Može li se C4 fotosinteza odvijati u jednoj stanici?

Haberle, Ines

Undergraduate thesis / Završni rad

2011

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:068921

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

MOŽE LI SE C_4 FOTOSINTEZA ODVIJATI U JEDNOJ STANICI?

CAN C_4 PHOTOSYNTHESIS FUNCTION WITHIN A SINGLE CELL?

Seminarski rad

Ines Haberle
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: doc. dr. sc. Mirta Tkalec

Zagreb, 2011.

SADRŽAJ

1. UVOD 1

2. C_4 FOTOSINTEZA – TKO JE PROVODI I KAKO? 2

   2.1. Mehanizam C_4 fotosinteze 2

   2.2. Raznolikost C_4 biljaka 5

3. ORGANIZACIJA C_4 FOTOSINTETSKE STANICE 6

   3.1. Rod *Bienertia* 7

   3.2. Rod *Suaeda* 10

4. ODVIJANJE JEDNOSTANIČNE C_4 FOTOSINTEZE 11

5. OBLIK, ULOGA I POLOŽAJ DIMORFNIH KLOROPLASTA 12

6. ODRŽAVANJE USTROJA C_4 FOTOSINTETSKE STANICE I KONTROLA FOTOSINTETSKIH PROCESA 15

   6.1. Uloga citoskeleta 15

   6.2. Regulacija fosfoenolpiruvat karboksilaze (PEPC) 17

7. EVOLUCIJA C_4 FOTOSINTEZE I NJENO EKONOMSKO ZNAČENJE 17

   7.1. Evolucijski dokazi C_4 fotosinteze 17

   7.2. C_4 biljke – usjevi budućnosti 19

8. LITERATURA 20

9. SAŽETAK 22

10. SUMMARY 23

1. UVOD

Fotosinteza, proces ugradnje CO_2 u organske spojeve pomoću sunčeve energije, temeljni je proces koji omogućuje život na kopnu. Organizmi koji ga provode predstavljaju primarne proizvođače, ishodišta svih hranidbenih lanaca, a time i izvor energije za ostale organizme. U zelenih biljaka fotosinteza se odvija u fotosintetskim (klorenhimskim) stanicama unutar specijaliziranih staničnih organela – kloroplasta, a sažeto se može prikazati u obliku sljedeće reakcije:

$$6CO_2 + 6H_2O + \text{Energija} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Međutim, mehanizam fotosinteze mnogo je složeniji te uključuje niz enzimima kataliziranih reakcija podijeljenih u dva osnovna dijela. Prvi dio obuhvaća o svijetlu ovisne reakcije u kojima fotosintetski kompleksi u transportnom lancu elektrona sakupljaju i prenose sunčevu svjetlosnu energiju, koja se posredno koristi za sintezu adenozin-5'-trifosfata (ATP) i nikotinamid adenin dinukleotid fosfata (NADPH). Nastale molekule izvor su energije za drugi dio fotosinteze, reakcije neovisne o svjetlu (Calvinov ciklus) gdje se odvija pretvorba CO_2 u šećere (Wang i sur. 2011). Glavnu ulogu u procesu ugradnje CO_2 u organske spojeve ima enzim ribuloza-1,5-bisfosfat karboksilaza oksigenaza (RuBisCO) koji katalizira prvu reakciju Calvinovog ciklusa - karboksilaciju ribuloza-1,5-bisfosfata. Međutim, RuBisCO katalizira i oksigenaciju ribuloza-1,5-bisfosfata pri čemu nastaje fosfoglikolat, koji se ne može direktno uključiti u Calvinov ciklus već je potreban dodatan utrošak energije da bi se «izgubljeni» ugljik vratio u Calvinov ciklus. Ovaj proces poznat je pod nazivom fotorespiracija i značajno reducira učinkovitost fotosinteze u uvjetima visoke koncentracije kisika.

Kopnene biljke mogu provoditi jedan od tri osnovna fotosintetska mehanizama: C_3, C_4 ili CAM (Crassulacean Acid Metabolism). Prvi mehanizam je najučestaliji, ali i najviše osjetljiv na vanjske uvjete (koncentraciju CO_2, temperaturu). Posljednja dva češća su kod biljaka ekstremnih staništa, poput pustinja, gdje bi visoka temperatura ograničila ili čak onemogućila C_3 fotosintezu. Za svaki od mehanizama potrebne su određene anatomske prilagodbe biljke koja ga provodi. Do nedavno, smatralo se da je C_4 mehanizam isključivo vezan uz Kranz anatomiju koju karakterizira prisutstvo dva tipa međusobno biokemijski i strukturno različitih fotosintetskih stanica: mezofilnih stanica i stanica žilnog ovoja (štapićastih stanica).

Njihovom suradnjom omogućeno je fiksiranje atmosferskog CO_2, njegovo nakupljanje oko kloroplasta te ugradnja u organske spojeve čak i kad je omjer koncentracija CO_2 i O_2 vrlo nizak. Na taj način smanjen je udio fotorespiracije koja u C_3 biljaka uzrokuje nepotreban gubitak energije. Međutim, novija istraživanja pokazuju da postoje biljne vrste iz porodice *Chenopodiaceae* koje ne posjeduju dva različita tipa fotosintetskih stanica, već takav oblik fotosinteze mogu provoditi unutar jedne stanice (Chuong i sur. 2006).

Seminarski rad ukratko obrađuje C_4 fotosintezu, ali s naglaskom na njen jednostanični oblik te daje kratak pregled biljnih vrsta koji je koriste, njihovih anatomskih prilagodbi i specifičnosti koje im omogućuju takav jedinstven oblik fotosinteze. Istraživanja iz tog područja uglavnom su usmjerena na proučavanje biljaka iz porodice *Chenopodiaceae* pa se većina informacija u ovom radu odnosi upravo na tu porodicu.

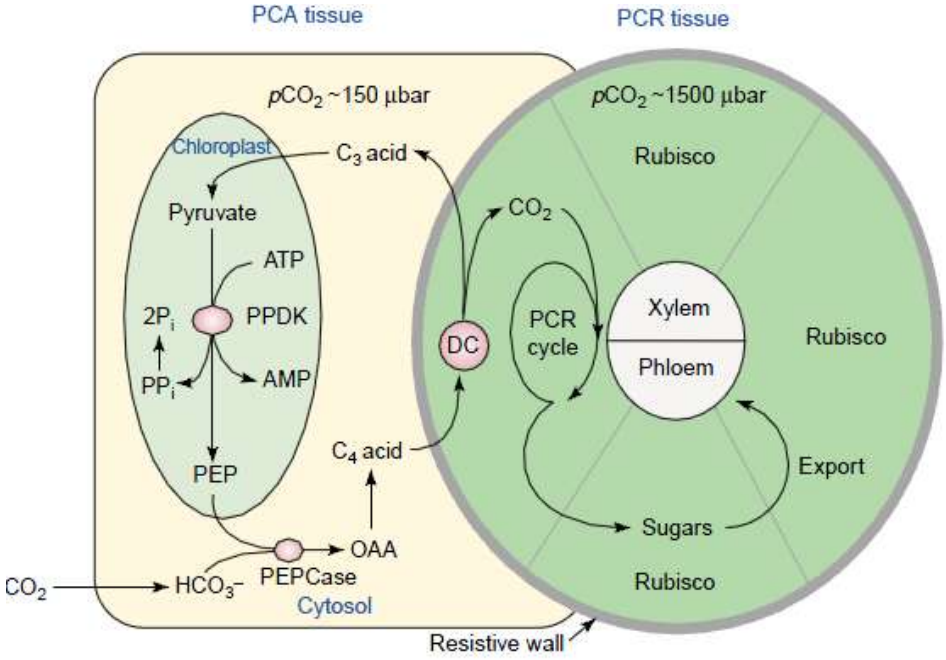
2. C_4 FOTOSINTEZA – TKO JE PROVODI I KAKO?

Osnovna karakteristika C_4 fotosinteze je alternativan način fiksiranja ugljikovog dioksida. Reakcije kroz koje se to odvija jednake su u biljaka s klasičnom Kranz anatomijom i onih bez nje no mjesto njihovog odvijanja je različito. Općenito, reakcija fotosintetske asimilacije ugljika (eng. photosynthetic carbon assimilation – PCA) događa se bliže površini lista/stanice gdje je koncentracija kisika visoka, a fotosintetska redukcija ugljika (eng. photosynthetic carbon reduction – PCR) bliže središtu lista/stanice gdje je koncentracija CO_2 8 do 10 puta viša od atmosferske (Sage 2002). U ovom je poglavlju ukratko objašnjen C_4 mehanizam vezan uz klasičnu Kranz anatomiju budući da čini osnovu razumijevanja C_4 fotosinteze u biljaka koje je provode unutar jedne stanice.

