

Identification of Key Players in Photosynthesis: Redesigning C₃ Crops

Maryam Sadeghi^{1,2}, Mohammad Reza Ghaffari³, Farshad Ebrahimpour⁴, Ali Mohammad Banaei-Moghaddam⁵

1. Ph.D. Candidate, Institute of Biochemistry and Biophysics, University of Tehran, Tehran, Iran.

2. Researcher, DNA and Genome Bank, Iranian Biological Resource Center, Karaj, Iran.

3. Associate Professor, Systems Biology Department, Agricultural Biotechnology, Research Institute of Iran (ABRII), Agricultural Research, Education, and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran.

4. Associate Professor, Department of Agriculture, Payame Noor University, Tehran, Iran.

5. Assistant Professor, Institute of Biochemistry and Biophysics, University of Tehran, Tehran, Iran.

Correspondence:

Mohammad Reza Ghaffari

Ali Mohammad Banaei-Moghaddam

Email: ghaffari@abrii.ac.ir
am_banaei@ut.ac.ir

Received: 10, Jan. 2025

Accepted: 14, Mar. 2025

How to cite:

Sadeghi, M., Mohammad Ghaffari, R., & Banaei-Moghaddam, A. M. (2025). Identification of Key Players in Photosynthesis: Redesigning C₃ Crops. *Crop Biotechnology*, 14 (3), 83-101. (DOI: [10.30473/cb.2025.73383.1998](https://doi.org/10.30473/cb.2025.73383.1998))

ABSTRACT

Photosynthesis is a fundamental process, converts solar energy and carbon dioxide into carbohydrates, sustaining all life on Earth. With the global population approaching nine billion, the demand for food and energy has significantly increased. Furthermore, unexpected climate changes such as drought and floods have reduced agricultural land, highlighting the urgent need to improve crop productivity. An ambitious idea to address the global food demand and enhance crop efficiency in hot and arid climates involves redesigning the anatomical and biochemical pathways of C₃ plants based on the metabolic blueprint of C₄ plants. The structural complexity of key enzymes, such as Rubisco, along with the need for proper subunit alignment in the holoenzyme, poses significant challenges to enhancing photosynthetic efficiency through manipulating these enzymes. Since the discovery of photosynthetic pathways, studies have attempted to enhance the expression of certain enzymes from the C₄ photosynthetic pathway in C₃ plants. Although efforts have not yet directly led to significant improvements in photosynthetic efficiency or yield, they underscore the high potential of metabolic engineering as a precise and effective tool for crop improvement. Recent research on engineering C₃ plants has demonstrated that introducing specific genes regulating leaf anatomy and C₄ photosynthetic processes can significantly enhance photosynthesis and yield. Furthermore, emerging findings suggest that enzymes from simpler photosynthetic organisms, such as cyanobacteria and algae, may offer new avenues for substantial improvements in C₃ photosynthetic efficiency. This study discusses these advancements and explores strategies for engineering metabolic pathways to architect C₃ crops based on C₄ models.

KEYWORDS

C₃ photosynthesis, C₄ photosynthesis, Genetic engineering, Rubisco.



«مقاله مروری»

شناسایی بازیگران کلیدی فتوستت: باز طراحی گیاهان زراعی سه کربنه

مریم صادقی^{۱*}، محمدرضا غفاری^۲، فرشاد ابراهیم پور^۳، علی محمد بنائی مقدم^۴

چکیده

فرایندهای فتوستت، یکی از تأثیرگذارترین واکنش‌های بیوشیمیایی در کره زمین هستند، به طوری که تقریباً تمام موجودات زنده با محصولات فتوستت تغذیه می‌شوند. امروزه با افزایش جمعیت جهان به مرز نه میلیارد نفر، تقاضا برای غذا و انرژی به طور قابل توجهی افزایش یافته است. علاوه بر آن تغییرات آب و هوایی غیرمنتظره مانند خشک سالی و سیل، مساحت زمین‌های کشاورزی را کاهش داده و این وضعیت، نیاز به بهبود عملکرد محصولات کشاورزی را دوچندان می‌کند. پیچیدگی ساختمانی برخی از آنزیم‌های مهم مسیر فتوستت نظیر روبیسکو و نیاز به هم‌ترازی زیر واحدهای آن در هولوآنزیم، چالش‌های جدی را در افزایش کارایی فتوستت با دست‌ورزی این آنزیم‌ها به وجود آورده است. یکی از ایده‌های بلندپروازانه برای تأمین تقاضای جهانی غذا و بهبود بهره‌وری محصولات در آب‌وهوای گرم و خشک، بازطراحی مسیرهای آناتومیکی و بیوشیمیایی گیاهان C₃ با استفاده از نقشه متابولیکی گیاهان C₄ بوده است. از زمان کشف مسیرهای فتوستت، مطالعاتی در زمینه افزایش بیان برخی از آنزیم‌های موجود در مسیر فتوستت گیاهان C₄ در گیاهان C₃ انجام شده است. هرچند این افزایش بیان به تنهایی موجب افزایش توان فتوستت و تولید محصول بیشتر نشده است، اما نشان‌دهنده پتانسیل بالای مهندسی متابولیک به عنوان ابزاری کارآمد در اصلاح گیاهان زراعی است. یافته‌های اخیر دریچه‌ای جدید برای استفاده از آنزیم‌های موجودات فتوستت‌کننده ساده‌تر، مانند سیانوباکترها و جلبک‌ها، برای بهبود قابل توجه در عملکرد فتوستت گیاهان C₃ را نشان می‌دهد. این یافته‌ها، روزه‌های موثرتری برای مهندسی مسیرهای متابولیکی و ایجاد یک معماری مجدد در گیاهان C₃ معرفی کرده است که در این مطالعه به آن اشاره می‌شود.

واژه‌های کلیدی

مهندسی ژنتیک، فتوستت C₃، فتوستت C₄، روبیسکو، سیانوباکترها.

۱. دانشجوی دکتری، مرکز تحقیقات بیوشیمی و بیوفیزیک (IBB)، دانشگاه تهران، تهران، ایران.
۲. محقق، بانک DNA و داده‌های ژنومی، مرکز ملی ذخایر ژنتیکی و زیستی ایران، جهاد دانشگاهی، کرج، ایران.
۳. دانشیار، بخش بیولوژی سیستم‌ها، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.
۴. دانشیار، گروه علوم کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران.
۵. استادیار، مرکز تحقیقات بیوشیمی و بیوفیزیک (IBB)، دانشگاه تهران، تهران، ایران.

نویسنده مسئول:

محمدرضا غفاری و علی محمد بنائی مقدم

رایانامه:

ghaffari@abii.ac.ir; am_banaei@ut.ac.ir

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۱۰/۲۱

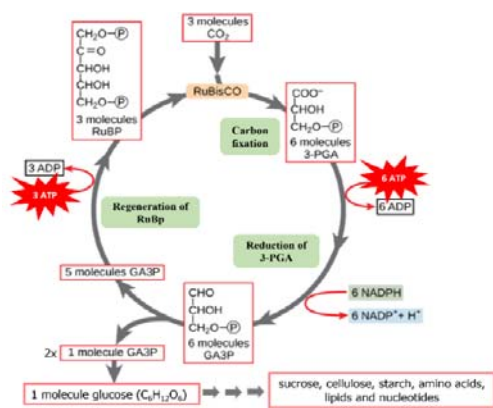
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۱۲/۲۴

استناد به این مقاله:

صادقی، مریم؛ غفاری؛ محمدرضا ابراهیم پور، فرشاد، و بنائی مقدم، علی محمد (۱۴۰۴). شناسایی بازیگران کلیدی فتوستت: بازطراحی گیاهان زراعی C₃. فصلنامه علمی زیست فناوری گیاهان زراعی، ۱۴ (۳)، ۸۳-۱۰۱. (DOI: [10.30473/cb.2025.73383.1998](https://doi.org/10.30473/cb.2025.73383.1998))

تولید زیست مولکول ها

اکثریت قریب به اتفاق کربن آلی روی کره زمین توسط آنزیم روبیسکو^۲ تثبیت می شود. این آنزیم کربوکسیلاسیون^۳ ریبولوز ۵،۱-بیس فسفات^۴ (RuBP) را کاتالیز می کند که منجر به تولید دو مولکول ۳-فسفوگلیسرات (PGA)^۵ می شود. PGA یک ترکیب سه کربنه است که به کمک مصرف^۶ ATP و NADPH^7 به دست آمده از واکنش های وابسته به نور فتوسنتز، به گلیسرآلدئید ۳-فسفات^۸ (G3P) احیا می شود. پنج مولکول از شش مولکول G3P تولید شده برای بازسازی مولکول RuBP مصرف می شوند تا این روند ادامه یابد. مولکول G3P باقیمانده از شش مولکول که صرف بازیافت نشده، پس از گذر از چند مرحله واکنش های آنزیمی، قندهای شش کربنه^۹ را تشکیل می دهد. همه مراحل فوق در چرخه کالوین-بَنسون^{۱۰} رخ می دهد. قندهای شش کربنه تولید شده طی یک سری از واکنش های آنزیمی سرانجام به سوکروز^{۱۱}، سلولز^{۱۲} و یا نشاسته^{۱۳} تبدیل می شوند (شکل ۱).



شکل ۱. مراحل تثبیت کربن در چرخه کالوین بنسون
Figure 1. Carbon fixation steps in the Calvin Benson cycle

2. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase (RuBisCo)
3. Carboxylation
4. Ribulose-1,5-bisphosphate
5. 3-phosphoglycerate
6. Adenosine tri-phosphate
7. Nicotinamide adenine dinucleotide hydrogen phosphate
8. Glyceraldehyde 3-phosphate
9. Hexose phosphates
10. Calvin-Benson cycle
11. Sucrose
12. Cellulose
13. Starch

