

Antoni Murkowski, Andrzej Mila

Zachodniopomorski Uniwersytet Technologiczny w Szczecinie, Katedra Fizyki i Agrofizyki

Wpływ podwyższonego stężenia CO₂ na fluorescencję chlorofilu i fotosyntezę wybranych genotypów rzepaku ozimego

The effect of increased CO₂ concentration in atmosphere on chlorophyll fluorescence and photosynthesis of some genotypes of winter oilseed rape

Słowa kluczowe: dwutlenek węgla, fluorescencja chlorofilu, fotosynteza, odmiany mieszańcowe, odmiany populacyjne, rzepak ozimy

Celem pracy było zbadanie oddziaływania zwiększonego do 800 ppm stężenia CO₂ na wartości parametrów fluorescencji chlorofilu oraz intensywność fotosyntezy i transpiracji młodych roślin rzepaku ozimego należących do wybranych odmian i mieszańców. Badano odmiany populacyjne Bosman i Libomir, mieszańce męskosterylne MH 35 F1 i MH 36 F1 oraz mieszańce zrestorowane Titan F1 i Kronos F1. Rośliny rosły na podłożu piaskowym z pożywką Hoaglanda w warunkach kontrolowanych (PPFD 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ i temp. 16°C) przy dwóch stężeniach CO₂: 400 ppm (kontrolne) i 800 ppm przez 4 tygodnie. Rośliny badano w fazie 5–6 liścia, analizując przebieg reakcji fazy świetlnej fotosyntezy za pomocą pomiarów modulowanej fluorescencji chlorofilu. Podwyższone stężenie CO₂ nie wpłynęło na zmianę wartości parametrów fluorescencji chlorofilu w liściach badanych roślin, nie stwierdzono także różnic odmianowych. Asymilację dwutlenku węgla i transpirację mierzono za pomocą gazoanalyzerów podczerwieni. Natężenie asymilacji dwutlenku węgla przez rośliny rosnące przy zwiększonym stężeniu CO₂ było wyższe od 14 do 25% w porównaniu z kontrolnymi, przy czym najwyższe wartości stwierdzono u mieszańców zrestorowanych Titan i Kronos. Podwyższone stężenie CO₂ wpłynęło na obniżenie natężenia transpiracji, zwłaszcza w przypadku obu mieszańców męskosterylnych.

Key words: carbon dioxide concentration, chlorophyll fluorescence, photosynthesis, hybrid varieties, population varieties, winter oilseed rape

The aim of the present work was the study of the effect of doubled CO₂ concentration (800 ppm) on values of chlorophyll fluorescence parameters, photosynthesis and transpiration intensity. Results of studies on the effect of enhanced concentration of carbon dioxide in the atmosphere on photosynthesis of young plants of winter oilseed rape belonging to selected population varieties and hybrids are presented. Population varieties (Bosman, Libomir), male sterile hybrids (MH 35 F1, MH 36 F1) and the restored hybrids (Titan F1, Kronos F1) were studied. Plants were grown on sand with the Hoagland nutrient in the controlled conditions (PPFD 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 16°C) at two concentrations of CO₂: 400 ppm (control) and 800 ppm. The experiment was continued for four weeks, and the plants were at the phase of 5–6 leaf. Efficiency of light phase reactions in the leaves was evaluated using modulated chlorophyll fluorescence measured by means of a pulse fluorometer.

Enhanced CO₂ concentration did not change the values of chlorophyll fluorescence in the studied leaves, and no difference between varieties was shown. Intensity of carbon dioxide assimilation measured with a gas analyzer was higher in the plants grown at increased CO₂ concentration from 14 to 25% compared to the control, and Titan and Kronos restored hybrids showed the highest values. Increased CO₂ caused the decrease of transpiration intensity, particularly in a case of male sterile hybrids.

