

Však to znáte. Společenský sál, kde se mísí manažerský a politický výkvět města, povinná konverzace, strojený nebo opravdový zájem o to, co děláte, čím se živíte... Fotosyntéza?... Aha, ... jo rostliny! A co to je? Co se na tom dá zkoumat? K čemu to je dobré? Každý jsme tak trochu expertem přes svůj dvorek, ale přece jen – neměl by proces, který je na Zemi přítomen řekněme 3,5 miliardy let a vše živé včetně člověka na něm existenčně závisí, vejít víc ve všeobecnou povědomost? / Střih. Studenti přírodovědecké fakulty přicházejí na praktická cvičení z biologie (fyziologie) rostlin. Bio-

chemie, biofyzika, základy matematiky – to vše, mezi biology většinou velmi nepopulární, se tu prolíná do výzkumu a měření fotosyntézy.

Motivací pro sérii článků v tomto čísle *Živy* byla proto snaha zvýšit povědomí o fotosyntéze i zkusit nabídnout srozumitelně podané povídání, jak se zkoumá. Články sepsali autoři, kteří většinu profesního života zasvětili některému z aspektů studia fotosyntézy ať v ústavech Akademie věd ČR, nebo na univerzitách, mají zkušenosti s obdobným výzkumem v cizině a čas to přizvali ke spolupráci své studenty.

O fotosyntéze, procesu přeměny světelné energie do energie chemických vazeb až po syntézu jednoduchých cukrů v živých organismech, si zatím myslíme, že je jedinečně spojený s naší planetou. Je zde pojata v široké časové i prostorové škále: od miliard let její evoluce po děje rychlejší než miliontiny sekundy při přenosu energie ve světlosběrných anténách, od procesů na subbuněčné úrovni přes ekosystémy až po globální rozměry. V závěru je analyzováno, jaké šance přináší její poznání pro zvyšování výnosu plodin. Výlet do „odlišných světů“ pak představují dva články o začleňování funkčních chloroplastů do živočišných buněk. Vybrané odborné termíny jsou vysvětleny ve slovníku na str. 172 a CXXIV.

Přejeme inspirativní čtení.
Jiří Šantrůček a redakce *Živy*

Roman Sobotka, Josef Komenda

Evoluční historie fotosyntézy

Oblíbenou kratochvílí přírodovědců je snaha uhádnout, jakými cestami se vyvíjel život na naší planetě. Podobně jako při studiu dějin lidských civilizací, čím postupujeme hlouběji do evoluční historie života, tím dobových záznamů ubývá. Přímých důkazů o nejstarších, bakteriálních formách života je k dispozici nicotně málo. Naštěstí se nabízí všudypřítomný historický záznam, uchovaný v genomu každé buňky. Pomocí sofistikovaných nástrojů fylogenetiky můžeme luštit pradávne události v rozmanitosti genů, které prodělaly miliardy let selekčního tlaku. Ačkoli si již nelze nijak ověřit, že naše modely neklamou, některé výsledky mohou být natolik přesvědčivé, že o nich odborná veřejnost fakticky nepochybuje. Jako příklad lze uvést předpokládaný přerod prokaryotních buněk žijících uvnitř hostitelské buňky na mitochondrie a chloroplasty. Evoluční původ fotosyntézy je ale velmi zapeklitá otázka, která nás vrací do raných dob planety Země (viz též str. 166–169) a fylogenetika jasnou odpověď nenabízí. Do tohoto bádání v poslední době výrazně promlouvá strukturní biologie, umožňující porovnat atomární struktury fotosyntetických proteinových komplexů.