مقدمه

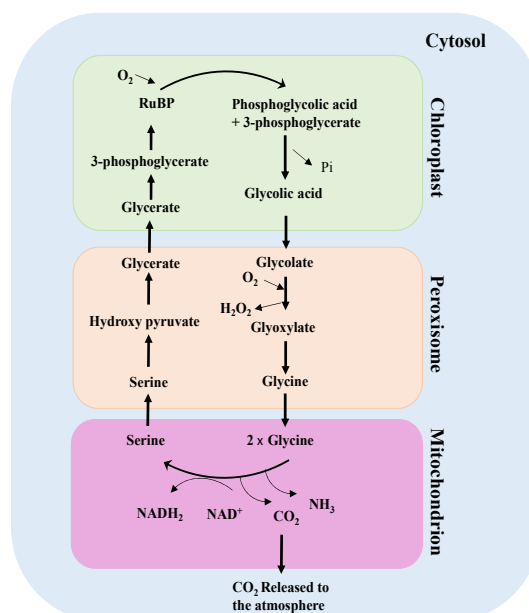
کشاورزی مدرن در طول هفتاد سال گذشته، بدون گسترش زمین های کشاورزی و تنها با استفاده گسترده از کود، سموم و همچنین ارقام اصلاح شده باعث افزایش ۱۶۰ درصدی تولید جهانی شده است. با این حال گرمایش زمین، تغییرات اقلیمی غیرقابل پیش بینی، کاهش زمین های قابل کشاورزی و ضرورت زیست محیطی برای استفاده کمتر از کود و مواد شیمیایی چالش هایی هستند که در آینده ای نزدیک با آن ها روبه رو خواهیم شد. بیشتر تلاش های اخیر دانشمندان حوزه کشاورزی و علوم گیاهی در محدوده ایجاد مقاومت به تنش های زیستی و غیر زیستی، بیماری های گیاهی، کمبود مواد مغذی و تأثیر آن ها بر مسیرهای متابولیکی بوده است و در آن ها افزایش عملکرد محصولات کشاورزی از طریق افزایش عملکرد فتوسنتز تا حدودی نادیده گرفته شده است. از جمله عواملی که باعث کاهش کارایی فتوسنتز می شوند محدودیت های فتوشیمیایی، عملکرد دوگانه آنزیم ریبولوز - ۵،۱ - بیس فسفات کربوکسیلاز-کسیژن از (RuBisCO) و پدیده ای به نام تنفس نوری است. با گسترش فناوری های نوین، بازطراحی مسیرهای مربوط به فتوسنتز به منظور بهبود و افزایش عملکرد محصولات زراعی، می تواند از جمله اهداف اصلی محققین برای تضمین امنیت غذایی و گسترش اقتصاد زیستی^۱ باشد. با این حال با توجه به پیچیدگی ژنتیکی، متابولیکی و تشریحی گیاهان، بهبود کارایی فتوسنتز از طریق مهندسی مسیرهای متابولیکی چالش برانگیز بوده و ممکن است با صرف هزینه و زمان زیاد نتایج متفاوتی را در گیاهان مختلف به همراه داشته باشد (Trevese et al., 2022). در این مقاله سعی شده است ابتدا عملکرد آنزیم های تأثیرگذار در مسیرهای فتوسنتزی و روش های مختلف جذب کربن در گیاهان C_3 ، C_4 و CAM و انواع پمپ ها و ناقل های ایجاد شده در طول تکامل مورد بررسی قرار گیرد و سپس تلاش های انجام گرفته جهت بهبود عملکرد فتوسنتز و چالش های موجود در این مسیر با توجه به آخرین یافته های علمی مورد بررسی قرار گیرد.

مقدار قابل توجهی از انرژی گیاه می‌شود. این فرآیند به ویژه در آب و هوای گرم و خشک، شایع بوده و بازده فتوستت را تا چهل درصد کاهش می‌دهد. علت این است که در محیط‌های گرم و خشک که سرعت تعرق بالاست، بسته شدن روزنه‌ها در واقع یکی از اولین خطوط دفاعی گیاه در برابر آسیب ناشی از کم آبی است. با بسته شدن روزنه‌ها، غلظت CO₂ در اطراف رویسکو کم شده ولی غلظت O₂ افزایش می‌یابد، زیرا آب که به‌عنوان عامل احیاکننده (دهنده الکترون) برای زنجیره انتقال الکترون فتوستتزی استفاده می‌شود، شکسته شده و اکسیژن به عنوان محصول فرعی آزاد می‌شود. بنابراین تحت شرایط گرم و خشک، به‌طور همزمان تثبیت کربن توسط گیاه محدود شده و واکنش به نفع اکسیژناسیون^۴ پیش می‌رود (Bauwe et al. 2010). واکنش نامطلوب اکسیژنازی رویسکو را می‌توان به‌عنوان بازمانده‌ای از تاریخ تکامل در نظر گرفت. این آنزیم بیش از سه میلیارد سال پیش هنگامی که اتمسفر زمین مملو از CO₂ و فاقد اکسیژن بوده، تکامل یافته‌است. بنابراین پس از ظهور اکسیژن حاصل از فتولیز آب توسط موجودات فتوستت‌کننده، مانند سیانوباکترها^۵ در اتمسفر زمین، آنزیم رویسکو به‌منظور واکنش اختصاصی با CO₂ تکامل مجدد نیافت (Gowik & Westhoff, 2011). چرخه تنفس نوری، نه‌تنها کربن مقداری قابل توجهی از انرژی را برای بازیافت کربن باقیمانده در گلیکولات و تبدیل آن به واسطه‌های مسیر فتوستت مصرف می‌کند. این مسیر سه اندامک کلروپلاست^۶، پراکسی‌زوم^۷ و میتوکندری^۸ و آنزیم‌های موجود در آن را درگیر می‌کند. در طول چرخه تنفس نوری، نیتروژن برخی اسیدهای آمینه به‌صورت آمونیاک^۹ آزاد می‌شود که برای بازیافت مجدد آن نیز مقداری از انرژی گیاه مصرف می‌شود (Keys, 1986). بنابراین از زمان کشف فرآیند فتوستت، کاهش تنفس نوری یکی از

این قندهای تولیدشده در طول متابولیسم کربن، اسکلت‌های کربنی تولید می‌کنند که می‌توانند برای تولید زیست مولکول‌ها مانند اسیدهای آمینه، لیپیدها و اسیدهای نوکلئیک استفاده شوند (Flügge et al., 2016).

چالش‌های آنزیم رویسکو در تثبیت کربن

آنزیم رویسکو علاوه بر کربوکسیلاسیون، می‌تواند واکنش اکسیژناسیون^۱ RuBP را نیز کاتالیز کند که نتیجه آن تولید یک مولکول ۳-فسفولیسترات و یک مولکول ۲-فسفولیسترات^۲ است. ترکیب اخیر نه‌تنها هیچ هدف متابولیکی شناخته شده‌ای ندارد بلکه در غلظت‌های بالاتر برای گیاه سمی است. بنابراین فسفولیسترات باید در یک مسیر متابولیکی دیگر به نام تنفس نوری^۳ پردازش و حذف شود (شکل ۲).



شکل ۲. واکنش‌های تنفس نوری در گیاهان C₃

Figure 2. Photorespiration reactions in C₃ plants

تنفس نوری باعث از دست‌رفتن تعدادی از مولکول‌های CO₂ که قبلاً تثبیت شده‌بودند و در نتیجه

4. Oxygenation
5. Cyanobacteria
6. Chloroplast
7. Peroxisome
8. Mitochondria
9. Ammonia

1. Oxygenation
2. 2-phosphoglycolate
3. Photorespiration

کنترل فعالیت روبیسکو است. Rubisco activase یک چاپرون مولکولی^۴ است و به یک محل اتصال در روبیسکو نیاز دارد تا کاربامیلایسیون باقیمانده لیزین را تسهیل کند. فعال سازی روبیسکو توسط Rubisco activase نیاز به ATP^5 دارد. فعال سازی روبیسکو در صورتی که نسبت ADP/ATP بالا باشد، کاهش می یابد ولی توسط نور افزایش می یابد. علاوه بر این، آنزیم روبیسکو اکتیواز حذف ۲-کربوکسی دی آرابینیتول ۱-فسفات^۶ یا (CA1P) را از سایت های کاربامیله روبیسکو تسهیل می کند. CA1P یک مهارکننده طبیعی روبیسکو با اتصال محکم است که در بسیاری از گونه ها در شب به آنزیم متصل می شود و باعث کاهش فعالیت آن می شود. این ماده احتمالاً تنظیم کننده فعالیت روبیسکو در شدت نور کم است، اما ممکن است در محافظت از روبیسکو در برابر تخریب توسط پروتئازها^۷ در زمانی که سوسترای طبیعی، RuBP، در غلظت های پایین وجود دارد، مهم باشد (Parry et al., 2003). پیچیدگی آنزیم در این است که دی اکسید کربن نه تنها یک سوستر^۸ برای واکنش کربوکسیلاسیون آنزیم و یک بازدارنده رقابتی برای واکنش اکسیژناسیون آن است، بلکه یک فعال کننده برای هر دو فعالیت آنزیم نیز به حساب می آید، بنابراین برای بررسی سینتیک واکنش کربوکسیلاسیون آنزیم باید $K_m (O_2)$ ، V_{max} ، $K_i (CO_2)$ ، $K_i (O_2)$ ، $K_m (CO_2)$ (carboxylase) و V_{max} (oxygenase) را به طور همزمان در نظر گرفت. اکسیداسیون و کربوکسیلاسیون ریبولوز بیس فسفات دو واکنش رقابتی هستند و غلظت به ترتیب O_2 و CO_2 در اطراف آنزیم روبیسکو نرخ انجام دو واکنش را تعیین می کند.

سازگاری تکاملی

بر اساس مسیر تثبیت CO_2 ، گیاهان فتوسنتزکننده به سه دسته کلی تقسیم می شوند: گیاهان کراسولاسه^۹ یا

اهداف مهم بازطراحی فتوسنتز بوده است. در همین راستا تحقیقات زیادی روی آنزیم روبیسکو صورت گرفته است.

مکانیزم پیچیده عملکرد روبیسکو: ساختار، تنظیم و فعال سازی

با استفاده از میکروسکوپ الکترونی و کریستالوگرافی اشعه ایکس مشخص شده است که روبیسکو از دو نوع زیرواحد پروتئینی شامل زنجیره بزرگ (L) با وزن حدود ۵۵۰۰۰ دالتون و زنجیره کوچک (S) با وزن حدود ۱۳۰۰۰ دالتون تشکیل شده است. ژن زنجیره بزرگ توسط DNA کلروپلاستی کدگذاری می شود، و به طور معمول چندین ژن مرتبط با زنجیره کوچک توسط DNA هسته ای کدگذاری می شود (Miziorko and Lorimer, 1983). زیرواحد بزرگ روبیسکو توسط ریبولوزوم های کلروپلاست سنتز می شود، در حالی که زیرواحد کوچک آن توسط ریبولوزوم های سیتوپلاسمی سنتز می شود. زنجیره های کوچک با عبور از غشای خارجی کلروپلاست، از سیتوزول به محفظه استرومای کلروپلاست ها وارد می شوند. در مجموع هشت زنجیره بزرگ و هشت زنجیره کوچک (به صورت چهار دایمر) در یک مجموعه بزرگ تر تجمع می یابند. محل اتصال سوسترای ribulose 1,5-bisphosphate در زنجیره های بزرگ قرار دارد و اتصال یک کاتیون دو ظرفیتی مثل Mg^{2+} و آنیون بیکربنات (HCO_3^-) باعث ایجاد یک تغییر اساسی در ساختار فضایی آنزیم می شود که برای فعال سازی آنزیم ضروری است. همچنین یک باقیمانده^۱ لیزین^۲ در جایگاه فعال آنزیم به صورت حفاظت شده در گونه های مختلف وجود دارد. برای فعالیت روبیسکو، کاربامیلایسیون^۳ (اضافه شدن یک مولکول CO_2 به گروه آمین زنجیره جانبی) این اسید آمینه ضروری است. علاوه بر این، شروع فعالیت آنزیم روبیسکو به حضور آنزیم Rubisco activase بستگی دارد. فعالیت آنزیم اخیر نیز با نسبت ATP/ADP ، پتانسیل ردوکس و میزان شدت نور کنترل می شود. تشکیل برگشت پذیر یک کاربامات در محل کاتالیزوری و تثبیت آن توسط Mg^{2+} مکانیسم اصلی

4. Molecular chaperone

5. Adenosine triphosphate

6. 2-carboxy-D-arabinitol 1-phosphate

7. Protease

8. Substrate

9. Crassulacean acid metabolism

1. Residue

2. Lysine

3. Carbamylation

CAM، گیاهان C₃ و گیاهان C₄. تفاوت‌های موجود در این سه دسته در جدول (۱) خلاصه شده است.

