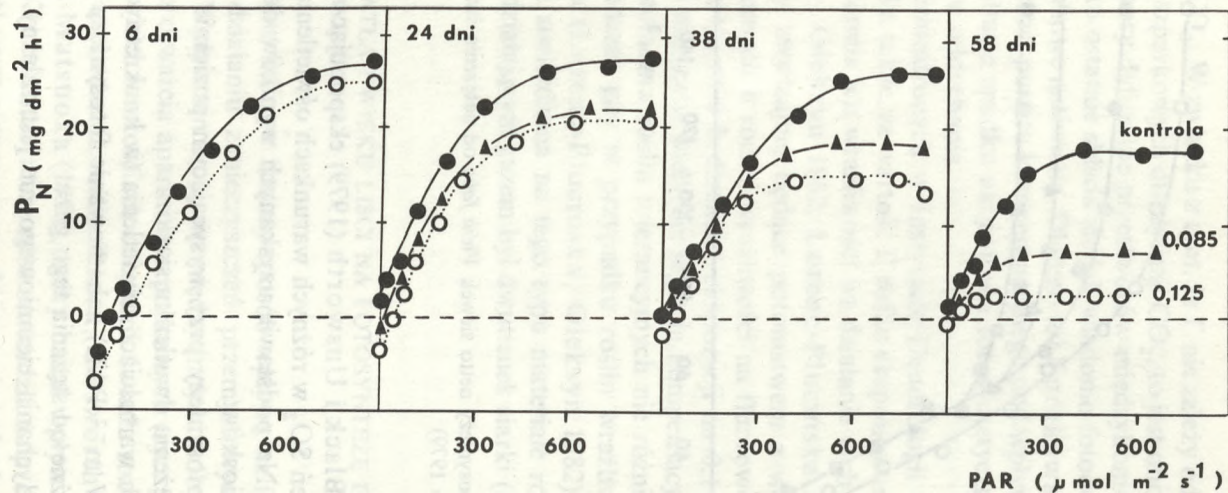
Ryc. 3. Zależność fotosyntezy netto siewek *Vicia faba* od natężenia światła i stężenia SO_2 (Black, Unsworth 1979)

wniosków doszli Black i Unsworth (1979) eksponując na działanie kilku niskich stężeń SO_2 w różnych warunkach oświetlenia siewki *Vicia faba* (ryc. 3). Na podstawie uzyskanych wyników doszli oni do następujących wniosków:

1. Inhibicja fotosyntezy przy wysycającym poziomie oświetlenia zależna jest od stężenia dwutlenku siarki.

2. Przy niskich wartościach oświetlenia (w konkretnych doświadczeniach do $60 \text{ W m}^{-2} \text{ PAR}$) zahamowanie fotosyntezy netto przez SO_2 nie było zależne od stężenia tego gazu.

3. Wzrost oddychania ciemniowego nie jest zależny od stężenia SO_2 .



Ryc. 4. Zmiany natężenia fotosyntezy netto (P_N) liści topoli *Populus deltoides* × *P. trichocarpa* w zależności od ich wieku, stężenia ozonu (w ppm) i natężenia promieniowania fotosyntetycznie czynnego (PAR) (Reich 1983)

Tabela 3

Fotosynteza netto (P_N), oddychanie ciemniowe (R_D) igieł sosny zwyczajnej w różnym wieku eksponowanych na działanie SO_2 , HF i NO_2 (Oleksyn 1984)

Rodzaj działającego gazu	Stężenie ppm	mg CO_2 s ⁻¹ kg ⁻¹ s.m. igieł					
		P_N	R_D	P_N	R_D	P_N	R_D
		Rocznik igieł					
		I		II		III	
Kontrola (po ścięciu pędów)	0,0	1,34 ± 0,09	0,39 ± 0,09	1,04 ± 0,24	0,32 ± 0,14	0,90 ± 0,14	0,34 ± 0,08
Kontrola (po 2 dniach od ścięcia pędów)	0,0	1,19 ± 0,26	0,41 ± 0,07	0,94 ± 0,25	0,35 ± 0,08	0,69 ± 0,23	0,39 ± 0,07
SO_2	0,5	1,17 ± 0,18	0,33 ± 0,02	0,60 ± 0,24	0,34 ± 0,05	0,27 ± 0,19	0,45 ± 0,05
	1,0	0,62 ± 0,25	0,47 ± 0,05	0,30 ± 0,21	0,41 ± 0,04	0,10 ± 0,12	0,39 ± 0,09
	2,0	0,44 ± 0,29	0,57 ± 0,17	0,35 ± 0,27	0,45 ± 0,10	0,09 ± 0,12	0,44 ± 0,10
HF	0,1	0,73 ± 0,29	0,46 ± 0,04	0,54 ± 0,11	0,35 ± 0,02	0,24 ± 0,24	0,42 ± 0,14
NO_2	0,5	1,32 ± 0,19	0,44 ± 0,04	0,95 ± 0,13	0,34 ± 0,06	0,64 ± 0,21	0,42 ± 0,09
	1,0	1,37 ± 0,10	0,39 ± 0,03	0,96 ± 0,08	0,36 ± 0,05	0,61 ± 0,15	0,31 ± 0,04

