



## TEK HÜCRE C<sub>4</sub> FOTOSENTEZİ

Buse ÇÖKMEZ<sup>1\*</sup>, Yasemin ÖZDENER KÖMPE<sup>1</sup>, Fazıl ÖZEN<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Anabilim Dalı, 55200, Samsun, Türkiye

<sup>2</sup>Kocaeli Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Anabilim Dalı, 41380, Kocaeli, Türkiye

**Özet:** Tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezi moleküler, biyokimyasal, anatomik özelliklerin bir bütünüdür. C<sub>4</sub> fotosentezinin yaklaşık 25-30 milyon önce Oligosen'de CO<sub>2</sub> seviyesindeki azalmaya bağlı olarak ortaya çıktığı tahmin edilmektedir. Yüksek yapılı bitkilerde, yüksek sıcaklıklarda fotosentezin verimliliği, Rubisco (Ribuloz 1,5 bisfosfat karboksilaz/oksijenaz) enziminin oksijenaz aktivitesi ile sınırlanmaktadır. Karasal bitkilerin bazıları fotorespirasyon ile kaybedilen karbon miktarını en aza indirmek için Rubisco'nun CO<sub>2</sub> tutması için artırıcı mekanizmalar geliştirmiştir ve tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezi Kranz anatomi olarak isimlendirilen mezofil ve demet kını adı verilen iki farklı hücre tipinde evrimleşmiştir. C<sub>4</sub> fotosentezi dimorfik kloroplast yapısı, Kranz anatomi ve C<sub>4</sub> yolunun biyokimyası olarak çeşitlilik göstermektedir. Karasal bitkilerde tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezi 1960'ların ortalarında Chenopodiaceae familyasına ait dört türde (*Bienertia aralospica*, *Bienertia cycloptera*, *Bienertia sinuspersici*, *Bienertia kavirense*), sucul ve fakültatif (hem oksijenli hem de oksijensiz ortamda yaşayan) tek çenekli bir bitki olan *Hydrilla verticillata*' da keşfedilmiştir. Son yıllarda C<sub>4</sub> bitkilerinin özelliklerinin ortaya konması için birçok çalışma yapılmaya devam edilmektedir. Bu derlemede, karasal ve sucul bitkilerde tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezi, C<sub>4</sub> fotosentezinin mekanizması, kimyası gibi konuların incelenmesi amaçlanmıştır.

**Anahtar kelimeler:** Tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezi, Rubisco, C<sub>4</sub> bitkileri


### Single-cell C<sub>4</sub> Photosynthesis


**Abstract:** Single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis is a set of molecular biochemical, molecular, anatomical features. Single C<sub>4</sub> photosynthesis is estimated to have occurred in the Oligocene about 25-30 million ago due to decreased CO<sub>2</sub> levels. In higher plants, the efficiency of photosynthesis at high temperatures is limited by the oxygenase activity of the Rubisco (Ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase/oxygenase) enzyme. Some terrestrial plants have developed enhancing mechanisms for Rubisco's CO<sub>2</sub> retention to minimize the amount of carbon lost by photorespiration, and single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis has evolved in two different cell types called mesophyll and bundle sheath cells. C<sub>4</sub> photosynthesis dimorphic chloroplast structure varies in Kranz anatomy and biochemistry of the C<sub>4</sub> pathway. Single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis in terrestrial plants in the mid-1960s in four species belonging to the family Chenopodiaceae (*Bienertia aralospica*, *Bienertia cycloptera*, *Bienertia sinuspersici*, *Bienertia kavirense*) was also discovered. Single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis in *Hydrilla verticillata*, an aquatic and facultative (living in both an oxygenated and oxygen-free environment) monocot plant, has been discovered. In recent years, many studies have continued to be carried out to determine the properties of C<sub>4</sub> plants. In this review, it is aimed to examine the subjects such as Single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis in terrestrial and aquatic plants, mechanism and chemistry of C<sub>4</sub> photosynthesis.


**Keywords:** Single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis, Rubisco, C<sub>4</sub> plants

\*Sorumlu yazar (Corresponding author): Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Anabilim Dalı, 55200, Samsun, Türkiye

E mail: buse.ckmez@gmail.com (B. ÇÖKMEZ)

Buse ÇÖKMEZ  <https://orcid.org/0000-0002-9268-5929>

Yasemin ÖZDENER KÖMPE  <https://orcid.org/0000-0003-1649-4298>

Fazıl ÖZEN  <https://orcid.org/0000-0001-9293-908X>

**Gönderi:** 18 Ekim 2021

**Received:** October 18, 2021

**Kabul:** 27 Nisan 2022

**Accepted:** April 27, 2022

**Yayınlanma:** 01 Temmuz 2022

**Published:** July 01, 2022

**Cite as:** Çökmez B, Özdener Kömpe Y, Özen F. 2022. Single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis. BSJ Eng Sci, 5(3): 124-129.

### 1. Giriş

Tropik, sıcak ve kurak bölgelerde yaşayan bitkiler fotosentez reaksiyonları için özel bir yol geliştirmişlerdir ve oluşan ilk ara ürün 4C'lu bir bileşik olan oksaloasetat olduğu için bu metabolik yol C<sub>4</sub> yolu ya da Hatch ve Slack metabolik yolu olarak adlandırılmaktadır (Hatch, 1987). CO<sub>2</sub>'nin iki molekül 3-Fosfogliseraldehit (3-PGA) oluşturmak için alıcı bir molekül olan ribuloz-1,5 bifosfata (RuBP) bağlanması Rubisco enzimi tarafından katalize edilmektedir (Andersson ve Backlund, 2008). Bu enzimin dünyadaki karbon fiksasyonunun büyük bir kısmından sorumlu olduğu ve dünyada en bol bulunan protein olduğu iddia edilmektedir (Bar-On ve Milo,