رایج‌ترین فرم، فتوسنتز C₃ نام دارد. علت این نام‌گذاری سه کربنه بودن اولین ترکیب پایدار ناشی از تثبیت CO₂ یعنی 3-phosphoglycerate است. اکثر گیاهان C₃ هستند اما به دلیل تنفس نوری که پیش‌تر به آن پرداختیم، بازده فتوسنتز در این گیاهان کم است. متابولیسم کراسولاسه یک راه‌حل طبیعت جهت کاهش تنفس نوری در طول تاریخ تکامل بوده است. در این مسیر، روزنه‌ها در طول روز بسته‌اند و فقط در شب که دما کاهش و رطوبت افزایش می‌یابد، روزنه‌ها باز می‌شوند. در این گیاهان CO₂ به صورت ملات^۱ در واکوئل‌ها^۲ ذخیره شده و در طول روز برای تثبیت توسط آنزیم روبیسکو آزاد می‌شود. در حالی که گیاهان C₃ در آب‌وهوای معتدل به خوبی رشد می‌کنند، گیاهان کراسولاسه (مانند خانواده کاکتوس‌ها^۳) با شرایط بسیار خشک سازگار شده‌اند، اما سرعت رشد در آن‌ها بسیار کم است. موفق‌ترین راه‌حل طبیعت برای مقابله با تنفس نوری، تکامل فتوسنتز C₄ بوده است. فتوسنتز C₄ مجموعه‌ای از تغییرات آناتومیک و بیوشیمیایی است که CO₂ را در اطراف آنزیم روبیسکو متمرکز می‌کند. مسیر C₄ به‌طور مستقل بیش از ۶۰ بار در خانواده‌های آنزیم‌سپرم‌ها^۴ یا گیاهان گلدار تکامل یافته است و بنابراین می‌توان آن را یکی از همگراترین پدیده‌های تکاملی^۵ دانست. منشأ پیدایش فتوسنتز C₄ در دولپه‌ای‌ها، مناطق خشک با عرض جغرافیایی کم در نظر گرفته شده و اثرات ترکیبی گرما، خشکی و شوری به‌عنوان شرایط ضروری تکامل C₄ معرفی شده‌اند (Parry et al., 2003). در تمام نسخه‌های فتوسنتز C₄، گام اولیه تثبیت کربن غیر آلی یا CO₂، فعالیت آنزیم فسفوانول پیرووات کربوکسیلاز^۶ (PEPCase) است. این آنزیم که تنها در سلول‌های مزوفیل وجود دارد، از بیکربنات^۷ (HCO₃⁻) برای کاتالیز کربوکسیلاسیون فسفوانول پیرووات^۸ (PEP) سه کربنه

استفاده می‌کند تا اسید اگزوالاستیک^۹ (OAA) چهار کربنه را تشکیل دهد. واکنش احیا شدن و تبدیل OAA به ملات توسط آنزیم ملات دهیدروژناز (MDH) صورت می‌گیرد. در مرحله بعد ملات از طریق پلاسمودسما^{۱۰} به سلول‌های غلاف آوندی^{۱۱} انتقال می‌یابد. در این مکان است که CO₂ ذخیره شده در این اسید چهار کربنه، با فعالیت آنزیمی دکربوکسیلاسیون^{۱۲} آزاد می‌شود و غلظت آن به حدی می‌رسد که جایگاه فعال روبیسکو را اشباع می‌کند. مرحله بعد شامل بازسازی و احیای فسفوانول پیرووات (پذیرنده اولیه CO₂) توسط آنزیم پیرووات ارتوفسفات دی‌کیناز^{۱۳} (PPDK)، با مصرف دو مولکول ATP و سپس انتقال آن به سلول‌های مزوفیل است. در فتوسنتز C₄ الگوی بیان ژن‌های کد کننده آنزیم روبیسکو هم تغییر یافته و حضور روبیسکو به سلول‌های غلاف آوندی محدود شده است. یعنی علاوه بر تغییرات آناتومی و بیوشیمیایی، در تنظیم بیان ژن‌ها نیز طی تکامل تغییراتی رخ داده است. در شکل سه مسیرهای متابولیکی C₃، C₄ و CAM به‌صورت خلاصه نمایش داده شده‌اند.

تاکنون دو آنزیم دکربوکسیلاز اصلی به نام‌های NADP-ME^{۱۴} و NAD-ME^{۱۵} شناسایی شده‌اند. در همه گیاهان C₄ یک مرحله آنزیمی مشترک وجود دارد، که شامل واکنش کربوکسیلاسیون اولیه توسط PEPC است که نتیجه آن تولید اسید اگزوالاستیک در سلول‌های مزوفیل است. مراحل بعدی که شامل انتقال متابولیت‌ها و محل واکنش دکربوکسیلاسیون است، بین زیر گروه‌ها متفاوت است. در زیر گروه NADP-ME ترکیب چهار کربنه اگزوالاستات توسط آنزیم NADP-malate dehydrogenase به ملات تبدیل شده و به‌عنوان متابولیت غالب به سلول‌های غلاف آوندی منتقل می‌شود. پیرووات در طی واکنش دکربوکسیلاسیون تشکیل می‌شود و به سلول‌های مزوفیل باز می‌گردد تا توسط آنزیم pyruvate phosphate dikinase فسفوریله شده و به فسفوانول پیرووات تبدیل شود.

9. Oxaloacetic acid

10. Plasmodesmata

11. Bundle sheath

12. Decarboxylation

13. Pyruvate orthophosphate dikinase

14. NADP-dependent malic enzyme

15. NAD-dependent malic enzyme

1. Malate

2. Vacuoles

3. Cactaceae

4. Angiosperms

5. Polyphyletic evolution

6. Phosphoenolpyruvate carboxylase

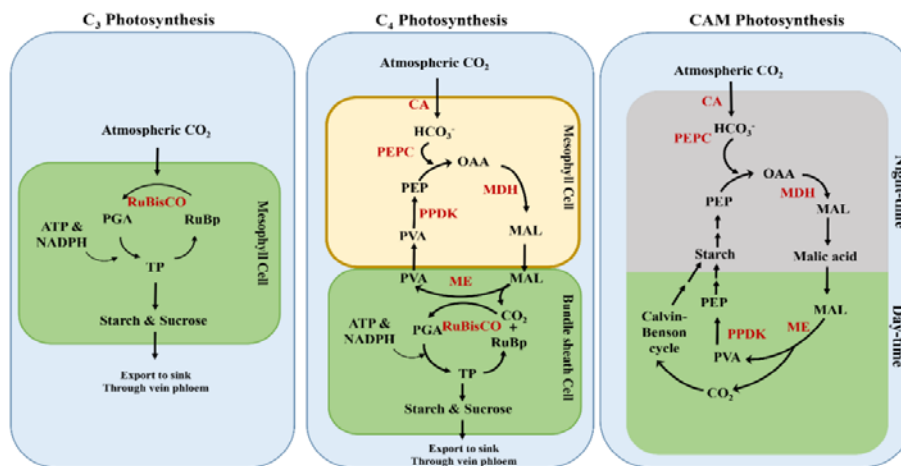
7. Bicarbonate

8. Phosphoenolpyruvate

جدول ۱. تفاوت‌های موجود در سه مسیر اصلی فتوسنتزی در گیاهان

Table 1. The differences in three main photosynthetic pathways in plants

گیاهان C_3	گیاهان C_4	گیاهان CAM	خصوصیات
زیاد (تا بیش از ۴۰ درصد)	کم	خیلی کم	میزان تنفس نوری
دمای معتدل (۱۵ تا ۲۵ درجه سانتی‌گراد)	مناطق گرمسیری، درجه حرارت بالا در روز (۳۰ تا ۴۰ درجه سانتی‌گراد)	آب و هوای گرم و خشک، نیمه‌بیابانی (دمای بیش از ۴۰ درجه سانتی‌گراد)	زیست‌گاه طبیعی
زیاد	کم	بسیار کم	میزان از دست‌دادن آب در اثر تعرق
بدون تغییر	واکنش‌های نوری مولد اکسیژن و واکنش‌های چرخه کالوین از نظر مکانی از یکدیگر جدا شده و در سلول‌های متفاوت انجام می‌شوند	واکنش‌های نوری مولد اکسیژن و واکنش‌های چرخه کالوین از نظر زمانی از هم جدا شده‌اند	تغییرات تکاملی جهت کاهش تنفس نوری
مزوفیل	مزوفیل و غلاف آوندی (آناتومی کرانز)	مزوفیل	نوع سلول‌های تثبیت‌کننده کربن
Ribulose-1,5-bisphosphate	phosphoenolpyruvate	phosphoenolpyruvate	اولین ترکیب پذیرنده کربن
RuBisCO	Phosphoenolpyruvate carboxylase	Phosphoenolpyruvate carboxylase	اولین آنزیم کربوکسیله‌کننده
3-phosphoglycerate	ابتدا تولید اسید اگزالوستیک و سپس تبدیل به مالات یا آسپارتیک اسید	ابتدا تولید اسید اگزالوستیک و سپس تبدیل به مالات	اولین محصول پایدار
اکثر گیاهان، از جمله محصولات مهم کشاورزی مانند برنج و گندم	گیاهان علفی گرمسیری، ذرت، نیشکر	کاکتوس، ارکیده، گل خنجری، گیاه یشه، گیاه سدوم	مثال



شکل ۳. انواع مسیرهای فتوسنتزی در گیاهان

Figure 3. Different types of photosynthetic pathways in plants

غلاف آوندی حفظ شود. آلانین طی چند مرحله به PEP تبدیل شده تا پیش‌ساز دور جدیدی از کربوکسیلاسیون و دکربوکسیلاسیون را فراهم کند (Rao & Dixon 2016). مشخصات متابولیکی این گیاهان در جدول ۲ خلاصه شده است.

تکامل یافته‌ترین شکل مسیر C_4 شامل جداسازی فضایی واکنش‌های متابولیکی بین دو نوع سلول مختلف است که در یک آناتومی ویژه در برگ به نام کرانز^۱ سازماندهی شده‌اند.

در زیر گروه NAD-ME، اگزالواستات توسط آنزیم aspartate aminotransferase به آسپارات تبدیل شده و به میتوکندری سلول‌های غلاف آوندی منتقل می‌شود. در میتوکندری، آسپارات طی واکنش‌های reductive deamination به مالات تبدیل می‌شود. مالات پس از دکربوکسیله شدن توسط آنزیم NAD-malic enzyme به پیروات تبدیل می‌شود. پیروات در سیتوسل سلول‌های غلاف آوندی توسط آنزیم alanine aminotransferase به آلانین تبدیل می‌شود و به سلول‌های مزوفیل بازمی‌گردد تا تعادل آمونیاک بین دو سلول مزوفیل و

1. Kranz

جدول ۲. انواع مسیرهای موجود در فتوسنتز C₄Table 2. Types of pathways in C₄ photosynthesis

انواع مسیر C ₄	ترکیب چهار کربنه‌ای که وارد سلول‌های غلاف آوندی می‌شود	محل واکنش دکربوکسیلاسیون	آنزیم دکربوکسیلاز	ترکیب سه کربنه‌ای که به سلول‌های مزوفیل برمی‌گردد	مثال
NADP-ME	مالات	کلروپلاست	NADP-ME	پیروات	ذرت، نیشکر، سورگوم <i>Bristlegrasses</i>
NAD-ME	آسپاراتات	میتوکندری	NAD-ME	آلاتین	گیاه خرفه و <i>Portulaca oleracea</i>

دستورزی‌های ژنتیکی می‌تواند بدون تحت‌تأثیر قرار دادن کارآمدی مصرف بهینه نیتروژن، میزان تولید زیست توده را در گیاهان C₃ و C₄ تا حدودی افزایش دهد (Salesse-Smit et al, 2024). برخی از گیاهان مهم زراعی از جمله ذرت^۲، سورگوم^۳، نیشکر^۴ و ارزن^۵ جزء این گروه هستند. هم سلول‌های مزوفیل و هم سلول‌های غلاف آوندی برای سازگاری در سیستم گیاهان C₄ تحت تغییرات آناتومیکی قرار گرفته‌اند. در نتیجه این تغییرات، سلول‌های غلاف آوندی بزرگ شده و برای انجام واکنش‌های چرخه کالوین اختصاصی شده‌اند، همچنین توسط تعداد زیادی پلاسمودسما تا به سلول‌های مزوفیل متصل شده‌اند تا انتقال شاتل‌های CO₂ (مالات و آسپاراتات) سریع‌تر و بهتر صورت گیرد. برگ‌ها تراکم بالاتری از رگبرگ‌ها را نشان می‌دهند تا اطمینان حاصل شود که هر سلول مزوفیل در تماس مستقیم با یک سلول غلاف آوندی است. مقدار آنزیم کلیدی فسفوانول پیرووات دکربوکسیلاز در سلول‌های مزوفیل گونه‌های C₄ بسیار بیشتر از مقدار آن در گونه‌های C₃ است، همچنین خواص سینتیک آن‌ها نیز متفاوت است (Gowik & Westhoff, 2011).

