

Katedra Entomologii, Fitopatologii i Diagnostyki Molekularnej
Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie, pl. Łódzki 5, 10-719 Olsztyn
e-mail: grzegorz.dzienis@student.uwm.edu.pl

GRZEGORZ DZIENIS

Reakcje fizjologiczne wybranych gatunków roślin na wzrost stężenia CO₂ w atmosferze ziemskiej. Artykuł przeglądowy

Physiological reactions on selected plant species to increase CO₂ in the Earth's atmosphere. A review

Streszczenie. Wzrost emisji gazów cieplarnianych jest bezpośrednim powodem ocieplania się klimatu. Należy w sposób racjonalny zagospodarować nadmiar CO₂ w ekosystemach, analizując reakcje fizjologiczne roślin na wzrost stężenia tego gazu w atmosferze. Jedną z koncepcji ograniczenia skutków zwiększonego stężenia CO₂ jest magazynowanie go w glebie poprzez stosowanie uprawy zerowej lub mulczowania. Zwiększająca się zawartość CO₂ prowadzi do wzrostu biomasy roślinnej, całkowitej powierzchni liści, zmian szybkości fotosyntezy, zmian przewodności szparkowej i zwiększenia efektywności wykorzystania wody. Wielu naukowców zwróciło uwagę na dostępność wody i podwyższoną temperaturę jako czynniki stymulujące wzrost produktywności. Podkreśla się także, że stosunek ilościowy węgla do azotu stanowi klucz do zrozumienia fizjologicznej odpowiedzi roślin na przeobrażenia klimatu. Należy zatem skoncentrować się na roślinach bobowatych, które poprzez biologiczne wiązanie azotu mogą przynosić wymierne korzyści ekosystemom (m.in. mniejsze zużycie paliw kopalnych na potrzeby produkcji rolniczej).

Słowa kluczowe: dwutlenek węgla, reakcje fizjologiczne roślin, fotosynteza, globalne ocieplenie

WSTĘP

Pod koniec XXI w. wzrost średnich temperatur na świecie prognozowany jest między 1,2 a 4,8°C [Martins i in. 2017]. Takie podwyższenie temperatury niewątpliwie wpłynie na intensywność i częstotliwość opadów, przyczyni się do występowania dłuż-

szych okresów suszy, ekstremalnych zjawisk klimatycznych, takich jak huragany i tornado oraz wymierania licznych gatunków roślin [Inglesi-Lotz i Dogan 2018]. Zdarzenia te związane są głównie ze wzrostem stężenia gazów cieplarnianych (GHG; ang. greenhouse gases) w atmosferze, takich jak ditlenek węgla (CO_2), podtlenek azotu (N_2O), metan (CH_4), chlorofluorowęglowodory (CFC) i para wodna. Zwiększenie stężenia GHG w atmosferze, zwłaszcza CO_2 , jest związane ze spalaniem paliw kopalnych i zmianami w gospodarowaniu gruntami, szczególnie w rolnictwie [Schimel i in. 2001, Smith i in. 2014]. Według Intergovernmental Panel on Climate Change (Międzyrządowy Zespół ds. Zmiany Klimatu), całkowita koncentracja CO_2 w atmosferze znacznie zwiększyła się od 1750 r. w wyniku działalności człowieka, a w ostatnim dziesięcioleciu przekroczyła wartości przedindustrialne [Alley i in. 2007]. Obecnie notowane stężenia przekroczyły już $410 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{ CO}_2$ [Le Quéré i in. 2018]. Przewiduje się, że do końca tego stulecia stężenie CO_2 w atmosferze ziemskiej osiągnie $750 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ [Aranjuelo i in. 2009b]. Najnowsze doniesienia wskazują, że tendencja wzrostowa utrzymuje się [Pawłowski i in. 2019]. Wzrost temperatury, podobny do przewidywań na bazie globalnych modeli klimatycznych pod koniec lat osiemdziesiątych, zaobserwowano już w centrum kontynentu azjatyckiego. W związku z obecnością dużych obszarów gleb dziewiczych ten region jest korzystny do wyznaczania odpowiednich przestrzeni do długotrwałych badań wpływu zmian klimatu wewnętrznego na stężenia węgla organicznego w glebie [Conen i in. 2003]. Utrata węgla w postaci CO_2 ($\text{CO}_2\text{-C}$) związana z uprawą gleby była przedmiotem badań wielu autorów, którzy stwierdzili jego znaczną redukcję w glebie [Castro de Souza i in. 2017]. W tym kontekście akumulacja węgla w agroekosystemach stanowi obiecującą strategię zapobiegania podwyższaniu stężenia CO_2 w atmosferze [Dossou-Yovo i in. 2016, de Oliveira Silva i in. 2019]. Biosfera pochłania około 25% CO_2 pochodzenia antropogenicznego [Green i in. 2019]. Zastąpienie paliw kopalnych biomasą w procesie wytwarzania energii jest ważną strategią promowaną przez Unię Europejską. Ma na celu zapobieganie zmianom klimatu oraz zwiększenie bezpieczeństwa dostaw i dywersyfikacji źródeł energii. W wymiarze środowiskowym ograniczyłoby emisję GHG, w tym CO_2 [Borzęcka-Walker i in. 2011].

