

ZBIGNIEW LECHOWSKI

## FOTOSYNTENZA TYPU POŚREDNIEGO $C_3 - C_4$

W ostatnich 10 latach wśród roślin wyższych wyróżniono trzy grupy charakteryzujące się odmienną drogą fotosyntetycznego włączenia  $CO_2$ . Większość roślin występujących na kuli ziemskiej wykazuje fotosyntezę typu  $C_3$  (cykl Calvina-Bensona). Akceptorem  $CO_2$  w tym cyklu jest rybulozo-1, 5-dwufosforan (RuDP), a pierwszym trwałym produktem jest kwas 3-fosfoglicerynowy (3-PGA). Reakcja włączenia  $CO_2$  do RuDP jest katalizowana przez karboksylazę rybulozo-1,5-dwufosforanową (RuDPc) [25].

W 18 rodzinach roślin występuje metabolizm typowy dla roślin gruboszowatych (CAM). Rośliny te rozwinęły się w obszarach suchych o krótkich i gorących dniach oraz długich i zimnych nocach.  $CO_2$  jest włączany w nocy do fosfoenolopirogronianu (PEP) przy współdziałaniu odpowiedniej karboksylazy (PEPC). Powstałe w tej reakcji kwasy organiczne ulegają w ciągu dnia dekarboksylacji, a odszczepiony  $CO_2$  zostaje włączany do cyklu Calvina-Bensona. W zmienionych warunkach np. przy dostatecznej ilości wody, cieplej nocy i długim dniu, rośliny gruboszowate włączają  $CO_2$  w dzień poprzez cykl Calvina-Bensona [102].

Fotosyntezę typu  $C_4$  charakteryzuje ściśle sprzężenie procesów biochemicznych ze strukturą anatomiczną liścia. Pierwszym akceptorem  $CO_2$  są cząsteczki (PEP). Reakcja ta jest katalizowana przez karboksylazę fosfoenolopirogronianową (PEPC), a pierwszymi jej produktami są czterowęglowe dwukarboksylowe kwasy: szczawiooctowy, jabłkowy i asparaginowy. Ten pierwszy etap fotosyntezy zachodzi w komórkach mezofilu. Kwasy  $C_4$  zostają następnie transportowane do komórek pochwy okołowiązkowej gdzie ulegają dekarboksylacji, a uwalniany  $CO_2$  jest włączany do cyklu Calvina-Bensona [13, 58, 59]. Rośliny  $C_4$  mogą być odróżnione od roślin  $C_3$  dzięki kilku odmiennym cechom takim jak: anatomia liścia, struktura i rozmieszczenie organelli komórkowych, stopień rozróżniania  $^{13}C$  i  $^{12}C$  oraz niskie natężenie fotooddechania i związana z tym wysoka wydajność fotosyntezy [85].

Brak jest ścisłej zależności pomiędzy przynależnością systematyczną roślin a rodzajem drogi fotosyntetycznego włączenia  $CO_2$ . Rodziny, w obrębie których występuje fotosynteza  $C_4$ , nie są powiązane ze sobą ścisłym pokrewieństwem co wska-

zuje na polifiletyczne pochodzenie tego typu fotosyntezy [121]. Nawet w obrębie jednej rodziny wykazano w kilku przypadkach więcej niż jedną drogę rozwoju szlaku metabolicznego charakterystycznego dla fotosyntezy  $C_4$  [85]. Nie wszystkie rodzaje w danej rodzinie, a nawet nie wszystkie gatunki należące do tego samego rodzaju wykazują fotosyntezę  $C_4$  np. w rodzinie *Euphorbiaceae* występują trzy drogi fotosyntezy;  $C_3$ ,  $C_4$  i CAM, w rodzinie *Chenopodiaceae* obok gatunków  $C_4$  występują gatunki  $C_3$ . Jedynie w rodzinie *Portulacaceae* wszystkie gatunki wykazują fotosyntezę  $C_4$  co świadczy o wczesnym powstaniu tego typu fotosyntezy w ewolucji tej rodziny [121].

W rodzinie *Aizoaceae* i podrodzinie *Panicoideae* wykryto fotosyntezę  $C_3$  i  $C_4$  nie tylko w obrębie tego samego rodzaju ale również w obrębie tego samego gatunku (!). Do tej pory tego rodzaju przypadki zostały stwierdzone jedynie u *Alloteropsis semialata* i *Mollugo cerviana* [44, 121]. Wykazano przy tym różnice w rozmieszczeniu ekologicznym osobników gatunku *Alloteropsis semialata* w zależności od typu fotosyntezy. Osobniki  $C_4$  tego gatunku występują w terenach o suchym i gorącym klimacie, natomiast osobniki  $C_3$  w terenach o niższej temperaturze i dostatecznej zawartości wody [44].