بازطراحی مسیرهای بیوشیمیایی فتوسنتز در گیاهان C₃

جمعیت جهان به‌زودی به مرز نه میلیارد نفر خواهد رسید و این افزایش جمعیت به‌معنای تقاضای بیشتر برای غذا است. از طرف دیگر تغییرات آب‌وهوایی غیرمنتظره مانند خشک‌سالی و سیل، مساحت زمین‌های کشاورزی را بیشتر

کرنز در زبان آلمانی به‌معنای تاج گل است و چون دو نوع سلول (مزوفیل و غلاف آوندی) در اطراف رگبرگ ساختمانی شبیه به تاج گل ایجاد می‌کنند، به این نام خوانده می‌شود. در سلول‌های مزوفیل ابتدا CO₂ توسط آنزیم کربنیک انهدراز^۱ (CA) به بیکربنات تبدیل شده و پس از آن توسط یک دکربوکسیلاز (غیرحساس به O₂) به یک ترکیب چهار کربنه تبدیل می‌شود. این واکنش در سلول‌های مزوفیل اتفاق می‌افتد. سپس این ترکیب چهار کربنه به سلول‌های غلاف آوندی منتقل می‌شود، جایی که برای آزاد کردن CO₂ دکربکسیله می‌شود. در اکثر گیاهان C₄ به دلیل قرارگیری سلول‌های غلاف آوندی در زیر سلول‌های مزوفیل (آناتومی کرنز) نور کمتری در مقایسه با سلول‌های مزوفیل به این سلول‌ها می‌رسد، در نتیجه واکنش‌های وابسته به نور بیشتر در سلول‌های مزوفیل رخ می‌دهد. بنابراین روبیسکو در سلول‌های غلاف آوندی و به دور از اکسیژن، از CO₂ آزاد شده، اشباع می‌گردد. این جداسازی فیزیکی روبیسکو از واکنش‌های نوری تولید کننده اکسیژن، تنفس نوری را کاهش و ظرفیت فتوسنتزی برگ را افزایش می‌دهد. این گیاهان قند بیشتری نسبت به گیاهان C₃ در شرایط نور شدید و دمای بالا تولید می‌کنند. علاوه بر این، چون آنزیم روبیسکو در غلظت‌های بالاتر CO₂ کارآمدتر عمل می‌کند، گیاهان C₄ به آنزیم کمتری نیاز دارند و از آنجایی که این آنزیم فراوان‌ترین پروتئین در برگ‌های گیاه است، منجر به صرفه‌جویی در مصرف نیتروژن در این گیاهان شده است (Romanowska & Wasilewska-Dębowska, 2022). با این وجود در یک مطالعه جدید نشان داده شده است که افزایش میزان تولید آنزیم روبیسکو با

2. *Zea mays*
3. *Sorghum bicolor*
4. *Saccharum officinarum*
5. *Pennisetum glaucum*

1. Carbonic anhydrase

به نظر می‌رسد حفاظت بالای ساختار روبیسکو گیاهی در طی تکامل باعث شده‌است که تمام اصلاحاتی که هدف آن‌ها جایگاه‌های فعال این آنزیم هستند با شکست مواجه شوند. علاوه بر این، رویکردهای امیدوارکننده‌ای برای شناسایی جایگاه‌های جایگزین برای اصلاح وجود ندارد و روش‌های غربالگری با بازدهی بالا^۸ که در مهندسی آنزیم استفاده می‌شوند، به راحتی قابل استفاده نیستند. چالش دیگر، پیچیدگی زیاد در تراریختی کلروپلاست‌ها است که امکان انجام اصلاحات موفقیت‌آمیز را محدود می‌کند. به همین دلیل، طی چندین دهه، تلاش‌ها برای بهبود کارایی روبیسکو در گیاهان موفقیت محدودی داشته‌اند. همچنین بیان بیشتر هر یک از دو آنزیم PEPCase و NADP-ME در گیاهان تراریخته C₃ باعث افزایش توان فتوسنتزی و تولید محصول بیشتر نشده است (Ruan, 2012). با این حال مهندسی ژنتیک ابزار اصلاحی کارآمد و دقیقی است که با آن می‌توان مجموعه‌ای از ژن‌هایی که آناتومی برگ و فرایندهای بیوشیمیایی فتوسنتز C₄ را تنظیم می‌کنند، در گیاهان مورد نظر معرفی و بیان کرد (Karki et al., 2013). همچنین ایجاد گیاهان جهش‌یافته ابزار مهمی در مطالعه علوم گیاهی مدرن و تحقیقات زیست‌شناسی مولکولی هستند و گاهی اوقات می‌توانند یک منبع جدید برای بهبود ژنتیکی گیاهان باشند، و یا اینکه جهش‌یافته‌ها می‌توانند به روشن شدن دلیل برخی تفاوت‌ها در مسیرهای فتوسنتزی کمک کنند. به عنوان مثال ژن OsBP-73 در برنج یک پروتئین متصل شونده به DNA را کد می‌کند که احتمال می‌رود در تنظیم رونویسی یک ژن دیگر به نام waxy gene نقش داشته‌باشد. برنج تراریخته که در آن ژن OsBP-73 خاموش شده^۹، نسبت به نوع وحشی^{۱۰}، دارای بوته‌های کوتاه‌تر، خوشه‌های کوچک‌تر و تعداد کمتر دانه در هر خوشه بود. همچنین این گیاه تراریخته حاوی مقدار کمتری کلروفیل، آنزیم روبیسکو و Rubisco activase بود. بررسی‌های بعدی نشان داد که کاهش ۲۹،۳ درصدی نرخ فتوسنتز خالص برگ در این برنج تراریخته که ژن OsBP-

از گذشته کاهش داده است. با این شرایط ضروری است که به بهبود عملکرد محصولات مهم کشاورزی مانند برنج^۱، گندم^۲، جو^۳، سویا^۴ و سیب‌زمینی^۵ که جزء گیاهان C₃ هستند، بپردازیم. از زمان کشف فتوسنتز C₄ در اواسط دهه ۱۹۶۰، و شناسایی مزایای این مسیر فتوسنتزی نسبت به نوع C₃، تلاش‌های بسیاری جهت انتقال صفات مطلوب C₄، با استفاده از روش‌های مرسوم اصلاح نباتات^۶، به گیاهان C₃ انجام گرفت. تلاقی‌هایی بین گونه‌های C₃ مانند برنج و C₄ مانند ذرت انجام گرفت (Brown and Bouton, 1993). ولی فرزندان، بیشتر صفات والد C₃ را نشان داده‌اند. توسعه سریع زیست‌شناسی مولکولی و مهندسی ژنتیک، دانشمندان را به فکر تولید آنزیم روبیسکو مهندسی شده با ویژگی تمایل دو برابر برای واکنش با CO₂، کاهش تمایل برای واکنش با اکسیژن و سرعت کاتالیتیکی بالاتر انداخت (Raines, 2006). یکی از مشکلات دست‌ورزی^۷ روبیسکو در گیاهان عالی، پیچیدگی ساختمانی آن است که از هشت زیرواحد پلی‌پپتیدی بزرگ و هشت زیر واحد کوچک تشکیل شده است. ژن‌های کدکننده زیر واحد کوچک در ژنوم هسته هستند، اما ژن‌های زیر واحد بزرگ در ژنوم کلروپلاست کدگذاری می‌شوند و مشکلاتی را در مونتاژ زیر واحدهای بزرگ و کوچک در هولوآنزیم، پس از دست‌ورزی ایجاد می‌کنند. از جهش‌زایی در شرایط آزمایشگاهی برای ایجاد تغییراتی در DNA کدکننده زیر واحدهای بزرگ و کوچک، استفاده شده‌است و تلاش‌هایی برای بهبود خواص آنزیم روبیسکو به کمک جایگزینی اسید آمینه‌های خاص در جایگاه فعال آنزیم در زیر واحد بزرگ انجام گرفته است. اما تجزیه و تحلیل مسیر تنفس نوری گیاهان تراریخته نشان داد که احتمال اینکه فتوسنتز C₃ تنها با دستکاری مستقیم یک آنزیم منفرد در این مسیر، بهبود یابد بعید به نظر می‌رسد (Parry et al., 2003). بنابراین

1. *Oryza sativa* L.
2. *Triticum aestivum*
3. *Hordeum vulgare*
4. *Glycine max*
5. *Solanum tuberosum*
6. Conventional methods of plant breeding
7. Genetic manipulation

8. High throughput

9. Silenced

10. Wild Type

فعالیت آنزیم روبیسکو در مقایسه با گیاهان غیرتراریخته دیده شد (Miyagawa et al., 2001).

یکی از عوامل مهم محدودکننده میزان فتوسنتز و رشد در گیاهان، محدودیت در دسترسی آنزیم روبیسکو به CO₂ است. در یک تحقیق، ژن *ictB* از میکروارگانیزم *Synechococcus sp. PCC7942* به گیاهان *Arabidopsis* و تنباکو منتقل شد. این ژن در تجمع HCO₃⁻ در این میکروارگانیزم نقش دارد. گیاهان تراریخته نرخ فتوسنتزی بالاتری نسبت به گیاهان غیرتراریخته در شرایط کمبود CO₂ و رطوبت نشان دادند. میزان رهاسازی CO₂ در جریان تنفس نوری در گیاهان تراریخته نسبت به نوع غیرتراریخته کمتر بود که نشان دهنده غلظت بالاتر CO₂ در اطراف آنزیم روبیسکو در این گیاهان است. جهش یافته‌های این ژن تنها قادر به رشد در غلظت‌های بالای CO₂ بودند که نشان دهنده اهمیت این ژن در افزایش غلظت CO₂ در این میکروارگانیزم‌ها است (Arce et al., 2022). تثبیت CO₂ در چرخه کالوین بدون مولکول‌های ATP و NADPH به‌دست آمده از زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی امکان‌پذیر نیست. در یک تحقیق ژن کدکننده cytochrome c6 از جلبک *Porphyra yezoensis* به گیاه *Arabidopsis* منتقل شد. پس از گذشت ۶۰ روز از کاشت گیاهان تراریخته، ارتفاع بوته، طول برگ و طول ریشه به‌ترتیب ۱,۳، ۱,۱ و ۱,۳ برابر بیشتر از گیاهان نوع وحشی بود. همچنین در این گیاهان مقدار کلروفیل، پروتئین، ATP، NADPH و نشاسته به‌ترتیب ۱,۲، ۱,۱، ۱,۹، ۱,۴ و ۱,۲ برابر بیشتر از گیاهان غیرتراریخته بود. علاوه بر این ظرفیت تثبیت CO₂ در این گیاهان ۱,۳ برابر افزایش داشت. نتایج این تحقیق نشان داد که میزان رشد و فتوسنتز گیاه *Arabidopsis* را می‌توان با بیان سیتوکروم جلبکی در آن افزایش داد (Lieman-Hurwitz et al., 2005). این آزمایشات به‌همراه ده‌ها آزمایش دیگر نشان می‌دهند که آنزیم‌ها و پروتئین‌های دخیل در فتوسنتز در موجودات فتوسنتزکننده ساده‌تر مانند سیانوباکترها و جلبک