2019). Rubisco CO<sub>2</sub> ve O<sub>2</sub> konsantrasyonuna bağlı olarak RuBP aracılığı ile hem karboksilaz hem de oksijenaz işlevi görmektedir (Edwards ve ark., 2004). Fotorespirasyon, Rubisco enziminin oksijenaz aktivitesi ile 2-Fosfogliserat (2-PG) üretimi olan bir süreçtir ve CO<sub>2</sub> salınımına neden olmaktadır (Busch, 2020). C<sub>4</sub> fotosentezi mekanizmasında CO<sub>2</sub>, Rubisco tarafından yakalanır ve fotorespirasyon seviyesini azaltarak fotosentezin verimliliğini artırır (Sage, 2004). Roell ve ark., 2021 yılında *Arabidopsis thaliana*' da yaptıkları çalışmada fotorespirasyonun olumsuz etkilerini azaltmak için yakın zamanda keşfedilen β-hidroksiaspartat [BHAC] döngüsü yoluyla glikolatın C<sub>4</sub> bileşiğine



dönüştürülmesini sağlamışlardır.

Tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezinin metabolik yolu ilk kez 1960'lı yıllarda keşfedilmiş ve yapılan deneyler sonucunda biyokimyasal temelleri araştırmacılar tarafından açığa kavuşturulmuştur (Hatch, 1987; Hatch, 1992; Sage, 1999; Furbank, 2016). C<sub>4</sub> fotosentezi dikotiledon ve monokotiledonlarda çok sayıda cinste görülmektedir (Sage ve ark., 1999). Karasal bitkilerde tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezi günümüzde Amaranthaceae familyası içinde sınıflandırılan Chenopodiaceae alt familyasının Kranz tipi anatomi gösteren dört üyesinde (*Bienertia cycloptera*, *Bienertia sinuspersici*, *Bienertia kavirense* ve *Suaeda aralocaspica*) bulunur (Akhani ve ark., 2012). Sucul bitkilerde ise C<sub>4</sub> fotosentezi muhtemelen karasal bitkilerde ortaya çıkmadan önce ortamda çözünmüş CO<sub>2</sub> miktarındaki yetersizliğe yanıt olarak ortaya çıkmıştır (von Caemmerer ve ark., 2014; Bowes, 2002). C<sub>4</sub> türleri dünya tarımında da önemli bir yere sahip olup, mısır, *Sorghum*, şeker kamışı gibi bitki türleri hem gelişmekte olan hem de gelişmiş ülkelerde dünya gıda üretiminde büyük katkıda bulunmaktadır (von Caemmerer ve ark., 2017).

## 2. C<sub>4</sub> Metabolik Yolunun Evrimi ve Adaptasyonu

C<sub>4</sub> fotosentezi, bitkilerin Rubisco etrafında CO<sub>2</sub>'nin konsantrine edilmesine olanak veren bir dizi biyokimyasal ve çeşitli anatomik modifikasyonları içermektedir (Drozak ve ark., 2012). C<sub>4</sub> fotosentezi 19 yüksek yapılı bitki familyasında 45 bağımsız kökünde meydana gelmektedir. C<sub>4</sub> fotosentezi yaklaşık olarak 7500 bitki türü ve tahmini olarak 250.000 kara bitkisinin yaklaşık olarak % 3'ünde bulunmaktadır (Sage ve ark., 1999). Fotosentetik organizmaların tümünde Rubisco enzimi CO<sub>2</sub>'i fikse eden enzim olup Rubisco ve C<sub>3</sub> fotosentezi yaşamın başlarında gelişmiştir (Hayes, 1994). Bitki türlerinin bazıları C<sub>3</sub>, bazıları da C<sub>4</sub> metabolik yolunu kullanır ve C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> metabolik yolunu kullanan *Flaveria* spp. gibi bazı bitki türleri de vardır (McKown ve Dengler, 2007). C<sub>4</sub> metabolik yolu son 35 yıldır gelişmiş olup dünya üzerinde evrimsel sürecin en iyi örneklerinden biri haline gelmiştir (Sage ve ark., 2011; Grass, 2012). C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> ara metabolik yolunun oluşması için C<sub>3</sub> yolundan C<sub>4</sub> ve C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> yoluna geçişin evrimsel süreçte kademeli olarak gerçekleştiği görülmektedir (Sage ve ark., 2012; Heckmann ve ark., 2013; Garner ve ark., 2016).

## 3. C<sub>4</sub> Fotosentezinin Kimyası

Demet kını hücrelerinde C<sub>4</sub> asitlerinin dekarboksilasyonu için kullanılan enzime göre sınıflandırılan C<sub>4</sub> biyokimyasının nikotinamid adenin dinükleotit fosfat (NADP)-Malik enzim, nikotinamid adenin dinükleotit (NAD)-Malik enzim ve PEP-karboksikinas (PCK) olmak üzere üç metabolik yolu mevcuttur (Hatch, 1987, Furbank, 2011; von Caemmerer ve Furbank, 2016; Fan ve ark., 2022). C<sub>4</sub> bitkilerin üç grubu demet kını hücrelerine (DKH) taşınmakta olan 4C'lu asitlerin doğasında farklılık

göstermektedir (Hatch, 2005; Sage ve ark., 2012). C<sub>4</sub> bitkilerinin tümünde mezofil (M) hücrelerinde oksaloasetik asit (OAA) eldesi, fosfoenolpiruvat karboksilaz (PEPK) tarafından katalize edilir (Sage, 2004). NADP-Malik enzim, OAA'dan üretilen malatı, DKH'a aktarmak için metabolik olarak yerleştirmekte ve piruvat dekarboksilasyon reaksiyonu sırasında oluşup M hücrelerine geri dönmektedir. Malatın sentezi M'de DKH kloroplastlarında NADP-Malik enzim ile dekarboksilasyon sonucunda meydana gelmektedir (Rao ve ark., 2016).