Występowanie u blisko spokrewnionych roślin odmiennej drogi fotosyntetycznej związane jest z niedawnym ewolucyjnym jej powstaniem w tych grupach. Wskazują również na to występowanie gatunków pośrednich fotosyntetycznie  $C_3$  —  $C_4$  należących do grup systematycznych w obrębie których występuje typ fotosyntezy  $C_3$  i  $C_4$ . Do tej pory zostało znalezionych w stanie dzikim zaledwie kilka gatunków o pośrednim typie fotosyntezy.

W roku 1974 Kennedy i Laetsch [76] podali, że *Mollugo verticillata* posiada wiele pośrednich cech pomiędzy roślinami  $C_3$  i  $C_4$ . W dwóch następnych latach stwierdzono, że niektóre gatunki z rodzaju *Panicum* takie jak: *P. milioides*, *P. hians* i *P. laxum* wykazują również pośrednią charakterystykę [19, 50, 73, 77, 83].

Wskazuje na to szereg cech pośrednich zarówno anatomicznych, cytologicznych jak również fizjologicznych i biochemicznych.

Odkrycie gatunków pośrednich fotosyntetycznie  $C_3$ — $C_4$  może mieć pewne znaczenie w przyszłych studiach dotyczących zależności biochemicznych i strukturalnych fotosyntezy  $C_4$  jak również może być pomocne w zrozumieniu ekologicznych i ewolucyjnych aspektów procesu fotosyntezy [21].

### Ewolucja procesu fotosyntezy $C_4$

Fotosynteza  $C_3$  występuje u fotosyntetyzujących bakterii, glonów, mszaków, paprotników, nagozalążkowych i większej części roślin okrytozalążkowych. Tylko w obrębie 10 rodzin spośród około 300 należących do okrytozalążkowych wykryto fotosyntezę  $C_4$  [4, 118, 120, 121] i jest ona reprezentowana przez około 300 gatunków [73]. Odziedziczona po przodkach jest niewątpliwie fotosynteza  $C_3$ . Fotosynteza  $C_4$  jest typem ewolucyjnie młodszym, który został nałożony na już istniejący starszy typ fotosyntezy  $C_3$  [121].

Ewolucja fotosyntezy  $C_4$  jest tłumaczona jako wynik adaptacji do zachodzących zmian w składzie gazowym atmosfery [118] jak również do gorących i suchych środowisk ze zmienną zawartością wody [87].

Zdaniem Smitha [118] zmiany w stężeniu tlenu i związków węgla w atmosferze były głównym czynnikiem rozwoju fotosyntezy  $C_4$ . Atmosfera gazowa pierwszego okresu ziemi była zredukowana i zawierała w swoim składzie około 0,02% tlenu [128] i kilka procent związków węgla, które pozostawały w pewnej równowadze z krzemianami znajdującymi się w wodzie morskiej [116]. Prawdopodobnie pierwsze organizmy fotosyntetyzujące były beztlenowcami, a akceptorem uwalnianego w procesie fotosyntezy tlenu były jony metali między innymi jony żelaza [31] przez co początkowo nie następował wzrost stężenia tego gazu w atmosferze. Studia oparte na analizie związków żelaza [32] i związków siarki [110] pochodzących z osadów sprzed 3—2 miliardów lat wskazują na wzrost stężenia tlenu w atmosferze w ostatnich dwóch miliardach lat. Poziom 0,02% tlenu w pierwotnej atmosferze był względnie stały, a wzrost jego stężenia do obecnego poziomu 21% przypisywany jest procesowi fotosyntezy [32, 111, 114, 133]. Argumentu na to dostarcza stosunek stałych izotopów tlenu  $^{18}O/^{16}O$ , który jest większy w tlenie atmosferycznym w porównaniu do wody morskiej o około 22‰ (Efekt Dole) [37].

W procesie oddychania preferencyjnie zostaje zużyty izotop  $^{16}O$ , a wzbogacenie atmosfery w  $^{18}O$  spowodowane jest nadwyżką produkcji tlenu w procesie fotosyntezy nad konsumpcją w procesie oddychania [38, 39].