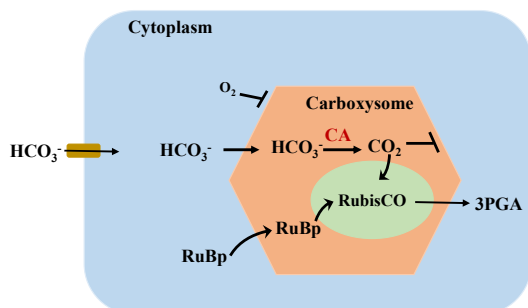
73 آن خاموش شده، به محدودیت کربوکسیلاسیون RuBP و بازسازی RuBP نیز مربوط می‌شود. از نتایج به‌دست آمده نتیجه‌گیری شد که محدودیت در بازسازی RuBP یک دلیل غالب برای کاهش نرخ فتوسنتز محسوب می‌شود (Chen and Xu, 2007). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که نرخ پایین فتوسنتز تنها مربوط به عملکرد پایین آنزیم روبیسکو نمی‌شود و عوامل دیگری مانند سرعت کم بازسازی مولکول RuBP نیز می‌توانند در کارآمدی فتوسنتز تأثیر داشته باشند. تحقیقات زیادی جهت تولید گیاهان تراریخته انجام گرفت که در آنزیم‌های مهم بخش بازسازی RuBP افزایش بیان داشتند. از جمله این آنزیم‌ها می‌توان به fructose-1,6-bisphosphatase یا به اختصار FBPase و sedoheptulose-1,7-bisphosphatase یا SBPase اشاره کرد. اگر چه تمامی آنزیم‌های موجود در چرخه کالوین جهت تثبیت CO₂ ضروری هستند، ولی سطوح غلظت این دو آنزیم نسبت به سایر آنزیم‌های این چرخه پایین‌تر است (Woodrow & Mott, 1993). این دو آنزیم واکنش‌های برگشت‌ناپذیر^۱ را کاتالیز می‌کنند و به نظر می‌رسد در تنظیم سرعت چرخه کالوین نقش داشته باشند. سیانوباکترها^۲ حاوی یک آنزیم منحصربه‌فرد به نام fructose-1,6-/sedoheptulose-1,7-bisphosphatase یا به اختصار FBP/SBPase هستند. این آنزیم واکنش دفسفوریللاسیون^۳ دو سوبسترای sedoheptulose- و fructose-1,6-bisphosphatase و 1,7-bisphosphatase را به‌طور یکسان کاتالیز می‌کند و هیچ ارتولوگی در گیاهان عالی ندارد. در یک تحقیق این ژن به کلروپلاست گیاه تنباکو انتقال داده شد. بیان بیش از حد آنزیم FBP/SBPase سیانوباکتری در کلروپلاست‌های گیاهان تراریخته تنباکو^۴ منجر به افزایش ظرفیت فتوسنتزی، افزایش سنتز و تجمع کربوهیدرات‌ها و سرعت رشد شد. در مقایسه با گیاه تنباکو غیرتراریخته، ماده خشک نهایی^۵ یک و نیم برابر و تثبیت CO₂ فتوسنتزی ۱,۲۴ برابر افزایش داشت. همچنین افزایش ۱,۲ درصدی در

1. Irreversible reactions
2. Cyanobacteria
3. Dephosphorylation
4. *Nicotiana tabacum*
5. Final dry matter

یک مخزن درون سلولی کربن معدنی محلول به شکل بیکربنات کمک می کند (Sadeghi et al., 2024).

سیانوباکترها مدل ایده آل در بازطراحی فتوسنتز

گونه های سیانوباکترهای امروزی و کلروپلاست های گیاهان عالی دارای یک جد مشترک هستند. این سیانوباکترها چرخه زندگی سریع دارند و می توانند در محیط های نامناسب از نظر خشکی، شوری و دما زندگی کنند. به همین دلایل سیانوباکترها تا مدت ها به عنوان موجودات مدل برای تحقیقات فتوسنتز استفاده می شدند. هنگامی که هدف، بهبود فتوسنتز و تثبیت CO_2 در گیاهان است، سیانوباکترها منبع غنی از استراتژی های متنوع را ارائه می دهند. آنزیم روبیسکو در سیانوباکترها نیز مانند روبیسکو گیاهان قادر به تمایز بین مولکول های CO_2 و O_2 نیست که منجر به واکنش جانبی اکسیژناسیون و تنفس نوری می شود. برخلاف اکثر گیاهان C_3 که با افزایش تولید پروتئین روبیسکو این نقص را جبران کرده اند، سیانوباکترها آنزیم روبیسکو را به همراه مقدار زیادی آنزیم کربونیک آنهیدراز در یک محفظه پروتئینی بیست وجهی به نام کربوکسیزوم ^۴ محصور کرده اند (شکل ۵).

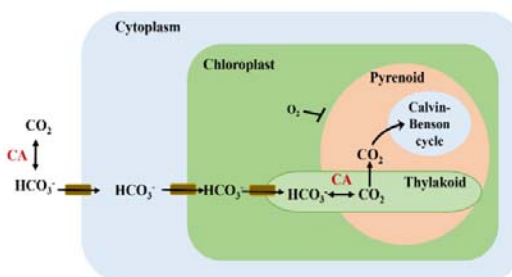


شکل ۵. مسیر تمرکز کربن در اطراف روبیسکو در

سیانوباکترها توسط اندامک کربوکسیزوم

Figure 5. Carbon concentration pathway around Rubisco in cyanobacteria by the carboxysome organelle

ها نسبت به انواع متناظرشان در گیاهان عالی، کارآمدتر هستند (Walter and Kromdijk, 2021). همچنین قابلیت های فتوسنتزی منحصربه فرد، بیشتر در موجوداتی که با شرایط سخت کنار می آیند یافت می شود. به عنوان مثال در جلبک سبز *Chlorella ohadii* که اخیراً از پوسته بیولوژیک^۱ خاک بیابان جدا و کشف شده است (Treves et al., 2022)، سرعت بازسازی RuBP و رشد بسیار بالا گزارش شده است. تحمل نور شدید بیابان یکی دیگر از مشخصات منحصربه فرد این جلبک است. این ریز جلبک^۲ بیکربنات را به داخل سلول های خود پمپ می کند و CO_2 را در ریزساختارهایی به نام پیرنوئیدها^۳ جمع می کند. پیرنوئیدها در کلروپلاست های بسیاری از جلبک ها وجود دارند و حاوی مقادیر بسیار بالای آنزیم روبیسکو می باشند (شکل ۴).



شکل ۴. مسیر تمرکز کربن در اطراف روبیسکو در جلبک ها توسط اندامک پیرنوئید

Figure 4. Carbon concentration pathway around rubisco in algae by pyrenoid organelle

وظیفه اصلی پیرنوئیدها ایجاد یک محیط غنی از CO_2 در اطراف آنزیم روبیسکو می باشد. در این موجودات، انتقال فعال بیکربنات از محیط خارج سلولی به پیرنوئیدها و از طریق ناقلین اختصاصی در غشا پلاسما، غشا کلروپلاست و غشا تیلاکوئید انجام می شود. همچنین تصور می شود که آنزیم کربنیک آنهیدراز به میزان زیاد در فضای پری پلاسمی، سیتوپلاسمی و استرومای کلروپلاست وجود دارد که به حفظ

1. Biological soil crust
2. Microalgae
3. Pyrenoids

کربوکسیزوم دارای یک غشا پروتئینی نیمه‌تراوا است. منافذ پروتئینی موجود در این غشا دارای بار مثبت هستند که مولکول‌هایی با بار منفی مانند بیکربنات، RuBP و 3-PGA می‌توانند به راحتی از آن عبور کنند ولی مولکول‌های بدون بار مانند CO₂ و O₂ نمی‌توانند از آن عبور کنند. بنابراین مولکول‌های CO₂ که از بیکربنات و توسط آنزیم کربنیک آنهیدراز آزاد شده‌اند در داخل محوطه باقی می‌مانند و مولکول‌های اکسیژن هم اجازه ورود نخواهند داشت. بدین ترتیب تجمع آنزیم‌های روبیسکو و کربونیک آنهیدراز در اندامک کربوکسیزوم، منجر به کاهش قابل توجه تنفس نوری در سیانوباکترها شده‌است. مولکول‌های ۳-فسفوگلیسرات تولید شده توسط آنزیم روبیسکو به سیتوپلاسم، جایی که بقیه آنزیم‌های چرخه کالوین-بنسون در آن قرار دارند، منتشر می‌شود (Tanaka et al., 2008). همانند گیاهان، فعال‌سازی آنزیم روبیسکو در سیانوباکترها نیز مستلزم تشکیل یک کاربامات در زنجیره جانبی اسید آمینه لیزین در جایگاه فعال آنزیم روبیسکو و اتصال آن به یون منیزیم است. همچنین روبیسکو سیانوباکترها نیز با اتصال سوبسترای خود یعنی ریبولوز بیس فسفات به جایگاه فعال آنزیم، غیرفعال می‌شود و اگر اسید آمینه لیزین کربامیله نشود، این اتصال محکم‌تر خواهد بود. حذف RuBp از جایگاه فعال توسط (Rca) RubisCO activase تسهیل می‌شود. ژن کدکننده پروتئین Rca اغلب در خوشه‌هایی^۱ همراه با ژن‌های کدکننده زیرواحد بزرگ و کوچک روبیسکو یافت می‌شوند. تقریباً تمام اکتیوازهای روبیسکو در سیانوباکتری‌ها دارای یک دومین پایانه کربوکسیلی اضافی هستند که شبیه زیرواحد کوچک آنزیم روبیسکو است. این موضوع نشان می‌دهد که چگونه اتصال Rca به روبیسکو ممکن است در سیانوباکتری‌ها تسهیل شود و باعث تجمع آن‌ها همراه با آنزیم روبیسکو در کربوکسیزوم شود. قابل توجه است که برخلاف روبیسکوهای گیاهی، حدود نیمی از سیانوباکترها فاقد Rca هستند و ارتوفوسفات^۲ به تنهایی می‌تواند باعث فعال شدن روبیسکو سیانوباکتریایی شود. ولی در گیاهان، به نظر می

