

מסלולים פוטוסינתטיים בצמחי הארץ וחשיבותם כדרך הסתגלות לבית גידול

חלק א; צמחי C_4 והסתגלותם לירובש*

מאת: אדיבה שומר-אילן**

בבתי-גידול שחונים, בערבות ובמדבריות, נמצא צמחים שפתחו במשך האבולוציה מנג-נונים והתאמות המסיליעים להם להתקיים בבתי-גידול אלה. צמחים החיים בבתי-גידול יבשים והמותאמים לעמידות בפני יובש נקראים "קטרופיטים" (קסרו - יבש, פיט - צמח). צמחים שפתחו התאמות לשילוב של תנאי יובש ומליחות, האופייניים לאזורים רבים במדבר, נקראים בשם "קסרוהלופזטים" (קסרו - יובש, הלו - מלוח). בתי גידול מדבריים מצטיינים בטמפרטורות יום גבוהות, עוצמת קרינה חזקה, לחות אור נמוכה וזמינות מים מעטה. בתנאים כאלה עלול הצמח להקלע למאזן מים שלילי. אחד הפתרונות האפשריים שימנעו סכנה זו היא סגירת הפיוניות בזמני יובש. מאידך, סגירת הפיוניות תצמצם אמנם את איבוד המים, אך תמנע תנועת פחמן דו-חמצני (CO_2) פנימה.

ניגוד זה בין הצורך לצמצם דיות מחד והצורך לאפשר פוטוסינטזה (קביוע CO_2) מאידך, הביא למציאת פתרונות שונים במהלך האבולוציה. הפתרונות המוכרים ביותר

* מאמר ראשון. המשך יופיע בגליונות רת"ם הבאים.

** ד"ר אדיבה שומר-אילן היא מרצה בכירה במחלקה לכוטניקה באוניברסיטת תל-אביב. עוסקת במחקר של היבטים פיזיולוגיים של מצבי עקה בצמחים.

קשורים בשמירה על מאזן מים חיובי. מוכרות יפה תכונות אנטומיות ומורפולוגיות כגון: קוטיקולה עבה, פיוניות שקועות, צמצום השטח המאדה, מערכת הובלה מפותחת, שינוי ביחסי נוף - שורש וכן התאמות פיזיולוגיות כגון: בקרה גמישה ויעילה של מנגנון סגירת הפיוניות, כושר גמיש בהתאמה אוסמוטית, שינויים בחדירות ממברנות למים. פתרונות אפשריים נוספים התורמים להסתגלות הצמח לתנאי יובש או מליחות קשורים בתהליך הפוטוסינתזה עצמו.

שלבים בתהליך הפוטוסינתזה

כידוע, הצמחים הם אוטוטרופיים, כלומר - מיליצרים בעצמם את אבות המזון להם הם נזקקים. התהליך המאפשר זאת הוא תהליך הפוטוסינתזה המתבצע בכלורופלסט הירוק שבעלה. בתהליך זה אנו מבחינים שני שלבים: -

שלב א' - הוא שלב האור. בו נקלטת אנרגיית השמש בעזרת הכלורופיל והופכת תוך פירוק המים, לאנרגיה כימית. אנרגיה זו נאגרת בתרכובות עתירות אנרגיה (ATP, NADPH), המשמשות את הצמח בתהליכים ביוכימיים שונים.

שלב ב' - הוא שלב החושך. בו נקשר CO_2 בעזרת האנזים ריבולוז-בי-פוספט קרבוקסילאז (RuBP-C) ותוצר הקיבוע הראשוני הוא חומצה הבנויה משלושה אטומי פחמן הקרויה חומצה פוספו-גליצרית (PGA). חומצה זו משמשת כחומר מוצא ליצירת סוכרים לאחר שרשרת ארוכה של תהליכים. שרשרת זו ידועה בספרות בשם "מעגל קלווין". תהליך זה קיים בכל הצמחים! זהו התהליך המוכר היחיד בו מוטמע ה- CO_2 הנקלט מהאוויר והופך תוך כדי חיזורו לסוכרים.