2.1. Mehanizam C_4 fotosinteze

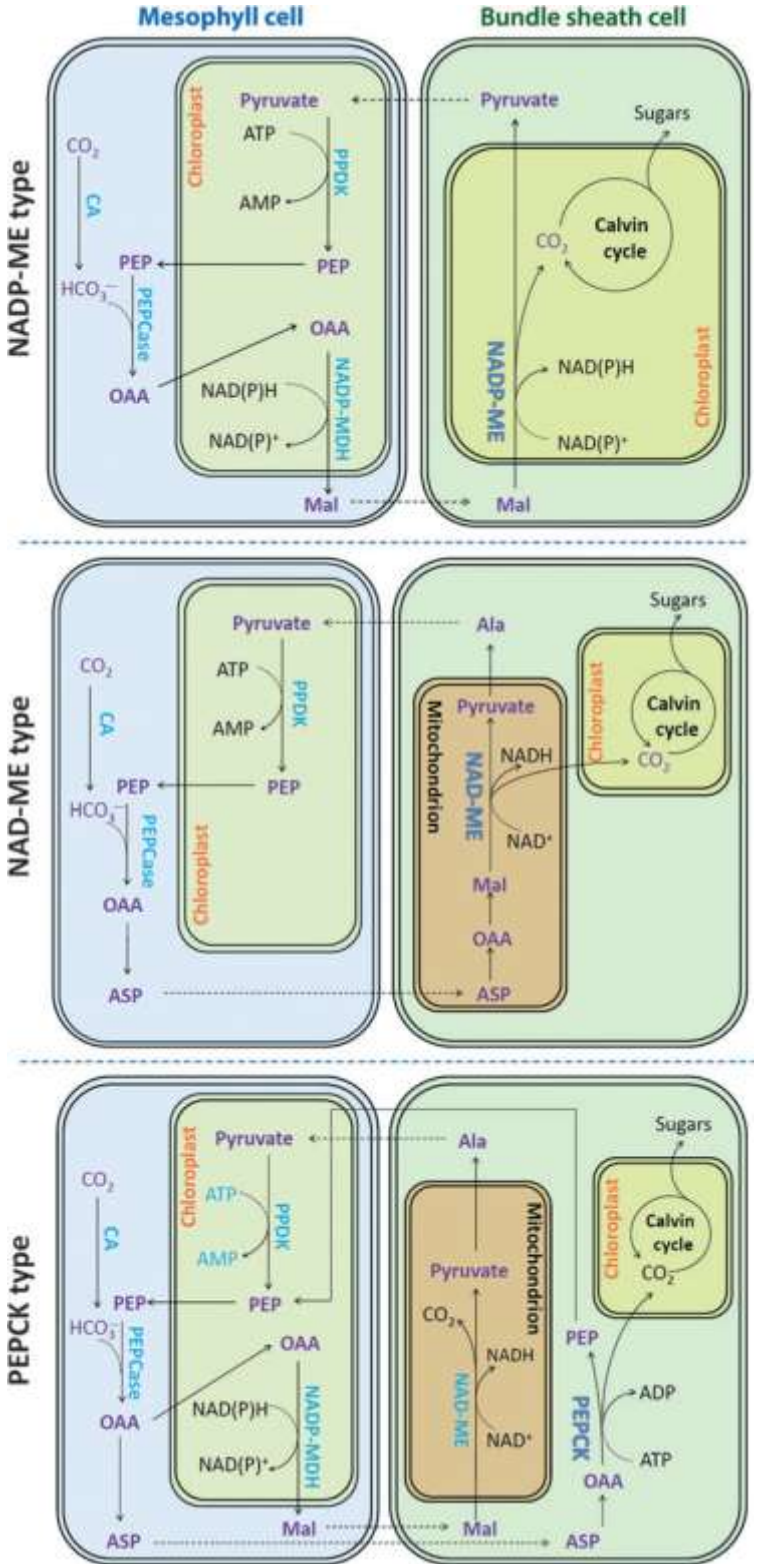
CO_2 ulazi u biljku kroz puči te difundira u mezofilne stanice gdje se pretvara u ionski oblik, HCO_3^-. Iako se ove stanice nalaze blizu površine lista pa su time izložene i visokoj koncentraciji kisika, za razliku od uobičajenih fotosintetskih stanica, one ne

sadrže RuBisCO pa je fotorespiracija onemogućena. Umjesto RuBisCO-a u mezofilnim je stanicama prisutan enzim fosfoenolpiruvat karboksilaza (PEPC) koji katalizira karboksilaciju fosfoenolpiruvata (PEP) pri čemu nastaje oksaloacetat, spoj sa četiri C atoma, iz čega proizlazi i samo ime mehanizma. Oksaloacetat se zatim pretvara u malat ili aspartat i plazmodezmijama prenosi u stanice žilnog ovoja, gdje se odvija dekarboksilacija (Voznesenskaya i sur. 2002). Otpuštanjem jednog C atoma, u obliku CO_2, nastaje piruvat koji se vraća u mezofilne stanice te se tamo pomoću enzima piruvat fosfat dikinaze (PPDK) regenerira PEP, čime se ciklus zatvara (Voznesenskaya i sur. 2005) (slika 1).



Slika 1. Prikaz C_4 fotosintetskog ciklusa kod biljaka s klasičnom Kranz anatomijom. PCA tissue – tkivo za fotosintetsku asimilaciju ugljika, PCR tissue – tkivo za fotosintetsku redukciju ugljika, PPDK – piruvat fosfat dikinaza, PEP – fosfoenolpiruvat, PEPCase – fosfoenolpiruvat karboksilaza, OAA – oksaloacetat, DC – enzim koji katalizira dekarboksilaciju (Preuzeto iz Sage 2002)

Zanimljivo je da do oslobađanja CO_2 može doći na tri različita mjesta: u kloroplastima, mitohondrijima i citosolu. Sukladno tome postoje tri različita enzima, svaki karakterističan za pojedini stanični odjeljak (slika 2).



Slika 2. Podjela C_4 fotosinteze s obzirom na enzim koji vrši primarnu dekarboksilaciju. NADP-MDH – $NADP^+$ ovisni malatni enzim, NAD-ME – NAD^+ ovisni malatni enzim, PEPCK – PEP karboksikinaza, PPDK – piruvat fosfat dikinaza, PEP – fosfoenolpiruvat, PEPCase - fosfoenolpiruvat karboksilaza, OAA – oksaloacetat, ASP – aspartat, Mal – malat (Preuzeto iz Wang i sur. 2011)

To su redom: $NADP^+$ ovisni malatni enzim (NADP-ME) u kloroplastima, NAD^+ ovisni malatni enzim (NAD-ME) u mitohondrijima i PEP karboksikinaza u citosolu (Wang i sur. 2011). Jedna biljna vrsta najčešće posjeduje samo jedan od tih enzima. U sva tri slučaja oslobođeni CO_2 se prenosi u kloroplast gdje ga RuBisCO uvodi u Calvinov ciklus. Kako se štapićaste stanice nalaze dublje u listu, difuzija kisika do njih je svedena na minimum čime je značajno smanjeno djelovanje RuBisCO-a kao oksigenaze te fotorespiracija, a posljedično povećana učinkovitost fotosinteze.

Energija potrebna za provođenje svih navedenih reakcija dobiva se iz molekula ATP-a nastalih u reakcijama ovisnim o svijetlu, koje se u C_4 biljaka odvijaju u oba tipa fotosintetskih stanica. Primanje i prenošenje svjetlosne energije se događa kao i kod svih ostalih zelenih biljaka u kloroplastima. U tim procesima sudjeluju proteinski kompleksi uronjeni u tilakoidne membrane: fotosistem II (PSII), citokrom b_6f, fotosistem I (PSI) i feredoksin-$NADP^+$ reduktaza. Između navedenih kompleksa odvija se prijenos elektrona pri čemu dolazi do pumpanja H^+ iona u tilakoidni prostor. Zaseban kompleks, ATP sintaza, koristi stvoreni gradijent H^+ iona za sintezu ATP-a.

2.2. Raznolikost C_4 biljaka

Do danas je poznato preko 8000 biljnih vrsta koje provode C_4 fotosintezu kako bi proizvele organske spojeve. C_4 fotosinteza učestalija je u jednosupnica, gdje čak 40% vrsta, najvećim dijelom iz porodice *Poaceae* (trave; između ostalih šećerna trska i kukuruz), posjeduje tipičnu Kranz anatomiju.