Celem niniejszej publikacji było przedstawienie podstawowych reakcji fizjologicznych wybranych gatunków roślin na wzrost stężenia CO_2 w atmosferze. Zaproponowano metodę redukcji emisji CO_2 poprzez magazynowanie węgla w glebie oraz wykorzystania roślin w przeciwdziałaniu ociepleniu klimatu.

REDUKCJA EMISJI CO_2 PRZEZ MAGAZYNOWANIE WĘGLA W GLEBIE

Wśród głównych działań rolniczych to zabiegi uprawowe gleby przyspieszają emisję CO_2 , a tym samym straty węgla w glebie [Rakotovo i in. 2017]. Brak jest jednak rzetelnych badań, które opisywałyby wpływ zaskorupienia się gleb w krótkim okresie, tj. wkrótce po uprawie roli na średnie dzienne emisje CO_2 i inne fizyczne cechy związane z tym procesem. W większości badań analizowano czasowe zmiany emisji CO_2 w glebie jedynie w odniesieniu do wilgotności i temperatury gleby [Tavares i in. 2016]. Istnieje wyraźna potrzeba lepszego zrozumienia procesów przyczyniających się do magazynowania węgla w glebie. Wynika to z konieczności sekwestrowania węgla w celu ograniczenia globalnych zmian klimatu oraz poprawy jakości gleb. W związku z tym należy

opracować bardziej zrównoważone praktyki zarządzania gruntami [Carter 2002]. Jedną z trudności związanych z przewidywaniem zmian w stratach węgla w glebie polega na tym, iż obecność roślin nieuchronnie wprowadza szereg czynników zakłócających, takich jak zmienna dostępność wody i zmiany struktury gleby, co komplikuje interpretację takich skutków [Kuzyakov 2002, Rees i in. 2005]. Integracja modeli zmian zawartości materii organicznej w glebie w ramach symulacji całego ekosystemu pozwala na bardziej holistyczną ocenę reakcji ekosystemów na zmiany w środowisku. Podkreśla strategię zarządzania, które można wykorzystać do optymalizacji sekwestracji węgla poprzez ukierunkowane zarządzanie glebą i roślinnością [Eve i in. 2002].

Sugeruje się znaczny potencjał do sekwestracji węgla w europejskich gruntach uprawnych, ale przy ocenie ogólnego potencjału należy wziąć pod uwagę ograniczenia gospodarcze, polityczne i kulturowe, a inne oddziaływania na środowisko (takie jak emisje GHG innych niż CO₂) również muszą zostać uwzględnione. Jednak proces sekwestracji działa przez ograniczony czas i nie jest trwały [Smith 2004], w związku z czym nie należy go uważać za substytut redukcji emisji [Viglizzo i in. 2019].

REAKCJE FIZJOLOGICZNE ROŚLIN NA PODWYŻSZONE STĘŻENIE CO₂

Podwyższenie stężenia CO₂ w środowisku wzrostu i rozwoju roślin zazwyczaj prowadzi do zwiększenia wytwarzanej biomasy roślinnej [Pendall i in. 2003, Aranjuelo i in. 2006], zwiększenia całkowitej powierzchni liści [Aranjuelo i in. 2006, Ainsworth i Rogers 2007], zmian wzrostu intensywności fotosyntezy [Lewis i in. 2002, Conen i in. 2003, Aranjuelo i in. 2006], zmian zwiększenia przewodności szparkowej [Pendall i in. 2003, Aranjuelo i in. 2006] i zwiększenia efektywności wykorzystania wody [Aranjuelo i in. 2006, Ainsworth i Rogers 2007]. Tego typu korzystny wpływ w znacznej mierze jest uzależniony od dostępności lub natężenia innych potencjalnie ograniczających czynników (np. temperatury, wilgotności oraz niezbędnych składników mineralnych). Badania Aranjuelo i in. [2006] miały na celu wyjaśnienie wpływu podwyższonego stężenia CO₂, stosowanego w różnych zakresach temperatur i przy zróżnicowanej dostępności wody, na proces tworzenia brodawek korzeniowych (nodulację) u lucerny siewnej (*Medicago sativa* L.). Niezależnie od zaopatrzenia w wodę podwyższone stężenia CO₂ miały korzystny wpływ na wzrost roślin. Nie wykazano żadnych istotnych różnic podczas 30 dni trwania eksperymentu we względnej szybkości wzrostu liści i analizowanych parametrach wymiany gazowej. Sugeruje to, że rośliny uprawiane w warunkach niedoboru wody dostosowały swój wzrost do jej dostępnej ilości. Podwyższenie stężenia CO₂ doprowadziło do efektywniejszego wykorzystania wody i większej produkcji suchej masy [Ainsworth i Rogers 2007]. Rośliny rosnące przy 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ reagowały negatywnie (niższa efektywność wykorzystania N) na zwiększoną podaż azotu, co badacze uznali za główny czynnik wyjaśniający zwiększoną produktywność suchej masy roślin w warunkach długotrwałego działania zwiększonego stężenia CO₂ [Aranjuelo i in. 2006].