מחם צמחי C_3 , C_4 ו-CAM

סימולים אלה מציינים קבוצות צמחים בעלות מסלולים אלטרנטיביים בדרכי הקיבוע של הפחמן הדו-חמצני. האות C נגזרת מסימולו הכימי של אטום הפחמן, ומשמעותו של C_3 הוא שתוצר הקיבוע הראשוני בתהליך החושך הוא חומר המכיל שלושה אטומי פחמן במבנה המולקולה שלו. מסלול הפוטוסינתזה כפי שתואר לעיל, שבו החומצה הפוספו-גליצרית (PGA) היא תוצר הקיבוע הראשוני של CO_2 , יכונה על כן מסלול C_3 והוא

מוכר יותר כמעגל קלווין. זהו המסלול הידוע היחיד שמיצר סוכרים. חלק גדול מאוד מהצמחים אכן מבצעים את קיבוע CO_2 רק בדרך זו, ועל כן הם קרויים צמחי C_3 .

בשתי קבוצות הצמחים האחרות נמצא כי למסלול C_3 צמודה מערכת עזר המספקת לו CO_2 . בתנאי סביבה גרועים המקשים על יעילות ותפקוד מסלול C_3 באה מערכת העזר ומצליחה ליעל אותו (על השאלות מדוע אין מסלול C_3 יעיל ומדוע מערכת העזר חשובה נשיב בהמשך).

תוצר הקיבוע היציב הראשוני של מערכת עזר זו הוא מולקולה בעלת ארבעה אטומי פחמן (חומצה מאלית או חומצה אספרטית) ולכן נקראת מערכת עזר זו מסלול C_4 . צמחי C_4 נקראים על שמה, אך היא קיימת כמערכת עזר גם בצמחי CAM.

במערכת העזר פועל אנזים אחר הקשור ב- CO_2 והוא נקרא פוספו-אנול פירובט קרבוק-סילז (PEP-C). אנזים זה יעיל בקיבוע CO_2 בריכוזים נמוכים. אלא שהתוצר הארבע-פחמני שנוצר ע"י PEP-C אינו מוביל ישירות ליצירת סוכרים. הוא רק מהווה תרכובת ביניים, שלאחר מכן, בעת הפירוק, מספקת CO_2 למעגן קלווין. אנזימי הדקרבוקסי-לציה (אנזימי הפירוק) משחררים מתרכובות ה- $CO_2 - C_4$ במקום או בזמן הרצוי, והוא נקבע שנית במערכת קלווין רגילה (מסלול C_3). בצמחי C_4 מערכת העזר פעילה במקום אחד (בתאי המזופיל) ואילו הפירוק והקיבוע החוזר במסלול C_3 חלים במקום אחר (בתנאי נדן הצרור). מכאן שבעלה צמח C_4 נמצא מבנה אנטומי מיוחד המאופיין בשני סוגי תאים השונים זה מזה אנטומית ופיזיולוגית. בהמשך נפרט יותר.

ואשר ל- CAM : מדובר בראשי תיבות של Crassulacean acid metabolism שפרושו "המטבוליזם החומצי של משפחת הטבוריתיים". ואכן, דרך קיבוע זו של CO_2 נגלתה לראשונה בצמחים הבשרניים של משפחת הטבוריתיים. כיום מוצאים פעילות CAM בצמחים ממשפחות שונות, אך השם נשאר. יש דמיון מסויים בין צמחי CAM לצמחי C_4 , כאשר גם כאן הוצמדה אותה מערכת עזר למסלול C_3 .

תוצר הקיבוע היציב הראשון גם הוא חומר בעל ארבע אטומי פחמן (חומצה מאלית) והאנ-זים שקושר ראשונה CO_2 הוא PEP-C, אלא שקשירת CO_2 במקרה זה נעשית דוקא בלילה, בחושך (!). החומצה המאלית (C_4) הנוצרת, מצטברת במשך הלילה, ורק ביום היא מפו-רקת ומשחררת CO_2 לקיבוע חוזר במסלול C_3 . גם כאן סינתזת הסוכרים נעשית במסלול C_3 אך בניגוד לצמחי C_4 , בצמחי CAM, כל השלבים נעשים באותם התאים.