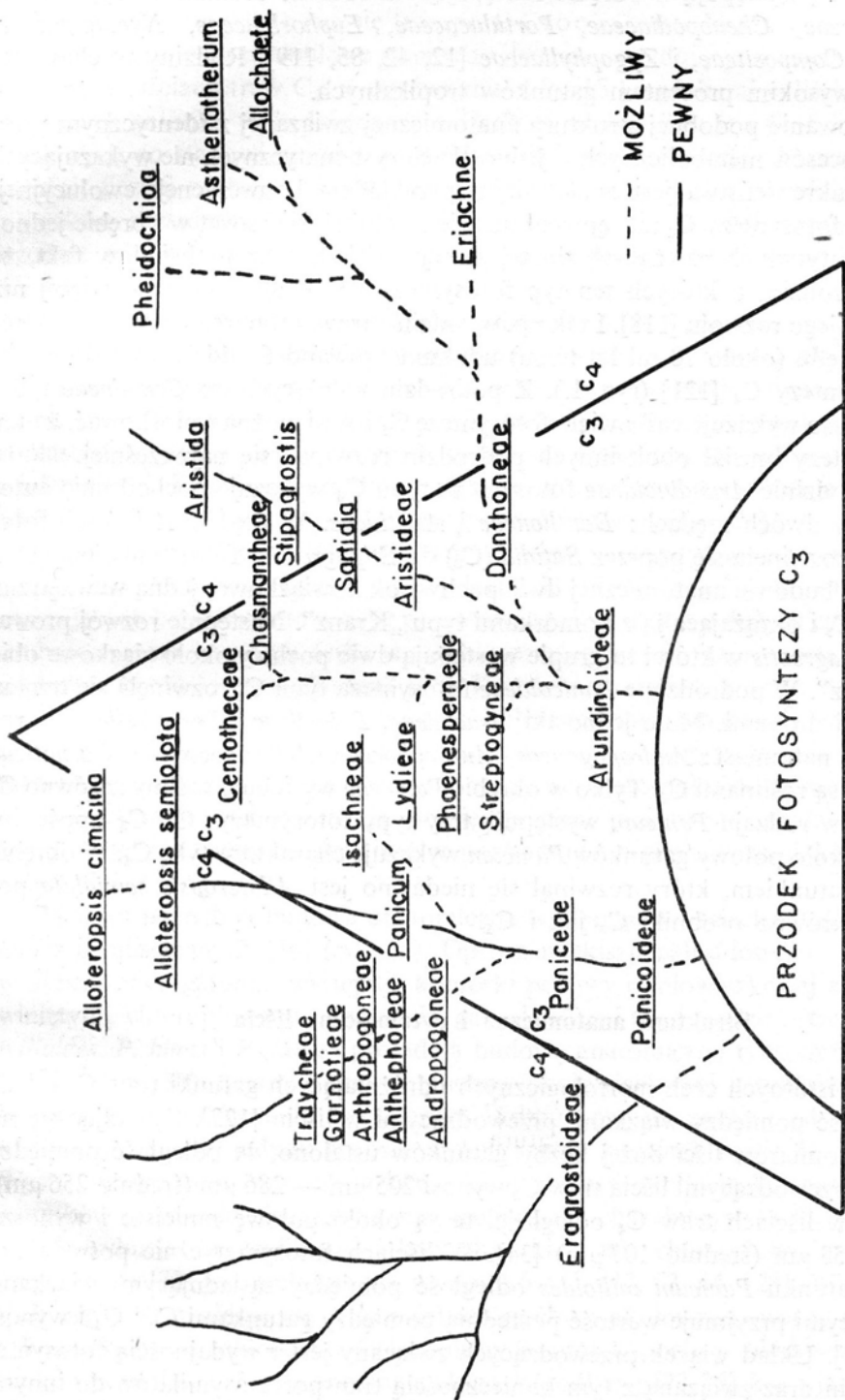
Woda może ulegać rozkładowi na tlen i wodór pod wpływem czynników fizycznych jak np. promieniowanie UV lub może ulegać rozkładowi poprzez elektrolizę. W przypadku rozkładu wody indukowanego przez promieniowanie UV lub elektrolizę stosunek trwałych izotopów tlenu  $^{18}O/^{16}O$  w uwalnianym tlenie jest mniejszy aniżeli stosunek trwałych izotopów tlenu w wodzie [37, 91].