NADP-Malik enzim tipinde DKH hücreleri ve vasküler demet arasında hücre tabakası bulunmamaktadır ve suberin maddesi DKH hücre duvarında biriktirilmektedir. İndirgenmiş granaya sahip olan DKH kloroplastlar monokotiledonlarda ve dikotiledonlarda merkezi olarak düzenlenir (Gutierrez ve ark., 1974, Hattersley ve Watson, 1976; Prendergast ve ark., 1987; Lundgren ve ark., 2014). Piruvat karboksikinas tipi (PKT) bir çok bitki dokusunda sadece sitozolde bulunmaktadır ve C<sub>4</sub> fotosentezinin CO<sub>2</sub> konsantrine mekanizmalarında ve CAM metabolizmasında bu bitkilerde PCK malat /ve /veya asparttan elde edilen OAA'yı dekarboksile ederek Calvin döngüsü için CO<sub>2</sub> sağlamaktadır (Ku ve ark., 1980; Chapman ve Hatch, 1983; Dittrich ve ark., 1973; Leegood ve Rees, 1978; Benedict ve Beevers, 1961).

## 4. Kranz Anatomiye Sahip Türlerde C<sub>4</sub> Fotosentezi

C<sub>4</sub> bitkileri morfolojik ve fonksiyonel olarak iki farklı fotosentetik hücre tipinden oluşan Kranz anatomi olarak adlandırılan kendine özgü yaprak anatomisine sahiptir. Bunlar vasküler merkezi çevreleyen DKH ve yaprak epidermisi altında demet kını hücrelerini saran M hücrelerinden oluşur (Garner ve ark., 2016). C<sub>4</sub> fotosentetik yolu iki fotosentetik hücre tipinin koordineli olarak aktivitesini gerektirmektedir; karbon asimilasyon hücreleri (KAH; M hücrelerinin eşdeğeri) ve fotosentetik karbon indirgeme hücreleri (FKI hücreleri, genellikle demet kını hücrelerinin konumsal eşdeğeri). Her hücre tipi, C<sub>4</sub> yolunun bölümlenmesini yansıtan farklı ince ve benzersiz bir enzim tamamlayıcısına sahiptir (Soros ve Dengler, 2001).

C<sub>4</sub> fotosentezi esnasında Kranz anatomi yapısına sahip olan türlerde CO<sub>2</sub> ilk önce M hücrelerinde karbonik anhidraz (KA) ile HCO<sub>3</sub>'e dönüştürülmekte ve sonra C<sub>4</sub> asitlerini üretmek için fosfoenolpiruvat karboksilaz (PEPC) ile sabitlenmektedir (von Caemmerer ve ark., 2014). 3C' lu olan fosfoenolpiruvatın (PEP) ilk karboksilasyonu C<sub>4</sub> asitlerini oluşturur ve C<sub>4</sub> asitleri daha sonra M hücrelerinden DKH'ye taşınır CO<sub>2</sub>'yi serbest bırakmak için dekarboksile edilir (Garner ve ark., 2016). Yapılan çalışmalarda NADP-Malik enzim C<sub>4</sub> asit dekarboksilasyonu kloroplastta, NAD-Malik enzim tipi dekarboksilasyon mitokondride, PCK tipi dekarboksilasyon ise hem sitozol hem de mitokondri de gerçekleştiği bildirilmiştir (Burnell ve Hatch, 1988).

KKM'nin yüksek CO<sub>2</sub> seviyelerine karşı gaz difüzyonunu sınırlaması en önemli özelliğidir. KKM karasal bitkilerin aksine sucul bitkilerde daha yaygın olarak görülmektedir (Maberly ve Gontero, 2017). Araştırmacılar tarafından yapılan çalışmalarda C<sub>4</sub> fotosentezinin karasal bitkilerde verimli çalışması için KAH ve FKI hücrelerini ayıran modifiye edilmiş duvar mevcut olduğu ve duvarın geniş plazmodezmata ağı üzerinden KAH ve FKI hücreleri arasında hızlı metabolit difüzyonuna izin verirken CO<sub>2</sub> kaybına karşı direnç gösterdiği bulunmuştur (Dengler ve Nilson, 1999; Leegood ve Walker, 1999).

### 5. Karasal Bitkilerde Tek Hücre C<sub>4</sub> Fotosentezi

Karasal bitkilerde tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezi ilk kez günümüzde Amaranthaceae içerisinde sınıflandırılan Chenopodiaceae familyasına ait olan *Bienertia araloscaspica* da keşfedilmiştir (Freitag ve Stichler, 2000). Tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezi yapan karasal türlerden Basra Körfezi'nin etrafındaki ülkelerde *Bienertia cycloptera*, *Bienertia sinuspersici*, *Bienertia kavirense*, Orta Asya'da ve tuz çöllerinde *Suaeda aralospica* yayılış gösteren yıllık bitkilerdir (Lung ve ark., 2012). *Bienertia araloscaspica* tuzlu göllerde yaşayan halofit bir bitki türüdür (Freitag ve Stichler, 2000). Yapılan çalışmalarda karbon izotop analizleri yaprak gaz değişimi enzim karakterizasyonu ile yapılan ölçümlerde bu türlerin doğada ve normal şartlarda C<sub>4</sub> fotosentezi gerçekleştirdiği gösterilmiştir. İmmunoelektron mikroskopu kullanılarak yapılan çalışmalarda tek bir klorenkima hücresinde, hücre içindeki ayrı sitoplazmik bölmelerde iki biyokimyasal ve ince yapı olarak farklı kloroplast tipinin (yani dimorfik kloroplastların) bölünmesiyle elde edildiği belirlenmiştir (Voznesenskaya ve ark., 2001; Voznesenskaya ve ark., 2002, Voznesenskaya ve ark., 2005; Chuong ve ark., 2006). *Bienertia* klorenkima hücreleri Rubisco içermeyen fakat piruvat fosfat dikinaz (PFDK) içeren kloroplastlara sahip periferik bir sitoplazmik bölmeden (PSB) ve NAD-Malik enzim içeren çok sayıda mitokondriyi çevreleyen Rubisco içeren kloroplastlara sahip merkezi bir sitoplazmik bölmeden (MSB) oluşur (Voznesenskaya ve ark., 2002; Chuong ve ark., 2006). *Suaeda araloscaspica* farklı bir tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezine sahiptir. Rubisco içeren kloroplastların ve NAD-Malik enzim içeren mitokondrinin, hücrenin proksimal ucunda vasküler dokulara daha yakın konsantrasyona edildiği ve PFDK içeren kloroplastların, hücrenin distal ucunda vasküler dokulardan uzakta eşit olarak dağıtıldığı uzatılmış palizat klorenkima hücrelerinden oluşmaktadır (Voznesenskaya ve ark., 2001; Chuong ve ark., 2006). Yapılan çalışmalar, organel bölünmesinin tipik bir Kranz düzenlemesinden ve daha sonra hücre duvarı bozulmasından evrimleşmediğini göstermiştir (Voznesenskaya ve ark., 2003). Organellerin dağılımı klorenkima hücresinin zıt uçları ve iki bölgedeki organellerdeki enzimlerin diferansiyel ekspresyonu,