U dvosupnica, ovaj tip fotosinteze pronađen je u čak 15 porodica, no to iznosi svega 4.5% vrsta. Najveći broj vrsta pripada porodici *Chenopodiaceae,* podporodici *Chenopodioideae*. Radi se ponajviše o korovnim, često sukulentnim vrstama prilagođenim na mediteransku i tropsku klimu, otpornim na sušu i povećanu slanost tla. Zbog veće varijacije u anatomiji, glavnina istraživanja usmjerena je upravo na ovu porodicu. Porodica je sistematski podijeljena u 3 glavne skupine: *Salsoloideae, Salicornioideae* i *Suaedoideae*. Prve dvije skupine karakterizira uobičajena Kranz anatomija, a ako se uzima u obzir i položaj fotosintetskih naspram drugih tkiva, razlikuje se ukupno 6 anatomskih oblika (Voznesenskaya i sur. 2008). U posljednju skupinu pripadaju rodovi *Suaeda* i *Bienertia* koji ne posjeduju Kranz anatomiju, a istraživanje kojih je dovelo do spoznaje da je za odvijanje C_4 fotosinteze dovoljna jedna stanica. Do sada su pronađene i detaljnije proučene 3 vrste (slika 3): *Bienertia*

cycloptera Bunge ex Boiss., *Bienertia sinuspersici* Akhani i *Suaeda aralocaspica* (Bunge) Freitag et Schütze* (Chuong i sur. 2006). One se međusobno razlikuju po prostornoj organizaciji organela unutar fotsintetske stanice, o čemu je riječ u sljedećem poglavlju.



Slika 3. Habitusi biljaka s jednostaničnom C_4 fotosintezom. (A) - *Bienertia cycloptera* (Prilagođeno na temelju Voznesenskaya i sur. 2005). (B) – *Bienertia sinuspersici* (Prilagođeno na temelju Akhani i sur. 2005). (C) – *Suaeda aralocaspica* (Prilagođeno na temelju Voznesenskaya i sur. 2003)

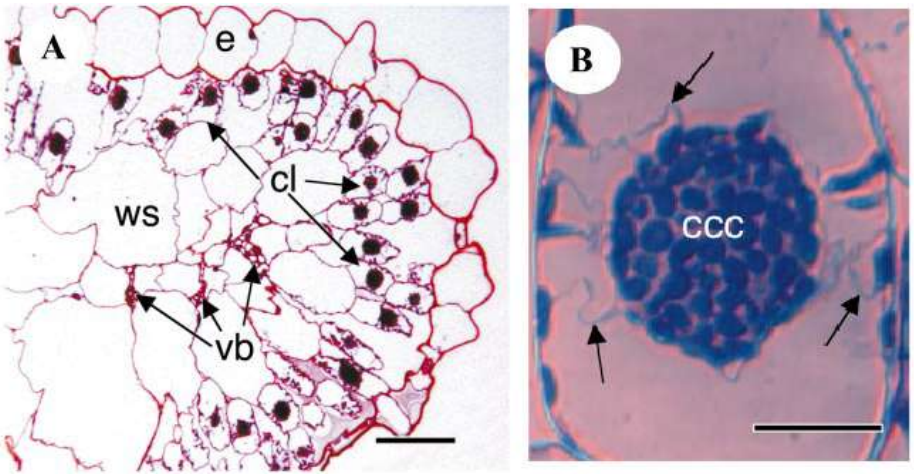
3. ORGANIZACIJA C_4 FOTOSINTETSKE STANICE

Osnova C_4 fotosinteze je kompartimentizacija organela i određenih enzima. U tri spomenute vrste rodova *Suaeda* i *Bienertia*, svaka klorenhimska stanica sadrži dvije regije koje predstavljaju ekvivalent prostornoj i funkcionalnoj odvojenosti kod Kranz anatomije (http://www.plantcell.org/content/18/9/2100a). U svakoj od tih regija nalaze se organeli i enzimi odgovorni za normalno odvijanje fotosinteze. Do sada su poznata dva oblika tako podijeljenih stanica, jedan karakterističan za rod *Bienertia*, a drugi za rod *Suaeda*.

* Izvorno ime ove vrste je *Borszczowia aralocaspica* Bunge, međutim, novija molekularna filogenetska istraživanja svrstala su *B. aralocaspica* u rod *Suaeda*

3.1. Rod *Bienertia*

Na poprečnom prerezu sukulentnog lista biljke ovog roda vidljiva su tri osnovna sloja stanica. Vanjski sloj gradi epidermu, dok unutarnji predstavlja spremišno tkivo odgovorno za pohranu vode, a izgrađen je od većih stanica nepravilnog oblika. Dio lista u kojem se odvija fotosinteza smješten je između epiderme i spremišnog tkiva i sastoji se od jednog do tri reda klorenhimskih stanica polucilindričnog oblika između kojih postoje dobro razvijeni međustanični prostori (slika 4A). U centru svake stanice okruglaste nakupine grade centralni citoplazmatski odjeljak (eng. Central cytoplasmic compartment - CCC), koji je po funkciji analogan stanicama žilnog ovoja prisutnih u biljaka s Kranz anatomijom (slika 4B). CCC je okružen velikom vakuolom te je brojnim citoplazmatskim kanalima povezan s tankim slojem citoplazme tik uz staničnu membranu - perifernim citoplazmatskim odjeljkom (eng. Peripheral cytoplasmic compartiment – PCC). Taj se drugi dio stanice funkcionalno podudara s mezofilnim stanicama u Kranz anatomiji. Tako postignuta prostorna odvojenost omogućuje da svaki odjeljak sadrži vlastite elemente koji definiraju njegovu funkciju.

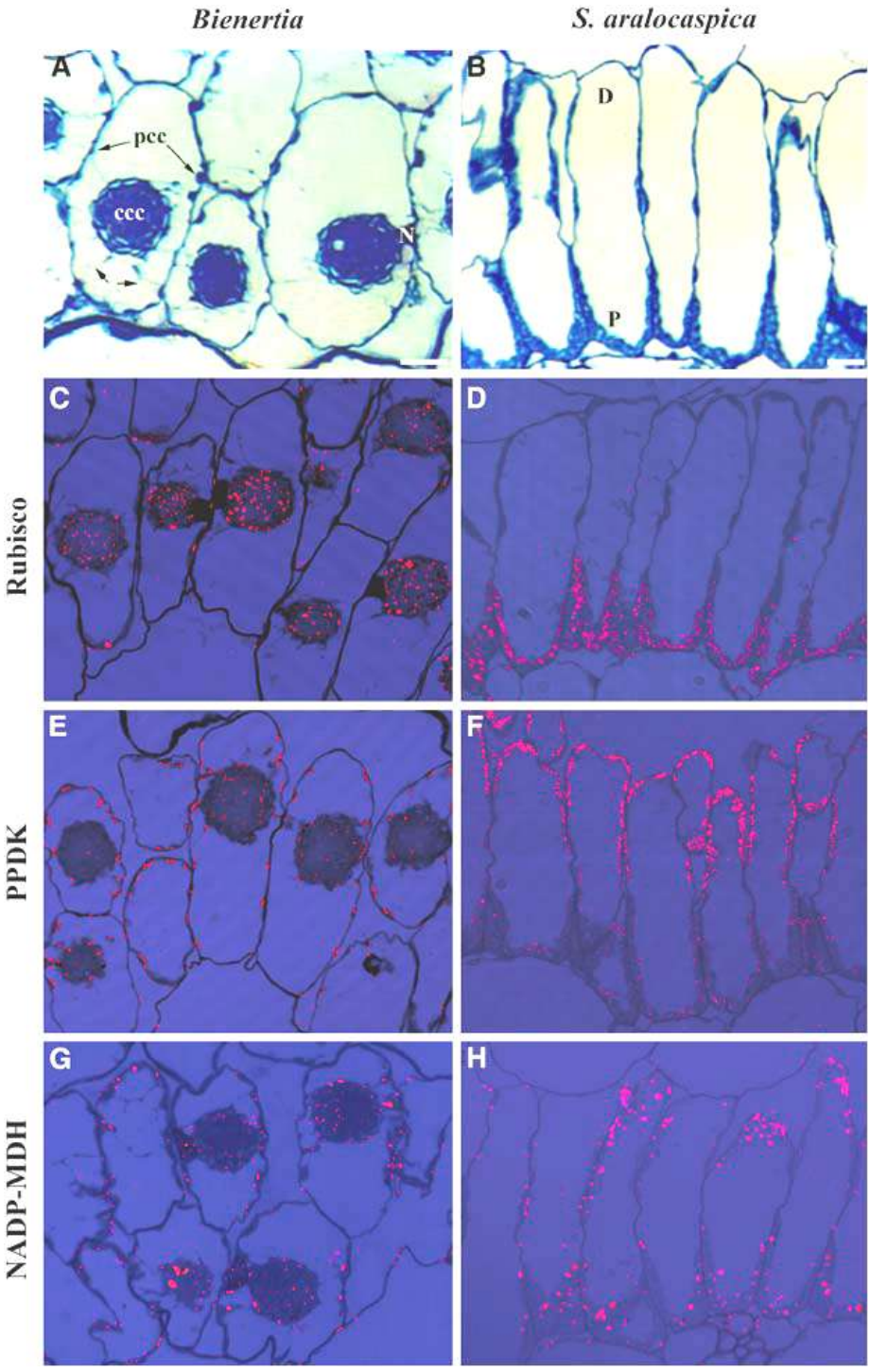


Slika 4. Svjetlosni mikrograf lista i klorenhimskih struktura biljke *B. cycloptera*. (A) – Dio lista pokazuje klorenhimske stanice (cl) koje se nalaze ispod epiderme (e), a okružuju spremišno tkivo za vodu (ws) i provodne žile (vb) (mjerilo: 100 μm). (B) – Presjek kroz klorenhimsku stanicu prikazuje CCC i mrežu citoplazmatskih kanala (označeni strelicama) kojima je on povezan s perifernom citoplazmom (mjerilo: 10 μm). (Prilagođeno na temelju Voznesenskaya i sur. 2002)