Wstęp

Główną rośliną oleistą uprawianą w Polsce jest rzepak ozimy. W minionej dekadzie jego udział w areale uprawianych roślin oleistych wynosił aż 95–97% (Rosiak 2005). Rzepak jest także rośliną uprawną, która dzięki zabiegom hodowlanym w ciągu ostatnich paru dziesięcioleci uległa znacznej metamorfozie. Tworzone przez hodowców coraz nowsze odmiany rzepaku dostarczają wysoce wartościowy olej jadalny, olej do biopaliw oraz paszę o wszechstronnej przydatności (Bartkowiak-Broda i Krzymański 2004, Wielebski 2005). Rzepak słusznie jest nazywany „soją północy”, a olej z podwójnie ulepszonych form hodowlanych rzepaku dorównuje jakością oliwie z oliwek.

W ciągu najbliższych lat należy się spodziewać systematycznego wzrostu zapotrzebowania na rzepak, do czego przyczyniać się będzie wzrost spożycia oleju oraz rozwój sektora biopaliw. Prognozy zakładają wprowadzenie do uprawy na jeszcze szerszą skalę odmian mieszańcowych w celu zwiększenia plonów rzepaku. Pierwsze odmiany mieszańcowe rzepaku ozimego zostały wpisane do krajowego rejestru odmian w 1999 r. Od tego czasu do rejestru wpisano kilkanaście nowych mieszańców zarówno krajowych jak i zagranicznych, a jednocześnie do uprawy wprowadzane są także nowe wysokopienne odmiany populacyjne tego gatunku (Wałkowski in. 2007/2008).

Obserwowany od ok. 60 lat szybki wzrost stężenia gazów cieplarnianych (CO₂, CH₄, NO_x, O₃ i in.) w atmosferze i związane z tym zmiany klimatyczne zaliczono do najpoważniejszych zagrożeń ekologicznych (Obrębska-Starkłowa 1999, Czarnecka i in. 2009). Rolnictwo jest dziedziną gospodarki uzależnioną przede wszystkim od klimatu i wpływu stresów środowiska, które w sposób szczególnie oddziałują na proces fotosyntezy (Starck i in. 1995, Kacperska 2002). Wydajność tego procesu zależy w znacznym stopniu od współdziałania abiotycznych czynników środowiska, takich jak: nieoptymalna temperatura przy dużym natężeniu światła i UVB, zwiększone stężenie CO₂ w otoczeniu, deficyt wody i składników mineralnych. Wymienione czynniki występując łącznie lub w spotęgowanym natężeniu mogą wywoływać sytuacje stresowe hamujące reakcje fotosyntezy (Hall i Roa 1999, Skórska 2000, Critchley 2000, Strzałka 2002, Murkowski 2002).

Fotosynteza jest zasadniczym czynnikiem warunkującym proces akumulacji biomasy przez rośliny, a przez to wytworzenie ostatecznego plonu. Ważnym wskaź-

nikiem sprawności tego procesu jest natężenie i charakter emisji fluorescencji chlorofilu z aparatu fotosyntetycznego. W naturalnych warunkach, w postaci fluorescencji chlorofilu aparat fotosyntetyczny traci od 0,5 do ok. 5% zaabsorbowanej wcześniej energii (Lichtenthaler i Rinderle 1988, Bolhàr-Nordenkampf i Öquist 1993). Sprawny przebieg całego ciągu reakcji przemian energetycznych w chloroplastach charakteryzuje niski poziom stacjonarnej fluorescencji chlorofilu oraz charakterystyczny przebieg jej indukcji. Oddziaływanie czynników stresowych powodują zarówno zmianę natężenia, jak również i charakteru indukcji fluorescencji chlorofilu (Hall i Roa 1999, Kalaji i Łoboda 2009). Analiza parametrów indukcji fluorescencji chlorofilu pozwala ocenić zarówno naturalne zmiany w funkcjonowaniu aparatu fotosyntetycznego, które następują w przebiegu ontogenezy, jak również negatywny wpływ czynników środowiska na prawidłowy przebieg reakcji fazy świetlnej oraz sprawność całego procesu fotosyntezy (Schreiber i in. 1994, Lichtenthaler 1996, Murkowski 2002, Baker i Rosenqvist 2004, Murkowski i Skórska 2004).