Uwalniany pod wpływem promieniowania UV tlen tworzył warstwę ozonu, która następnie zmniejszała natężenie promieniowania UV docierającego na ziemię i poprzez to zmniejszała ilość uwalnianego tlenu na tej drodze [118]; Wzrost stężenia tlenu zachodził równocześnie ze zmniejszaniem się zawartości węgla w atmosferze ( $CH_4$ ,  $CO_2$ ) [33]. Znaczna część atmosferycznych związków węgla uległa przemieszczeniu z atmosfery do wody oceanicznej, gdzie znalazła się w formie węglanu wapnia lub w formie rozpuszczonego  $CO_2$  i dwuwęglanów [54]. Spowodowało to spadek  $CO_2$  w powietrzu do obecnego poziomu 0,03%. U pierwotnych organizmów fotosyntetyzujących jak również u większości dzisiaj żyjących roślin pierwszy etap włączania  $CO_2$  w procesie fotosyntezy jest katalizowany przez RuDPC [25], a pierwszym produktem jest 3-PGA. W reakcji z tlenem RuDPC wykazuje aktywność oksygenazy rybulozo-1, 5-dwufosforanowej (RuDPO) [15, 93, 112]. Tlen i dwutlenek węgla współzawodniczą ze sobą o aktywne miejsca tego enzymu. Produktami reakcji katalizowanej przez RuDPO jest 3-PGA i fosfoglikolan, który jest substratem fotooddychania. W wyniku reakcji przeprowadzonej przez RuDPO 40—50% związków węgla wytwarzanych w procesie fotosyntezy roślin  $C_3$  zostaje skierowane do procesu fotooddychania i częściowo w tym procesie rozłożone przez co spada wydajność fotosyntezy [135, 136, 137]. Wzrost tej wydajności u roślin  $C_3$  można uzyskać ho-

dując rośliny w atmosferze o niskim stężeniu tlenu. Dzięki zahamowaniu w tych warunkach procesu fotooddychania następuje wzrost wydajności fotosyntezy wyrazem czego jest polepszenie wzrostu siewek w atmosferze o niskim stężeniu tlenu [9, 115].

Niskie stężenie tlenu i jednocześnie wysokie  $\text{CO}_2$  w pierwotnej atmosferze dawało możliwość efektywnego włączania  $\text{CO}_2$  przy współdziałaniu RuDPC. Przy wzroście stężenia tlenu w atmosferze dochodziło do współzawodnictwa  $\text{CO}_2$  i tlenu o aktywne miejsca tego samego enzymu co w efekcie doprowadziło do uruchomienia procesu fotooddychania. Zaistniałe zmiany w składzie atmosfery gazowej stały się zdaniem Smitha główną przyczyną rozwoju drogi  $\text{C}_4$  jako mechanizmu ochronnego RuDPC przed działaniem tlenu. Mechanizm ten obejmuje zarówno cechy anatomiczne jak i biochemiczne [126]. PEPC, która w komórkach mezofilu roślin  $\text{C}_4$  katalizuje reakcje włączania  $\text{CO}_2$  wykazuje wysokie powinowactwo do  $\text{CO}_2$  i bardzo niskie w stosunku do tlenu [15]. Natomiast RuDPC występuje w komórkach pochwy okołowiązkowej roślin  $\text{C}_4$ , w których jest niskie stężenie tlenu i wysokie stężenie  $\text{CO}_2$ , a więc w warunkach zbliżonych do panujących na ziemi podczas rozwoju fotosyntezy typu  $\text{C}_3$  [56]. Wydajność fotosyntezy w tej grupie zostaje podwyższona podobnie jak miało to przypuszczalnie miejsce we wcześniejszych epokach geologicznych.

Laetsch [87] rozpatruje natomiast powstanie fotosyntezy  $\text{C}_4$  jako przede wszystkim wynik adaptacji do stresowanych warunków wodnych panujących w niektórych środowiskach np. w tropikalnych sawannach, gdzie okresy obfitujące w wodę występują na przemian z okresami suszy, wysokiej temperatury oraz wysokich natężeń światła [10, 84, 85]. Przystosowanie roślin  $\text{C}_4$  do warunków stresowych polegałoby na zdolności przeżycia podczas okresu suszy przy jednoczesnej możliwości konkurencji z szybko rosnącymi mezofitami w okresie gdy woda nie jest czynnikiem ograniczającym. Ekologiczne implikacje dotyczące roślin  $\text{C}_3$  i  $\text{C}_4$  były dyskutowane przez Blacka [12]. Rośliny  $\text{C}_4$  wykazują większą intensywność włączania  $\text{CO}_2$  [43], a przez to posiadają znaczną przewagę nad roślinami  $\text{C}_3$  w początkowych okresach ich wzrostu. Jednocześnie rośliny  $\text{C}_4$  charakteryzują się większą oszczędnością w zużyciu wody. W porównaniu z roślinami  $\text{C}_3$  wymagają one o połowę mniejszej ilości wody do produkcji jednostki suchej masy [129]. W liściach roślin  $\text{C}_4$  rozmieszczenie tkanek fotosyntetycznych jest ściśle i bezpośrednio związane z drogą transportu wody w tkance naczyniowej [84]. Ściany komórek pochwy okołowiązkowej graniczące z komórkami mezofilu są wysycone suberyną co stanowi barierę utrudniającą utratę wody [42]. Laetsch [85] uważa, że kombinacja dwóch czynników jakimi są: niedostatek wody i wysoka temperatura, panującymi w pewnych warunkach tropikalnych wywiera wpływ na wzrost oporności dyfuzyjnej  $\text{CO}_2$  powodując spadek jego stężenia w komórkach fotosyntetyzujących. Rośliny  $\text{C}_4$  rozwinęły wydajny system włączania  $\text{CO}_2$  w tych stresowych warunkach poprzez wytwarzanie zespołu dwóch aktywnych karboksylaz. Istniejące przestwory międzykomórkowe w pochwie mezofilowej umożliwiają dyfuzję  $\text{CO}_2$  do komórek mezofilu gdzie zostaje on bardzo silnie akumulowany w związkach organicznych przy współdziałaniu PEPC. Budowa anatomiczna roślin  $\text{C}_4$  jest uważana za strukturalny kompromis umożliwiający z jednej strony oszczędne zużycie wody przy równoczesnej możliwości efektywnego włączania  $\text{CO}_2$ .