Badania wpływu PAR na wydajność kwantową fotosyntezy¹ siewek sosny zwyczajnej eksponowanych na działanie 223 i 411 $\mu\text{g SO}_2 \text{ m}^{-3}$ w przeciągu 8 dni wykonali Hällgren i Gezelius (1978). Stwierdzili oni, że hamowanie procesu fotosyntezy jest przy obydwu stężeniach dwutlenku siarki widoczne przy wyższych wartościach PAR. W przypadku gdy PAR było czynnikiem limitującym fotosyntezę nie obserwowano różnic w natężeniu tego procesu między roślinami traktowanymi SO_2 i kontrolnymi.

Doświadczenia, celem których było między innymi określenie zależności między natężeniem światła i fotosyntezą 12-miesięcznych siewek *Betula pendula* traktowanych w ciągu 16 tygodni SO_2 w stężeniu 151 $\mu\text{g m}^{-3}$ wykonali Garsed i in. (1979). Stwierdzili oni, że przy wszystkich badanych wartościach oświetlenia (od około 20 do 200 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) siewki eksponowane na dwutlenek siarki wykazywały niższe wartości fotosyntezy od roślin kontrolnych. Prawdopodobnie ze względu na znaczną zmienność materiału i niewielką liczbę powtórzeń istotnie w stosunku do kontroli różniły się jedynie siewki przy mniejszym natężeniu oświetlenia (do 50 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Powyższy wynik pozostaje w sprzeczności z doniesieniami innych autorów.

Reakcja P_N na zmiany PAR jest uzależniona także od wieku organów asymilacyjnych. Badania mające na celu ustalenie tego typu zależności wykonał Reich (1983). Eksponował on na działanie O_3 w stężeniach 0,085 i 0,125, po 5,5 h dziennie przez okres 67 dni, sadzonki topoli *P. deltoides* \times *P. trichocarpa* z liśćmi w różnym wieku (ryc. 4). Z przedstawionej ryciny wynika, że w miarę wzrostu wieku liści sukcesywnie zmniejszała się wielkość P_N roślin eksponowanych na działanie ozonu oraz poziom wysycenia świetlnego fotosyntezy (I_s). Dotyczy to szczególnie liści w wieku 24—58 dni. W przypadku liści sześciodniowych I_s roślin kontrolnych i traktowanych O_3 nie różnił się istotnie, wynosząc około 850 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR, podczas gdy u pięćdziesięciodniowych liści wynosił on 600 (kontrola), 380 (0,085 ppm

¹ Wyjaśnienie podstawowych pojęć z zakresu promieniowania fotosyntetycznie czynnego, obejmującego źródła PAR, zasady radiometrii i fotometrii oraz jednostki i urządzenia pomiarowe czytelnik może znaleźć w opracowaniu Czarnowskiego (1983).

O₃) i 240 (0,125 ppm O₃) $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR. Światlny punkt kompensacyjny (I_K) liści topoli był w omawianym doświadczeniu w większym stopniu niezależny od wieku liści i stężenia gazu. I_K traktowanych i kontrolnych dziesięcio-, sześćdziesięciodniowych liści utrzymywał się na stałym poziomie równym około 20 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR (Reich 1983).

Z wykonywanych przez autora doświadczeń, w których eksponowano pędy sosny zwyczajnej z trzema rocznikami igieł na działanie SO₂, HF i NO₂ wynika, że zahamowanie P_N jest największe u igieł najstarszych (tab. 3). Najmniejsza z użytych w doświadczeniu dawka SO₂ (0,5 ppm \times 12h) nie wywoływała spadku P_N u igieł jednorocznych, podczas gdy dwuletnie i trzyletnie igły wykazywały znaczne zahamowanie fotosyntezy (Oleksyn 1984).

Badania przeprowadzone przez Maczka (1977), który badał potencjalną produktywność fotosyntetyczną sosny z terenów objętych oddziaływaniem niskich stężeń zanieczyszczeń powietrza dowodzą również, że wielkość spadku tego wskaźnika u igieł jednorocznych jest mniejsza o 6% niż u igieł dwuletnich.

Zwiększoną tolerancję młodych igieł na działanie zanieczyszczeń powietrza potwierdzają także obserwacje poczynione w terenach przemysłowych. Na przykład w rejonie GOP nie spotyka się w ogóle lub jedynie sporadycznie igły trzyletnie u sosny zwyczajnej (Greszta 1975, Józefaciuk 1977, Przybylski 1980).