Szczególną rolę należy przypisać parametrom indukcji fluorescencji chlorofilu uzyskiwanym dzięki technice impulsowej (Bolhàr-Nordenkampf i Öquist 1993, Schreiber 1997, Lazar 1999, Murkowski 2002, Fracheboud i Leipner 2003, Kalaji i Łoboda 2009). Wiadomo również, że podwyższenie stężenia dwutlenku węgla może korzystnie wpływać na vegetację roślin oraz wydajność fotosyntezy, a przez to na wzrost i rozwój roślin (Habash i in. 1995, Tuba i in. 1996, Murkowski 1997, Sharma-Natu i in. 1997, Mishra i in. 1999, Ainsworth i Long 2005, Janicki i Brzóstowicz 2005, Mila i Murkowski 2009). Wzrost zawartości CO₂ w atmosferze może również spowodować zmniejszenie liczby aparatów szparkowych przypadających na jednostkę powierzchni liścia i tym samym zmniejszyć transpirację (Poole i in. 2000, Strzałka 2002).

Uwzględniając możliwość korzystnych następstw spodziewanych zmian klimatycznych należy jednak pamiętać, że wejście roślin upraw ozimych w okres zimowy w nieodpowiedniej fazie rozwoju może utrudnić im przezimowanie (Wałkowski i in. 1996). Oddziaływanie zmian klimatycznych na wzrost i rozwój roślin wymaga kompleksowych badań prowadzonych zarówno w warunkach naturalnych, jak i w odpowiednio przygotowanych warunkach symulacyjnych.

Materiał i metody badań

Do badań wybrano 6 form hodowlanych rzepaku ozimego:

- dwie odmiany mieszańców zrestorowanych (Titan F1 i Kronos F1),
- dwa mieszańce męskosterylne* (MH 35 F1 i MH 36 F1),
- dwie odmiany populacyjne (Bosman i Libomir).

* Nasiona otrzymano dzięki uprzejmości dr Henryka Wosia ze Spółki HR Strzelce, Sp. z o. o. Grupa IHAR, Oddział Borowo

Mieszkańce męskosterylne MH 35 F1 i MH 36 F1 są składnikami mieszańców złożonych, odpowiednio Mazur i Kaszub. Wszystkie wymienione formy hodowlane rzepaku należą do podwójnie ulepszonych i były rekomendowane do uprawy w latach 2003–2005 (Bartkowiak-Broda i Krzymański 2004; Wałkowski i in. 2007/2008). Rośliny rzepaku rosły w minifitotronach skonstruowanych w Zakładzie Fizyki Akademii Rolniczej w Szczecinie. Źródłem światła były lampy rtęciowe z luminoforem (typ HPL-R400, prod. Philips), których widmo emisji jest dostosowane do zastosowań w szklarniach i fitototronach. Do pomiaru i regulacji stężenia CO₂ wykorzystano mierniki AirTECH 2600S (Gazex) w wersji dyfuzyjnej, które zamontowano w komorach minifitotronów. Są to niewielkie nowoczesne mierniki niewrażliwe na parę wodną oraz inne niż CO₂ gazy absorbujące promieniowanie podczerwone. Mierniki wraz ze współdziałającymi z nimi układami sterującymi zapewniają kontrolowany dopływ powietrza atmosferycznego (z zewnątrz budynku) do komór minifitotronów oraz ustalanie w nich stężenia CO₂. Umożliwia to utrzymanie stężenia dwutlenku węgla w atmosferze rosnących roślin na zadanym poziomie z dokładnością $\pm 5\%$. Wilgotność powietrza utrzymywano na poziomie ok. 75%.

Rośliny rzepaku rosły w pojemnikach wypełnionych sterylnym piaskiem kwarcowym, podlewane pożywką Hoaglanda. Wilgotność podłoża utrzymywano na poziomie ok. 70% pojemności wodnej wagowej.