Najznačajnija karakteristika ovako podijeljenih C_4 fotosintetskih stanica je prisutnost dimorfnih kloroplasta. CCC sadrži brojne kloroplaste bogate škrobom u kojima je dobro razvijen sustav grana tilakoida. Prisutni su i veliki mitohondriji kojima je unutarnja membrana formirana u niz tubularnih i lamelarnih krista. Oni se uglavnom nalaze u centru odjeljka i okruženi su kloroplastima. Za razliku od centralnih kloroplasta, oni u PCC ne pohranjuju škrob, a udio grana tilakoida je vrlo malen. Njihova unutarnja struktura prvenstveno se sastoji od velikog broja stroma tilakoida. Također, u perifernom odjeljku u pravilu nema mitohondrija. Endoplazmatski retikulum proteže se uglavnom u perifernom dijelu, no manje količine se mogu pronaći i u centralnom dijelu. Jezgra je smještena na granici dvaju odjeljaka (Voznesenskaya i sur. 2002, 2005).

Proučavanjem razvoja lista uočeno je da mlade klorenhimske stanice ne posjeduju ovakvu strukturu već se ona razvije kasnije. Dosadašnja istraživanja pokazuju da se razvoj stanice može podijeliti na 4 osnovne faze: 1 – jezgra i kloroplasti zauzimaju velik dio citoplazme i formirane su samo male vakuole; 2 – razvoj većih vakuola i stvaranje pre-CCC s raštrkanim kloroplastima; 3 – vakuola se proširuje, a stanica ima usmjereni rast; 4 - zrela stanica je izdužena s prepoznatljivim CCC i PCC koji ostaju povezani citoplazmatskim kanalima (Park i sur. 2009).

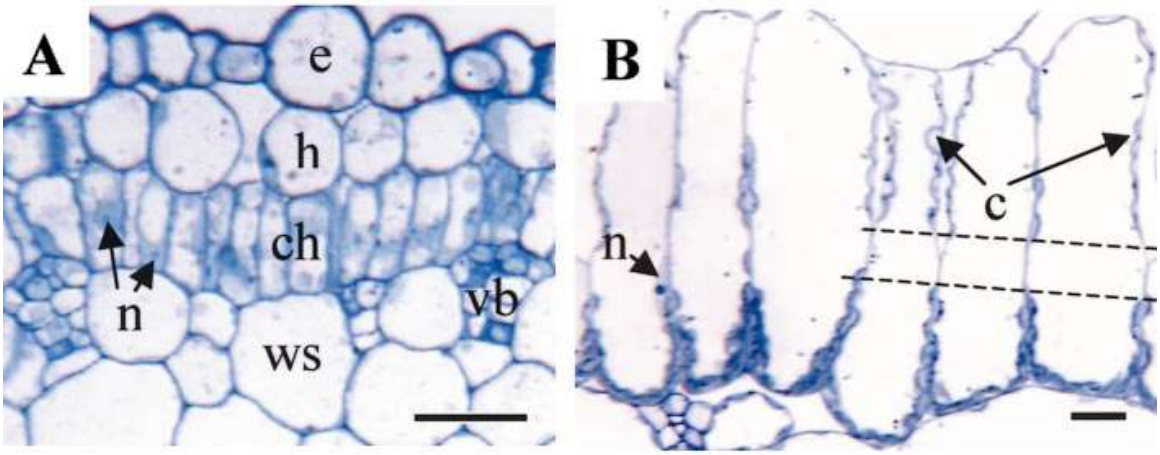
Raspodjela enzima u C_4 fotosintetskim stanicama proučavana je metodom imunolokalizacije koristeći odgovarajuća antitijela. Prisutnost RuBisCO-a otkrivena je u CCC, ali ne i u PCC (slika 5C). Nasuprot tome, PPDK je karakteristična isključivo za periferni dio (slika 5E). PEPC je prisutan u oba odjeljka, no njegova je aktivnost također mnogo veća u perifernom dijelu. Ovakva raspodjela enzima ukazuje da se prvotna fiksacija CO_2 odvija u PCC, dok se ponovno oslobađanje CO_2 iz nastalih međuprodukata događa u CCC. U rodu *Bienertia* dekarboksilaciju katalizira enzim NAD-ME lokaliziran u mitohondrijima (slika 5G) pa je sukladno tome većina mitohondrija smještena u centralnom dijelu (Voznesenskaya i sur. 2002).



Slika 5. Usporedba anatomije klorenhimskih stanica biljaka *B. sinuspersici* i *S. aralocaspica* i imunolokalizacija određenih enzima u njima. (A) i (B) – prerezi kroz klorenhimske stanice. (C), (E) i (G) – položaj enzima RuBisCO, PPDK i NADP-ME kod *Bienertia*. (D), (F) i (H) – položaj istih enzima kod *Suaeda* (mjerilo: 20 μm). (Preuzeto iz Chuong i sur. 2006)

3.2. Rod *Suaeda*

Listovi odraslih biljaka dosežu duljinu do 3 cm i također su sukulentni. Na poprečnom presjeku vidljivi su slojeve epiderme i spremišnog tkiva koje pohranjuje vodu. Fotosintetsko tkivo se, kao i u rodu *Bienertia*, nalazi ispod epiderme, no ono je u vrsta roda *Suaeda* jednoslojno. Fotosintetske stanice izduženog su oblika, a najveći dio zauzima centralna vakuola. Očita je razlika u gustoći citoplazmatskog sloja na suprotnim krajevima stanice. Na distalnom dijelu (pol udaljeniji od centra lista) citoplazma je skupljena u tanki sloj koji sadrži uske, izduljene kloroplaste smještene uz samu stijenku stanice. Ovi su kloroplasti gotovo agranalni i ne sadrže škrobna zrnca. Stijenka je na ovom dijelu stanice izložena intercelularnim zračnim prostorima, čime je povećana površina za ulazak CO_2. Suprotni pol stanice, takozvani proksimalni kraj (onaj blizu spremišnih stanica, tj. centra lista) gusto je pakiran. Na ovom dijelu stanice nisu okružene zračnim prostorima nego su zbite, a njihova citoplazma je puno gušća i sadrži brojne organele (slika 6). Kloroplasti smješteni ovdje bogati su škrobom i tilakoidni sustav im je razgranjen. Udio grana tilakoida u njima iznosi 49%, nasuprot samo 22% u kloroplastima na distalnom kraju (Voznesenskaya i sur. 2003).