אך קיימת הפרדה בזמן בין תהליך העזר - מסלול C_4 המתבצע בלילה, ובין התהליך העיקרי - מסלול C_3 המתבצע ביום. זהו אחד הפתרונות האבולוציוניים להסברת

יעילות ניצול המים לכל יחידת פחמן נקשרת. פתיחת פיוניות בלילה וסגירתן ביום מקטינה את עוצמת הדיות ומאפשרת קיבוע CO_2 (מאמר מפורט יותר על צמחי CAM יפורסם בעתיד).

בטבלה מס' 1 מסוכמות התכונות העיקריות של שלושת המסלולים הפוטוסינתטיים. (ראה טבלה בעמוד הבא).

מדוע מסלול C_3 אינו יעיל דיו?

יעילות הקיבוע של CO_2 במסלול C_3 מותנית במידה רבה בתכונות של אנזים המפתח, שהוזכר לעיל. שכינויו RuBP - c. מסתבר שהמולקולה החלבונית של אנזים זה פועלת בשני אופנים: מצד אחד היא בעלת זיקה ל- CO_2 , ומסוגלת לקשור אותו, ולגבי פעילות זו היא נקראת RuBP קרבוקסילז, מצד שני יש לה זיקה רבה לחמצן, והיא יכולה לכן לפעול גם כאנזים מחמצן. לגבי פעילות זו נקראת RuBP - אוקסיגנז. פעילותה עם חמצן כאוקסיגנז מביאה לשרשרת תהליכים המכונה "פוטורספירציה" או "נשימת אור" (להבדיל מנשימה "ירגילה" במיטוכונדריה). הווה אומר: הם מכונים נשימה כי בשרשרת תהליכים זו יש קליטת חמצן בשלב ראשון ושחרור CO_2 בשלבים מאוחרים יותר. אך בני-גוד לנשימה במיטוכונדריה, אין האנרגיה המשתחררת בתהליך הפוטוסיפירציה נאגרת בתרכובות עתירות אנרגיה, ומכאן שזהו תהליך בזבזני. כיווני הפעולה של חלבון זה, לקיבוע CO_2 או לקישור חמצן, מותנים בריכוזים היחסיים של חמצן לעומת פחמן דו-חמצני, בסביבה הפנימית של תאי העלה. ככל שיעלה ריכוזו של CO_2 הנטיה תהיה יותר לקיבוע, וככל שיעלה ריכוזו היחסי של החמצן לעומת CO_2 , תגבר נשימת האור.

כלומר, שיעור הקליטה של CO_2 שהוא ביטוי ליעילות תהליך הפוטוסינתזה, מותנה לא רק בעוצמת הקיבוע של CO_2 , אלא גם בשיעורי הפוטורספירציה. נמצא שלא רק ריכוז נמוך של CO_2 ביחס לחמצן מעורר את הפוטורספירציה, אלא גם טמפרטורות גבוהות. מכאן שדוקא בתנאי מדבר יש סכנה שבצמחי C_3 המאזן יטה לרעת הפוטוסינתזה, בגלל טמפרטורות היום הגבוהות, ובעיקר עקב ירידת ריכוז CO_2 בעלים בגלל סגירת הפיוניות. הצמחים עלולים איפוא, להקלע למצבי רעב.

יתרונותיו של מסלול C_4

למערכת העזר שהתפתחה בצמחי C_4 עשוי להיות ערך הסתגלותי, במידה והיא מצליחה להעלות את יעילותו של הקיבוע. ואכן, נמצא שאנזים המפתח בצמחי C_4 (PEP-C) שנזכר לעיל) מגלה זיקה ל- CO_2 גם כאשר הוא מצוי בריכוזים נמוכים. בכך מושגת יעילות רבה יותר בקיבוע CO_2 גם בעת שהפיוניות פתוחות אך מעט, ובכך רמת הדיות לורדת