Martin-Olmedo i in. [2002] analizowali wpływ podwyższonego poziomu CO₂ oraz zróżnicowanego nawożenia azotem na wzrost jęczmienia (*Hordeum distichum* L.), gospodarkę azotową oraz procesy mikrobiologiczne zachodzące w ryzosferze. Po upływie 25 dni podwyższone stężenie CO₂ spowodowało wzrost suchej masy roślin o 141% przy niskim poziomie nawożenia azotem i o 60% przy wysokim nawożeniu azotem. Jednak

pozytywny wpływ N na stosunek biomasy korzenia do pędu był istotny tylko przy niskiej dawce nawożenia azotowego.

Janicki i Brzóstowicz [2005] określili wpływ zwiększonego poziomu CO₂ na wzrost siewek wybranych odmian pszenicy (*Triticum aestivum* L.), jęczmienia (*Hordeum vulgare* L.), pszenżyta (*Triticosecale*) oraz żyta (*Secale cereale* L.). Hodowlę roślin prowadzono na pożywce Hoaglanda przy stężeniach 400, 800, 1200 i 1600 μmol · mol⁻¹ CO₂. Zwiększone nasycenie CO₂ wpłynęło korzystnie na analizowane parametry biometryczne (długość i szerokość pierwszego liścia; długość korzeni; świeża i sucha masa części nadziemnej siewek; świeża i sucha masa korzeni; zawartości chlorofilu).

Pomimo istotnego znaczenia utraty węgla w procesach oddychania roślin poświęcono temu tematowi niewiele uwagi. Pozycje literaturowe dotyczące roli wymiany gazowej w zbożach są nieliczne, a wyniki najczęściej zostały uzyskane przy użyciu metod pośrednich, opartych głównie na szacunkach wymiany gazowej [Aranjuelo i in. 2009a, Olszewski i in. 2014].

Loiseau i Soussana [2000] określili wpływ stężenia CO₂ na efektywność wykorzystania azotu przez życicę trwałą (*Lolium perenne* L.) w różnych zakresach temperatur. Rośliny poddano działaniu podwyższonych stężeń CO₂ w atmosferze (350 lub 700 μmol · mol⁻¹ CO₂). Przy stosowanych dawkach azotu podwyższone zawartości CO₂ modyfikowały alokację azotu, zwiększając jego zawartość w resztkach poźniwnych i biomase korzeniowej.

Uprawa prosa różgowego (*Panicum virgatum* L.) jako rośliny energetycznej może obniżyć poziom CO₂, stanowiąc alternatywę dla paliw kopalnych. Badania Ma i in. [2001] miały na celu określenie wpływu wybranych elementów agrotechniki, takich jak rozstawa międzyrzędzi i dawka azotu, na dystrybucję związków węgla w systemie roślina – gleba. Wyniki wskazują, że asymilacja węgla w pędach prosa różgowego była większa w przypadku międzyrzędzi szerszych i przy wyższych dawkach azotu. Magazynowanie węgla w pędach było o 14% większe przy rozstawie rzędów 80 cm niż przy 20 cm. Roczne nawożenie na poziomie 224 kg N · ha⁻¹ powodowało wzrost zawartości tego makroelementu w pędach odpowiednio o 207% i 27% w porównaniu z dawkami 0 i 112 kg N · ha⁻¹. Większe stężenie węgla odnotowano w korzeniach niż w pędach.

Pendall i in. [2003] wykorzystali technikę komory otwartej (ang. open top chamber), aby zwiększyć stężenie CO₂ w atmosferze do dwukrotności jego koncentracji w otoczeniu przez cztery sezony wegetacyjne. Ten rodzaj manipulacji przy użyciu CO₂ może być także realizowany za pomocą małych szklarni czy plastikowych namiotów [Chojnicki i in. 2017]. Podwyższony poziom CO₂ zwiększył szybkość procesów oddechowych zachodzących w glebie o 25% w wilgotnym sezonie wegetacyjnym i o 85% w porze suchej. Najliczniej występującymi gatunkami w miejscu badania były trawy typu C₄, *Bouteloua gracilis* (H.B.K) oraz trawy typu C₃ *Stipa comata* Trin. & Rupr. i *Elymus smithii* (Rydb.) Gould.