*Suaeda araloscaspica* klorenkima hücrelerinin olgunlaşması sırasında ortaya çıkar. C<sub>4</sub> metabolik yolağı, Rubisco'nun etrafında CO<sub>2</sub> konsantrasyonunu Kranz anatomi olarak adlandırılan hücre tipi ile artırırken Rubisco'nun oksijenaz aktivitesini engeller. Bu nedenle tek hücreli C<sub>4</sub> modellerinin biyokimyasal ve organellerin bölünmesi Kranz anatomisinin önerilen C<sub>4</sub> fotosentez modellerinde gösterildiği gibi tek bir hücre içerisinde hücre olarak ayrılmasına eşdeğerdir (Edwards ve ark., 2004).

### 6. Sucul Bitkilerde Tek Hücre C<sub>4</sub> Fotosentezi

Suda yaşayan bazı angiospermlerde (*Hydrilla verticillata* ve *Egeria densa*) ve *Thalassiosira weisslogi* gibi diatomların fotosentetik hücrelerinde C<sub>4</sub> döngüsü olduğu bildirilmiştir (Reiskind, 1991; Reinfelder, 2000). Sucul bitkilerde C<sub>4</sub> fotosentezinin keşfi ilk defa George Bowes tarafından *Hydrilla verticillata*'da gerçekleştirilmiştir (Holaday ve Bowes, 1980; Salvucci ve Bowes, 1981; Salvucci ve Bowes, 1983). Suda yaşayan monokotil bir bitki olan *Hydrilla verticillata* fakültatif bir türdür. (Bowes, 2002). Doğal şartlarda C<sub>3</sub> fotosentezi yapan bu tür çözünmüş CO<sub>2</sub> miktarının düşük olduğu yaz koşullarının benzetildiği laboratuvar koşullarında C<sub>4</sub> fotosentezi yapmaktadır (Rao ve ark., 2006).

*Hydrilla verticillata*'da C<sub>4</sub> ve Calvin döngüsü aynı hücrede meydana gelmektedir ve C<sub>4</sub> yapraklarının kloroplast hücrelerinde yüksek oranda CO<sub>2</sub> birikir. Deniz yosunları, siyonabakteriler, tatlı su bitkileri fotosentez yaparak suyun pH değerini 10 a kadar yükseltebilir ve serbest CO<sub>2</sub>'yi ve HCO<sub>3</sub>'ü sıfırlayıp havadaki O<sub>2</sub> dengesini iki katına çıkarabilirler (Brown ve ark., 1974; Van ve ark., 1976; Bowes ve Salvucci, 1989). *Hydrilla verticillata*' da ışık altında hidrojeni abaksiyal tabakasına salgılayarak, pH'yı 4 e düşürerek HCO<sub>3</sub>'in CO<sub>2</sub>'ye dönüşümünü ve CO<sub>2</sub>'nin yaprakta pasif difüzyonunu artırmaktadır (Van Ginkel ve ark., 2001). *Hydrilla* hem oksijenli hem de oksijensiz solunum yapan tek hücreli NADP-Malik enzim türü olmasına rağmen Kranz tipi NADP-Malik enzim tipi dekarboksilasyon yapan C<sub>4</sub> bitkilerinden farklılık göstermektedir ve tipik olarak C<sub>3</sub> gaz değişimi ve biyokimyasal özellikler sergilerken düşük CO<sub>2</sub> seviyelerinde C<sub>4</sub> temelli karbondioksit konsantrasyonu mekanizması (KKM)'nin indüklendiği bildirilmiştir (Holaday ve Bowes, 1980; Magnin ve ark., 1997).

C<sub>4</sub> metabolik yolunda CO<sub>2</sub> girişi yaprağın yüzeyinden gerçekleşir. CO<sub>2</sub> yaprağa girdiğinde sitozolde bulunan KA tarafından bikarbonata dönüştürülür ve PEPC üreten OAA ile sabitlenir. OAA kloroplasta gönderilir NADPH ile NADP-MDH ile malata dönüştürülür. NADP-Malik enzim tarafından dekarboksile edilen malat CO<sub>2</sub>, piruvat ve NADPH üretir, piruvat PFDK tarafından PEP' e dönüştürülür ve PEP, PEPC için substrat sağlayan sitozole gönderilir. Alternatif olarak, sitozolik aminotransferazlar yoluyla, PEPC tarafından sentezlenen OAA, sitozolde aspartata dönüştürülebilir, kloroplastta

elde edilen aspartat, NADP-MDH için substrat sağlayan OAA'ya dönüştürülebilir. (Bowes ve ark., 2002; Bowes ve ark., 2003). Tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezi yapan *Egeria densa* hakkında pek fazla çalışma bulunmamaktadır. Çalışmalarda bu türün düşük sıcaklık ve düşük ışık altında C<sub>3</sub> fotosentezi yaptığı buna karşılık yüksek sıcaklık ve yüksek ışıkta ise C<sub>4</sub> fotosentezinin arttığı bildirilmiştir ve C<sub>4</sub> fotosentezi enzimleri PEPC ve NAD-Malik enzim de yüksek sıcaklık ve ışıkta artış göstermektedir (Salvucci ve Bowes, 1981; Casati ve ark., 2000).