Warunki wzrostu:

- oświetlenie PPFD $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,
- fotoperiod — 12 h/12 h,
- temperatura — 16°C/14°C, odpowiednio dzień/noc,
- atmosfera — dwa stężenia CO₂:
 - $400 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ [w skrócie 400 ppm CO₂] – wariant I (stężenie zbliżone do naturalnego, które w roku 2008 osiągnęło wartość 386 ppm CO₂; wg: <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>),
 - $800 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ [w skrócie 800 ppm CO₂] – wariant II.

Począwszy od 6 dnia doświadczenia do każdego pojemnika dolewano co dwa dni po 20 ml pożywki Hoaglanda. Kontrolowano jednocześnie poziom uwodnienia podłoża poprzez uzupełnianie wodą destylowaną do poziomu wyjściowego. Doświadczenie trwało 24 dni. W obu jego wariantach rośliny osiągnęły fazę 5–6 liścia, tzn. stadium rozety 22–23 (wg skali BBA).

Pomiary fluorescencji chlorofilu

Wydajność procesu przetwarzania energii zaabsorbowanych fotonów PAR na energię chemiczną produktów fotosyntezy określano przy użyciu impulsowego fluorymetru PAM firmy Walz (Schreiber 1997). Pomiary przeprowadzono na krążkach wyciętych z liści badanych roślin (o średnicy 11 mm) po 20 minutach

ich adaptacji w ciemności. Na podstawie danych uzyskanych podczas cyklu pomiarowego zostały wyznaczone następujące parametry fluorescencji chlorofilu:

- F_v/F_M — maksymalna wydajność reakcji fotochemicznej w PS II (wyznaczona po adaptacji ciemniowej),
- Yield – maksymalna wydajność reakcji fotochemicznej w PS II w danych warunkach świetlnych,
- Rfd — wskaźnik witalności, miernik potencjalnej aktywności fotosyntetycznej w danych warunkach świetlnych oraz współdziałania reakcji fazy świetlnej z reakcjami biochemicznymi w fazie ciemnej fotosyntezy (Lichtenthaler 1996).

Pomiary wymiany gazowej

Pomiary wymiany gazowej wykonywano przy pomocy gazoanalyzerów podczerwieni typu TPS-2 (PP Systems) w atmosferze wzrostu badanych roślin. Natężenie napromieniowania PPFD 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ podczas pomiarów było również takie same jak w czasie wzrostu roślin. Przy użyciu gazoanalyzerów TPS-2 mierzono:

- natężenie asymilacji CO₂ — A [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$]
- natężenie transpiracji liścia — E [$\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$].

Wyniki wszystkich pomiarów przedstawiono jako średnie z 6 powtórzeń. Analizę statystyczną wykonano wykorzystując program Statistica w. 7.1. Średnie wielkości porównano wykonując dwuczynnikową analizę wariancji. Określono grupy jednorodnie stosując test Newmana-Keulusa. Wartości w tabelach oznaczone tymi samymi literami nie różnią się istotnie przy poziomie istotności $\alpha = 0,05$.

Wyniki

Zwiększone stężenie dwutlenku węgla nie miało na ogół wpływu na zmianę wartości wyznaczanych parametrów fluorescencji chlorofilu (tab. 1, 2 i 3).

Rośliny rzepaku wszystkich badanych genotypów rosnące w atmosferze ze zwiększonym poziomem CO₂ wykazywały istotnie wyższe (od 14 do 25%) natężenie asymilacji dwutlenku węgla. Największe przyrosty natężenia asymilacji wykazywały rośliny odm. Bosman i Titan (odpowiednio o 25 i 22%). Rośliny odmiany zrestorowanego mieszańca Titan charakteryzowały się najwyższym natężeniem asymilacji, natomiast rośliny populacyjnej odmiany Bosman najniższym. Różnice te, chociaż niezbyt duże, są istotne przy porównywaniu tych odmian (tab. 4).