Ryc. 1. Ewolucja fotosyntezy w rodzinie Gramineae (121). Jednostki systematyczne umiejscowione wewnątrz trójkąta wykazują fotosyntezę C<sub>3</sub>, natomiast na zewnątrz trójkąta fotosyntezę C<sub>4</sub>. Linia przerywana oznacza możliwy przebieg rozwoju fotosyntezy, linia ciągła oznacza pewny przebieg rozwoju fotosyntezy.

Rośliny  $C_4$  występują w obrębie następujących rodzin: *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Portulacaceae*, *Euphorbiaceae*, *Nyctaginaceae*, *Aizoaceae*, *Compositae*, i *Zygophyllaceae* [12, 42, 85, 119]. Rodziny te charakteryzują się wysokim procentem gatunków tropikalnych.

Występowanie podobnej struktury anatomicznej związanej z identycznym przebiegiem procesów metabolicznych w jednostkach systematycznych nie wykazujących bliskiego pokrewieństwa jest znakomitym przykładem konwergencji ewolucyjnej.

Rozwój fotosyntezy  $C_4$  następował niezależnie od siebie nawet w obrębie jednostek systematycznych należących do tej samej rodziny, o czym świadczy fakt, że w połowie rodzin, u których ten typ fotosyntezy występuje wykazano więcej niż jedną drogę jego rozwoju [118]. I tak np. w rodzinie traw, które rozwinęły się w okresie trzeciorzędu (około 70 ml lat temu) udokumentowano 6 oddzielnych dróg rozwoju fotosyntezy  $C_4$  [121] (rys. 1.). Z podrodziny należących do *Gramineae* tylko *Eragrostoideae* wykazuje całkowicie fotosyntezę  $C_4$  i stąd można wnioskować, że ten typ fotosyntezy musiał obok innych podrodziny rozwinąć się najwcześniej.

W podrodzinie *Arundinoideae* fotosynteza typu  $C_4$  wykazuje pochodzenie autonomiczne w dwóch rzędach: *Danthoneae* i *Aristideae*. W rzędzie *Aristideae* fotosynteza  $C_4$  rozwinęła się poprzez *Satidia* ( $C_3$ ) do *Stipagrostis*. Ta ostatnia jednostka wykazuje w budowie anatomicznej dwie pochwy okołowiązkowe; jedną wewnętrzną o cechach  $C_3$  i okrążającą ją z komórkami typu „Kranz”. Następnie rozwój prowadził do *Stipagrostis* w której to grupie występują dwie pochwy okołowiązkowe obie typu „Kranz”. W podrodzinie *Panicoideae* fotosynteza typu  $C_4$  rozwinęła się trzema oddzielnymi drogami. Małe jednostki; *Isachneae*, *Boinelleae* i *Leconitelleae* są roślinami  $C_3$ , natomiast: *Andropogoneae*, *Anthophoreae*, *Arthropogoneae*, *Garnotieae* i *Trachyeae* są roślinami  $C_4$ . Tylko w obrębie *Paniceae* występują rośliny zarówno  $C_3$  jak i  $C_4$ , a w rodzaju *Panicum* występują trzy typy fotosyntezy:  $C_3$ ,  $C_4$  i pośredni  $C_3 - C_4$ . Około połowy gatunków *Panicum* wykazuje charakterystykę  $C_4$ . W obrębie tej grupy gatunkiem, który rozwinął się niedawno jest *Alloteropsis semialata* posiadający zarówno osobniki  $C_3$  jak i  $C_4$ .