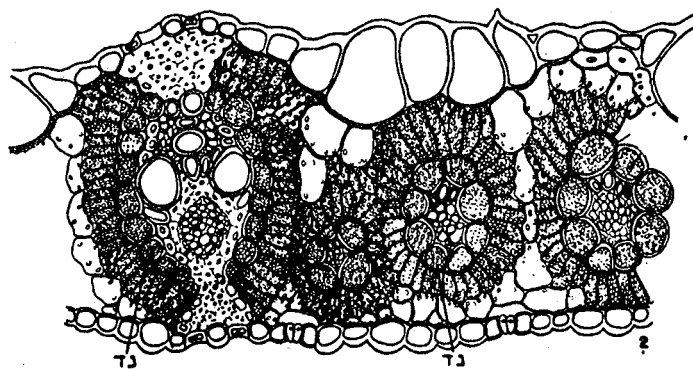
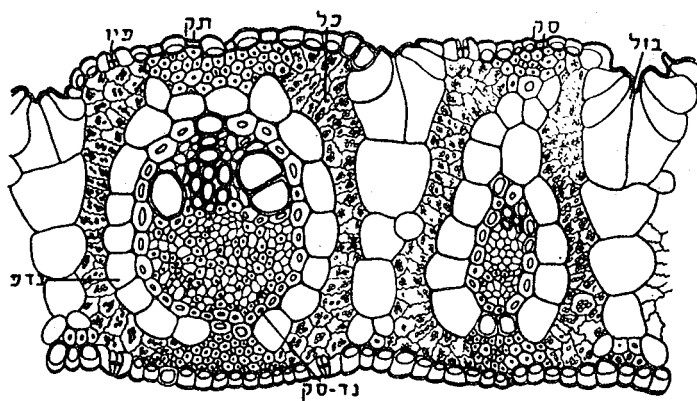
טבלה מס' 1

תכונות עיקריות של צמחי C_3 , CAM ו- C_4

C_4	CAM	C_3	
חומצה מאלית או אספרטית (C_4)	חומצה מאלית (C_4) PGA (C_3)	חומצה פוספוגליצרית (PGA); (C_3)	תוצר קיבוע יציב ראשוני
יום	לילה (בעיקר) ויום	יום	זמן קיבוע
לפחות שני סוגי תאים פוטוסינתטיים. ריכוז כלורופלסטים גבוה בתאי נדן הצרור.	ספוגי	פיזור דיפוזי של כלורופלסטידות בתאי מזופיל אין כלורו-פלסטידות בנדן הצרור	מבנה עלה (חתך רוחב)
PEP-C ואחריו RuBP-C	PEP-C RuBP-C-1	RuBP - C	אנזים קיבוע ראשוני
40-80	1-4 11-13	15-40	רמת פוטוסינתזה (נטו) מקסימלית מליגרם CO_2 לדצימטר רבוע בשעה
לא	כן	כן	רגישות לחמצן
קשה לזיהוי	קשה לזיהוי	חזקה	פוטורספירציה
30-47°C 30-35°C	35°C 35°C	15-25°C 20-25°C	טמפרטורת יום אופטימלית : - לפוטוסינתזה לצמיחה
250-350	50-55	450-950	יעילות ניצול מים: (גר' מים שהתנדפו לכל גר' ח. יבש שנוצר)

אך לא הקיבוע. ברם, הייחוד של מסלול C_4 , והגברת היעילות נובעים במידה רבה מהמבנה האנטומי המיוחד של העלים בצמחי C_4 .

כבר זמן רב ידוע שבצמחי C_4 קיימים לפחות שני סוגים של תאים המכילים כלורופלסטים. כדוגמה ימשש עלה של צמח דגני הנמנה על צמחי C_4 שבמשפחה (ראה איור 1). זהו מבנה עלה קלאסי של צמח C_4 . כיום אנו מכירים וריאציות שונות ביחס למבנה העלה אך בכלן לפחות שני סוגים שונים של תאים השונים אנטומית ופיזיולוגית. במבנה הקלאסי נבחין בתאים חיצוניים יותר, המצויים פנימה לאפידרמיס ונקראים "תאי מזופיל" ואילו סביב הצרור מצויים התאים מהסוג השני הנקראים "תאי נדן הצרור" או תאי Kranz ע"ש החוקר שתארם לראשונה.