Natężenie transpiracji w liściach roślin wszystkich badanych genotypów rzepaku ozimego rosnących w niższym stężeniu CO₂ miało zbliżone wartości, natomiast natężenie transpiracji roślin rosnących w podwyższonym do 800 ppm stężeniu CO₂ było niższe (od 14 do 24%). Na uwagę zasługuje reakcja roślin obu mieszańców męskosterylnych (MH 35 F1 i MH 36 F1), u których w podwyższonym stężeniu dwutlenku węgla transpiracja zmniejszyła się o 24% (tab. 5).

Tabela 1

Wartości parametru F_V/F_M fluorescencji chlorofilu roślin badanych genotypów rzepaku ozimego rosnących przy stężeniu 400 i 800 ppm dwutlenku węgla — *Values of chlorophyll fluorescence F_V/F_M parameter of the studied winter oilseed rape plants grown at carbon dioxide concentration of 400 ppm and 800 ppm*

Stężenie Concentration CO ₂	Genotyp — <i>Genotype</i>					
	cv. Titan	cv. Kronos	MH 35F1	MH 36F1	cv. Libomir	cv. Bosman
400 ppm	0,799 ^{ab}	0,788 ^{cd}	0,790 ^{bcd}	0,796 ^{abc}	0,785 ^d	0,782 ^d
800 ppm	0,795 ^{bcd}	0,792 ^{bcd}	0,794 ^{bcd}	0,805 ^a	0,787 ^{cd}	0,784 ^d

Tabela 2

Wartości parametru Yield fluorescencji chlorofilu roślin badanych genotypów rzepaku ozimego rosnących przy stężeniu 400 i 800 ppm dwutlenku węgla — *Values of chlorophyll fluorescence Yield parameter of the studied winter oilseed rape plants grown at carbon dioxide concentration of 400 ppm and 800 ppm*

Stężenie Concentration CO ₂	Genotyp — <i>Genotype</i>					
	cv. Titan	cv. Kronos	MH 35F1	MH 36F1	cv. Libomir	cv. Bosman
400 ppm	0,524 ^b	0,517 ^b	0,510 ^b	0,529 ^{ab}	0,515 ^b	0,526 ^b
800 ppm	0,520 ^b	0,531 ^{ab}	0,522 ^b	0,545 ^a	0,516 ^b	0,512 ^b

Tabela 3

Wartości parametru Rfd fluorescencji chlorofilu roślin badanych genotypów rzepaku ozimego rosnących przy stężeniu 400 i 800 ppm dwutlenku węgla — *Values of chlorophyll fluorescence Rfd parameter of the studied winter oilseed rape plants grown at carbon dioxide concentration of 400 ppm and 800 ppm*

Stężenie Concentration CO ₂	Genotyp — <i>Genotype</i>					
	cv. Titan	cv. Kronos	MH 35F1	MH 36F1	cv. Libomir	cv. Bosman
400 ppm	2,850 ^{abc}	2,697 ^{abc}	2,701 ^{abc}	2,900 ^{ab}	2,645 ^{bc}	2,501 ^c
800 ppm	2,633 ^{bc}	2,852 ^{abc}	2,952 ^a	2,839 ^{abc}	2,855 ^{abc}	2,584 ^c

Tabela 4

Natężenie asymilacji dwutlenku węgla [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$] roślin badanych genotypów rzepaku ozimego rosnących przy stężeniu 400 i 800 ppm CO₂ — *Intensity of CO₂ assimilation [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$] of the studied winter oilseed rape plants grown at carbon dioxide concentration of 400 ppm and 800 ppm*

Stężenie Concentration CO ₂	Genotyp — Genotype					
	cv. Titan	cv. Kronos	MH 35F1	MH 36F1	cv. Libomir	cv. Bosman
400 ppm	12,7 ^e	12,3 ^{ef}	12,4 ^{ef}	12,5 ^{ef}	12,0 ^f	11,0 ^g
800 ppm	15,5 ^a	14,7 ^b	14,1 ^{cd}	14,4 ^{bc}	14,2 ^{cd}	13,8 ^d

Tabela 5

Natężenie transpiracji [$\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$] badanych genotypów rzepaku ozimego rosnących przy stężeniu 400 i 800 ppm CO₂ — *Intensity of transpiration [$\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$] of the studied winter oilseed rape plants grown at carbon dioxide concentration of 400 ppm and 800 ppm*