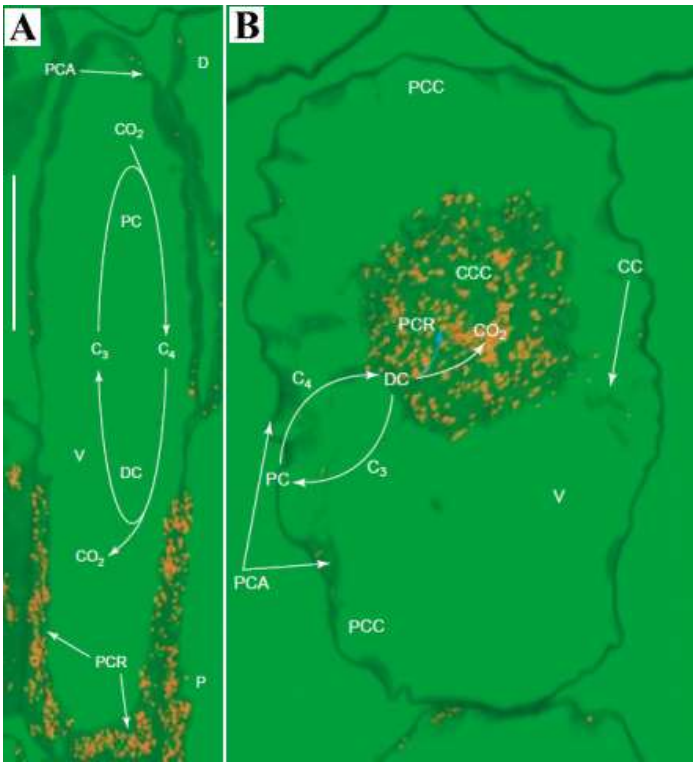
Slika 6. Anatomija lista biljke *S. aralocaspica*. (A) – Presjek kroz list pokazuje dobro definirana tkiva: epiderma (e), hipoderma (h) te jedan sloj klorenhimskih stanica (ch) koje okružuju male provodne žile (vb) i veće stanice za pohranu vode (ws). (B) – Presjek kroz sloj klorenhimskih stanica: kloroplasti (c), jezgra (n). Isprekidane linije označavaju područje između distalnog i proksimalnog kraja stanice koje je siromašno kloroplastima. (mjerilo: 20 μm) (Prilagođeno na temelju Voznesenskaya i sur. 2003)

Veliki broj povećih mitohondrija smješten je također proksimalno. Njihov matriks je gust, a kriste većinom tubularnog oblika. Jezgra se nalazi u centru stanice, a sloj citoplazme koji razdvaja distalni i proksimalni pol siromašan je organelima.

Enzimi prate raspodjelu organela: RuBisCO je koncentriran u kloroplastima proksimalnog pola (slika 5D), a NAD-ME u mitohondrijima (slika 5H). PEPC je jednoliko raspoređen u citoplazmi duž cijele stanice. Prisutnost PPDK detektirana je najvećim dijelom u kloroplastima na distalnom kraju (slika 5F). Kao i kod roda *Bienertia*, NADP-ME nije pronađen (Voznesenskaya i sur. 2003).

4. ODVIJANJE JEDNOSTANIČNE C_4 FOTOSINTEZE

Iako se izgledom razlikuju, oba oblika fotosintetskih stanica specijaliziranih za jednostaničnu C_4 fotosintezu provode identične reakcije koje im omogućavaju asimilaciju i akumulaciju CO_2. Slika 7 prikazuje odvijanje C_4 ciklusa u svakoj od tih stanica. On započinje ulaskom CO_2 u stanicu – kod roda *Suaeda* samo na distalnom kraju (slika 7A, oznaka D), a kod roda *Bienertia* na perifernom dijelu stanice, tj. duž cijele površine stanice (slika 7B, oznaka PCC). Ti kompartimenti nazvani su i PCA regijom jer se u njima odvija asimilacija uglika, tj. karboksilacija PEP-a (slika 7, oznaka PC). Nastali C_4 međuprodukti u oba slučaja prelaze kroz citoplazmatske kanale do drugog kompartimenta, proksimalnog pola kod *Suaeda* (slika 7A, oznaka P), odnosno do CCC kod *Bienertia* (slika 7B, oznaka CCC). Tamo ulaze u mitohondrije gdje NAD-ME katalizira njihovu dekarboksilaciju (slika 7, oznaka DC). Oslobođeni CO_2 difundira u kloroplaste (na slici 7 označeni crvenim točkicama) i uključuje se u Calvinov ciklus djelovanjem RuBisCO-a. (Voznesenskaya i sur. 2002, Lara i sur. 2006).



Slika 7. Dva oblika jednostaničnog C_4 ciklusa. (A) – rod *Suaeda*. (B) – rod *Bienertia*. Oznake: CC – citoplazmatski kanali, PCA – dio stanice gdje se odvija fotosintetska asimilacija ugljika, PCR – dio stanice gdje se odvija fotosintetska redukcija ugljika, DC – dekarboksilacija, PC – PEP karboksilacija, crvenkaste točkice – kloroplasti, V – vakuola (mjerilo: 25 μm) (Preuzeto iz Sage 2002)

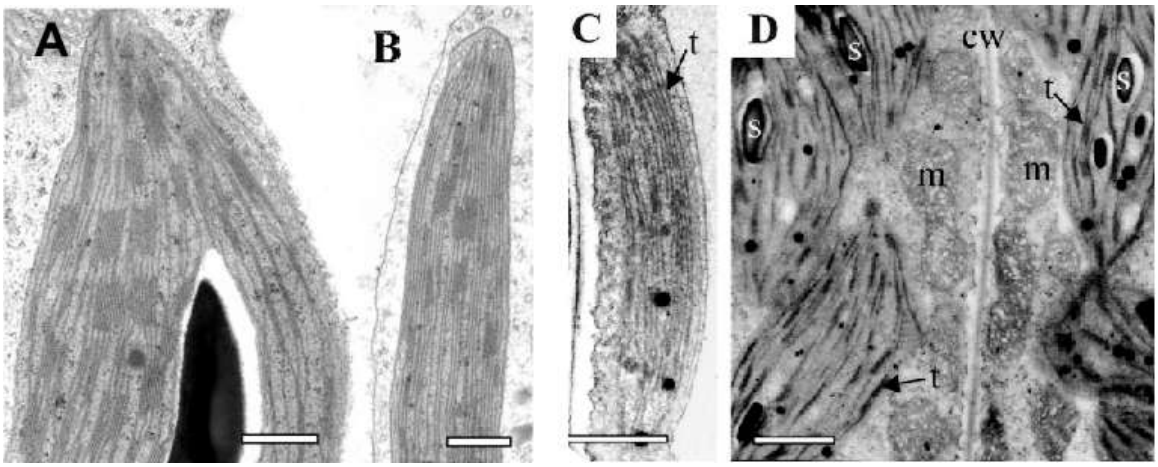
5. OBLIK, ULOGA I POLOŽAJ DIMORFNIH KLOROPLASTA

C_4 mehanizam fotosinteze često je praćen pojavom dva oblika kloroplasta koji se razlikuju prvenstveno po veličini i obliku. Kloroplastni dimorfizam izraženiji je kod NADP-ME biljaka gdje razlike postoje i u unutarnjoj strukturi, tj. udjelu grana tilakoida i prisutnosti škrobnih zrnaca. Nasuprot, kod NAD-ME biljaka omjer grana i stroma tilakoida sličan je u oba oblika, no razlika u veličini i dalje postoji (Dengler i Taylor 2000). Također, u kloroplastu postoji određen raspored proteinskih kompleksa koji sudjeluju u reakcijama ovisnim o svjetlu: u području grana tilakoida nalazimo PSII, citokrom i feredoksin-$NADP^+$ reduktazu, a u stroma tilakoide su usidreni PSI i ATP sintaza. Funkcija PSII je fotoliza vode pri čemu dolazi do

oslobađanja H^+ iona koji se koristi za stvaranje gradijenta i molekularnog kisika. Tako se koncentracija kisika unutar stanice malo povećava.

Uspoređujemo li biljku sa C_3 fotosintezom i onu s C_4 mehanizmom, možemo uočiti sljedeće razlike. Pri uvjetima povišene temperature ili smanjene količine vode, svaka biljka pritvara puči. To dovodi do smanjenog ulaska CO_2, no kisik se i dalje proizvodi fotolizom vode. U ovim se uvjetima povećava oksigenazna aktivnost RuBisCO-a, što u biljaka s C_3 fotosintezom uzrokuje nepotrebnan gubitak energije jer je potrebno provesti dodatan proces fotorespiracije. Nasuprot tome, u C_4 biljaka prvi enzim koji veže CO_2 u mezofilnim stanicama je PEPC. Njegov afinitet za CO_2 je vrlo visok, a kako nema vezno mjesto za kisik, ne može njime biti inhibiran (Lara i sur. 2006). Kao što sam već rekla, karakteristika nekih C_4 biljaka su i agranalni kloroplasti u stanicama žilnog ovoja koji nemaju mnogo grana tilakoida pa je udio PSII također minimalan, tj. ovi kloroplasti gotovo i ne provode fotolizu vode. Budući da se ne stvara kisik, moguće je održavati njegovu razinu vrlo niskom te omogućiti da RuBisCO katalizira uglavnom karboksilaciju. Iako nedostatak PSII narušava neciklički tok elektrona i time ograničava sintezu ATP-a, ona ipak nije potpuno inhibirana. Postoji alternativni put, takozvani ciklički tok elektrona u kojem elektroni konstantno kruže preko PSI i citokroma, a pokretni prijenosnici između njih su feredoksin i plastokinon. Međutim, nedostatkom PSII inhibiran je nastanak NADPH. Ovakva organizacija posebno je istaknuta kod Kranz biljaka koje posjeduju NADP-ME. Naime, za normalno funkcioniranje ovog enzima nužan je $NADP^+$. Kako se $NADP^+$ u cikličkom toku elektrona ne troši jer nema sinteze NADPH, dostupan je enzimu u dovoljnim količinama (Offermann i sur. 2011b).