### Struktura anatomiczna i cytologiczna liścia

Jedną z istotnych cech morfologicznych odróżniających gatunki traw  $C_3$  od  $C_4$  jest odległość pomiędzy wiązkami przewodzącymi w liściu [122]. Opierając się na wynikach pomiarów liści dużej liczby gatunków ustalono, że odległość pomiędzy wiązkami przewodzącymi liścia traw  $C_3$  wynosi 205  $\mu\text{m}$  — 286  $\mu\text{m}$  (średnio 256  $\mu\text{m}$ ), natomiast w liściach traw  $C_4$  odległości te są około połowę mniejsze i wynoszą 56  $\mu\text{m}$  — 153  $\mu\text{m}$  (średnio 107  $\mu\text{m}$ ) [34]. W liściach fotosyntetycznie pośredniego  $C_3 - C_4$  gatunku *Panicum milioides* odległość pomiędzy sąsiadującymi wiązkami przewodzącymi przyjmuje wartość pośrednią pomiędzy gatunkami  $C_3$  i  $C_4$  i wynosi 177  $\mu\text{m}$  [73]. Układ wiązek przewodzących związany jest z wydajnością fotosyntetyczną roślin oraz związaną z tym koniecznością transportu asymilatów do innych organów. Na szybkość transportu asymilatów wywiera wpływ zarówno stosunek

powierzchni floemu do powierzchni liścia [45], jak również liczba komórek mezofilowych przez które odbywa się transport. Cròokston i Moss [34] obserwowali tylko dwie komórki mezofilowe pomiędzy dwiema sąsiadującymi wiązkami przewodzącymi w liściach traw  $C_4$ , w porównaniu z 9—15 komórkami w liściach traw  $C_3$ . W liściach gatunku pośredniego  $C_3$  —  $C_4$  *Panicum milioides* jest 6—8 komórek mezofilowych co stanowi również wartość pośrednią [19, 49, 73]. Obserwacje natury morfologicznej zostały potwierdzone wynikami badań nad szybkością transportu związków organicznych zawierających  $^{14}C$  z liści *Panicum milioides* do łodygi [49] zgodnie z którymi natężenie transportu jest pośrednie w odniesieniu do gatunków  $C_3$  i  $C_4$  [1, 55, 66, 67].

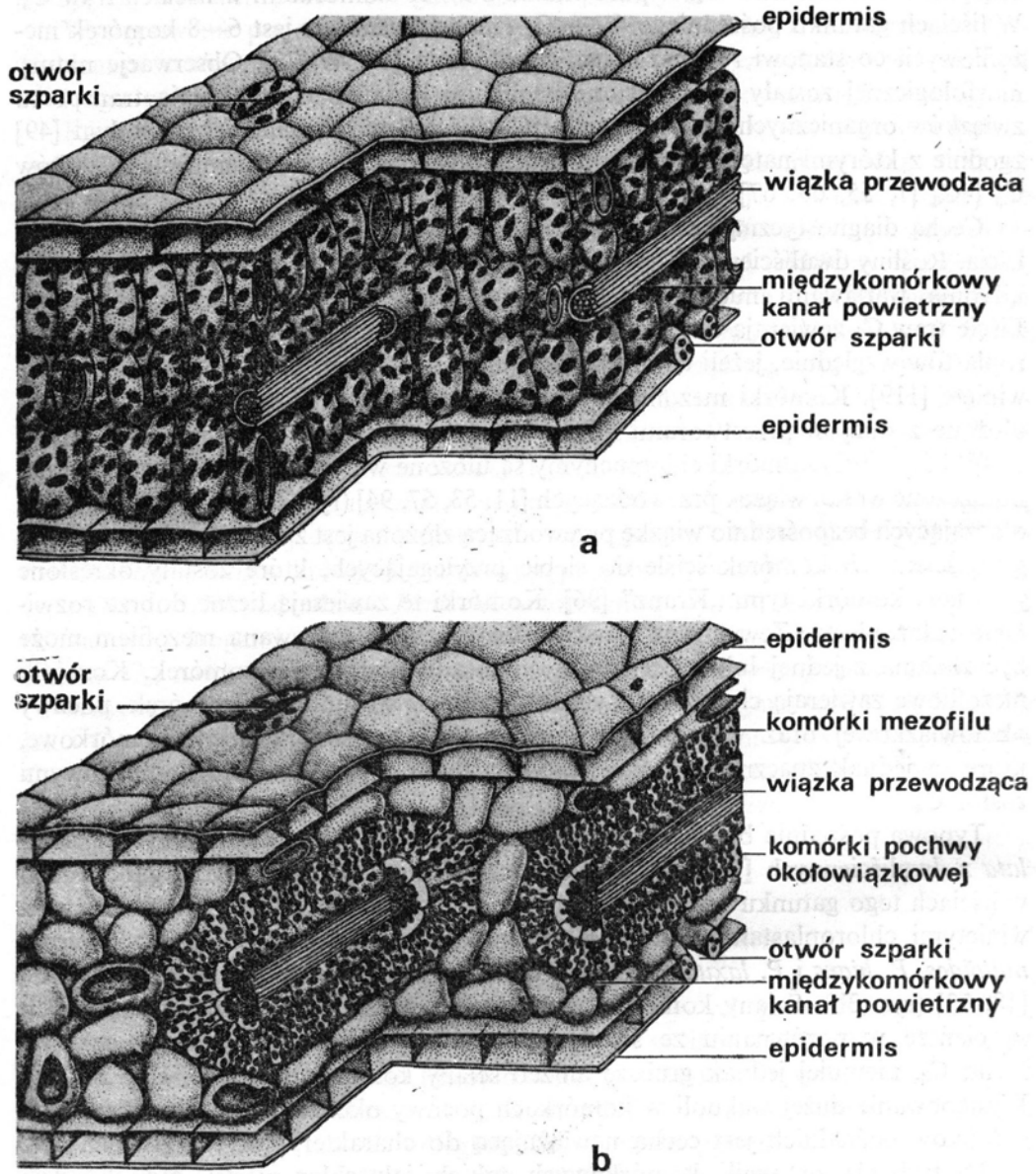
Cechą diagnostyczną odróżniającą rośliny  $C_3$  od  $C_4$  jest budowa anatomiczna liścia. Rośliny dwuliścienne  $C_3$  posiadają grzbietobrzuszną budowę liścia z jedną lub kilkoma warstwami miękiszu palisadowego oraz zawierają miękisz gąbczasty. Liście traw  $C_3$  zawierają cienkościenne komórki pochwy okołowiązkowej bez chloroplastów względnie, jeżeli chloroplasty w nich występują, są nieliczne i słabo rozwinięte [119]. Komórki mezofilowe są w tej grupie traw niewyraźnie promienisto ułożone z dużymi przestworami międzykomórkowymi (rys. 2a).