Stężenie Concentration CO ₂	Genotyp — Genotype					
	cv. Titan	cv. Kronos	MH 35F1	MH 36F1	cv. Libomir	cv. Bosman
400 ppm	4,96 ^a	4,91 ^a	5,07 ^a	5,16 ^a	4,94 ^a	5,11 ^a
800 ppm	4,12 ^{cd}	4,11 ^{cd}	3,85 ^e	3,97 ^{de}	4,25 ^{bc}	4,38 ^b

Dyskusja i podsumowanie

Analizując kontrolne wartości parametrów fluorescencji chlorofilu (F_v/F_m , Yield oraz Rfd) badanych roślin rzepaku stwierdzono, że najczęściej nie różnią się one istotnie od wartości odpowiednich parametrów wyznaczonych dla roślin należących do tego samego genotypu z wariantu 800 ppm CO₂ (tab. 1, 2 i 3). Może to wskazywać na brak bezpośredniego oddziaływania zwiększonego stężenia CO₂ na przebieg reakcji w fazie świetlnej fotosyntezy, co wcześniej badano na innych roślinach uprawnych (Murkowski 1997). Podobny brak reakcji roślin tej samej rodziny na podwyższony poziom CO₂ stwierdzili Rabha i Upreti (1998) badając zmienną i maksymalną fluorescencję chlorofilu.

Pozytywne oddziaływanie podwyższonej zawartości CO₂ w atmosferze wzrostu na zwiększenie natężenia asymilacji dwutlenku węgla (średnio o ok. 20%) można po części tłumaczyć zmniejszoną w takich warunkach intensywnością fotoddy-

chania i mniejszymi stratami zasymilowanego uprzednio dwutlenku węgla (Habash i in. 1995, Tuba i in. 1996). Wyższe stężenie dwutlenku węgla w atmosferze przy jednoczesnej dobrej dostępności składników pokarmowych poprawia wykorzystanie azotu przez rośliny i bardziej efektywną produkcję ich biomasy (Mishra i in. 1999, Maciorowski 2005, Koti i in. 2007). Dodatni wpływ podwyższonego stężenia CO₂ na wymianę gazową w procesie fotosyntezy może tłumaczyć zwiększone przyrosty świeżej i suchej masy u młodych roślin należących do tych samych genotypów rzepaku, które również były uprawiane przez 24 dni w atmosferze 800 ppm CO₂ (Mila i Murkowski 2009).

Równie korzystny wpływ zwiększonego poziomu dwutlenku węgla na rośliny rzepaku stwierdzono porównując wartości natężenia transpiracji tych roślin w obu wariantach doświadczenia. Rośliny należące do badanych genotypów rosnąc w atmosferze 800 ppm CO₂ obniżyły swoją transpirację średnio o około 18%, w odniesieniu do wartości kontrolnych (400 ppm CO₂). Podobny efekt obniżenia natężenia transpiracji i bardziej oszczędnego gospodarowania wodą przez rośliny rosnące w warunkach podwyższonego stężenia CO₂ odnotowali Rabha i Uprety (1998) oraz Wand i in. (1999). Efekt ten należy tłumaczyć zmniejszoną utratą wody przez parowanie przy mniejszym rozwarciu szparek, przez które wnika i tak dostateczna ilość CO₂ zużywanego podczas reakcji biochemicznych w ciemnej fazie fotosyntezy.

W podsumowaniu można stwierdzić, że badane rośliny rzepaku rosnące w atmosferze, która zawierała zwiększone stężenie dwutlenku węgla wykazywały się wyższym natężeniem asymilacji CO₂ oraz niższym wydatkiem wody podczas transpiracji. Przedstawione efekty potwierdzają informacje ekofizjologów i praktyków ogrodników o celowości dokarmiania roślin dwutlenkiem węgla, tym deficytowym, naturalnym nawozem gazowym (Sowiński i in. 1991, Mysiak i Nowak 1996, Janicki i Brzóstowicz 2005).