Alglerin çoğu ve siyanobakterler inorganik karbonu yoğunlaştırmaktadırlar (Badger ve ark., 2000). Deniz diatomları dünya çapında karbondioksit fiksasyonunun % 20'sinden sorumludur (Falkowski ve Raven, 2013) ve diatomların genel olarak C<sub>3</sub> fotosentezi yaptıkları kabul edilmiş olsa da yapılan son çalışmalar metabolik etiketleme ve genom dizileme verileri bu canlıların C<sub>4</sub> fotosentezi gerçekleştirdiklerini göstermektedir (Roberts ve ark., 2007). Suda yaşayan bazı deniz planktonik diatomlarının C<sub>4</sub> fotosentezi gerçekleştirip gerçekleştirmediği merak edilen bir konu olmuştur. Bu canlıların mekanizmaları tam olarak bilinmemekle birlikte aktif bir şekilde CO<sub>2</sub> biriktirdikleri ve fotorespirasyonu azalttıkları bilinmektedir (Hopkinson ve ark., 2011). Diatom olan *Thalassiosira weissflogii*'de C<sub>4</sub> fotosentezinin işlevi ile ilgili kanıtlar olmasına rağmen bu mekanizmanın biyofiziksel olduğu kabul görmüştür (Reinfelder ve ark., 2004). 14C etiketleme yöntemi *Thalassiosira weissflogii*'de yapılan çalışmalar sonucunda Gliserat 3-fostat ve malat kombinasyonunun, *Thalassiosira weissflogii*' de C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> fotosentezi ile birincil ürünler ve ikincil ürünler olarak şeker-fosfat olarak oluştuğunu göstermektedir. Bunun sonucunda C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> türü olduğunu *Thalassiosira pseudonana*'da 14C etiketli C<sub>3</sub> bileşiklerinin fraksiyonu *Thalassiosira weissflogii*'dekine benzer sonuçlar vermiş olan C<sub>4</sub> bileşiklerine çok az ya da hiç rastlanmaması *Thalassiosira pseudonana*'nın C<sub>3</sub> fotosentezi yaptığını göstermektedir (Roberts ve ark., 2007).

### 7. Çeltik (Pirinç) Bitkisinde C<sub>4</sub> Fotosentezi

C<sub>3</sub> fotosentezi yapan çeltik bitkisinde fotosentez verimini artırmak için C<sub>4</sub> metabolik yolağının kullanılması son yıllarda bilim insanlarının araştırma konularından biri olmuştur (von Caemmerer, 2012). Pirinç yapraklarının M hücrelerinin % 90' ından fazlası kloroplast bulundurmasına rağmen C<sub>4</sub> bitkilerinde hem M hem de DKH eşit miktarda kloroplast bulundurmaktadır (Yoshimura ve ark., 2004; Karki ve ark., 2013). Pirinçte düzensiz olarak dağılım gösteren loblu M hücreleri DKH'de bulunmakta ve hücredeki kloroplastlar protoplastın hacminin % 60' ını kaplamakta olup pirinç DKH'de, M'nin aksine daha az kloroplast bulunmakta ve kloroplastlar süreklilik göstermemektedir (Sage ve Sage, 2009; Wang ve ark., 2017). Bugüne kadar yapılan çalışmalarda C<sub>3</sub> türlerinde işlevsel bir C<sub>4</sub> yolu tanımlanmaya başlanmıştır. C<sub>4</sub> metabolik yolunun çeltik

bitkisinde moleküler olarak (Kranz anatomisinin tanıtımı) enzim düzenleyici mekanizmalarının koordineli olarak düzenlenmesinde ve pirinç yapraklarında spesifik olan taşıyıcıların ekspresyonunda değişiklikler gerekmektedir (Burnell, 2011). Yapılan bilimsel çalışmalarda pirinçte bulunan M hücrelerinde C<sub>4</sub> metabolik yolunun ekspresyonuna odaklanılmış ve bazı C<sub>4</sub> genleri yüksek gen ifadesine sahip olan pirinç dahil edilmiştir (Matsuoka ve ark., 2001). DKH'ye bağlı M hücrelerinden oluşan C<sub>3</sub> metabolik yolunu kullanan pirinçte iki hücreli reaksiyon modeli oluşturulmuştur (Wang ve ark., 2017). C<sub>4</sub> verimliliğinin düşük olması pirincin loblu M hücrelerinde plazma membranının yanında bulunan kloroplastlarda CO<sub>2</sub>' nin hücreler arası boşluklara sızması ile kloroplasta döngünün dekarboksilasyon fazı meydana geldiğinde olur (von Caemmerer ve ark., 2014). Pirinçte bulunan M hücreleri lobludur ve kloroplastlar hücre duvarının yüksek oranda kaplanmasıyla hücrenin periferinde bulunur. Bu yapı mitokondriyal glisin dekarboksilaz tarafından üretilen fotorespire olmuş CO<sub>2</sub>' nin refleksiyonunu artırmaktadır. von Caemmerer ve ark., 2013 yılında yaptıkları çalışmada fotosentezin çeşitli modellerini çıkartmışlardır. *Hydrilla* ile yapılan deneysel çalışmalarda etkili bir KKM üretmek için tek hücreli C<sub>4</sub> fotosentezinin çeltik bitkisinin genlerine dahil edilmesi gerektiği bilim insanları tarafından bildirilmiştir (Bowes ve ark., 2008).