رسد ارتوفوسفات اثر معکوس دارد (Portis, 2003). سیانوباکترها ویژگی تمایل کم روبیسکو به CO₂ را با کپسوله‌سازی آن در اندامک کربوکسیزوم جبران کرده‌اند. از زمان کشف مکانیزم تثبیت کربن در سیانوباکترها این سؤال پیش آمد که با توجه به مزایای اندامک کربوکسیزوم، آیا می‌توان روبیسکوهای گیاهی را به همراه آنزیم کربونیک آنهیدراز در کربوکسیزوم‌های سیانوباکتریایی کپسوله کرد. برای پاسخ به این پرسش مطالعاتی روی تعامل آنزیم روبیسکو با قسمت داخلی پوسته کربوکسیزوم و سایر اعضا داخلی مانند آنزیم کربونیک آنهیدراز انجام گرفت. مقایسه پتانسیل الکترواستاتیک سطوح روبیسکو گیاهی و سیانوباکتریایی نشان داد که روبیسکو کربوکسیزومی نسبت به روبیسکو کلروپلاستی بار منفی زیادتری در سطح خود دارد. بنابراین، قرار دادن روبیسکو گیاهی در کربوکسیزوم‌ها ممکن است امکان‌پذیر نباشد، زیرا تفاوت‌های اساسی در الکترواستاتیک سطحی وجود دارد. بنابراین سؤال دیگری مطرح شد: آیا می‌توان اندامک کربوکسیزوم سیانوباکتریایی را به‌طور کامل به کلروپلاست گیاهی وارد کرد؟ توالی‌یابی کامل ژنوم سیانوباکترها نشان داد که تنها یک کپی از ژن‌های زیر واحد بزرگ و کوچک روبیسکو وجود دارد و آن هم در خوشه ژن کربوکسیزومی کد می‌شود. بنابراین منطقی است که کل خوشه را مستقیماً به کلروپلاست‌های گیاهی وارد کنیم (Iwaki et al., 2006). در یک مطالعه، آلفا کربوکسیزوم‌های کاربردی و تثبیت‌کننده CO₂ در باکتری اشریشیا کلی^۳ بیان شدند. این مطالعه ثابت می‌کند که ژن‌های مورد نیاز برای ساخت یک کربوکسیزوم کامل (ده ژن) را می‌توان به یک میزبان خارجی منتقل کرد (Bonacci et al., 2011). با این حال وارد کردن یک کربوکسیزوم کامل به کلروپلاست بسیار پیچیده‌تر است. ایده معرفی تمام ژن‌های لازم برای ساخت کربوکسیزوم‌های سیانوباکتری در کلروپلاست‌های گیاهان عالی محور بسیاری از مطالعات فعلی را تشکیل می‌دهد و تحقیقات انجام شده باعث افزایش درک ما از ساختمان کربوکسیزوم سیانوباکتریایی شده‌است. برچسب زدن کربوکسیزوم‌ها با فلورسنت^۴ نشان

3. *Escherichia coli*
4. Fluorescent labelling

1. Clusters
2. Orthophosphoric acid

توان با استفاده از ژن‌های هترولوگ^۴ موجودات دیگر که عملکرد بیوشیمیایی یکسان ولی تشابه نوکلئوتیدی کمی دارند، حل کرد. البته برای تضمین بیان بالای آنزیم‌های معرفی شده باید در نظر داشت که این آنزیم‌ها نیاز به تنظیم آلوستریک^۵، تغییرات کووالانسی^۶ و تغییرات پس از ترجمه^۷ در گیاه میزبان نداشته باشند (Bonner et al., 2006). تعدادی از ژن‌های سیانوباکتریایی درگیر در فتوسنتز، متابولیسم کربن، بیوستز اسیدهای چرب و بیوستز کاروتنوئیدها برای افزایش کیفیت و کمیت به گیاهان منتقل شده‌است که به‌صورت خلاصه در جدول ۳ ذکر شده است.

بازطراحی فتوستز با استفاده از ژن‌های کنترل کننده تغییر استراتژی فتوستزی در گیاهان Switching

گیاهان C₃ اجدادی، در طی میلیون‌ها سال، بیش از ۶۰ بار به‌طور مستقل به گیاهان C₄ تکامل پیدا کرده‌اند. این موضوع نشان می‌دهد تنها تغییرات نسبتاً کوچک تکاملی برای ایجاد یک مسیر فتوستزی C₄ مورد نیاز بوده است. این تغییرات کوچک گام به گام، هر کدام به‌تنهایی منجر به ایجاد یک مزیت تکاملی متمایز شده‌اند، مستقل از اینکه آیا به‌سمت تبدیل کامل گیاه از C₃ به C₄ پیشرفت کرده‌اند یا خیر. بنابراین می‌توان فرض کرد که تکامل C₄ باید از نظر ژنتیکی آسان بوده باشد و این سؤال توسط تعداد زیادی از محققین مطرح شده‌است که آیا می‌توان از اطلاعات مربوط به معماری ژنتیکی و تکاملی این مسیر استفاده کنیم و الگوهایی از فتوستز C₄ را به گیاهان C₃ منتقل کنیم و در نتیجه آنها را به گیاهانی با بازده فتوستزی بالاتر تبدیل کنیم (Gowik and Westhoff, 2011)؟ تاکنون تحقیقات زیادی روی دو جنس غیرزراعی Atriplex و Flaveria برای درک تکامل C₃ به C₄ انجام شده است.

داد که آن‌ها به‌طور مساوی در سلول توزیع شده‌اند. این توزیع فضایی به‌دلیل برهمکنش با پروتئین‌های اسکلت سلولی است و به‌احتمال زیاد تضمین می‌کند که پس از تقسیم سلولی، هر دو سلول دختر تعداد مساوی کربوکسیزوم دریافت می‌کنند. اختلال در دو عنصر اسکلت سلولی به نام های mreB و ParA منجر به مکان‌یابی نادرست کربوکسیزوم‌ها می‌شود. جهش یافته‌هایی که این دو پروتئین را تولید نمی‌کنند، توزیع یکنواختی از کربوکسیزوم‌ها در سیتوپلاسم ندارند و گاهی اوقات سلول‌های دختر بعد از تقسیم سلولی بدون هیچ کربوکسیزومی باقی می‌مانند. این سلول‌ها نقص‌های جدی در رشد داشتند، زیرا مجبور بودند کربوکسیزوم‌های جدید بسازند، در حالی که تثبیت CO₂ مختل شده بود (Savage et al., 2010).

انتقال کامل ژن‌های کدکننده کربوکسیزوم سیانوباکترها در گیاهان آلی بسیار چالش برانگیز است زیرا نیاز به بیان هماهنگ ده‌ها پروتئین دارد. با این حال در یک تحقیق جدید، حداقل ژن‌های مورد نیاز برای ساخت یک کربوکسیزوم (فرم 1A رویسکو به‌همراه پروتئین رابط CsoS2 و پروتئین ساختمانی غشاء کربوکسیزوم به نام CsoS1A) با موفقیت از سیانوباکترها به کلروپلاست گیاه تنباکو منتقل شد، بدین صورت که ژن‌های کدکننده زیر واحد بزرگ و کوچک سیانوباکتریایی جایگزین زیرواحد بزرگ رویسکو در کلروپلاست شدند. در این تحقیق با الهام از α -carboxysomes موجود در میکروارگانیسم *Cyanobium marinum* PCC7001، فرم ساده شده ای از کربوکسیزوم طراحی و ژن‌های کدکننده آن به کلروپلاست گیاه تنباکو منتقل شدند (Long et al., 2018).

بازطراحی فتوستز با ژن‌های سیانوباکتریایی

یکی از دلایل عدم موفقیت در بهبود کارایی فتوستز از طریق انتقال ژن‌های مسیر C₄ به گیاهان زراعی C₃ می‌تواند به‌علت سرکوب شدن^۱ آن‌ها توسط ژن‌های هومولوگ^۲ درون‌زای^۳ گیاه میزبان باشد. این مشکل را می

4. Heterologous genes
5. Allosteric regulation
6. Covalent modification
7. Post-translational modification

1. Suppression
2. Homologous
3. Endogenous

جدول ۳. برخی از ژن‌های سیانوباکتریایی که برای بهبود کیفیت و کمیت گیاهان به آن‌ها انتقال داده شده‌اند.

Table 3. Some cyanobacterial genes that have been transferred to improve the quality and quantity of plants

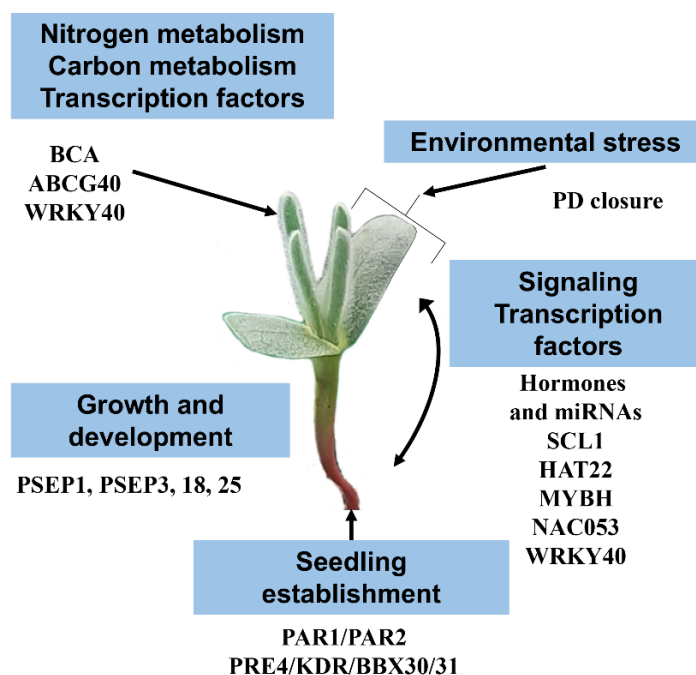
ژن کدکننده پروتئین	سیانوباکتر دهنده ژن	گیاه گیرنده ژن	تغییرات ایجادشده در گیاه تراریخته	رفرنس
desD (D6-desaturase)	<i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803	Tobacco	تجمع گاما لینولئیک اسید	(Reddy and Thomas, 1996)
desC (D9-desaturase)	<i>Anacystis nidulans</i>	Tobacco	افزایش لیپیدهای غیراشباع و افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش سرما	(Ishizaki-Nishizawa <i>et al.</i> , 1996)
FBP/SBPase or FBP- (fructose-1,6- / I sedoheptulose-1,7-bisphosphatase)	<i>Synechococcus</i> PCC 7942	Tobacco	افزایش بازسازی RuBP، افزایش میزان ساکاروز و نشاسته گیاه بدون اثر بازدارندگی در فتوسنتز	(Miyagawa <i>et al.</i> , 2001)
Pds (phytoene desaturase)	<i>Synechococcus</i> PCC 7942	Tobacco	افزایش مقاومت گیاه به علف‌کش‌ها، افزایش مقاومت گیاه در برابر استرس اکسیداتیو	(Wagner <i>et al.</i> , 2002)
ictB (inorganic carbon transporter)	<i>Synechococcus</i> PCC 7942	Tobacco, <i>Arabidopsis thaliana</i>	افزایش غلظت CO ₂ داخلی، افزایش فتوسنتز و رشد	(Liemann-Hurwitz <i>et al.</i> , 2003)
desC (D9-desaturase)	<i>Synechococcus vulcanus</i>	Tobacco	افزایش محتوای لیپید گیاه، افزایش میزان اسیدهای چرب غیراشباع	(Orlova <i>et al.</i> , 2003)
FBPase-II (fructose-1,6-bisphosphatase)	<i>Synechococcus</i> PCC 7942	Tobacco	تنظیم بازسازی RuBP و سنتز نشاسته، افزایش فتوسنتز	(Tamoi <i>et al.</i> , 2005)
crfO (b-carotene ketolase)	<i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803	Potato tuber	تجمع یک رنگدانه مشتق از بتاکاروتن با خاصیت آنتی اکسیداتیو به نام astaxanthin	(Gerjets and Sandmann, 2006)
fld (isiB) (flavodoxin).	<i>Anabaena</i> sp.	Tobacco	فلاوودوکسین، جایگزین فردوکسین در زنجیره انتقال الکترون شده، افزایش تحمل گیاه به استرس‌های اکسیداتیو مختلف	(Tognetti <i>et al.</i> , 2006)
desA (acyl-lipid D12-desaturase)	<i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803	Potato	افزایش مقدار لیپید گیاه و افزایش درجه غیراشباعی اسیدهای چرب	(Reza <i>et al.</i> , 2007)
drnf1	<i>Nostoc flagelliforme</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	افزایش جوانه‌زنی بذر و رشد ساقه گیاهان تراریخته تحت تنش شوری	(Cui <i>et al.</i> , 2018)
ictB	<i>Synechococcus</i> sp strain PCC 7942	<i>Zea mays</i>	افزایش میزان نشاسته و ساکارز برگ تا ۲۵ درصد نسبت به گیاه غیرتراریخته	(Koester <i>et al.</i> , 2021)