Spośród badanych gazów, w doświadczeniu którego rezultaty przedstawiono w tabeli 3, jedynie NO₂ w stężeniu 0,5 i 1,0 ppm nie wpłynął na powstanie istotnych w stosunku do kontroli zmian P_N. Wynik ten wydaje się sugerować, że dwutlenek azotu, w przypadku gdy jest jedynym gazem toksycznym w danym środowisku może nie wywoływać istotnych zaburzeń fotosyntezy u sosny, nawet w stężeniach przekraczających wartości spotykane na ogół w terenach przemysłowych. Trzeba mieć jednakże na uwadze, że NO₂ jest szczególnie groźny dla roślin w przypadku występowania w mieszaninach (Ormrod 1982).

LITERATURA

- Addison P. A., Malhotra S. S., Khan A. A. 1984. Effect of sulfur dioxide on woody boreal forest species grown on native soils and tailings. *J. Environ. Qual.* 13(3): 333—336.
- Asheden T. W. 1979. The effects of long-term exposures to SO₂ and NO₂ pollution on the growth of *Dactylis glomerata* L. and *Poa pratensis* L. *Environ. Pollut.* 18(4): 249—258.
- Aston M. J. 1976. Variation of stomatal diffusive resistance with ambient humidity in sunflower (*Helianthus annuus*). *Aust. Plant Physiol.* 3: 489—501.
- Auclair D. 1976. Effets des poussières sur la photosynthèse. I. — Effets des poussières de ciment et de charbon sur la photosynthèse de l'Épicéa. *Ann. Sci. forest.* 33(4): 247—255.
- Auclair D. 1977. Effets des poussières sur la photosynthèse. II. Influence des polluants particuliers sur la photosynthèse du Pin sylvestre et du Peuplier. *Ann. Sci. forest.* 34(1): 47—57.
- Auclair D., Caput C. 1977. Modifications de la photosynthèse de *Pinus pinea* L. lors d'une pollution artificielle subnécrotique par la dioxyde de soufre in situ. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie d'Agriculture de France* 63 (9):563—569.
- Barachtenova L. A., Nikolaevski V. S. 1981. Vlijanie sernistogo gaza na aktivnost' karboksilirujuščich vermentov i vključenje radiougleroda v produkty fotosinteza u C₃ — i C₄ rastenij. W: V. S. Nikolaevski (red.). *Fiziologo-biochimičeskie mehanizmy povreždenija i ustojčivosti rastenij*. Izd. Nauka, Novosibirsk: 100—116.
- Barnes R. L. 1972. Effects of chronic exposure to ozone on photosynthesis and respiration of Pines. *Environ. Pollut.* 3(2): 133—138.
- Bauer H., Martha P., Kirchner-Heiss B., Mairhofer I. 1983. The CO₂ compensation point of C₃ plants — A re-examination. II. Intraspecific variability. *Z. Pflanzenphysiol.* 109: 143—154.
- Biscoe P. V., Unsworth M. H., Pinckney H. R. 1973. The effects of low concentrations of sulphur dioxide on stomatal behaviour in *Vicia faba*. *New Phytol.* 72: 1299—1306.
- Black V. J., Unsworth M. H. 1979. Effects of low concentrations of sulphur dioxide on net photosynthesis and dark respiration of *Vicia faba*. *J. exp. Bot.* 30 (116): 473—483.
- Black V. J., Unsworth M. H. 1980. Stomatal responses to sulphur dioxide and vapour pressure deficit. *J. exp. Bot.* 31: 667—677.
- Bonte J., Bonte Ch., Cormis de L. 1976. Démonstration et analyse du rôle des stomates dans les effets du dioxyde de soufre sur les végétaux. *Pollution Atmosphérique* 18(69): 1—8.
- Bonte J., Cormis de L., Louget P. 1977. Inhibition, en anaérobiose, de la réaction de fermeture des stomates due *Pelargonium* en présence de dioxyde de soufre. *Environ. Pollut.* 12: 125—133.
- Börtitz S. 1964. Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadenforsch-