Rezultati daljnjih istraživanja, čiji je cilj bio provjeriti vrijedi li analogna organizacija za rodove *Suaeda* i *Bienertia*, potpuno su neočekivani. Budući da kompartimenti fotosintetskih stanica ovih biljaka imaju analognu funkciju kao dva tipa stanica kod Kranz anatomije, očekivalo se da će u skladu s tim i položaj granalnih, odnosno agranalnih kloroplasta biti jednak. Međutim, otkriven je potpuno obrnut smještaj kloroplasta (slika 8). Ovo se pokušava objasniti činjenicom da njihova funkcija nije samo fiksacija ugljika, nego i zadovoljavanje energetskih potreba stanice proizvodnjom NADPH i ATP-a. Tako su na mjestima koja sadrže RuBisCO (proksimalni pol u *Suaeda*, odnosno CCC odjeljak u *Bienertia*) detektirani kloroplasti koji posjeduju više grana tilakoida i imaju PSII koji sudjeluju u necikličkom toku



Slika 8. Dimorfni kloroplasti. (A) i (B) kod *B. cycloptera*. (A) – kloroplast s brojnim grana tilakoidima i škrobom u CCC. (B) – agranalni kloroplast u PCC. (mjerilo: 0.5 μm) (Prilagođeno na temelju Voznesenskaya i sur. 2005). (C) i (D) kod *S. aralocaspica*. (C) – gotovo agranalni kloroplast distalnog dijela stanice. (D) – Granalni kloroplasti i brojni mitohondriji u proksimalnom dijelu fotosintetske stanice. cw – stanična stijenka, m – mitohondriji, s – škrobna zrnca, t – tilakoidne membrane (mjerilo: 1 μm) (Prilagođeno na temelju Voznesenskaya i sur. 2003)

elektrona pri čemu nastaju O_2 i NADPH te ATP. Iako to izgleda nepovoljno jer O_2 ograničava rad RuBisCO-a, na ovaj način osigurana je dovoljna količina energije u obliku NADPH i ATP-a koja je neophodna za provođenje Calvinovog ciklusa u ovom kompartimentu. U prilog tome ide i činjenica da ove biljke za dekarbokcilaciju koriste NAD-ME za čije funkcioniranje nije potreban $NADP^+$, pa je on u potpunosti raspoloživ kloroplastima za proizvodnju NADPH. Suprotno, na distalnom polu u *Suaeda*, tj. u PCC kod *Bienertia* nalaze se agranalni kloroplasti u kojima nema sinteze NADPH ni O_2 (Offermann i sur. 2011b). Uzroci još nisu otkriveni, no možda bi niža koncentracija O_2 u ovom dijelu stanice mogla omogućiti difuziju O_2 iz kompartimenta s RuBisCO-m čime bi karboksilazna funkcija ovog enzima bila poboljšana.

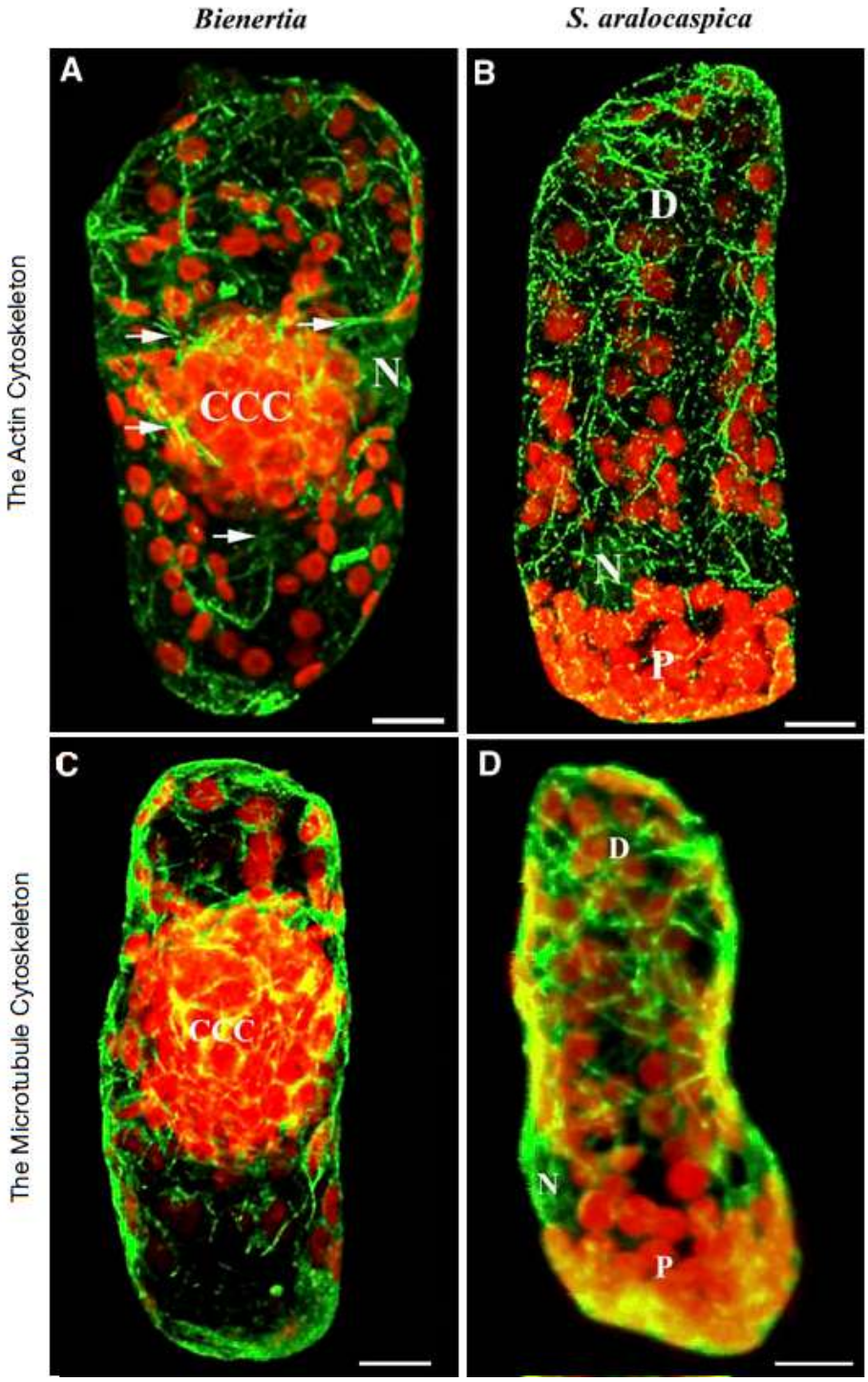
Razvoj kloroplasta još je jedna od razlika između C_4 biljka s Kranz anatomijom i onih bez nje. One prve u različitim stanicama stvaraju različite kloroplaste, s grana tilakoidima u mezofilnim, a agranalne u stanicama žilnog ovoja, što je posljedica transkripcijske kontrole gena. No kako nastaju dimorfni kloroplasti unutar iste stanice? U mladim klorenhimskim stanicama postoji samo jedan oblik kloroplasta – svi su podjedanko raspoređeni u citoplazmi i sadrže škrob i RuBisCO. Smatra se da odgovor leži u selektivnom unosu proteina kodiranih genima u jezgri u određene plastide. Ipak najveći dio procesa još uvijek je nepoznanica (Offermann i sur. 2011a).

6. ODRŽAVANJE USTROJA C_4 FOTOSINTETSKE STANICE I KONTROLA FOTOSINTETSKIH PROCESA

Svaka stanica, bilo biljna ili životinjska, ima određenu unutarnju organizaciju organela i stanične procese koji joj omogućuju obavljanje zadane funkcije. U skladu s tim postoje i posebni regulatorni mehanizmi čija je uloga održavanje funkcionalne stabilnosti. U klorenhimskim stanicama biljaka koje provode jednostaničnu C_4 fotosintezu neophodne su dvije stvari: pozicioniranje (kompartimentizacija) organela i regulacija aktivnosti PEPC.