Badania były przeprowadzane na kilkutygodniowych roślinach rzepaku ozimego i mogą być wskazówką o ich wzroście i rozwoju w okresie przygotowania upraw do przezimowania. Na podstawie przedstawionych wyników, jak również i danych biometrycznych zawartych we wcześniejszej publikacji (Mila i Murkowski 2009), trudno jednak postawić tezę o jednoznacznie pozytywnym wpływie zwiększonego stężenia CO₂ na przebieg całego cyklu wegetacji oraz możliwych do uzyskania plonów rzepaku.

W przyszłych pracach badawczych ważne będzie uzyskanie odpowiedzi, czy w zmienionych warunkach klimatycznych będzie również występować zróżnicowanie reakcji na podwyższone stężenie CO₂ pomiędzy roślinami rzepaku należącymi zarówno do odmian populacyjnych, jak i odmian mieszańcowych i mieszańców męskosterylnych.

Literatura

- Ainsworth E.A., Long S.P. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytol.*, 165: 351-372.
- Bartkowiak-Broda I., Krzymański J. 2004. Zalecane odmiany krajowe rzepaku dla przemysłu olejarskiego, paszowego i na cele energetyczne. *Więś Jutra*, 7 (12), 36-39.
- Bolhàr-Nordenkamp H.R., Öquist G. 1993. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: *Photosynthesis and production in a changing environment. A field and laboratory manual*. Eds. O.O. Hall et al.) Chapman Hall, London, 12: 193-206.
- Critchley C. 2000. Photoinhibition. In: *Photosynthesis: a comprehensive treatise*. Ed. A.S. Raghavendra. Cambridge University, 20: 264-272.
- Czarnecka M., Koźmiński C., Michalska B. 2009. Climatic risks for plant cultivation in Poland. W: *Climate change and agriculture in Poland-impacts, mitigation and adaptation measures. Rozprawy i Monografie pod red. J. Leśnego. Acta Agroph.*, 169: 78-96.
- Fracheboud Y., Leipner J. 2003. The application of chlorophyll fluorescence to study light temperature, and drought stress. In: *Practical Applications of Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology*. Eds. J.R. DeEll i P.M.A. Toivonen. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht the Netherlands, 125-150.
- Habash D.Z., Paul M.J., Parry M.A.J., Keks A.J., Lawlor D.W. 1995. Increased capacity for photosynthesis in wheat grown at elevated CO₂: the relationship between electron transport and carbon metabolism. *Planta*, 197: 482-489.
- Hall D.O., Rao K.K. 1999. *Fotosynteza*. Wydawnictwa Naukowo-Techniczne, Warszawa.
- Janicki W.K., Brzóstowicz A. 2005. Wpływ zwiększonego stężenia CO₂ na wzrost siewek zbóż ozimych. *Inżynieria Roln.*, 3 (63): 211-218.
- Kacperska A. 2002. Reakcje roślin na abiotyczne czynniki środowiska. W: *Fizjologia roślin*. Red. J. Kopewicz, S. Lewak. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 612-678.
- Kalaji M.H., Łoboda T. 2009. *Fluorescencja chlorofilu w badaniach stanu fizjologicznego roślin*. Wydawnictwo SGGW, Warszawa.
- Koti S., Reddy K.R., Kakani V.D., Zhao D., Gao W. 2007. Effects of carbon dioxide, temperature and ultraviolet-B radiation and their interaction on soybean (*Glycine max* L.) growth and development. *Environm. Exp. Botany*, 60: 1-10.
- Lazar D. 1999. Chlorophyll fluorescence induction. *Biochim. Biophys. Acta*, 1412: 1-28.
- Lichtenthaler H.K. 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *J. Plant Physiol.*, 148: 4-14.
- Lichtenthaler H.K., Rinderle U. 1988. The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *Critic. Rev. Anal. Chem.*, 19 (1), 29-85.
- Maciorowski R. 2005. Porównanie właściwości agrotechnicznych fizjologicznych i użytkowych odmian mieszańcowych i populacyjnych żyta. *Rozprawy*, nr 230. Akademia Rolnicza w Szczecinie.
- Mila A., Murkowski A., 2009. Oddziaływanie podwyższonego stężenia CO₂ na wzrost i rozwój wybranych genotypów rzepaku ozimego. *Rośliny Oleiste – Oilseed Crops*, XXX (1): 65-73.
- Mishra R.S., Abdin M.Z., Uprety D.C. 1999. Interactive effects of elevated CO₂ and moisture stress on the photosynthesis water relation and growth of Brassica species. *J. Agron. Crop Sci.*, 182: 223-229.