- ung. 1. Mitteilung. Untersuchungen über die individuell unterschiedliche Wirkung von SO_2 auf Assimilation und einige Inhaltsstoffe der Nadeln von Fichten (*Picea abies* (L.) Karts.) durch Küvettenbegasung einzelner Zweige in Freilandversuch. Biol. Zbl. 83: 501—513.
- Börtitz S. 1968. Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadenforschung. 8 Mitteilung. Physiologische Untersuchungen über die Wirkung von SO_2 auf den Stoffwechsel von Koniferennadeln im winter. Biol. Zbl. 87(4): 489—506.
- Börtitz S., Vogl M. 1969. Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadenforschung. 9 Mitteilung. Physiologische Untersuchungen zur individuellen Rauchhärte von *Pinus sylvestris*. Arch. Forstwes. 18(1): 55—60.
- Botkin D. B., Smith W. H., Carlson R. W. 1971. Ozone suppression of White Pine net photosynthesis. J. Air Pollut. Control. Ass. 21(12): 778—780.
- Botkin D. B., Smith W. H., Carlson R. W., Smith T. L. 1972. Effects of ozone on White Pine saplings: variation in inhibition and recovery of net photosynthesis. Environ. Pollut. 3(4): 273—289.
- Brenninger C., Tranquillini W. 1983. Photosynthese, Transpiration und Spaltöffnungsverhalten verschiedener Holzarten nach Begasung mit SO_2 . Eur. J. For. Path. 13(4): 228—238.
- Bull J. N., Mansfield T. A. 1974. Photosynthesis in leaves exposed to SO_2 and NO_2 . Nature 250: 443—444.
- Caput C., Belot Y., Auclair D., Decourt N. 1978. Absorption of sulphur dioxide by pine needles leading to acute injury. Environ. Pollut. 16(1): 3—15.
- Carlson R. W. 1979. Reduction in the photosynthetic rate of *Acer*, *Quercus* and *Fraxinus* species caused by sulphur dioxide and ozone. Environ. Pollut. 18(2): 159—170.
- Carlson R. W. 1983. The effect of SO_2 on photosynthesis and leaf resistance at varying concentrations of CO_2 . Environ. Pollut. Ser. A. 30: 309—321.
- Coker P. D. 1967. The effects of SO_2 pollution on bark epiphytes. Trans. Br. Bryol. Soc. 5: 341.
- Cornelius R. 1980a. Synergistische Wirkungen von Auftausalzen und SO_2 auf die Nettphotosynthese von Gehölzen. Angew. Botanik 54: 329—335.
- Cornelius R. 1980b. Nettphotosynthese von Gehölzen in einem Immissionsbelastungsgebiet. Beitr. Biol. Pflanzen 55: 37—47.
- Cowling D. W., Koziol M. J. 1978. Growth of ryegrass (*Lolium perenne* L.) exposed to SO_2 . I. Effects on photosynthesis and respiration. J. exp. Bot. 29(112): 1029—1036.
- Coyne P. I., Bingham G. E. 1982. Variation in photosynthesis and stomatal conductance in an ozone—stressed ponderosa pine stand: Light response. Forest Sci. 28(2): 257—273.
- Czarnowski M. 1974. Photosynthetic production of tree leaves in a city habitat. Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol. 22(9): 603—608.
- Czarnowski M. 1977. Seasonal changes of photosynthetic rate in deciduous tree growing within the region of industrial emissions. Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol. 25(7): 443—450.

- Czarnowski M. 1983. Promieniowanie fotosyntetycznie czynne. *Wiad. Botaniczne* 27(4): 271—288.
- Dunning J. A., Heck W. W. 1973. Response of pinto bean and tobacco to ozone as conditioned by light intensity and/or humidity. *Environ. Sci. Technol.* 7: 824—826.
- Eckert R. T., Houston D. B. 1980. Photosynthesis and needle elongation response of *Pinus strobus* clones to low level sulfur dioxide exposures. *Can. J. For. Res.* 10(3): 357—361.
- Ellsaesser H. W. 1985. The Sahelian drought — first evidence of a CO₂ — induced climatic change? Maszynopis przygotowany do druku w Nature.
- Enderlein H., Vogl M. 1966. Experimentelle Untersuchungen über die SO₂-Empfindlichkeit der Nadeln verschiedener Koniferen. *Archiv. Forstwes.* 15: 1207—1224.
- Farrar J. F., Relton J., Rutter A. J. 1977. Sulphur dioxide and the growth of *Pinus sylvestris*. *J. appl. Ecol.* 14: 861—875.
- Furukawa A., Kadota M. 1975. Effect of ozone on photosynthesis and respiration in poplar leaves. *Environ. Control. Biol.* 13 (1): 1—7.
- Furukawa A., Koike A., Hozumi K., Totsuka T. 1979. The effect of SO₂ on photosynthesis in poplar leaves at various CO₂ concentrations. *J. Jap. For. Soc.* 61 (10): 351—356.
- Furukawa A., Katase M., Ushijima T., Totsuka T. 1983. Inhibition of photosynthesis of poplar species by ozone. *J. Jap. For. Soc.* 65: 321—326.
- Garsed S. G., Farrar J. F., Rutter A. J. 1979. The effects of low concentrations of sulphur dioxide on the growth of four broadleaved tree species. *J. appl. Ecology* 16: 217—226.
- Green K., Wright R. 1977. Field response of photosynthesis to CO₂ enhancement in Ponderosa pine. *Ecology* 58: 687—692.
- Greszta J. 1975. Wpływ imisji na siedliska borowe i drzewostany sosnowe w śląsko-krakowskim okręgu przemysłowym. *Studia Naturae, Ser. A*, 10: 1—183.
- Hällgren J.-E., Gezelius K. 1978. Effects of SO₂ on photosynthesis and ribulose biphosphate carboxylase in pine tree seedlings. W: Hällgren J.-E. Some aspects of physiological processes of lichens and pine trees, affected by air pollutants. Considerations of measurements of SO₂ effects on photosynthesis. Rozprawa doktorska. University of Umeå, Szwecja.
- Hällgren J.-E., Huss K. 1975. Effects of SO₂ on photosynthesis and nitrogen fixation. *Physiol. Plant.* 34: 171—176.
- Hampicke U. 1979. Man's impact on the earth's vegetation cover and effects on carbon cycle and climate. W: W. Bach, J. Pankrath i W. Kellogg (red.). *Man's Impact on Climate. Proceedings of an International Conference. Berlin, June 14—16, 1978.* Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York: 139—159.
- Havas P. 1971. Injury to pines in the vicinity of chemical processing plant in Northern Finland. *Acta. For. Fenn.* 121: 1—21.
- Hill D. J. 1971. Experimental study of the effects of sulphite on lichens with reference to atmospheric pollution. *New Phytol.* 70: 831—836.