6.1. Uloga citoskeleta

Kretanje i fiksiranje organela, održavanje oblika stanica i transport makromolekula samo su neke od zadaća citoskeleta. Zbog toga se pretpostavlja da je njegova uloga u formiranju i održavanju različitih odjeljaka klorenhimskih stanica u biljaka s jednostaničnom C_4 fotosintezom posebno bitna. Istraživanja pokazuju da je citoskeletna mreža tih stanica izrazito opsežna, a sastoji se većinom od mikrotubula i aktinskih filamenata. Povezanost s organelima, posebice dimorfnim kloroplastima, ostvaruje se na više načina, a i mijenja se tijekom razvoja stanice. Kloroplast je direktno ili indirektno (preko tanjih niti) vezan na deblje aktinske filamete, što je posebno važno za grubo pomicanje organela tijekom rane razvojne faze i finije pozicioniranje tijekom kasnijih faza. U potpuno formiranim stanicama kloroplast je dodatno okružen prstenovima mikrotubula kako bi ostao usidren u odgovarajućem odjeljku. To je posebno izraženo kod roda *Bienertia,* kod kojeg je cijeli CCC okružen mikrotubularnim „kavezom“ (slika 9C). Razgradnjom mikrotubula dolazi do raspada CCC jer sam pritisak vakuole i njen tonoplast nisu dovoljni da bi ga stabilizirali. Nasuprot tome, rod *Suaeda* ima organele smještene između vakuole i stanične stijenke, što samo po sebi daje veću mehaničku čvrstoću. Zbog toga je kod tog roda potreba za gustom mrežom mikrotubula smanjena (Chuong i sur. 2006).



Slika 9. Organizacija citoskeleta klorenhimskih stanica *Bienertia* i *Suaeda* detektirana imunofluorescencijskim bojanjem. (A) i (B) – zelena boja prikazuje aktinsku mreža (strelicom su označene deblje niti koje povezuju CCC i PCC). (C) i (D) – zelena boja prikazuje mikrotubule. (mjerilo: 10 μm) (Prilagođeno na temelju Chuong i sur. 2006)

6.2. Regulacija fosfoenolpiruvat karboksilaze (PEPC)

Fosfoenolpiruvat karboksilaza neophodna je za bilo koji alternativni način fotosinteze u biljaka. Također, izoenzimi ovog enzima su prisutni i u C_3 biljaka gdje sudjeluju u povezivanju metaboličkih procesa, poput uvođenja PEP-a u Krebsov ciklus ili neautotrofne fiksacije CO_2 (npr. u nefotosintetskim tkivima). Da bi provođenje jednostanične C_4 fotosinteze uvijek bilo u skladu s okolišnim uvjetima i unutarnjim potrebama biljke, nužna je kontrola svih enzimatskih aktivnosti, a posebice karboksilacije. Budući da je prisutan u cijeloj stanici, aktivnost PEPC mora biti ograničena na periferni (*Bienertia*), odnosno distalni (*Suaeda*) dio klorenhimske stanice. Predložena su tri načina kojima bi PEPC kataliza u preostalim odjeljcima (centralnom, odnosno proksimalnom) mogla biti limitirana: 1 – manja količina enzima jer je zbog brojnih organela (kloroplasta i mitohondrija) citosolni prostor smanjen; 2 – selektivna kontrola enzimatske aktivnosi metabolitima ili kovalentnim modifikacijama; 3 – nedostupnost PEP-a jer je enzim potreban za njegovu sintezu, PPDK, selektivno smješten u kloroplaste suprotnog odjeljka. Glavni regulatori PEPC-a su malat i glukoza-6-fosfat (G6P). Regulacija je alosterička, u prvom slučaju negativna (vezanje malata smanjuje aktivnost enzima), a u drugom pozitivna (vezanje G6P povećava aktivnost enzima). Također, postoji regulacija fosforilacijom. Ukoliko je fosfatna skupina vezana na serinski ogranak na N kraju enzima, osjetljivost PEPC-a na malat se smanjuje pa njegova katalitička aktivnost raste. Fosforilacija je pod kontrolom PEPC kinaze, a njena aktivnost je potaknuta svjetlom pa je najveća oko podneva kada je osvjetljenje Sunca najjače (Lara i sur. 2006).

7. EVOLUCIJA C_4 FOTOSINTEZE I NJENO EKONOMSKO ZNAČENJE

7.1. Evolucijski dokazi C_4 fotosinteze

Osim unutarnje organizacije stanice i načina na koji se odvija C_4 fotosinteza, ono što je predmet diskusija je njena evolucija. Trenutne evolucijske teorije predlažu model po kojem se C_4 fotosinteza razvila prije oko 29 milijuna godina kao odgovor na

neučinkovitost RuBisCO-a u novonastalim uvjetima smanjene koncentracije atmosferskog CO_2, a održala se zahvaljujući prirodnoj selekciji. Naime, prije više od 35 mil. god. udio CO_2 u atmosferi bio je do 100 puta veći nego danas, no kako se on s vremenom smanjivao, potreba za učinkovitijim načinom fotosinteze je rasla (Osborne i Beerling 2006).

Pojava ovog mehanizma predstavlja najbolji primjer konvergentne evolucije jer se razvio neovisno u preko 40 biljnih evolucijskih skupina. Budući da je sam mehanizam vrlo kompleksan i zahtjeva koordiniranu ekspresiju više od 30 gena, postavlja se pitanje kako se takvo svojstvo moglo javiti toliko puta (http://www.palaeobiology.org.uk/projects_05.htm). Pretpostavlja se da je jedan od uzroka ekstremna slanost tla na kojem rastu ove biljne skupine. Visoki salinitet smanjuje interspecijsku kompeticiju na tim staništima pa su biljke s boljim svojstvima iskorištavanja vode, posebice one s jednostaničnom C_4 fotosintezom, mogle imati neometan razvoj bez kompetitora (Sage 2002).

Postoji nekoliko evolucijskih dokaza koji ukazuju da se C_4 fotosinteza razvila u kasnom miocenu. Najstariji ostaci lista s vidljivom Kranz anatomijom pronađeni su u Kaliforniji, a starost je procijenjena na 12.5 mil. god. Još jedan, nešto mlađi dokaz (oko 7 mil. god.) je silicificirana trava. Smatra se da se mehanizam prvi puta pojavio kod *Poaceae* (razvile se prije oko 60 mil. god.), pa su provedene usporedbe sekvenci DNA između različitih vrsta. Metodom „molekularnog sata“ (određivanje starosti na temelju broja mutacija) dobiveni su rezultati da se C_4 fotosinteza mogla javiti u razdoblju oligocena (prije 25 – 32 mil. god.). Na temelju ovih podataka pretpostavlja se da se u ostalih skupina (dvosupnica) razvila tek kasnije (Osborne i Beerling 2006).

Osim fosilnih dokaza, kao izvor informacija o evoluciji koristi se usporedba pojednih enzima u srodnih skupina. U slučaju C_4 vrsta korišten je PEPC i dobiveni su zanimljivi rezultati. Bitna osobina C_4 izoenzima je već prije spomenuti serinski ogranak važan za regulaciju fosforilacijom koji je zamijenio alanin koji se nalazi kod C_3 izoenzima. Upravo ta razlika ukazuje na to da je moguć razvoj C_4 iz C_3 biljaka. Biokemijski i molekularni podaci dobiveni iz rodova *Bienertia* i *Suaeda* pokazuju da PEPC u biljaka s jednostaničnom C_4 fotosintezom ima iste karakteristike kao i onaj u biljaka s tipičnom Kranz anatomijom. Uz to filogenetska istraživanja različitih markera (proteinskih podjedinica, određenih gena) pokazala su da su se dva danas

poznata jednostanična mehanizma razvila zasebno. To može biti rezultat razvoja iz zajedničkog pretka ili posljedica konvergentne evolucije (Lara i sur. 2006).

7.2. C_4 biljke – usjevi budućnosti

Iako je ukupni brojevni udio C_4 vrsta jako mali, brojnost njihovih jedinki je nezamjenjiva. Na njih otpada 20-30% fiksacije CO_2 na kopnu te sačinjavaju 30% svjetske poljoprivredne proizvodnje žitarica. Ideja o unosu povoljnih C_4 svojstava u C_3 biljke već nekoliko godina predstavlja strategiju kojom bi se poboljšala njihova fotosintetska produktivnost. Danas sve više agronoma i biologa provodi eksperimente na najčešćim C_3 žitaricama, posebice riži (*Oryza sativa* L.) i žitu (*Triticum aestivum* L.). Ohrabrujuća činjenica je ta što sve C_3 biljke već posjeduju enzime potrebne za C_4 fotosintezu, a neke (npr. celer i duhan) čak provode oblik C_4 ciklusa u kojem sudjeluju korijen i parenhimske stanica žila. Isprva, najveći problem predstavljalo je formiranje Kranz anatomije koja bi omogućila koncentriranje CO_2 (Sage 2002). Nakon otkrića da se C_4 oblik fotosinteze može provoditi unutar jedne stanice, nedostatak Kranz anatomije više nije prepreka. Aktualna pitanja s kojima se inženjeri susreću su potreba za povećanom ekspresijom određenih gena te kontrola proteina (enzima) koji nastaju njihovom translacijom (Miyao i sur. 2011). Iako do sada niti jedna umjetno uspostavljena jednostanična C_4 fotosinteza nije bila uspješna, svako novo znanje približava nas tome i istovremeno doprinosi razumijevanju evolucije i metaboličke regulacije C_4 fotosintetskih gena.