איור 1: חתכי רוחב בעלים של דגניים. 1 - חתך בעלה דגני מקבוצת C_3 שבו אין כלורופלסטים בנדן הצרור (נד). 2 - חתך בעלה דגני מקבוצת C_4 שבו יש כלורופלסטים בנדן הצרור (נד).

מתוך: א. פאהן. אנטומיה של הצמח. תל אביב, הקיבוץ המאוחד, 1976..

תאי המזופיל מתמחים בקיבוע CO_2 במעגל העזר. בהתאם לכך נמצא בהם את אנזימים הקי-
שור של CO_2 במעגל העזר (PEP-C). מצד שני, לא נמצא בו את אנזימים הקיבוע של מעגל
קלווין ואת ספקי המצע שלו.

תאי נדן הצרור, לעומת זאת, מתמחים בחיזור CO_2 לסוכרים, ובהתאם יכלו את האנ-
זימים הדרושים - אנזימי הדקרבוקסילציה ואנזימי קיבוע CO_2 במעגל קלווין.

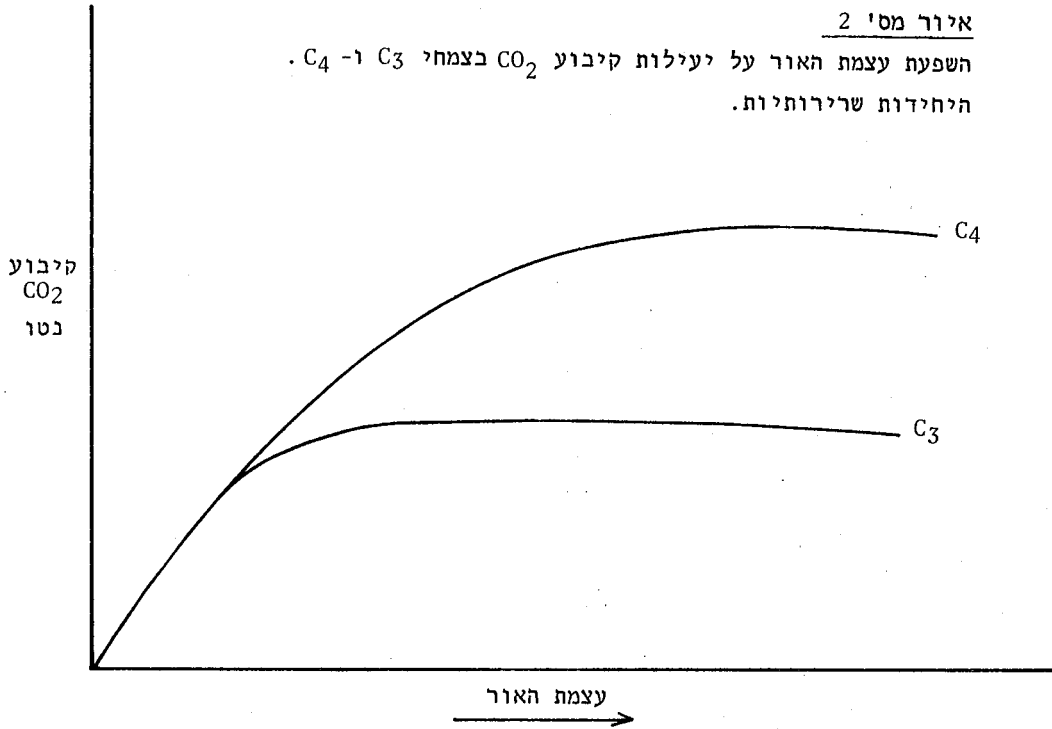
המבנה האנטומי של תאי נדן הצרור פועל גם לטובת צמצום הפוטורספירציה, שהיא,
כידוע, תהליך המקטין את יעילות הפוטוסינתזה. נמצא כי תאי נדן הצרור מצטיינים
בדפנות תא עבים מאוד המקטינים "דליפה" של CO_2 החוצה. כתוצאה מכך מתהווה ריכוז
פנימי גבוה של CO_2 בתאים אלה, דבר המקטין מאוד את הפוטורספירציה. יתר על כן,
גם אם "ידלוף" CO_2 חזרה אל המזופיל, הוא ייקבע שם מחדש ביעילות גדולה ע"י
PEP-C המצוי בתאי המזופיל.