- Hou L.-Y., Hill A. C., Soleimani A. 1977. Influence of CO₂ on the effects of SO₂ and NO₂ on alfalfa. *Environ. Pollut.* 12: 7—16.
- Huttunen S., Karhu M., Laine K. 1983. Air pollution induced stress and its effects on the photosynthesis on *Pinus sylvestris* L. in Oulu. *Aquilo Ser. Bot.* 19: 275—282.
- Ilkun G. M. 1978. Zagriznители atmosfery i rastenija. *Naukova Dumka. Kiev:* 1—247.
- Jaakkola S., Katainen H.-S., Kellomäki S., Saukkola P. 1980. The effect of artificial acid rain on the spectral reflectance and photosynthesis of Scots pine seedlings. W: *Proc. Int. conf. ecol. impact acid precip. Norway 1980:* 172—173.
- Jensen K. F., Kozłowski T. T. 1975. Absorption and translocation of sulfur dioxide by seedlings of four forest tree species. *J. Environ. Qual.* 4: 379—382.
- Jensen K. F., Noble R. D. 1984. Impact of ozone and sulfur dioxide on net photosynthesis of hybrid poplar cuttings. *Can. J. For. Res.* 14: 385—388.
- Józefaciuk W. 1977. Morphological studies. W: *Relationship between increase in air-pollution toxicity and elevation above ground.* IBL, Warszawa: 36—52.
- Katainen H.-S., Mäkinen E. 1983. The effect of sulphur dioxide on photosynthesis Scots pine seedlings. *Aquilo Ser. Bot.* 19: 298—303.
- Katainen H.-S., Karjalainen R., Mäkinen E., Jokinen J., Kellomäki S. 1984. Effects of SO₂ on photosynthesis and peroxidase activity in Scots pine needles. *Eur. J. For. Path.* 14: 33—42.
- Katase M., Ushijima T., Tazaki T. 1983. The relationship between absorption of sulfur dioxide (SO₂) and inhibition of photosynthesis in several plants. *Bot. Mag. Tokyo* 96: 1—13.
- Keller H., Müller J. 1958. Untersuchungen über den Einfluss von Schwefeldioxyd auf den Gaswechsel von Forstpflanzen. *Forstwiss. Forschungen Beih. z. Forstwiss. Chl.* 10: 38—63.
- Keller T. 1973. Über die schädigende Wirkung des Fluors. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstw.* 124: 700—707.
- Keller T. 1976. Der Einfluss von Schwefeldioxid als Luftverunreinigung auf die Assimilation der Fichte. *Beiheft Z. Schweiz. Forstvereins.* 57: 48—53.
- Keller Th. 1977a. Der Einfluss von Fluorimmissionen auf die Nettoassimilation von Waldbaumarten. *Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw.* 53(4): 16—198.
- Keller T. 1977b. The effect of long during, low SO₂ concentrations upon photosynthesis of conifers. *Proc. IV Int. Clear Air Congress:* 81—83.
- Keller T. 1978. Einfluss niedriger SO₂-Konzentrationen auf die CO₂-Aufnahme von Fichte und Tanne. *Photosynthetica* 12(3): 316—322.
- Keller T. 1980a. The effect of a continuous springtime fumigation with SO₂ and CO₂ uptake and structure of the annual ring in spruce. *Can. J. For. Res.* 10(1): 1—6.
- Keller T. 1980b. The simultaneous effect of soil-borne NaF and air pollutant SO₂ on CO₂-uptake and pollutant accumulation. *Oecologia* 44: 283—285.
- Keller T. 1982. Physiological bioindications of an effect of air pollution on plants. W: *L. Steubing i H.-J. Jäger (red.). Monitoring of air pollutants by plants:* 85—95. Dr W. Junk Publishers. The Hague.