- Murkowski A. 1997. Wpływ zwiększonego stężenia dwutlenku węgla na pierwotne reakcje fotosyntezy roślin ogórka i pszenicy. Ekofizjologiczne aspekty reakcji roślin na działanie abiotycznych czynników stresowych. Red. S. Grzesiak, Zakład Fizjologii Roślin, PAN, Kraków, 281-284.
- Murkowski A. 2002. Oddziaływanie czynników stresowych na luminescencję chlorofilu w aparacie fotosyntetycznym roślin uprawnych. Acta Agrophysica, Monografia 61.
- Mysiak B., Nowak A. 1996. Dokarmianie gerbery dwutlenkiem węgla, uprawa mikrosadzonek gerbery w warunkach szklarniowych. W: Owoce Warzywa Kwiaty, 6: 17-18.
- Obrebska-Starkłowa B. 1999. Wybrane problemy adaptacji ekosystemów i systemów społeczno-gospodarczych do współczesnych zmian klimatu. Zesz. Probl. Post. Nauk Roln., 469: 69-78.
- Poole I., Jawson T., Weyers J.D.B., Raven J.A. 2000. Effect of elevated CO₂ on the stomatal distribution and leaf physiology of *Alnus glutinosa*. New Phytol., 145: 511-521.
- Rabha B.K., Uprety D.C. 1998. Effects of elevated CO₂ and moisture stress on *Brassica juncea*. Photosynthetica, 35 (4): 597-602.
- Schreiber U., Bilger W., Neubauer C. 1994. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Ecophysiology of Photosynthesis. Eds. E.D. Schulze, M.M. Caldwell. Ecol. Stud., 100: 49-70.
- Schreiber U. 1997. Chlorophyll fluorescence and photosynthetic energy conversion. Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany.
- Sharma-Natu P., Khan F.A., Ghildiyal M.C. 1997. Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ in wheat cultivars. Photosynthetica, 34 (4): 537-543.
- Skórska E. 2000. Reakcja wybranych roślin uprawnych na promieniowanie UV-B. Rozprawy, nr 192. Akademia Rolnicza w Szczecinie.
- Sowiński P., Parys E., Dembiński E., Fallus J., Romanowska E., Ślęski J. 1991. Rośliny w zmieniającym się klimacie: efekt szklarniowy. Wiad. Bot., 35 (3/4): 17-34.
- Starck Z., Chołuj D., Niemyska B. 1995. Fizjologiczne reakcje roślin na niekorzystne czynniki środowiska. Wydawnictwo SGGW, Warszawa, 167.
- Tuba Z., Sente K., Nagy Z., Csintáln Z., Koch J. 1996. Responses of CO₂ assimilation and water use efficiency to long-term elevated CO₂ in perennial C₃ Xeric Less Stepie Species. J. Plant Physiol., 148: 356-361.
- Wałkowski T., Bartkowiak-Broda I., Krzymański J. 2007/2008. Rzepak ozimy. IHAR Poznań: 3-161.
- Ward S.J.E., Midgley G.F., Jones M.H., Curtis P.S. 1999. Responses of wild C₄ and C₃ grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions. Global Change Biol., 5: 723-741.
- Wielebski F. 2005. Udział elementów struktury plonu w kształtowaniu plonu nasion mieszańcowych odmian rzepaku ozimego. Rośliny Oleiste – Oilseed Crops, XXVI (1): 87-98.