Podczas gdy wpływ stężenia CO₂ na gatunki roślin szybko rosnących był intensywnie badany, stosunkowo mniej uwagi poświęcono zmianom produktywności gatunków wolno rosnących w środowisku o podwyższonym stężeniu tego gazu [Jasoni i in. 2005]. Aranjuelo i in. [2009b] badali wpływ ekspozycji roślin na podwyższony poziom CO₂ w aspekcie wzrostu, asymilacji i dystrybucji węgla u dwóch wolno rosnących gatunków: karłatki niskiej (*Chamaerops humilis* L.) i sagowca odwiniętego (*Cycas revoluta* Thunb.) Chociaż podwyższone stężenie CO₂ w okresie 20 miesięcy oddziaływania powodowało zwiększenie produkcji suchej masy karłatki i sagowca (odpowiednio 82% i 152%), to na

wydajność fotosyntetyczną podwyższony poziom CO₂ oddziaływał w sposób zróżnicowany i niejednoznaczny.

W powszechnym rozumieniu fotosyntezę opisuje się jako proces, dzięki któremu rośliny syntetyzują związki organiczne ze składników nieorganicznych w obecności światła słonecznego. Wydajność fotosyntezy zależy w największym stopniu od dostępności substratów (H₂O i CO₂) oraz ilości dostarczanej energii świetlej. W optymalnych warunkach intensywność fotosyntezy w zielonych częściach roślin jest około 30 razy większa od szybkości oddychania zachodzącego w tych samych tkankach. Tak więc fotosynteza odgrywa zasadniczą rolę w regulacji zawartości CO₂ i O₂ w atmosferze ziemskiej. Obecnie szacuje się, że średni czas istnienia cząsteczki CO₂ w atmosferze wynosi 12,5 roku, zanim zostanie ona wbudowana w procesie fotosyntezy w biomasę roślin lądowych. Czas jej istnienia zmniejsza się natomiast do 5 lat, po uwzględnieniu sumarycznego pobrania CO₂ przez rośliny lądowe i oceaniczne. Czas potrzebny na wymianę całego O₂ w atmosferze wynosi w przybliżeniu 4000 lat [Hall i Rao 1999].

Podwyższenie stężenia CO₂ w atmosferze wpływa na rośliny i ekosystemy poprzez dwa procesy: zmniejszenie przewodnictwa szparkowego i zwiększenie wydajności fotosyntezy. Zrozumienie biogenezy karboksylowej będzie ważne dla wysiłków zmierzających do opracowania mechanizmów koncentracji CO₂ w roślinach, za które odpowiada Rubisco – enzym katalizujący reakcję przyłączania cząsteczki CO₂ do rybulozo- 1,5-bisfosforanu. Metoda FACE (ang. free-air CO₂ enrichment), opracowana w ostatniej dekadzie XX w., jest używana do szacowania wpływu wzrostu stężenia CO₂ w powietrzu atmosferycznym na uprawy roślin w warunkach polowych [Kimball i in. 1995]. Wyniki eksperymentów z zastosowaniem FACE są podsumowywane za pomocą statystyk metaanalizy i porównywane z wynikami laboratoryjnych badań prowadzonych w warunkach kontrolowanych. Chociaż ogólne trendy rezultatów równoległych badań są zgodne, pojawiają się ważne różnice ilościowe, które mają istotne następstwa zarówno dla przewidywania przyszłości biosfery ziemskiej, jak i zrozumienia, w jaki sposób rośliny uprawne mogą dostosowywać się do zmieniającego się składu atmosfery [Long i in. 2004]. Wyniki eksperymentów FACE wskazują na przewodnictwo szparkowe jako jedną z reakcji roślin na modyfikację składu powietrza atmosferycznego. Kluczem do zrozumienia i przewidywania reakcji roślin oraz ekosystemów na wzrost stężenia CO₂ jest lepsze poznanie ograniczeń na niższych szczeblach metabolizmu, takich jak podaż azotu lub mikroelementów. Obecnie wiadomo, że zmiany klimatu, m.in. wzrost temperatury i mniejsza ilość opadów mogą redukować intensywność fotosyntezy pomimo wzrostu stężenia CO₂ w atmosferze. Przyszłe badania FACE powinny obejmować interakcje stężenia CO₂ z oczekiwanymi zmianami innych zmiennych środowiskowych, takich jak zaopatrzenie w wodę i temperatura, o których wiadomo, że istotnie wpływają na reakcje roślin na podwyższoną zawartość CO₂ [Ainsworth i in. 2007].