- Keller T. 1984. Direct effects of sulphur dioxide on trees. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B 305: 317—326.
- Klimov V. V., Allachverdiev S. I., Šutilova N. I., Krasnovskij A. A. 1980. Issledovanie fotovosstanovlenija feofityna i fotookislenija chlorofilla P_{680} na preparatach fotosistemy II iz chloroplastov gorocha i *Chlamydomonas reinhardi*. *Fizjol. Rast.* 27(2): 315—325.
- Knudson L. L., Tibbitts T. W., Edwards G. E. 1977. Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. *Plant Physiol.* 60(4): 606—608.
- Kondo N., Sugahara K. 1978. Changes in transpiration rate of SO_2 -resistant and — sensitive plants with SO_2 fumigation and the participation of abscisic acid. *Plant and Cell Physiol.* 19(3): 365—373.
- Krasinskij N. P. 1950. Teoretičeskie osnovy postroenija assortimenta gazoustojčivych rastenij. W: *Dymoustojčivost' rastenij i dymoustojčivye assortimenty*. Moskva—Gorkij: 9—111.
- Krasnovskij A. A. 1974. Preobrazovanie energii sveta pri fotosinteze. *Molekuljarnye mehanizmy*. Izd. Nauka, Moskva: 1—6.
- Kušnirenko S. V., Morozova R. S., 1963. Vlijanie nizkich položitel'nych temperatur na strukturu plastid zakalennyh na cholodu ogurcov. *Bot. Zurnal* 48(5): 720—724.
- Ladygina M. E., Tukeeva M. I. 1976. Biosintez chlorofilla pri virusnom patogeneze u rastenij. *Patol. fizj. i immunitet rastenij*. Moskovskij Univ.: 43—60.
- Lamoreaux R. J., Chaney W. R. 1978. Photosynthesis and transpiration of excised silver maple leaves exposed to cadmium and sulphur dioxide. *Environ. Pollut.* 17: 259—268.
- Landolt W., Keller Th. 1985. Uptake and effects of air pollutants on woody plants. *Experientia* 41: 301—310.
- Lange O. L., Lösch R., Schulze E.-D., Kappen L. 1971. Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* 100: 76—86.
- Legge A. H., Jaques D. R., Amundson R. G., Walker R. G., 1977. Field studies of pine, spruce and aspen periodically subjected to sulfur gas emissions. *Water, Air, and Soil Pollut.* 8: 105—129.
- Libera W., Ziegler H., Ziegler I. 1973. Förderung der Hill-Reaktion under der CO_2 -Fixierung in isolierten Spinachchloroplasten durch niedere Sulfitkonzentrationen. *Planta* 109: 269—279.
- Lorenc-Plucińska G. 1978. The effect of SO_2 on the photosynthesis and dark respiration of larch and pine differing in resistance to this gas. *Arboretum Kórnickie* 23: 121—132.
- Lorenc-Plucińska G. 1979. The effect of ozone on photosynthesis and respiration of Scots pines differing in resistance to this gas. *Arboretum Kórnickie* 24: 329-338.
- Lorenc-Plucińska G. 1982. Effect of sulphur dioxide on CO_2 exchange in SO_2 -tolerant and SO_2 -susceptible Scots pine seedlings. *Photosynthetica* 16(1): 140—144.
- Lorenc-Plucińska G. 1983. SO_2 effect on the dynamics of ^{14}C incorporation into photosynthates in Scots pine. *Photosynthetica* 17(1): 20—27.