شده‌است (Schulze *et al.*, 2016). بدین دلیل که این گونه‌ها از نظر فیلوژنی و ژنتیکی نزدیکی قابل توجهی به یکدیگر دارند، تفاوت بیان ژن‌های دخیل در مسیرهای فتوسنتزی در آن‌ها مستدل‌تر و قابل قیاس‌تر است (Lauterbach *et al.*, 2017). داده‌های حاصل از این مقایسه‌ها، آنزیم‌ها، ترانسپورترها و کاندیداهایی برای تنظیم‌کننده‌های این مسیر و همچنین بخش‌های نیازمند مطالعات بیشتر را بهتر مشخص می‌کند. از طرف دیگر، گونه‌هایی از خانواده Salsoleae (Chenopodiaceae) وجود دارند که در مرحله

در این دو جنس نه تنها بعضی از گونه‌ها دارای فتوسنتز C₃ و یا C₄ بودند، بلکه بعضی از گونه‌های این دو جنس نه به‌طور کامل صفات گیاهان C₃ را نشان می‌دهند و نه C₄ که به این اعضا حد واسطه‌های C₃-C₄ می‌گویند. به‌عنوان مثال برخی از این گونه‌ها دکربوکسیلاسیون گلیسین را در سلول‌های غلاف آوندی انجام می‌دهند و با بازیافت CO₂ آزاد شده، تنفس نوری را کاهش می‌دهند. همچنین درجات مختلفی از آناتومی کرائز در اعضا این جنس‌ها دیده

(چه به صورت تک ژن و چه به صورت چند ژن مرتبط به هم) از گیاهان C_4 به گیاهان C_3 ، با هدف بررسی تغییرات آناتومی برگ انجام گرفته است (Slewiniski, 2013). اخیراً تجزیه و تحلیل ترانسکریپتوم بین هیپوتیکول‌ها در دو مرحله نمو قبل و بعد از تشکیل برگ‌های اولیه با هدف شناسایی ژن‌های تنظیم‌کننده تغییر استراتژی فتوسنتزی از C_3 به C_4 در گونه *Halimocnemis mollissima* Bunge صورت گرفته است. در این گونه، برگ‌های کوتیلدوننی دارای فتوسنتز C_3 بوده و پس از تشکیل برگ‌های اولیه گیاه فتوسنتز C_4 از نوع NAD-ME را انجام می‌دهد و بنابراین این گونه جزء گیاهان switching محسوب می‌شود. نتایج این مطالعه فراوانی رونوشت افتراقی چندین ژن تنظیم‌کننده که قبلاً تحرک آن‌ها از خلال بافت‌های مختلف نشان داده شده بود و گیرنده‌ها ناقلان مرتبط با آن‌ها در هاپیوکوتیل‌های قبل و بعد از شروع فتوسنتز C_4 را نشان داد (شکل ۶). مطالعات بیشتر بر روی این گونه‌های switching می‌تواند منجر به شناسایی ژن‌ها و تنظیم‌کننده‌های درگیر در بروز صفات مرتبط با فتوسنتز C_4 از جمله کارآمدی مصرف آب و نیتروژن و نیز تشکیل آناتومی کرانز گردد.

گیاهچه، فتوسنتز C_3 در درون برگ‌های لپه‌ای انجام می‌گیرد، درحالی‌که برگ‌های بالغ فتوسنتز C_4 را نشان می‌دهند. برای این نوع از گیاهان از واژه switching استفاده می‌شود، بدین صورت که در گیاهچه خود فتوسنتز C_3 را انجام می‌دهند ولی برگ‌های بالغ مکانیسم فتوسنتزی خود را تغییر داده و مسیر C_4 را انجام می‌دهند. بنابراین، دو بافت متفاوت در یک نمونه گیاه، دو نوع فتوسنتز متفاوت را انجام می‌دهند. این ویژگی امکان مقایسه میان دو روش فتوسنتز C_3 (گیاهچه یا کوتیلدون) و فتوسنتز C_4 (برگ اولیه) را بدون وجود خطاهای فیلوژنتیک و تفاوت‌های بین گونه‌ای فراهم می‌کند. این تغییر منحصربه‌فرد مسیرهای فتوسنتزی در یک گیاه منفرد یک فرصت استثنائی جهت بررسی تکامل مسیر C_4 از مسیر C_3 بدون وجود نویزهای فیلوژنتیک را فراهم می‌آورد (Lauterbach et al., 2017). از طرف دیگر اکثر مطالعات مقایسه‌ای میان گونه‌های دور و یا نزدیک C_3 و C_4 ، بیشتر در زمینه شناسایی آنزیم‌های فعال در این مسیرها که در گونه‌های C_4 دارای بیان بیشتری هستند و پروتئین‌های انتقال‌دهنده حد واسطه‌های مسیر C_4 که میان سلول‌های مزوفیل و غلاف آوندی درگیر هستند، انجام گرفته است. به عنوان مثال تحقیقات زیادی روی انتقال ژن



شکل ۶. فتوستت C₃ در کوتیلدون و فتوستت C₄ در گیاه *H. mollissima* Bunge و نقش ژن‌های احتمالی در سیگنال دهی بین سلولی و پاسخ‌های محیطی و تنظیم رشد در زمان switching.

Figure 6. C₃ photosynthesis in cotyledons and C₄ photosynthesis in *H. mollissima* Bunge and the role of putative genes in intercellular signaling and environmental responses and growth regulation during switching.

فتوستت گیاه به C₄ در برگ‌های اولیه نقش ایفا می‌کند که می‌تواند به‌عنوان ژن‌های کاندیدای در بحث معماری فتوستت مورد استفاده قرار گیرند.

این ژن‌ها با بیان افتراقی متفاوت متعلق به گروه‌های عملکردی متنوعی، از جمله خانواده‌های مختلف فاکتورهای رونویسی^۱، متابولیسم هورمون‌های گیاهی، و پیپتیدهای سیگنال‌دهنده بودند (Sadeghi et al., 2024) که بخشی از آن‌ها می‌تواند مربوط به رشد هیپوکوتیل باشد. یافته‌های حاصل از این تحقیق از ارتباط مؤثر و نقش مستقیم کارایی بالاتر نیتروژن و مصرف بهینه آب، مرتبط با فتوستت C₄ پشتیبانی می‌کند و همچنین بینش‌هایی را در مورد ارتباطات هماهنگ شده بافتی در اندام‌های هوایی و ریشه گیاه، طی تغییر وابسته به نمو فتوستت از C₃ به C₄، ارائه می‌کند که می‌تواند راه را برای معماری فتوستت در گیاهان زراعی در آینده نزدیک فراهم نماید (Zolfaghar et al., 2023).

ژن‌های کدکننده *Physcomitrella patens* sORF encoded peptide (PSEP) در تنظیم سرعت رشد، پیری و مرگ سلولی نقش دارد. برخی از ژن‌ها به‌عنوان مثال پیپتیدهای PHY RAPIDLY REGULATED 1 (PAR1) و PAR 2 ممکن است منجر به افزایش طول hypocotyl شوند و یا مانند KIDARI (KDR) در تنظیم تأثیر پدیده photomorphogenesis در سرکوب کشیدگی هیپوکوتیل و باز شدن و سبز شدن لپه‌ها نقش داشته‌باشند. برخی از ژن‌های کدکننده پیپتیدها مانند B-BOX DOMAIN PROTEIN (BBX31/BBX30) در تنظیم رشد گیاهچه نقش دارند. برخی از فاکتورهای رونویسی مانند SCL1, HAT22, MYBH, NAC053, WRKY40 زمان تشکیل برگ‌های اولیه (فتوستت C₄) در گیاهان سوئیچینگ، در هیپوتیکول (فتوستت C₃) افزایش بیان نشان می‌دهند که احتمال از نقش آن‌ها در واکنش‌های مرتبط با فتوستت C₄ در این گیاهان دارند. علاوه بر آن برخی ژن‌ها مانند WRKY40 در متابولیسم نیتروژن و فتوستت در زمان تغییر

1. Transcription factors

نتیجه گیری

این مقاله چالش‌ها و امکان بازطراحی فتوسنتز برای بهبود عملکرد محصولات کشاورزی را مورد بررسی قرار می‌دهد. با توجه به چالش‌های ناشی از تغییرات اقلیمی و افزایش تقاضا برای غذا، این دستاوردها می‌توانند راهکارهای مؤثری برای مقابله با مشکلات جهانی تأمین غذا فراهم کنند. فتوسنتز C_4 نیازمند سازگاری‌های بیوشیمیایی و آناتومیکی پیچیده‌ای مانند آناتومی کرانز است که در گیاهان C_3 وجود ندارد. این فرآیندها با عملکرد چندین ژن به‌همراه یکپارچه‌سازی متابولیکی و تعادل انرژی توسعه یافته‌است. اگرچه بیش بیان برخی آنزیم‌های C_4 در گیاهان C_3 جهت بهبود عملکرد فتوسنتز تا حدی موفق بوده است، با این حال دستیابی به فتوسنتز C_4 کاملاً عملکردی در گیاهان C_3 موفق نبوده است. بررسی‌های حال حاضر نشان می‌دهد که انتقال ژن‌ها و آنزیم‌های کلیدی از موجودات فتوسنتزکننده ساده‌تر، مانند سیانوباکترها و جلبک‌ها، می‌تواند به بهبود کارایی فرآیندهای فتوسنتزی و در نتیجه افزایش بازده محصولات کشاورزی کمک کند. پیشرفت‌های اخیر در مهندسی مسیرهای فتوسنتزی، از جمله معرفی مکانیزم‌های متمرکزکننده کربن از سیانوباکترها، نتایج امیدوارکننده‌ای در بهبود کارایی فتوسنتزی نشان داده‌اند. علاوه بر این، اصلاح تنفس نوری از طریق واردکردن آنزیم‌های کلیدی از جلبک‌ها یا استفاده از رویکردهای زیست‌شناسی مصنوعی^۱ می‌تواند به‌طور چشمگیری بازده محصول و مقاومت گیاهان به تنش‌های محیطی را افزایش دهد. این اصلاحات ژنتیکی می‌توانند منجر به جذب بهینه CO_2 ، کاهش اتلاف انرژی و افزایش تولید زیست توده^۲ گیاهی شوند. علاوه بر این، تحقیق بر روی روی گیاهان switching به دلیل کاهش نویز تکاملی می‌تواند منجر به شناسایی ژن‌هایی که در یکپارچه‌سازی متابولیکی و تعادل انرژی نقش دارند، شود. در نهایت، با شناخت راهکارهای معماری فتوسنتز می‌توان نوآوری‌های جدیدی را برای توسعه گیاهان مقاوم‌تر و پربازده‌تر برای اکوسیستم کشاورزی پایدار ارائه کرد.