W liściach  $C_4$  komórki chlrenchimy są ułożone warstwowo i promieniście rozmieszczone wokół wiązek przewodzących [11, 53, 57, 94] (rys. 2b). Warstwa komórek otaczających bezpośrednio wiązkę przewodzącą złożona jest z dużych cylindrycznych grubościennych komórek ściśle do siebie przylegających, które zostały określone jako tzw. komórki typu „Kranz” [96]. Komórki te zawierają liczne dobrze rozwinięte chloroplasty. Zewnętrzna warstwa chlrenchimy nazywana mezofilem może być złożona z jednej lub więcej warstw palisado podobnych komórek. Komórki mezofilowe zawierają cieńsze ściany komórkowe w stosunku do komórek pochwy okołowiązkowej oraz występują pomiędzy nimi przestwory międzykomórkowe, które są jednak znacznie mniejsze w porównaniu z przestworami komórkowymi roślin  $C_3$ .

Typowa pośrednia budowa anatomiczna występuje w liściach *Mollugo verticillata* z dwuliściennych [76] (rys. 3a). Oprócz miękiszu palisadowego i gąbczastego w liściach tego gatunku występują komórki pochwy okołowiązkowej z dobrze rozwiniętymi chloroplastami. Pośrednie gatunki  $C_3$  —  $C_4$  z rodziny traw: *Panicum milioides*, *P. hians* i *P. laxum* posiadają budowę anatomiczną typową dla roślin  $C_4$  [18, 73] (rys. 3b). Ściany komórek pochwy okołowiązkowej gatunków pośrednich są cieńsze w porównaniu ze ścianami komórkowymi pochwy okołowiązkowej roślin  $C_4$ , niemniej jednak grubsze aniżeli ściany komórek roślin  $C_3$  [19, 26, 69]. Występowanie dużej wakuoli w komórkach pochwy okołowiązkowej u wszystkich gatunków pośrednich jest cechą nawiązującą do charakterystyki  $C_4$  [19, 49, 73].