- Lorenc-Plucińska G., Oleksyn J. 1982. Effect of HF on the photosynthesis, photorespiration and dark respiration in Scotch pine. *Fluoride* 15(3): 149—156.
- Maczek W. 1977. Photosynthetic production of *Pinus sylvestris* (L.) in the Niepołomicze forest within the range of industrial emission. *Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol.* 25: 685—693.
- Majernik O., Mansfield T. A. 1970. Direct effect of SO₂ pollution on the degree of opening of stomata. *Nature* 227: 377—378.
- Majernik O., Mansfield T. A. 1971. Effects of SO₂ pollution on stomatal movements in *Vicia faba*. *Phytopath. Z.* 71: 123—128.
- Majernik O., Mansfield T. A. 1972. Stomatal responses to raised atmospheric CO₂ concentrations during exposure of plants to SO₂ pollution. *Environ. Pollut.* 3(1): 1—7.
- Malašević A. V., Radiuk M. S. 1976. Labilizacija chlorofilla v chloroplastach pri dejstvii gidrolitičeskich fermentov. W: Optimizacija fotosintetičeskogo aparata vozdejstviem različnych faktorov. Minsk: 141—147.
- Malašević A. V., Šlyk A. A. 1972. Obrazowanie chlorofilla b pri obogaščenii chloroplastov ekzogennym i labilizirovannym chlorofilom a. *Fizjol. Rast.* 19(2): 273—279.
- Mann L. K., McLaughlin S. B., Shriner D. S. 1980. Seasonal physiological responses of white pine under chronic air pollution stress. *Environ. exp. Botany* 20: 99—105.
- Mansfield T. A. 1973. The role of stomata in determining the response of plants to air pollutants. *Commentaries in Plant Science* 2: 11—20.
- Mansfield T. A., Majernik O. 1970. Can stomata play a part in protecting plants against air pollutants? *Environ. Pollut.* 1: 149—154.
- Maštakov S. M., Paromčik I. I. 1966. Izmenenie pročnosti chlorofill-belkovo-lipidnogo kompleksa rastenij, obrabotannyh natrievymi soljami chlorofenoksiusnoj kisloty. *Doklady AN BSSR* 10(10).
- Matsuoka Y. 1978. Injury of rice plants caused by sulfur dioxide and its mechanism. *Japan Agr. Res. Quart.* 12: 183—186.
- McLaughlin S. B., Barnes R. L. 1975. Effects of fluoride on photosynthesis and respiration of some south-east American forest trees. *Environ. Pollut.* 8: 91—96.
- McLaughlin S. B., McConathy R. K., Duvick D., Mann L. K. 1982. Effects of chronic air pollution stress on photosynthesis, carbon allocation, and growth of white pine trees. *Forest Sci.* 28(1): 60—70.
- Miller P. R., Parameter J. E. 1967. Effects of ozone injury to Ponderosa Pine. *Phytopathology* 57(8): 822.
- Miller P. R., Parameter J. R., Flick B. H., Martinez C. W. 1969. Ozone dosage response of ponderosa pine seedlings. *J. Air. Pollut. Control Assoc.* 19: 435—438.
- Miszalski Z. 1981. Niektóre zagadnienia ingerencji SO₂ w proces fotosyntezy. Część I. Formy występowania i lokalizacja siarki w roślinie oraz wpływ SO₂ na pojemność buforową tkanki, aktywność fotosystemów, barwniki i poziom fotosyntezy. *Wiad. Botaniczne* 25(1): 19—28.
- Mudd J. B. 1973. Biochemical effects of some air pollutants on plants. W: J. A. Naegele (red.) *Air pollution damage to vegetation. Advan. Chem. Ser.* 122: 31—47.

- Nikolaevski V. S. 1979. Biologiczkie osnovy gazoustojčivosti rastenij. Izd. Nauka, Sib. Otdelenie. Novosibirsk: 1—278.
- Noland T. L., Kozłowski T. T. 1979. Effect of SO₂ on stomatal aperture and sulfur uptake of woody angiosperm seedlings. *Can. J. For. Res.* 9(1): 57—62.
- Norby R. J., Kozłowski T. T. 1982. The role of stomata in sensitivity of *Betula papyrifera* seedlings to SO₂ at different humidities. *Oecologia* 53: 34—39.
- Nouchi I., Odaira T. 1973. Influence of ozone on plant pigments. *J. Jap. Soc. Air Pollut.* 8: 120.
- Oku T., Shimazaki K., Sugahara K. 1980. Resistance of spruce seedlings to sulfur dioxide fumigation. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.* 11: 151—154.
- Oleksyn J. 1981. Effect of sulphur dioxide on net photosynthesis and dark respiration of Scots pine individuals differing in susceptibility to this gas. *Archiwum Ochr. Środ.* 2—4: 49—58.
- Oleksyn J. 1982. Wpływ SO₂ na wymianę gazową i zawartość barwników u sosny zwyczajnej o różnym stopniu wrażliwości na działanie tego gazu. Maszynopis pracy doktorskiej. Zakład Ekologii Roślin Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach: 1—113.
- Oleksyn J. 1984. Effects of SO₂, HF and NO₂ on net photosynthetic and dark respiration rates of Scots pine needles of various ages. *Photosynthetica* 18(2): 259—262.
- Oleksyn J., Karolewski P., Krawiarz K. 1982. Wrażliwość niektórych gatunków drzew na działanie HF w warunkach laboratoryjnych. W: Z. Machoy (red.) *Metabolizm fluoru*. PWN Warszawa—Poznań: 208—213.
- Ormrod D. P. 1982. Air pollutant interactions in mixtures. W: M. H. Unsworth i D. P. Ormrod (red.) *Effects of Gaseous Air Pollution in Agriculture and Horticulture*: 307—331. Butterworth Scientific. London, Boston, Sydney, Wellington, Durban, Toronto.
- Przybylski T. 1980. The study on Scots pine, growing in polluted area in Upper Silesia. Materiały sympozjum „Scots pine forestry of the future”. Kórnik, 29.09—4.10.1980: 100—106.
- Puckett K. J., Richardson D. H. S., Flora W. P., Nieboer E. 1974. Photosynthetic ¹⁴C fixation by the lichen *Umbilicaria muhlenbergii* (Ach.) Tuck. following short exposures to aqueous sulphur dioxide. *New Phytol.* 73: 1183—1192.
- Rabinowitch E. I. 1951. Fotosintez. Tom I. Izd. Inostrannoj literatury. Moskwa: 1—648.
- Rao D. N., LeBlanc F. 1966. Effects of sulfur dioxide on the lichen algae, with special reference to chlorophyll. *Bryologist* 69: 69—75.
- Reich P. B. 1983. Effects of low concentrations of O₃ on net photosynthesis, dark respiration, and chlorophyll contents in aging hybrid poplar leaves. *Plant Physiol.* 73: 291—296.
- Rolfe G. D., Bazzaz F. A. 1975. Effect of lead contamination on transpiration and photosynthesis of loblolly pine and autumn olive. *Forest Sci.* 21(1): 33—35.
- Sisson W. B., Booth J. A., Throneberry G. O. 1981. Absorption of SO₂ by pecan (*Carya illinoensis* (Wang) K. Koch) and alfalfa (*Medicago sativa* L.) and its effect on net photosynthesis. *J. exp. Bot.* 32(128): 523—534.