### 8. Sonuç

C<sub>4</sub> fotosentezinde oluşan ilk ara ürün 4C'lu bir bileşik olan oksalaasetat olduğu için bu yol C<sub>4</sub> yolu olarak adlandırılmakta ve tropik ve sıcak bölgelerde yaşayan bitkiler bu yolu kullanmaktadır (Hatch, 1987). C<sub>4</sub> yolunu kullanan bitkiler Kranz anatomisi olarak adlandırılan mezofil ve demet kını olmak üzere iki hücre tipine sahiptir (Garner ve ark., 2016). Karada ve suda yaşayan bazı bitki türleri tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezi olarak adlandırılan özel bir fotosentez mekanizmasına sahiptirler. C<sub>4</sub> fotosentezi aynı zamanda günümüzde gelişmeye devam eden moleküler tekniklerle C<sub>3</sub> fotosentezini kullanan mısır gibi bitki genlerine aktarılarak yüksek fotosentez verimine sahip olan türlerin üretimi açısından avantaj sağlamaktadır. Bu derlemenin tek hücre C<sub>4</sub> fotosentezinin anlaşılması ve yapılacak olan çalışmalara ışık tutması beklenmektedir.

### Katkı Oranı Beyanı

B.Ç. (%34), Y.Ö.K. (%33) ve F.Ö. (%33) çalışmanın tasarlanması. B.Ç. (%34), Y.Ö.K. (%33) ve F.Ö. (%33) kaynak araştırma ve düzenleme. B.Ç. (%34), Y.Ö.K. (%33) ve F.Ö. (%33) makalenin yazımı. B.Ç. (%34), Y.Ö.K. (%33) ve F.Ö. (%33) makalenin gönderimi ve revizyonu. Yazarlar makalenin son halini inceleyip onaylamıştır.

### Çatışma Beyanı

Yazarlar bu çalışmada hiçbir çıkar ilişkisi olmadığını beyan etmektedirler.

**Kaynaklar**

- Akhani H, Chatrevoor T, Dehghani M, Khoshravesh R, Mahdavi P, Matinzadeh Z. 2012. A new species of *Bienertia* (*Chenopodiaceae*) from Iranian salt deserts: a third species of the genus and discovery of a fourth terrestrial C<sub>4</sub> plant without Kranz anatomy. *Plant Biosystems-An International J Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 146(3): 550-559.
- Andersson I, Backlund A. 2008. Structure and function of Rubisco. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(3): 275-291.
- Badger MR, Spalding MH, Leegood RC, Sharkey TD, von Caemmerer S. 2000. *Photosynthesis: physiology and metabolism*. Switzerland: Springer, 369-397.
- Bar-On YM, Milo R. 2019. The global mass and average rate of Rubisco. *Proceedings of the National Academy of Sci*, 116(10): 4738-4743.
- Benedict CR, Beevers H. 1961. Formation of sucrose from malate in germinating castor beans. I. Conversion of malate to phosphoenol-pyruvate. *Plant Physiology*, 36(5): 540.
- Bowes G, Salvucci ME. 1989. Plasticity in the photosynthetic carbon metabolism of submersed aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 34(1-3): 233-266.
- Bowes G, Rao SK, Reiskind JB. 2003. Photosynthetic acclimation of rice to global climate change: Will a same-cell C<sub>4</sub> system help? In *Rice Sci: Innovations and impact for livelihood*. Proceedings of the International Rice Research Conference, 16-19 September, Beijing, China, pp. 659-671.
- Bowes G, Rao SK, Estavillo GM, Reiskind JB. 2002. C<sub>4</sub> mechanisms in aquatic angiosperms: comparisons with terrestrial C<sub>4</sub> systems. *Functional Plant Biology*, 29(3): 379-392.
- Bowes, G, Rao, S. K, Reiskind, J. B, Estavillo, G. M, Rao, V. S. 2008. Hydrilla: retrofitting a C<sub>3</sub> leaf with a single-cell C<sub>4</sub> NADP-Malic enzyme system. In *Charting new pathways to C<sub>4</sub> rice* (pp. 275-296).
- Brown JMA, Dromgoole FI, Towsey MW. 1974. Photosynthesis and photorespiration in aquatic macrophytes. *Bull R Soc NZ*.
- Burnell JN, Hatch MD. 1988. Photosynthesis in phosphoenolpyruvate carboxykinase-type C<sub>4</sub> plants: pathways of C<sub>4</sub> acid decarboxylation in bundle sheath cells of *Urochloa panicoides*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 260(1): 187-199.
- Burnell JN. 2011. Hurdles to engineering greater photosynthetic rates in crop plants: C<sub>4</sub> rice. In: Raghavendra, A.S, Sage, R.B. (Eds.): *C<sub>4</sub>Photosynthesis and Related CO<sub>2</sub> Concentrating Mechanisms*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 361-378.
- Busch FA. 2020. Photorespiration in the context of Rubisco biochemistry, CO<sub>2</sub> diffusion and metabolism. *The Plant J*, 101(4): 919-939.
- Casati P, Lara MV, Andreo CS. 2000. Induction of a C<sub>4</sub>-Like Mechanism of CO<sub>2</sub> Fixation in *Egeria densa*, a Submersed Aquatic Species. *Plant Physiology*, 123(4): 1611-1622.