تعارض منافع

هیچ‌گونه تعارض منافع توسط نویسندگان وجود ندارد.

References

- Arce, R. C., Vicino, P., Demarchi, M., & Lodeyro, A. F. (2022). Back to the past: Improving photosynthesis with cyanobacterial genes. *Cyanobacterial Lifestyle and its Applications in Biotechnology*
- Bauwe, H., Hagemann, M., & Fernie, A. R. (2010). Photorespiration: Players, partners, and origin. *Trends in Plant Science*, 15(6), 330-336.
- Bonacci, W., Teng, P.K., Afonso, B., Niederholtmeyer, H., Grob, P., Silver, P. A., & Savage, D.F. (2011). Modularity of a carbon-fixing protein organelle. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 478-483.
- Bonner, E., Van de Peer, Y., & Rouzé, P. (2006). The small RNA world of plants. *New Phytologist*, 171, 451-468.
- Brown, H., & Bouton, J. H. (1993). Physiology and genetics of interspecific hybrids between photosynthetic types. *Annual Review of Plant Biology*, 44(1), 435-456.
- Chen, Y., & Xu, D.-Q. (2007). Changes in leaf photosynthesis of transgenic rice with silenced OsBP-73 gene. *Photosynthetica*, 45(3), 419-425.
- Chida, H., Nakazawa, A., Akazaki, H., Hirano, T., Suruga, K., Ogawa, M., Satoh, T., Kadokura, K., Yamada, S., Hakamata, W., Isobe, K., Ito, T., Ishii, R., Nishio, T., Sonoike, K., & Oku, T. (2007). Expression of the algal cytochrome c6 gene in *Arabidopsis* enhances photosynthesis and growth. *Plant and Cell Physiology*, 48, 948-957.
- Cui, L., Liu, Y., Yang, Y., Ye, S., Luo, H., Qiu, B., & Gao, X. (2018). The *drnf1* gene from the drought-adapted cyanobacterium *Nostoc flagelliforme* improved salt tolerance in transgenic *Synechocystis* and *Arabidopsis* plants. *Genes*, 9, 441.
- Flügge, U.-I., Westhoff, P., & Leister, D. (2016). Recent advances in understanding photosynthesis. *F1000Research*, 5.
- Gerjets, T., & Sandmann, G. (2006). Ketocarotenoid formation in transgenic potato. *Journal of Experimental Botany*, 57, 3639-3645.
- Gowik, U., & Westhoff, P. (2011). The path from C₃ to C₄ photosynthesis. *Plant Physiology*, 155(1), 56-63.
- Ishizaki-Nishizawa, O., Fujii, T., Azuma, M., Sekiguchi, K., Murata, N., Ohtani, T., & Toguri, T. (1996). Low-temperature resistance of higher plants is significantly enhanced by a nonspecific cyanobacterial desaturase. *Nature Biotechnology*, 14, 1003-1006.
- Iwaki, T., Haranoh, K., Inoue, N., et al. (2006). Expression of foreign type I ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (EC 4.1.1.39) stimulates photosynthesis in cyanobacterium *Synechococcus* PCC7942 cells. *Photosynthesis Research*, 88, 287-297.
- Karki, S., Rizal, G., & Quick, W. P. (2013). Improvement of photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) by inserting the C₄ pathway. *Rice*, 6(1), 1-8.
- Keys, A. (1986). Rubisco: Its role in photorespiration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 313(1162), 325-336.
- Koester, R. P., Pignon, C. P., Kesler, D. C., Willison, R. S., Kang, M., Shen, Y., Priest, H. D., Begemann, M. B., Cook, K. A., Bannon, G. A., & Oufattole, M. (2021). Transgenic insertion of the cyanobacterial membrane protein *ictB* increases grain yield in *Zea mays* through increased photosynthesis and carbohydrate production. *PLoS ONE*, 16(2).
- Lauterbach, M., et al. (2017). C₃ cotyledons are followed by C₄ leaves: intra-individual transcriptome analysis of *Salsola soda* (Chenopodiaceae). *Journal of Experimental Botany*, 68(2), 161-176.
- Lieman-Hurwitz, J., Asipov, L., Rachmilevitch, S., Marcus, Y., & Kaplan, A. (2005). Expression of cyanobacterial *ictB* in higher plants enhanced photosynthesis and growth. In K. Omasa, I. Nouchi, & L. J. de Kok (Eds.), *Plant Responses to Air Pollution and Global Change* (pp. 133-139). Springer Verlag.
- Lieman-Hurwitz, J., Rachmilevitch, S., Mittler, R., Marcus, Y., & Kaplan, A. (2003). Enhanced photosynthesis and growth of transgenic plant that express *ictB*, a gene involved in HCO₃⁻ accumulation in cyanobacteria. *Plant Biotechnology Journal*, 1, 43-50.
- Long, B. M., Hee, W.Y., Sharwood, R. E., Rae, B. D., Kaines, S. Lim, Y. L., Nguyen, N. D., Massey, B., Bala, S., Caemmere, S. V., Badger, M. R., Price, G. D. (2018). Carboxysome encapsulation of the CO₂ fixing enzyme Rubisco in tobacco chloroplasts. *Nature Communications*, 9, 3570.
- Miyagawa, Y., Tamoi, M., & Shigeoka, S. (2001). Overexpression of a cyanobacterial fructose-1,6-/sedoheptulose-1,7-bisphosphatase in tobacco enhances photosynthesis and growth. *Nature Biotechnology*, 19, 965-969.
- Miziorko, H. M., & Lorimer, G. H. (1983). Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase-oxygenase. *Annual Review of Biochemistry*.
- Orlova, I. V., Serebriiskaya, T. S., Popov, V., Merkulova, N., Nosov, A. M., Trunova, T. I., Tsydendambaev, V. D., & Los, D. A. (2003). Transformation of tobacco with a gene for the

- thermophilic acyl-lipid desaturase enhances the chilling tolerance of plants. *Plant and Cell Physiology*, 44, 447–450.
- Parry, M. A. J., Andralojc, P. J., Mitchell, R. A. C., Madgwick, P. J., & Keys, A. J. (2003). Manipulation of Rubisco: The amount, activity, function, and regulation. *Journal of Experimental Botany*.
- Portis, A. R., Jr. (2003). Rubisco activase – Rubisco's catalytic chaperone. *Photosynthesis Research*, 75, 11–27.
- Prywes, N., Phillips, N. R., Tuck, O., T., Valentin-Alvarado, L., E., & Savage, D., F. (2023). Rubisco Function, Evolution, and Engineering. *Annual Review of Biochemistry*, 92:385–410.
- Raines, C. A. (2006). Transgenic approaches to manipulate the environmental responses of the C₃ carbon fixation cycle. *Plant, Cell and Environment*, 29, 331–339.
- Rao, X., & Dixon, R. A. (2016). The Differences between NAD-ME and NADP-ME Subtypes of C₄ Photosynthesis: More than Decarboxylating Enzymes. *Frontiers in Plant Science*, 7:1525.
- Reddy, A. S., & Thomas, T. L. (1996). Expression of a cyanobacteria delta 6-desaturase gene results in gamma-linolenic acid production in transgenic plants. *Nature Biotechnology*, 14, 639–642.
- Reza, M. A., Goldenkova-Pavlova, I. V., Pchelkin, V. P., Tsydendambaev, V. D., Los, D. A., & Nosov, A. M. (2007). Acyl-lipid D12-desaturase of the cyanobacterium increases the unsaturation degree in transgenic potato (*Solanum tuberosum* L.). *Biologia*, 53, 4–7.
- Romanowska, E. Wasilewska-Dębowska, W. (2022). Light-Dependent Reactions of Photosynthesis in Mesophyll and Bundle Sheath Chloroplasts of C₄ Plant Maize. How Our Views Have Changed in Recent Years. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 91.
- Ruan, C.-J., Shao, H.-B., & Teixeira da Silva, J. A. (2012). A critical review on the improvement of photosynthetic carbon assimilation in C₃ plants using genetic engineering. *Critical Reviews in Biotechnology*, 32(1), 1–21.
- Sadeghi, M., Ghaffari, M. R., Banaei-Moghaddam, A. M. (2024). Identification of photosynthesis key players: promising approaches for C₃ crop engineering. 6th International & 18th Iranian Genetics Congress. Shahid Beheshti university, Tehran 22 to 24 May 2024.
- Sadeghi, M., Ghaffari, M. R., Banaei-Moghaddam, A. M. (2024). Identification of Micropoteins Involved in the Developmental Transition from C₃ to C₄ Photosynthesis in the *Halimocnemis mollissima* Bunge through Analysis of Long Non-Coding RNA Profiles. 23rd National and 11th International Iranian Biology Congress (IBC). 11-23 Sep.2024.
- Sage, R.F. (2004). The evolution of C₄ photosynthesis. *New Phytologist*, 161(2), 341-370.
- Salesse-Smith, C. E., Wang, Y & Long, S. P. (2024). Increasing Rubisco as a simple means to enhance photosynthesis and productivity now without lowering nitrogen use efficiency. *New Phytologist*.
- Savage, D. F., Afonso, B., Chen, A. H., & Silver, P. A. (2010). Spatially ordered dynamics of the bacterial carbon fixation machinery. *Science*, 327, 1258–1261.
- Schulze, S., Westhoff, P., & Gowik, U. (2016). Glycine decarboxylase in C₃, C₄, and C₃–C₄ intermediate species. *Current Opinion in Plant Biology*, 31, 29–35.
- Slewinski, TL., (2013). Using evolution as a guide to engineer Kranz-type C₄ photosynthesis. *Frontiers in Plant Science* 4, 1–13.
- Tamoi, M., Nagaoka, M., Yabuta, Y., & Shigeoka, S. (2005). Carbon metabolism in the Calvin cycle. *Plant Biotechnology*, 22, 355–360.
- Tanaka, S., Kerfeld, C. A., Sawaya, M. R., Cai, F., Heinhorst, S., Cannon, G. C., & Yeates, T. O. (2008). Atomic-level models of the bacterial carboxysome shell. *Science*, 319, 1083–1086.
- Tognetti, V. B., Palatnik, J. F., Fillat, M. F., Melzer, M., Hajirezaei, M. R., Valle, E. M., & Carrillo, N. (2006). Functional replacement of ferredoxin by a cyanobacterial flavodoxin in tobacco confers broad-range stress tolerance. *Plant Cell*, 18, 2035–2050.
- Treves, H., Küken, A., Arrivault, S., Ishihara, H., Hoppe, I., Erban, A., Höhne, M., Moraes, T. A., & Kopka, J. (2022). Carbon flux through photosynthesis and central carbon metabolism show distinct patterns between algae, C₃, and C₄ plants. *Nature Plants*.
- Wagner, T., Windhövel, U., & Römer, S. (2002). Transformation of tobacco with a mutated cyanobacterial phytoene desaturase gene confers resistance to bleaching herbicides. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 57, 671–679.
- Walter, J., Kromdijk, J. (2021). Here comes the sun: How optimization of photosynthetic light reactions can boost crop yields. *Journal of Integrative Plant Biology*, 64: 564–591.
- Woodrow, I. E., & Mott, K. A. (1993). Modeling C₃ photosynthesis: A sensitivity analysis of the photosynthetic carbon reduction cycle. *Planta*, 191, 421–432.
- Zolfaghar, M., Rutten, T., Ghaffari, M. R., Banaei-Moghaddam, A. M., (2023). Comparative Transcriptome Analysis of Hypocotyls During the Developmental Transition of C₃ cotyledons to C₄ Leaves in *Halimocnemis mollissima* Bunge. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1-17.