Dystrybucja organelli komórkowych takich jak chloroplasty, mitochondria i mikrociała [73] jest podobna jak u gatunków  $C_4$  [47, 63, 64, 123]. Większa liczba tych organelli znajduje się w komórkach pochwy okołowiązkowej w porównaniu z komórkami mezofilowymi. Chloroplasty komórek pochwy okołowiązkowej gatunków pośrednich  $C_3$ — $C_4$  przyjmują układ dośrodkowy [73, 76], który jest identyczny z tym jaki występuje w komórkach pochwy okołowiązkowej roślin  $C_4$  o wysokiej

aktywności dehydrogenazy NAD- jabłczanowej [51]. Wielkość chloroplastów, ich kształt, stopień rozwoju gran i zawartość ziarn skrobiowych jest identyczna w obydwu typach komórek fotosyntetycznych roślin  $C_3$ .

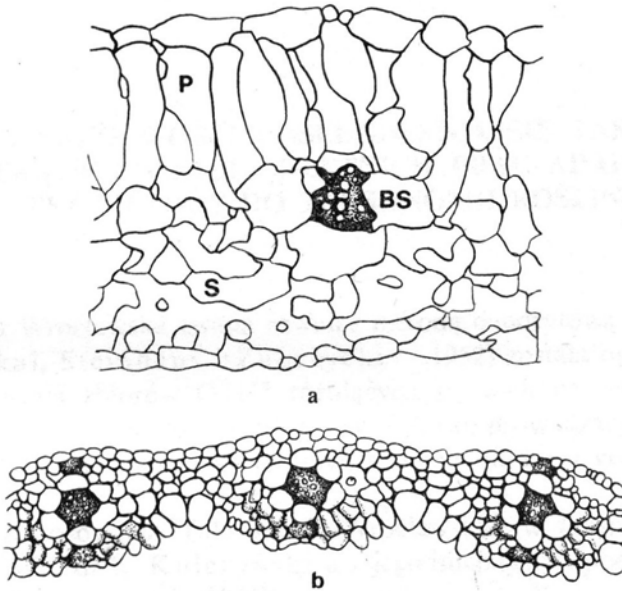


Ryc. 2. Budowa anatomiczna liścia: a) *Atriplex patula* ( $C_3$ ), b) *Atriplex rosea* ( $C_4$ ) (10)

➤ Gatunki  $C_4$  wykazują dimorfizm chloroplastów pomiędzy obydwoma typami komórek [41, 47, 85, 88] oraz zawierają retikulum peryferyczne. Chloroplasty komórek pochwy okołowiązkowej, jak również większą ilość ziarn skrobi [17, 103]. Gatunki pośrednie  $C_3 - C_4$  pod względem wielkości chloroplastów, ich kształtu



i zawartości ziarn skrobi są podobne do roślin  $C_3$ . W chloroplastach pośrednich gatunków *Panicum* występuje retikulum peryferyczne [19, 73]. Brak retikulum peryferycznego w chloroplastach *Mollugo verticillata* jest cechą nawiązującą do charakterystyki  $C_3$  [76, 87]. Retikulum peryferyczne odgrywa ważną rolę w transporcie fotosyntetycznych metabolitów i produktów fotosyntezy pomiędzy chloroplastami, cytoplazmą, mitochondriami i mikrociałami [84, 85]. Wymaga to bezpośredniego bliskiego ułożenia w komórce tych organelli. Ten bezpośredni układ organelli komórkowych został stwierdzony w komórkach pochwy okołowiązkowej *Panicum milioides*, natomiast w komórkach mezofilu był bardzo słabo zaznaczony [73].



Ryc. 3. Budowa anatomiczna liścia gatunków pośrednich fotosyntetycznie  $C_3$  —  $C_4$ : a) *Mollugo verticillata*, b) *Panicum milioides* (oznaczenia: P — miękisz palisadowy, S — miękisz gąbczasty, BS — komórki pochwy okołowiązkowej) (19, 76)

Komórki pochwy okołowiązkowej gatunków pośrednich zawierają większe i bardziej strukturalnie złożone mitochondria w porównaniu z komórkami mezofilowymi [9, 19, 73, 76] podobnie jak u roślin  $C_4$  [57, 84].

Liczniesze i bardziej strukturalnie złożone mitochondria pochwy okołowiązkowej w przypadku roślin  $C_4$  mają związek z koniecznością nakładu energii dla szybko zachodzącego transportu zarówno pomiędzy obydwojma rodzajami komórek fotosyntetycznych jak również pomiędzy komórkami pochwy okołowiązkowej i wiązką przewodzącą [87]. Są one również miejscami dekarboksylacji kwasu szczawiooctowego, który jest jednym z pośredników metabolicznych procesu fotosyntezy  $C_4$  [70].

W następnym zeszycie ukaze się opracowanie dotyczące aspektów biochemicznych i fizjologicznych fotosyntezy typu pośredniego  $C_3$  —  $C_4$  oraz pełny wykaz literatury.