- Chapman KS, Hatch MD. 1983. Intracellular location of phosphoenolpyruvate carboxykinase and other C<sub>4</sub> photosynthetic enzymes in mesophyll and bundle sheath protoplasts of *Panicum maximum*. *Plant Sci Letters*, 29(2-3): 145-154.
- Chuong SD, Franceschi VR, Edwards GE. 2006. The cytoskeleton maintains organelle partitioning required for single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis in *Chenopodiaceae* species. *The Plant Cell*, 18(9): 2207-2223.
- Dengler NG, Nelson T. 1999. Leaf structure and development in C<sub>4</sub> plants.
- Dittrich P, Campbell, W. H, Black Jr, C. C. 1973. Phosphoenolpyruvate carboxykinase in plants exhibiting crassulacean acid metabolism. *Plant Physiology*, 52(4): 357-361.
- Drozak A, Wasilewska W, Buczyńska A, Romanowska E. 2012. C<sub>4</sub> type photosynthesis. *Postepy Biochemii*, 58(1): 44-53.
- Edwards, G. E, Franceschi, V. R, Voznesenskaya, E. V. 2004. Single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis versus the dual-cell (Kranz) paradigm. *Annu. Rev. Plant Biol*, 55, 173-196.
- Falkowski PG, Raven JA. 2013. *Aquatic photosynthesis*. In *Aquatic Photosynthesis*. Princeton University Press.
- Fan Y, Asao S, Furbank RT, von Caemmerer S, Day DA, Tcherkez G, Atkin OK. 2022. The crucial roles of mitochondria in supporting C<sub>4</sub> photosynthesis. *New Phytologist*, 233(3): 1083-1096.
- Freitag H, Stichler W. 2000. A remarkable new leaf type with unusual photosynthetic tissue in a central Asiatic genus of *Chenopodiaceae*. *Plant Biology*, 2(2): 154-160.
- Furbank RT. 2011. Evolution of the C<sub>4</sub> photosynthetic mechanism: are there really three C<sub>4</sub> acid decarboxylation types? *J Experiment Botany*, 62(9): 3103-3108.
- Furbank RT. 2016. Walking the C<sub>4</sub> pathway: past, present, and future. *J Experimental Botany*, 67(14): 4057-4066.
- Garner DM, Mure CM, Yerramsetty P, Berry JO. 2016. *Kranz anatomy and the C<sub>4</sub> pathway*. eLS. Chichester: John Wiley & Sons Ltd. URL: <http://www.els.net> [doi: 10.1002/9780470015902.a0001295.pub3].
- Grass Phylogeny Working Group II. 2012. New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C<sub>4</sub> origins. *New Phytologist*, 193(2): 304-312.
- Gutierrez M, Gracen VE, Edwards GE. 1974. Biochemical and cytological relationships in C<sub>4</sub> plants. *Planta*, 119(4): 279-300.
- Hatch MD. 1987. C<sub>4</sub> Photosynthesis: a Unique Blend of Modified Biochemistry, Anatomy and Ultrastructure. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Reviews on Bioenergetics*, 895:2, 81-106.
- Hatch MD. 1992. C<sub>4</sub> photosynthesis: an unlikely process full of surprises. *Plant and Cell Physiology*, 33.4: 333-342.
- Hatch MD. 2005. C<sub>4</sub> photosynthesis: discovery and resolution. *Discoveries in Photosynthesis*, 875-880.
- Hattersley, PW, Watson, L. 1976. C<sub>4</sub> grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-malic enzyme species and PCK or NAD-malic enzyme species. *Australian J Botany*, 24(2): 297-308.
- Hayes JM. 1994. Global methanotrophy at the Archean-Proterozoic transition. *Early life on Earth*, 220-236.
- Heckmann D, Schulze S, Denton A, Gowik U, Westhoff P, Weber AP, Lercher MJ. 2013. Predicting C<sub>4</sub> photosynthesis evolution: modular, individually adaptive steps on a Mount Fuji fitness landscape. *Cell*, 153(7): 1579-1588.
- Holaday AS, Bowes G. 1980. C<sub>4</sub> acid metabolism and dark CO<sub>2</sub> fixation in a submersed aquatic macrophyte (*Hydrilla verticillata*). *Plant Physiology*, 65(2): 331-335.
- Hopkinson BM, Dupont CL, Allen AE, Morel FM. 2011. Efficiency of the CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism of diatoms. *Proceedings of the National Academy of Sci*, 108(10): 3830-3837.
- Karki S, Rizal G, Quick WP. 2013. Improvement of photosynthesis in rice (*Oryza sativa L.*) by inserting the C<sub>4</sub> pathway. *Rice*, 6(1): 1-8.
- Ku MS, Spalding MH, Edwards GE. 1980. Intracellular localization of phosphoenolpyruvate carboxykinase in leaves of C<sub>4</sub> and CAM plants. *Plant Sci Letters*, 19(1): 1-8.
- Leegood RC, Ap Rees T. 1978. Phosphoenolpyruvate carboxykinase and gluconeogenesis in cotyledons of *Cucurbita pepo*. *Biochimica et Biophysica Acta*, 524(1): 207-218.
- Leegood RC, Walker RP. 1999. Regulation of the C<sub>4</sub> pathway. In *C<sub>4</sub> Plant Biology* (Sage, R.F. and Monson, R.K, eds): pp. 89-131,