Aranjuelo i in. [2008] stwierdzili, że zwiększony poziom CO₂ oddziałujący na rośliny lucerny, które wytworzyły brodawki w różnych temperaturach oraz systemach dostępności wody, mogą chronić fotosystem II (PSII) przed fotouszkodzeniem. Głównym celem tych badań było określenie mechanizmów zaangażowanych w fotoprotekcję PSII przy podwyższonych poziomach CO₂ w atmosferze. Podwyższona aktywność karboksylacyjna Rubisco oraz zmniejszone stężenie atmosferyczne CO₂ wywołało dostosowanie aparatu fotosyntetycznego (enzym kontroluje stan fizjologiczny liści w warunkach stresowych) i zmniejszoną aktywność antyoksydacyjną, co sugeruje, że zmiany w przepływie

elektronów nie spowodowały żadnych uszkodzeń fotooksydacyjnych (co potwierdzono również analizą H_2O_2 i peroksydacji lipidów).

Stężenie CO_2 w atmosferze jest teraz wyższe niż kiedykolwiek w ciągu ostatnich 26 milionów lat i przewiduje się, że w tym stuleciu wzrośnie dwukrotnie. Rośliny lądowe ze szlakiem fotosyntezy typu C_3 reagują w krótkim czasie na zwiększenie stężenia CO_2 poprzez zwiększoną fotosyntezę netto i zmniejszoną transpirację. Jednak wiele informacji na temat reakcji roślin na podwyższony poziom CO_2 pochodzi z badań laboratoryjnych prowadzonych w warunkach kontrolowanych, w których odpowiedzi roślin mogą być modyfikowane [Bański i Błażejczyk 2005].

Reakcje roślin na podwyższone stężenia CO_2 mogą być regulowane przez przyspieszoną ontogenezę. W badaniach Lewisa i in. [2002] określono wpływ wieku i etapu ontogenezy na intensywność fotosyntezy rzepienia pospolitego (*Xanthium strumarium* L.) przy różnych stężeniach CO_2 ($365 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ lub $730 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$). W podwyższonym stężeniu CO_2 gatunek ten zwiększał intensywność fotosyntezy netto o około 10% podczas kwitnienia i o około 20% podczas owocowania. Wyniki te sugerują, że zarówno wiek, jak i etap ontogenezy wpływają niezależnie na reakcje fotosyntetyczne przy podwyższonym poziomie CO_2 .

Murkowski i Mila [2010] badali reakcje sześciu odmian rzepaku ozimego (*Brassica napus* L. var. *napus*) na zwiększoną koncentrację CO_2 . Podwyższone stężenie tego gazu nie wpływało na analizowane wartości parametrów fluorescencji chlorofilu w liściach badanych roślin. Nie wykazano także różnic odmianowych, natomiast natężenie asymilacji CO_2 przez rośliny rosnące przy zwiększonym jego stężeniu było wyższe od 14 do 25% w porównaniu z roślinami kontrolnymi.

ELEMENTY AGROTECHNIKI A EMISJA CO_2

Sekwestracja węgla w glebie może poprawić jej jakość i zmniejszyć wkład rolnictwa w emisję CO_2 . W tym temacie realizowane są badania związane z uprawą różnych gatunków roślin. Oceniono długoterminowe (12-letnie) efekty trzech systemów uprawy roli oraz zróżnicowanego nawożenia azotem na produkcję resztek poźniwnych i sekwestrację węgla organicznego w glebach gliniastych w Północnej Dakocie [Halvorson i in. 2002]. Systemy uprawy obejmowały uprawę konwencjonalną, bezpługą i zerową. Dawki azotu wynosiły 34; 67 i 101 $\text{kg N} \cdot \text{ha}^{-1}$. Według badaczy konieczne będzie przekształcenie ugorów uprawowych na bardziej intensywne systemy uprawy z wykorzystaniem uprawy zerowej, tak aby zmniejszyć emisję CO_2 z pól uprawnych Wielkich Równin.

Jacinthe i in. [2002] zaproponowali metodę zwiększenia zasobów węgla organicznego w glebie poprzez mulczowanie, co może mieć korzystny wpływ na właściwości gleby. W tym celu naukowcy monitorowali przepływ CO_2 w glebie, na której stosowano słomę pszenną w dawkach 0, 8 i 16 ton suchej masy na 1 ha rocznie i uzupełniano nawozem (244 kg N ha^{-1} rocznie) lub bez dodatku słomy. Podczas gdy nie wykryto istotnego wpływu nawożenia N na emisję CO_2 , mulczowanie gleby z zastosowaniem słomy miało znaczący wpływ na sezonową zmienność emisji CO_2 . Mulcz i jego nierozłożone pozostałości wносиły odpowiednio 0,32 i 0,67 $\text{t C} \cdot \text{ha}^{-1}$ na poletkach, gdzie aplikowano 8 i 16 ton suchej masy słomy pszennej. Po 4 latach stosowania słomy zapasy węgla organicznego w warstwie ornej (0–10 cm) wynosiły odpowiednio 19,6; 25,6 i 26,5 $\text{t C} \cdot \text{ha}^{-1}$ po

zastosowaniu 0, 8 i 16 ton suchej masy słomy. Wyniki te wskazują, że mulczowanie ma korzystny wpływ na magazynowanie węgla organicznego i wpływa znacząco na czasowe ograniczenie emisji CO₂ z gleb.