- Starzecki W. 1981. Effect of environmental factors on the structure and function of assimilative organs. *Pol. ecol. Stud.* 7(3—4): 415—432.
- Taylor G. E. 1983. The significance of the developing energy technologies of coal conversion to plant productivity. *HortScience* 18(5): 684—689.
- Thomas M. D., Hill G. R. 1937. Relation of sulfur dioxide in the atmosphere to photosynthesis and respiration of alfalfa. *Plant Physiol.* 12: 309—385.
- Tibbitts T. W., Kobriger J. M. 1983. Mode of action of air pollutants in injuring horticultural plants. *HortScience* 18(5): 675—680.
- Unsworth M. H., Biscoe P. V., Pinckney H. R. 1972. Stomatal responses to sulphur dioxide. *Nature* 239: 458—459.
- Vogl M., Börtitz S., Polster H. 1964. Physiologische und Biochemische Beiträge zur Rauchschadenforschung. 3 Mitteilung. Der Einfluss stossartiger, starker SO₂-Begasung auf die CO₂-Absorption und einige Nadelinhaltsstoffe von Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) und Bergkiefer (*Pinus mugo* Turra) unter Laboratoriumsbedingungen. *Arch. Forstwes.* 13: 1013—1043.
- Vogl M., Börtitz S. 1965. Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadenforschung. 4 Mitteilung. Zur Frage der physiologisch physikalisch bedingten SO₂-Resistenz von Koniferen. *Flora* 155: 347—352.
- Vogl M., Börtitz M. 1969. Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadenforschung. *Arch. Forstwes.* 18(1): 61—76.
- Vogl M., Neuwirth G., Leonhardt U. 1971. Gaswechseluntersuchungen an abgeschnittenen Zweigen aus einem älteren Kiefernbestand. *Biol. Zbl.* 90(6): 769—777.
- Wierzbicki B. 1980. The use of intermittent illumination in studies on photosynthesis of pine and spruce of various physiological condition. *Acta Physiol. Plant.* 2(1): 81—91.
- Wind E. 1979. Bufferkapazität in Koniferennadlen. *Phyton (Austria)* 19: 197—215.
- Wittwer S. H. 1983. Rising atmospheric CO₂ and crop productivity. *HortScience* 18(5): 667—673.
- Yang Y. S., Skelly J. M., Chevone B. I., Birch J. B. 1983a. Effects of short-term ozone exposure on net photosynthesis, dark respiration, and transpiration of three eastern white pine clones. *Environment International* 9: 265—269.
- Yang Y. S., Skelly J. M., Chevone B. I., Birch J. B. 1983b. Effects of long-term ozone exposure on photosynthesis and dark respiration of eastern white pine. *Environ. Sci. Technol.* 17(6): 371—373.
- Ziegler I. 1975. The effect of SO₂ pollution on plant metabolism. W: Gunther F. A. (red.) *Residue Reviews* 56: 79—105. Springer-Verlag. New York — Heidelberg.
- Ziegler I., Libera W. 1975. The enhancement of CO₂ fixation in isolated chloroplasts by low sulfite concentration and by ascorbate. *Z. Naturforsch.* 30: 634—637.
- Żelawski W., Łotocki A. 1974. Photosynthetic capacity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles from a forest subjected to chronic industrial pollution. *Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol.* 22(6): 431—434.

PHOTOSYNTHESIS OF TREES IN A POLLUTED ENVIRONMENT

Summary

The interference of industrial air pollutants with the photosynthetic process is one of the key factors determining the sensitivity of plants to the polluted environment. For this reason research developed with the aim of establishing the rate of photosynthesis in trees under the influence of various types of toxic gases. In Table 1 of the present chapter reports by various authors are listed concerning various experiments on the subject on 45 species of trees and shrubs. In the study a detailed description was given of the influence of toxic gases on the photosynthetic pigments, on the stomatal apparatuses, CO_2 compensation concentration and on the modifying role of light, level of carbon dioxide and age of assimilation organs on the photosynthesis of trees. Separately data is given from the latest experimental work on the levels of various industrial gases that significantly inhibit the rate of photosynthesis.