- Academic Press
- Lundgren MR, Osborne CP, Christin PA. 2014. Deconstructing Kranz anatomy to understand C<sub>4</sub> evolution. *J Experimental Botany*, 65(13): 3357-3369.
- Lung SC, Yanagisawa M, Chuong SD. 2012. Recent progress in the single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis in terrestrial plants. *Frontiers in biology*, 7(6): 539-547.
- Maberly SC, Gontero B. 2017. Ecological imperatives for aquatic CO<sub>2</sub>-concentrating mechanisms. *J Experimental Botany*, 68(14): 3797-3814.
- Magnin NC, Cooley BA, Reiskind JB, Bowes G. 1997. Regulation and localization of key enzymes during the induction of Kranz-less, C<sub>4</sub>-type photosynthesis in *Hydrilla verticillata*. *Plant Physiology*, 115(4): 1681-1689.
- Matsuoka, M, Furbank, R. T, Fukayama, H, Miyao, M. 2001. Molecular engineering of C<sub>4</sub> photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, 52(1): 297-314.
- McKown AD, Dengler NG. 2007. Key innovations in the evolution of Kranz anatomy and C<sub>4</sub> vein pattern in *Flaveria* (Asteraceae). *American J Botany*, 94(3): 382-399.
- Prendergast, H. D. V, Hattersley, P. W, Stone, N. E. 1987. New structural/biochemical associations in leaf blades of C<sub>4</sub> grasses (Poaceae). *Functional Plant Biology*, 14(4): 403-420.
- Rao S, Reiskind J, Bowes G. 2006. Light Regulation of the Photosynthetic Phosphoenol pyruvate Carboxylase (PEPC) in *Hydrilla verticillata*. *Plant and Cell Physiology*, 47(9): 1206-1216.
- Rao, X, Dixon, R. A. 2016. The differences between NAD-ME and NADP-ME subtypes of C<sub>4</sub> photosynthesis: more than decarboxylating enzymes. *Frontiers Plant Sci*, 7, 1525.
- Reinfelder JR, Kraepiel AM, Morel FM. 2000. Unicellular C<sub>4</sub> photosynthesis in a marine diatom. *Nature*, 407(6807): 996-999.
- Reinfelder JR, Milligan AJ, Morel FM. 2004. The role of the C<sub>4</sub> pathway in carbon accumulation and fixation in a marine diatom. *Plant Physiology*, 135(4): 2106-2111.
- Reiskind JB, Bowes G. 1991. The role of phosphoenolpyruvate carboxykinase in a marine macroalga with C<sub>4</sub>-like photosynthetic characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sci*, 88(7): 2883-2887.
- Roberts K, Granum E, Leegood RC, Raven JA. 2007. C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> pathways of photosynthetic carbon assimilation in marine diatoms are under genetic, not environmental, control. *Plant Physiology*, 145(1): 230-235.
- Roell MS, von Borzyskowski LS, Westhoff P, Plett A, Paczia N, Claus P, Weber AP. 2021. A synthetic C<sub>4</sub> shuttle via the β-hydroxyaspartate cycle in C<sub>3</sub> plants. *Proceedings of the National Academy of Sci*, 118(21).
- Sage RF, Li M, Monson RK. 1999. The taxonomic distribution of C<sub>4</sub> photosynthesis. In: Sage RF and Monson RK (eds) *C<sub>4</sub> Plant Biology*, pp 173-211. Academic Press, San Diego, California
- Sage RF. 1999. Why C<sub>4</sub> photosynthesis. *C<sub>4</sub>plant biology*, 3-16.
- Sage RF. 2004. The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *New phytologist*, 161(2): 341-370.
- Sage RF, Christin, P. A, Edwards, E. J. 2011. The C<sub>4</sub> plant lineages of planet Earth. *J Experimental Botany*, 62(9): 3155-3169.
- Sage RF, Sage TL, Kocacinar F. 2012. Photorespiration and the evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *Annual review of plant biology*, 63, 19-47.
- Sage TL, Sage RF. 2009. The functional anatomy of rice leaves: implications for refixation of photorespiratory CO<sub>2</sub> and efforts to engineer C<sub>4</sub> photosynthesis into rice. *Plant and Cell Physiology*, 50(4): 756-772.
- Salvucci ME, Bowes G. 1981. Induction of reduced photorespiratory activity in submersed and amphibious aquatic macrophytes. *Plant Physiology*, 67(2): 335-340.
- Salvucci ME, Bowes, G. 1983. Ethoxycarbonyl repression of the low photorespiration state in two submersed angiosperms. *Planta*, 158(1): 27-34.
- Soros CL, Dengler, N. G. 2001. Ontogenetic derivation and cell differentiation in photosynthetic tissues of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Cyperaceae. *American J Botany*, 88(6): 992-1005.
- Van Ginkel, L. C, Bowes, G, Reiskind, J. B, Prins, H. B. 2001. A CO<sub>2</sub>-flux mechanism operating via pH-polarity in *Hydrilla verticillata* leaves with C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 68(1): 81-88.
- Van TK, Haller WT, Bowes G. 1976. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants. *Plant Physiology*, 58(6): 761-768.
- Von Caemmerer, S. 2013. Steady-state models of photosynthesis. *Plant, Cell, Environ*, 36(9): 1617-1630.
- Von Caemmerer, S, Ghannoum, O, Furbank R. T. 2017. C<sub>4</sub> photosynthesis: 50 years of discovery and innovation. *J Experiment Botany*, 68: 97-102.
- Von Caemmerer, S, Furbank, R. T. 2016. Strategies for improving C<sub>4</sub> photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 31, 125-134.
- Von Caemmerer, S, Edwards, G. E, Koteyeva, N, Cousins, A. B. 2014. Single cell C<sub>4</sub> photosynthesis in aquatic and terrestrial plants: a gas exchange perspective. *Aquatic Botany*, 118, 71-80.
- Von Caemmerer S, Quick WP, Furbank RT. 2012. The development of C<sub>4</sub> rice: current progress and future challenges. *Sci*, 336(6089): 1671-1672.
- Voznesenskaya EV, Edwards GE, Kiirats O, Artyusheva EG, Franceschi VR. 2003. Development of biochemical specialization and organelle partitioning in the single-cell C<sub>4</sub> system in leaves of *Borszczowia aralocaspica* (Chenopodiaceae). *American J Botany*, 90(12): 1669-1680.
- Voznesenskaya EV, Franceschi VR, Kiirats O, Artyusheva EG, Freitag H, Edwards GE. 2002. Proof of C<sub>4</sub> photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae). *Plant J*, 31(5): 649-662.
- Voznesenskaya EV, Franceschi VR, Kiirats O, Freitag H, Edwards GE. 2001. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C<sub>4</sub> plant photosynthesis. *Nature*, 414(6863): 543-546.
- Voznesenskaya EV, Koteyeva NK, Chuong SD, Akhiani H, Edwards GE, Franceschi VR. 2005. Differentiation of cellular and biochemical features of the single-cell C<sub>4</sub> syndrome during leaf development in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae). *American J Botany*, 92(11): 1784-1795.
- Wang S, Tholen D, Zhu X. G. 2017. C<sub>4</sub> photosynthesis in C<sub>3</sub> rice: a theoretical analysis of biochemical and anatomical factors. *Plant, Cell, Environ*, 40(1): 80-94.
- Yoshimura Y, Kubota F, Ueno O. 2004. Structural and biochemical bases of photorespiration in C<sub>4</sub> plants: quantification of organelles and glycine decarboxylase. *Planta*, 220(2): 307-317.