PODSUMOWANIE

Globalne zmiany związane z ociepleniem klimatu są konsekwencją emitowania GHG. Jednym z nich jest CO₂ będący substratem fotosyntezy. Przedstawiono główne przyczyny emisji GHG (ze szczególnym uwzględnieniem CO₂), tj. związane ze spalaniem paliw kopalnych i zmianami w gospodarowaniu gruntami. Opisano reakcje fizjologiczne (m.in. wzrost ilości wytwarzanej biomasy roślinnej, zwiększenia całkowitej powierzchni asymilacyjnej, wzrostu intensywności fotosyntezy, zwiększenia przewodności szparkowej i lepszej efektywności wykorzystania wody) różnych gatunków roślin na zwiększone stężenie CO₂. Wiedza dotycząca fizjologii roślin w warunkach podwyższonego stężenia tego gazu pozwala prognozować zmiany w ekosystemach. Jednak wiele zmian związanych z ociepleniem klimatycznym nadal jest zbyt mało przebadanych.

PIŚMIENNICTWO

- Ainsworth E.A., Rogers A., 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising CO₂: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ.* 30, 258–270, doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01641.x.
- Alley R., Berntsen T., Bindoff N.L., 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. In: Summary of Policymakers. Fourth Assessment Report of Working Group I, Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva.
- Aranjuelo I., Cabrera-Bosquet L., Mottaleb S. A., Araus J. L., Nogues S., 2009a. 13C/12C isotope labeling to study carbon partitioning and dark respiration in cereals subjected to water stress. *Rapid Commun. Mass Sp.* 23(17), 2819–2828, DOI: 10.1002/rcm.4193.
- Aranjuelo I., Erice G., Nogues S., Morales F., Irigoyen J.J., Sánchez Díaz M., 2008. The mechanism(s) involved in the photoprotection of PSII at elevated CO₂ in nodulated alfalfa plants. *Environ. Exp. Bot.* 64, 295–306, doi:10.1016/j.envexpbot.2008.01.002.
- Aranjuelo I., Pardo A., Biel C., Save R., Azcon-Bieto J., Nogues S., 2009b. Leaf carbon management in slow-growing plants exposed to elevated CO₂. *Glob. Change Biol.* 15(1), 97–109, doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01829.x.
- Aranjuelo I., Pérez P., Martínez-Carrasco R., Sánchez-Díaz M., 2006. Response of nodulated alfalfa to water supply, temperature and elevated CO₂: productivity and water relations. *Environ. Exp. Bot.* 55, 130–141, doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.10.007.
- Bański J., Błażejczyk K., 2005. Globalne zmiany klimatu i ich wpływ na światowe rolnictwo. Wpły. proc. glob. na rozw. roln. na świecie. Prog. wielo., 2009, W: Wpływ procesu globalizacji na rozwój rolnictwa na świecie. Program Wieloletni 2005–2009. Warszawa, 204–231.
- Borzęcka-Walker M., Faber A., Pudelko R., Kozyra J., Syp A., Borek R., 2011. Life cycle assessment (LCA) of crops for energy production. *J Food Agric. Environ.* 9(3–4), 698–700.
- Carter M.R., 2002. Soil quality for sustainable land management: organic matter and aggregation interactions that maintain soil functions. *Agron. J.* 94(1), 38–47.
- Castro de Souza L., Fernandes C., Santos Nogueira D. C., Moitinho M. R., da Silva Bicalho E., La Scala N., 2017. Can Partial Cultivation of Only The Sugarcane Row Reduce Carbon Dioxide Emissions in an Oxisol and Ultisol? *Agron. J.* 109(3), 1113–1121, doi:10.2134/agronj2016.10.0565.