ההבדלים הביוכימיים בפעילות תאי המזופיל ונדן הצרור בצמחי C_4 מתבטאים לא רק
בתהליכים הקשורים לפוטוסינתזה, אלא גם במטבוליזם החנקן. נמצא שחיזור החנקן
נעשה בתאי המזופיל ולא בתאי נדן הצרור. לצורך חיזור החנקן בצמח דרושות אותן
תרכובות עתירות אנרגיה כמו לחיזור CO_2 לסוכרים. מכאן שההפרדה בין חיזור חנקן
לחיזור CO_2 באזורים שונים בצמח (מזופיל ונדן הצרור) מקטינה את התחרות בין שני
התהליכים, וזו תרומה נוספת להגברת היעילות הפוטוסינתטית. כלומר, צמחי C_4 מצו-
גים תופעה של ארגון ותיאום ביוכימי-אנטומי משובלל ביותר.

באיזורי מדבר בהם זמינות המים נמוכה יש לצמחי C_4 תכונות הנותנות להם יתרון.
צמחים אלה יכולים להרשות לעצמם, בתנאי יובש, פתיחה מצומצמת וחלקית של הפיוניות.
כתוצאה מכך יורד שיעור הדיות, אך גם תנועת CO_2 פנימה אל הצמח מצטמצמת. בתנאים
אלה מסוגלת מערכת הקישור היעילה בתאי המזופיל לקשור CO_2 גם בריכוזים נמוכים,
לרכזו בעזרת תרכובות C_4 ולהעבירו לתאי הנדן הפנימיים. שחרור CO_2 בתאי הנדן
מביא להעלאת ריכוזו שם, מייעל את הקיבוע במעגל קלווין ומצמצם את הפוטורספיר-
ציה, על אף הטמפרטורות הגבוהות השוררות במדבר ביום. יכולת זו מסבירה את יעילות
ניצול המים הגבוהה של צמחי C_4 ליחידת פחמן נקשרת.

יתר על כן, מערכות הקיבוע וחיזור של CO_2 בצמחי C_4 פעילות במידה המירבית דוקא
בטמפרטורות גבוהות. אופטימום הקיבוע של CO_2 בצמחי C_4 הוא בתחום הטמפרטורות
 $25-35^{\circ}C$ ואילו אופטימום פוטוסינתזה של צמחי C_3 נע בין $15-25^{\circ}C$ (ראה טבלה 1).
כמו כן אין אנו מוצאים בצמחים אלו עקומת רוויה של פוטוסינתזה עם העליה בעוצמת
האור, כפי שקורה בצמחי C_3 . צמחי C_4 יעילים גם בעוצמות אור גבוהות (איור 2).

צמחי C_4 מגלים, איפוא, מגוון רחב של תכונות ביוכימיות, פיסיולוגיות, אנטומיות, שעשויות לשפר את פוטנציאל הקיום שלהם במערכות אקולוגיות יבשות, חמות ובעלות עוצמת קרינה גבוהה.



כיצד מזהים צמחי C_4 ?

קל מאוד לזהות צמחי C_4 באמצעי הסתכלות פשוטים, תוך הסתמכות על המבנה האנטומי. היות שבצמחי C_4 מצויים תמיד לפחות שני סוגי רקמות פוטוסינתטיות, די בחיתוך גס של רקמה כדי להבחין בכך. ניתן להעזר במיקרוסקופ, אפילו בהגדלות קטנות.