Kroz ovaj rad prikazano je da se C_4 fotosinteza može odvijati unutar jedne stanice, ali samo u posebno organiziranim fotosintetskim stanicama, koje su za sada prisutne u samo 3 biljne vrste iz porodice *Chenopodiaceae*. Cilj daljnjih istraživanja je pronaći način kojim bi se ovakav mehanizam ugradio u C_3 biljke i poboljšao njihova fotosintetska svojstva.

8. LITERATURA

Akhani, H., Barroca, J., Koteeva, N.K., Voznesenskaya, E.V., Franceschi, V.R., Edwards, G.E., Ghaffari, S.M., Ziegler, H, Lammers, T.G. (2005) Bienertia sinuspersici (Chenopodiaceae): A New Species from Southwest Asia and Discovery of a Third Terrestrial C_4 Plant Without Kranz Anatomy. Systematic Botany 30 (2): 290–301.

Chuong, S.D.X., Franceschi, V.R., Edwards, G.E. (2006) The cytoskeleton maintains organelle partitioning required for single-cell C_4 photosynthesis in Chenopodiaceae species. Plant Cell 18 (9): 2207–2223.

Dengler, N.G., Taylor, W.C. (2000) Developmental Aspects of C_4 photosynthesys. U: Advances in Photosynthesis and Respiration, Vol. 9 - Photosynthesis: Physiology and Metabolism. (Leegood, R.C., Sharkey, T.D., von Caemmerer, S., ur.) Kluwer Academic Publisher, Nizozemska. 471–495.

Lara, M.V., Chuong, S.D.X., Akhani, H., Andreo, C.S., Edwards, G.E. (2006) Species having C_4 single-cell-type photosynthesis in the Chenopodiaceae family evolved a photosynthetic phosphoenolpyruvate carboxylase like that of Kranz type C4 species. Plant Physiology 142 (2): 673–684.

Miyao, M., Masumoto, C., Miyazawa, S.I., Fukayama, H. (2011) Lessons from engineering a single-cell C_4 photosynthetic pathway into rice. Journal of Experimental Botany 62 (9): 3021–3029.

Offermann, S., Okita, T.W., Edwards, G.E. (2011a) How do single cell C_4 species form dimorphic chloroplasts? Landes Bioscience: Plant Signaling & Behavior 6 (5): 762–765.

Offermann, S., Okita, T.W., Edwards, G.E. (2011b) Resolving the compartmentation and function of C4 photosynthesis in the single-cell C_4 species *Bienertia sinuspersici*. Plant Physiology 155 (4): 1612–1628.

Osborne, C.P., Beerling, D.J. (2006) Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C_4 plants. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences 361 (1465): 173–194.

Park, J., Knoblauch, M., Okita, T.W., Edwards, G.E. (2009) Structural changes in the vacuole and cytoskeleton are key to development of the two cytoplasmic domains supporting single-cell C_4 photosynthesis in *Bienertia sinuspersici*. Planta 229 (2): 369–382

Sage, R.F. (2002) C_4 photosynthesis in terrestrial plants does not require Kranz anatomy. TRENDS in Plant Science 7 (7): 283–285.

Voznesenskaya, E.V., Akhani, H., Koteyeva, N.K., Chuong, S.D.X., Roalson, E.H., Kiirats, O., Franceschi, V.R., Edwards, G.E. (2008) Structural, biochemical, and physiological characterization of photosynthesis in two C_4 subspecies of *Tecticornia indica* and the C_3 species *Tecticornia pergranulata* (Chenopodiaceae). Journal of Experimental Botany 59 (7): 1715–1734.

Voznesenskaya, E.V., Koteyeva, N.K., Choung, S.D.X., Akhani, H., Edwards, G.E., Franceschi, V.R. (2005) Differentiation of cellular and biochemical features of the single-cell syndrome during leaf development in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae). American Journal of Botany 92 (11): 1784–1795.

Voznesenskaya, E.V., Edwards, G.E., Kiirats, O., Artyusheva, E.G., Franceschi, V.R. (2003) Development of biochemical specialization and organelle partitioning in the single celled C_4 system in leaves of *Borszczowia aralocaspica* (Chenopodiaceae). American Journal of Botany 90 (12): 1669–1680.

Voznesenskaya, E.V., Franceschi, V.R., Kiirats, O., Artyusheva, E.G., Freitag, H., Edwards, G.E. (2002) Proof of C_4 photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae). The Plant Journal 31 (5): 649–662.

Wang, L., Peterson, R.B., Brutnell, T.P. (2011) Regulatory mechanisms underlying C_4 photosynthesis. New Phytologist 120 (1): 9–20.

http://www.palaeobiology.org.uk/projects_05.htm

http://www.plantcell.org/content/18/9/2100a

9. SAŽETAK

Do nedavno, provođenje C_4 fotosinteze povezivano je isključivo s biljkama koje imaju dva oblika fotosintetskih stanica, mezofilne stanice i stanice žilnog ovoja, onosno Kranz anatomiju. Otkrićem tri vrste iz roda *Chenopodiaceae, Bienertia cycloptera, Bienertia sinuspersici,* i *Suaeda aralocaspica*, koje nemaju navedenih struktura, a ipak provode C_4 fotosintezu, ustanovljeno je da je za C_4 mehanizam dovoljna jedna stanica koja posjeduje dvije dobro odijeljene regije. Kod roda *Bienertia* to su periferni i centralni odjeljak, a kod roda *Suaeda* distalni i proksimalni odjeljak. Ovi odjeljci funkcionalno su analogni stanicama u Kranz anatomiji i omogućuju kompartimetizaciju organela, posebice dimorfnih kloroplasta te fotosintetskih enzima. Međutim smještaj dimorfnih kloroplasta kod ovih biljaka različit je nego kod biljaka s uobičajenom C_4 fotosintezom što se objašnjava njihovom ulogom u zadovoljavanju energetskih potreba stanice. Za održavanje cjelokupne stanične organizacije odgovorni su elementi citoskeleta – guste mreže aktinskih niti i mikrotubula. Kontrola C_4 ciklusa temelji se na regulaciji aktivnosti enzima fosfoenolpiruvat karboksilaze (PEPC). Ta regulacija može biti alosterička ili regulacija fosforilacijom. PEPC izoenzime nalazimo i kod C_3 biljaka pa ovaj enzim ima veliku ulogu u utvrđivanju evolucije C_4 biljaka. Uspoređivanjem PEPC izoenzima utvrđeno je da je C_4 fotosinteza najvjerojatnije evoluirala iz C_3 fotosinteze prije oko 25 – 32 milijuna godina. Zanimanje za C_4 fotosintezu, osobito jednostaničnu, proizlazi iz činjenice da su biljke koje posjeduju ovaj mehanizam otpornije na ekstremne okolišne uvjete, pa bi njegova uspješna ugradnja u uobičajene C_3 žitarice značile veliki napredak u svjetskom uzgoju usjeva.

10. SUMMARY

Until recently, C_4 photosynthesis was thought to be associated only with plants that possess two types of photosynthetic cells, mesophyll and bundle sheath cells, or so-called Kranz anatomy. The discovery of three *Chenopodiaceae* species, *Bienertia cycloptera, Bienertia sinuspersici* and *Suaeda aralocaspica*, which do not have these structures, and yet carry out C_4 photosynthesis, showed that the C_4 mechanism can be implemented within a single chlorenchyma cell that has two distinct regions. Those are peripheral and central compartments in *Bienertia* and distal and proximal compartments in *Suaeda*, respectively. Such cellular organisation is analogous to Kranz anatomy and enables compartmentalization of organelles, primarily dimorphic chloroplasts, as well as photosynthetic enzymes. A distinctive feature of the single-cell C_4 photosynthesis is the positioning of dimorphic chloroplasts with respect to different compartments, which is the opposite than in common C_4 plants. This is due to their role in meeting the energy requirements of the cell. The cytoskeleton, a dense network of actin filaments and microtubules, maintains the spatial organisation of cellular structures. The C_4 cycle is controlled mainly through the regulation of activity of the enzyme phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC), either allosterically or via phosphorylation/dephosphorylation. Since PEPC isoenzymes are also found in C_3 plants, they are important in elucidating the evolution of C_4 plants. The comparison of these isoenzymes shows that the C_4 plants probably evolved 25 – 32 million years ago from a C_3 photosynthetic form. The fact that C_4 plants have better photosynthetic performance on extreme habitats, such as deserts or saline soils, drives the interest for investigating single-cell C_4 photosynthesis. Successful introduction of the C_4 photosynthetic mechanism into C_3 plants could mean a major breakthrough in the global crop cultivation.