- Chojnicki B. H., Harenda K. M., Samson M., Słowińska S., Słowiński M., Lamentowicz M., Babruch J., Zielińska M., Jassey V. E. J., Buttler A., Strożeczki M., Leśny J., Urbaniak M., Józefczyk D., Ruszczak R., 2017. Eksperyment manipulacyjny jako narzędzie oceny wpływu zmian klimatycznych na emisję CO₂ z torfowiska. *Stud. Mat. CEPL Rog.* 19, 51(2), 47–61.
- Conen F., Yakutin M.V., Sambuu A.D., 2003. Potential for detecting changes in soil organic carbon concentrations resulting from climate change. *Glob. Change Biol.* 9(11), 1515–520, doi: 10.1046/j.1529-8817.2003.00689.x.
- Dossou-Yovo E. R., Brüggemann N., Jesse N., Huat J., Ago E. E., Agbossou E. K., 2016. Reducing soil CO₂ emission and improving upland rice yield with no-tillage, straw mulch and nitrogen fertilization in northern Benin. *Soil Till. Res.* 156, 44–53, doi.org/10.1016/j.still.2015.10.001 0167-1987/ã.
- Eve M.D., Sperow M., Howerton K., Paustian K., Follett R.F., 2002. Predicted impact of management changes on soil carbon storage for each cropland region of the conterminous United States. *J. Soil Water Conserv.* 57(4), 196–204.
- Green J. K., Seneviratne S. I., Berg A. M., Findell K. L., Hagemann S., Lawrence D. M., Gentile P., 2019. Large influence of soil moisture on long-term terrestrial carbon uptake. *Nature* 565(7740), 476, doi.org/10.1038/s41586-018-0848-x.
- Hall D.O., Rao K.K. 1999. *Fotosynteza*. Wyd. 6. WNT, Warszawa.
- Halvorson A.D., Wienhold B.J., Black A.L., 2002. Tillage, nitrogen, and cropping system effects on soil carbon sequestration. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 66(3), 906–912, doi:10.2136/sssaj2002.9060.
- Inglesi-Lotz R., Dogan E., 2018. The role of renewable versus non-renewable energy to the level of CO₂ emissions a panel analysis of sub-Saharan Africa's Big 10 electricity generators. *Renew. Energy* 123, 36–43, doi.org/10.1016/j.renene.2018.02.041 0960-1481.
- Jacinthe P.A., Lal R., Kimble J.M., 2002. Carbon budget and seasonal carbon dioxide emission from a central Ohio Luvisol as influenced by wheat residue amendment. *Soil Till. Res.* 67(2), 147–157, doi. PII: S0167-1987(02)00058-2.
- Janicki W. K., Brzóstowicz A., 2005. Wpływ zwiększonego stężenia CO₂ na wzrost siewek zbóż ozimych. *Inż. Roln.* 9, 211–216.
- Jasoni R.L., Smith S.D., Arnone J.A. III, 2005. Net ecosystem CO₂ exchange in Mojave Desert shrublands during the eighth year of exposure to elevated CO₂. *Glob. Change Biol.* 11, 749–756, doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00948.x.
- Kimball B.A., Pinter P.J., Garcia R.L., La Morte R.L., Wall G.W., Hunsaker D.J., Kartschall T., 1995. Productivity and water use of wheat under Free-Air CO₂ Enrichment. *Glob. Change Biol.* 1(6), 429–442, doi.org/10.1111/j.1365-2486.1995.tb00041.x.
- Kuzyakov Y., 2002. Review: factors affecting rhizosphere priming effects. *J Plant Nutr. Soil Sci.* 165(4), 382–396, doi: 1436-8730/02/0408-382.
- Lewis J.D., Wang X.Z., Griffin K.L., Tissue D.T., 2002. Effects of age and ontogeny on photosynthetic responses of a determinate annual plant to elevated CO₂ concentrations. *Plant. Cell Environ.* 25, 359–368.
- Le Quéré C., Andrew R. M., Friedlingstein P., Sitch S., Pongratz J., Manning A. C., Boden T. A., 2018. Global carbon budget 2017. *Earth Syst. Sci. Data* 10, 405–448, doi.org/10.5194/essd-10-405-2018.
- Loiseau P., Soussana J.F., 2000. Effects of elevated CO₂, temperature and N fertilization on nitrogen fluxes in a temperate grassland ecosystem. *Glob. Change Biol.* 6(8), 953–965.
- Long S.P., Ainsworth E.A., Rogers A., Ort D.R., 2004. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Ann. Rev. Plant Biol.* 55, 591–628, doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141610
- Ma Z., Wood C.W., Bransby D.I., 2001. Impact of row spacing, nitrogen rate, and time on carbon partitioning of switchgrass. *Biomass and Bioenergy* 20(6), 413–419, PII: S0961-9534(01)00008-3.
- Martin-Olmedo P., Rees R.M., Grace J., 2002. The influence of plants grown under elevated CO₂ and N fertilization on soil nitrogen dynamics. *Glob. Change Biol.* 8(7), 643 – 657.