לא תמיד יראה הארגון הפנימי כמו באיור 1. ישנם גם צמחים שקיימים בהם אמנם שני סוגי תאים פוטוסינתטיים, השונים אנטומית, אך מבחינה ביוכימית הם אינם עונים על הקריטריונים של C_4 . אך בבדיקה ראשונית, המתאימה גם לחנאי שדה, אפשר להשתמש במבנה האנטומי כקריטריון סביר.

C₄ האבולוציה של

ככל הנראה הופיעו צמחי C₄ מאוחר יחסית באבולוציה של מכוסי הזרע. תפוצתם היא בכמה משפחות צעירות יחסית, הממייכות לענפים אבולוציוניים שונים. דבר זה מרמז על היווצרות מקבילה בענפים שונים של מכוסי זרע, תחת לחץ סביבתי דומה. בצמחית הארץ מוצאים צמחי C₄ רבים במשפחת הדגניים (ראה נספח) ובמשפחת הסלקיים. הרשימה הבאה תעסוק בניתוח צמחי משפחת הסלקיים בארץ, ובמשמעות המסלולים הפרוטו-סינטטיים שלהם בהסתגלות לתנאי יובש.

רשימה נוספת תטפל בייחוד של צמחי CAM, והסתגלותם לתנאי סביבה.

רשימת ספרות

- Black, C.C. 1973. Ann. Rev. Plant Physiol. 24: 253-286.
Black, C.C., 1979. in Encyclopaedia of Plant Physiol. Vol. 6.
Photosynthesis II. Ed. M. Gibbs & E. Latzko.
Kelly, G.L., Latzko E. Gibbs M. 1976. Ann. Rev. Plant Physiol 27: 181-200.
Smith B.N. and Brown W.V. 1973. The Kranz syndrome in the Gramineae as indicated by carbon isotopic ratios. Am. J. Bot. 60. 509-13.

נספח

רשימת סוגים ומינים במשפחת הדגניים Gramineae בארץ-ישראל וחלוקתם לצמחי C₃ ו-C₄.

המיון לשבטים במשפחה מבוסס על Flora Europaea.

הדגניים נחלקים לשתי קבוצות ברורות של צמחי C₃ וצמחי C₄. החלוקה היא חדה לפי שבטים: השבט כולו נמנה על C₃ או על C₄, מלבד שבט ה-Paniceae, שבו יש סוגים משתי הקבוצות.

בסוג דוחן עצמו יש מינים שהם C₃ ואחרים שהם C₄. בארץ כל מיני הדוחן הם C₄.

הגדרת המסלול הפרוטוסינתטי לכל סוג נעשתה לפי מבנה אנטומי, יחסי איזוטופים או מידע מהספרות המדעית. סימן * מציינן שהסוג לא נבדק וסווג למסלול הפרוטוסינתטי על פי השתייכותו לשבט.

ראה פירוט בעמודים הבאים.

<u>מסלול</u> <u>פוטוסינתטי</u>		<u>הסוג</u>	<u>השבט</u>
C ₃	Lamarckia	משערת	Poaceae
C ₃	Cynosurus	זנב הכלב	
C ₃	Briza	זעזועיה	
C ₃	Dactylis	צבורח	
C ₃	Poa	סיסניח	
* C ₃	Vulpia	שעלב	
* C ₃	Ctenopsis	שעלביח	
* C ₃	Desmarestia (Catapodium)	סיסן	
C ₃	Festuca	בן-אפר	
C ₃	Cutandia	קוטנדיה	
* C ₃	Sclerochloa	יקשן	
* C ₃	Beckmania	בקמניה	
* C ₃	Puccinellia	בן בצח	
* C ₃	Catabrosa	ספה	
* C ₃	Psilurus	נימיח	
C ₃	Lolium	זון	
* C ₃	Sphenopus	יתדן	
* C ₃	Ammochloa	בח חול	Sesleriae
* C ₃	Echinaria	קיפודיח	
C ₃	Bromus	ברומיח	Bromeae
C ₃	Brachypodium	בו עקצר	Brachypodiae
* C ₃	Boissiera	בואסירה	Triticeae
* C ₃	Crithopsis	בן שעורה	
* C ₃	Taeniatherum	מלענח	
* C ₃	Heteranthelium	עקר	
C ₃	Hordeum	שעורה	
C ₃	Secale	שיפון	
C ₃	Agropyrum	אגרופירון	