- Martins C.S., Nazaries L., Delgado-Baquerizo M., Macdonald C. ., Anderson I.C., Hobbie S.E., Ventura R.T., Reich P.B., Singh B.K., 2017. Identifying environmental drivers of greenhouse gas emissions under warming and reduced rainfall in boreal–temperate forests. *Func. Ecol.* 31(12), 2356–2368, doi: 10.1111/1365-2435.12928.
- Murkowski A., Mila A., 2010. Wpływ podwyższonego stężenia CO₂ na fluorescencję chlorofilu i fotosyntezę wybranych genotypów rzepaku ozimego. *Rośl. Olei./Oil. Crop.* 31(2), 283–292.
- de Oliveira Silva B., Moitinho M. R., de Araújo Santos G. A., Teixeira D. D. B., Fernandes C., La Scala Jr N., 2019. Soil CO₂ emission and short-term soil pore class distribution after tillage operations. *Soil Till. Res.* 186, 224–232, doi.org/10.1016/j.still.2018.10.019.
- Olszewski J., Makowska M., Pszczółkowska A., Okorski A., Bieniaszewski T., 2014. The effect of nitrogen fertilization on flag leaf and ear photosynthesis and grain yield of spring wheat. *Plant. Soil Environ.* 60(12), 531–536.
- Pawłowski L., Pawłowska M., Cel W., Wang L., Li, C., Mei T., 2019. Characteristic of carbon dioxide absorption by cereals in Poland and China. *Gosp. Sur. Min./Min. Resour. Manage.* DOI: 10.24425/gsm.2019.128205.
- Pendall E., Del Grosso S., King J.Y., LeCain D.R., Milchunas D.G., Morgan J.A., Mosier A.R., Ojima D.S., Parton W.A., Tans P.P., White J.W.C., 2003. Elevated atmospheric CO₂ effects and soil water feedbacks on soil respiration components in a Colorado grassland. *Glob. Biogeochem. Cycl.* 17 (2), 1046, doi:10.1029/2001GB001821.
- Rakotovo N.H., Razafimbelo T.M., Rakotosamimanana S., Randrianasolo Z., Randriamalala J.R., Albrecht A., 2017. Carbon footprint of smallholder farms in Central Madagascar: The integration of agroecological practices. *J. Clean. Prod.* 140, 1165–1175, doi.org/10.1016/j.jclepro.2016.10.045 0959-6526.
- Rees R.M., Bingham I.J., Baddeley J.A., Watson C.A., 2005. The role of plants and land management in sequestering soil carbon in temperate arable and grassland ecosystems. *Geoderma* 128(1–2), 130–154, doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.12.020.
- Schimel D.S., House J.I., Hibbard K.A., Bousquet P., Ciais P., Peylin P., Braswell B.H., Apps M.J., Baker D., Bondeau A., Canadell J., Churkina G., Cramer W., Denning A.S., Field C.B., Friedlingstein P., Goodale C., Heimann M., Houghton R.A., Melillo J.M., Moore B., Murdiyarso D., Noble I., Pacala S.W., Prentice I.C., Raupach M.R., Rayner P.J., Scholes R.J., Steffen W.L., Wirth C., 2001. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature* 414(6860), 169–172, doi.org/10.1038/35102500.
- Smith P., 2004. Carbon sequestration in croplands: the potential in Europe and the global context. *Eur. J. Agron.* 20(3), 229–236, doi:10.1016/j.eja.2003.08.002.
- Smith P., Bustamante M., Ahammad H., Clark H., Dong H., Elsiddig E.A., Haberl H., Harper R., House J., Jafari M., Masera O., Mbow C., Ravindranath N.H., Rice C.W., Robledo Abad C., Romanovskaya A., Sperling F., Tubiello F., 2014. Agriculture, forestry and other land use (AFOLU). In: *Climate change 2014: mitigation of climate change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press.
- Tavares R.L.M., Souza Z.M.D., Scala Jr N.L., Castioni G.A.F., Souza G.S.D., Torres J.L.R., 2016. Spatial and temporal variability of Soil CO₂ flux in sugarcane green harvest systems. *Rev. Bras. Ciên. Solo* 40, DOI:10.1590/18069657rbcs20150252.
- Uliasz-Misiak, B., 2011. Wpływ geologicznego składowania CO₂ na środowisko. *Gosp. Sur. Min.* 27, 129–143.
- Viglizzo E.F., Ricard M.F., Taboada M.A., Vázquez-Amábile G., 2019. Reassessing the role of grazing lands in carbon-balance estimations: Meta-analysis and review. *Sci. Total Environ.* 661, 531–542, doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.130.

Summary. The increase in the greenhouse gas emissions is a direct cause of global warming. It is necessary to manage the excess CO₂ in ecosystems rationally, analyzing physiological reactions of plants to increase the concentration of this gas in the atmosphere. One of the concepts of limiting the effects of increased CO₂ concentration is storage in soil through the use of zero or mulching cultivation. Increasing CO₂ content leads to an increase in a plant biomass, total leaf area, changes in photosynthesis rate, changes in stomata and increased efficiency of water use. Many scientists have pointed to the availability of water and elevated temperatures as factors that stimulate productivity gains. It is also emphasized that the ratio of carbon to nitrogen is the key to understanding the physiological response of plants to climate change. Therefore, it is necessary to focus on legumes, which through biological nitrogen fixation, can bring tangible benefits to ecosystems (including lower consumption of fossil fuels for agricultural production).

Key words: carbon dioxide, physiological reactions of plants, photosynthesis, global warming

Otrzymano/ Received 21.05.2019
Zaakceptowano/ Accepted: 8.08.2019