<u>מסלול</u> <u>פוטוסינתטי</u>		<u>הסוג</u>	<u>השבט</u>
* C ₃	Eremopyrum	ארמופירון	
C ₃	Triticum	חטה	
C ₃	Aegilops	בן חטה	
* C ₃	Gaudiniopsis	גודיניבית	
C ₃	Arrhenatherum	בולבוסן	
* C ₃	Gaudinia	גודיניה	
* C ₃	Holcus	עדן	
* C ₃	Lophochloa	דגנין	
* C ₃	Triplachne	תלת-חוד	
* C ₃	Lagurus	זנב הארנבת	
* C ₃	Aira	אאירה	
* C ₃	Corynephorus	אליה	
C ₃	Ammophila	ידיד החולות	
* C ₃	Cornucopiae	כוסנית	
* C ₃	Alopecurus	זנב השועל	
* C ₃	Phleum	איטן	
C ₃	Melica	דבשיה	Meliceae
C ₃	Avena	שבולת שועל	Aveneae
C ₃	Glyceria	מחקה	Glyceriae
* C ₃	Hainardiae	גלימה	Hainardiae
C ₃	Parapholis	דק זנב	
C ₃	Phalaris	חפורית	Phalarideae
C ₃	Milium	רפרף	Milieae
C ₃	Stipa	מלעניאל	Stipeae
C ₃	Pipatherum	נשרן	

<u>מסלול פוטוסינתטי</u>	<u>הסוג</u>	<u>השבת</u>
C ₃	Phragmites	קנה
C ₃	Arundo	עבקנה
C ₃	Schismus	שטיע
C ₄	Asthenatherum	דנתוניה
C ₄	Aristida	תלת-מלענן
C ₄	Stipagrostis	מלענן
C ₃	Lygeum	ליגיה
?	Enneapogon	ציצן
C ₄	Aeluropus	כף החתול
C ₄	Eragrostis	בן חילף
C ₄	Dactyloctenium	בח יבליח
C ₄	Sporobolus	מד חול
* C ₄	Crypsis	עטייניח
C ₄	Cynodon	יבליח
C ₄	Eleusine	אלבסיני
C ₄	Diplachne	דו מוץ
C ₄	Desmostachya	חילף
C ₄	Dinebra	זנבה
C ₄	Chloris	כלוריס (עשב רודס)
C ₄	Tetrapogon	ארבעוני
C ₃ , C ₄	Panicum	דוחן
C ₄	Panicum repens	דוחן זוחל
C ₄	Panicum turgidum	דוחן אשון
C ₄	Panicum miliaceum	דוחן תרבותי
C ₄	Brachiaria	דוחנן
		Arundineae
		Danthonieae
		Aristideae
		Lygeae
		Pappophoreae
		Aeluropodeae
		Eragrostideae
		Chlorideae
		Paniceae

<u>מסלול</u> <u>פוטוסינתטי</u>		<u>הסוג</u>	<u>השבט</u>
C ₄	Echinochloa	דוחנית	Paniceae (המשך)
C ₄	Digitaria	אצבען	
C ₄	Paspalidium	פספלידיון	
C ₄	Paspalum	פספלון	
C ₄	Setaria	זיפן	
C ₄	Pennisetum	זיפנוצה	
C ₄	Cenchrus	קנכרוס	
C ₄	Tricholaena	בן דוחן	
C ₄	Imperata	משיך	Andropogoneae
C ₄	Saccharum	קנה סוכר	
C ₄	Sorghum	דורה	
C ₄	Themeda	קשח	
C ₄	Eremopogon	זקנציה	
* C ₄	Hemarthria	ישרוע	
C ₄	Hyparrhenia	זקנן	
C ₄	Cymbopogon	רב זקן	
C ₄	Dichanthium	זקנונית	
C ₄	Andropogon	זקנים	
C ₄	Bothriochloa	משבל	
* C ₄	Lasiurus	מצמרח	