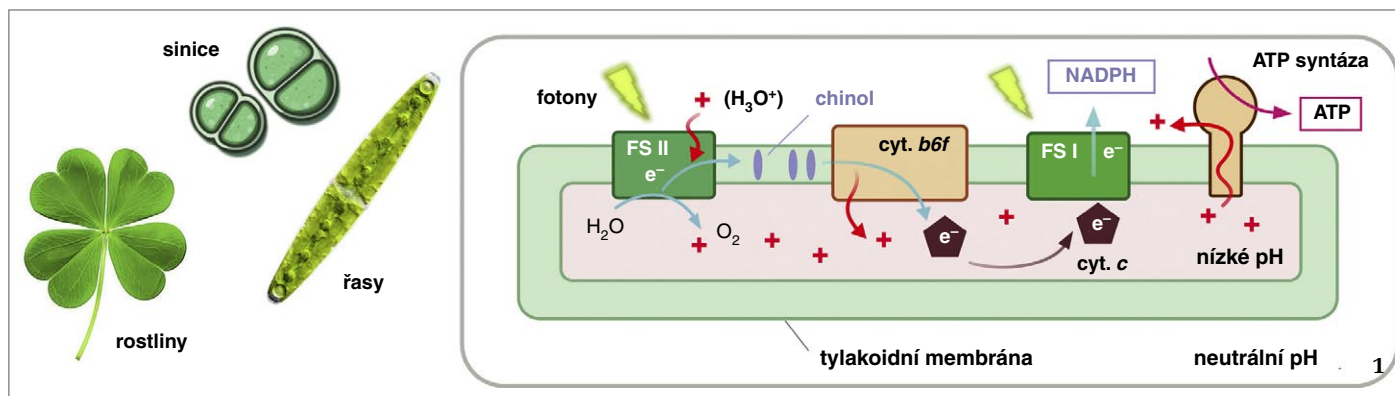
Složité soukolí oxygenní fotosyntézy

Fotosyntéza je soubor biochemických reakcí, které umožňují buňkám zachytávat a využívat energii fotonů pro svůj metabolismus. Ačkoli se mechanismus fotosyntézy jeví velmi složitý, jsou dobré důvody se domnívat, že se schopnost buněk fotosyntetizovat objevila velmi záhy po samotném vzniku života. Učebnicově se fotosyntéza dělí na část probíhající na světle, kdy se energie slunečního záření využívá pro tvorbu několika jednoduchých energeticky bohatých látek, a na část na světle nezávislou, při níž se tyto látky využívají v kaskádě reakcí k syntéze složitějších organických molekul typu cukrů. V tomto článku budeme výraz fotosyntéza zjednodušeně používat pro děje probíhající na světle. Naší planetě již nejméně dvě miliardy let dominuje forma fotosyntézy, která se nazývá oxygenní a kterou původně provozovaly pouze sinice (cyanobakterie). Teprve později se

k nim přidaly řasy a vyšší rostliny, poté co se jim podařil zmíněný přerod endosymbiotické bakteriální buňky na chloroplasty. Tyto organismy obsahují složitý fotosyntetický aparát, který dokáže využívat světelnou energii ke štěpení molekul vody, přičemž se uvolňuje kyslík jako odpadní produkt. Oxygenní čili kyslík vyvíjející fotosyntéza dominuje také učebním textům, je to ta „fotosyntéza“, co se učí ve škole. Ve světě bakterií lze však nalézt různé jiné (anoxygenní) formy fotosyntézy, při kterých se voda neštěpí a které si vystačí s jednodušším molekulárním aparátem. Na základě přímocharé úvahy, že složitě vzniká z jednoduššího základu a planeta bez kyslíku zde byla dříve než ta s kyslíkem, byla existující anoxygenní fotosyntéza po desetiletí považována za evolučně starší. Moderní metody strukturní biologie ale zažitou představu evoluce fotosyntézy otáčejí naruby.

Na úvod je nutné vysvětlit, jak oxygenní a anoxygenní formy fotosyntézy vlastně fungují. Bohužel málokterá oblast biologie působí na veřejnost tak komplikovaným dojmem jako buněčná bioenergetika a fotosyntéza obzvláště. Proto se v dalším textu pokusíme vyvarovat záplavy odborných termínů a mnohé zjednodušíme na naprosté minimum. Platí jedno univerzální pravidlo – aby byla buňka schopna pohánět buněčný metabolismus pouze pomocí fotosyntézy, musí umět přetavit energii fotonů na produkci dvou „energeticky bohatých“ molekul. První je adenosintrifosfát (ATP), který slouží jako univerzální buněčné palivo využívané pro pohon různých typů reakcí katalyzovaných enzymy včetně výroby proteinů a nukleových kyselin. Druhou klíčovou molekulou vznikající na světle je nikotinamidadenindinukleotidfosfát (NADPH), jenž představuje zase univerzální redukční činidlo buňky, poskytující elektrony pro přeměnu jednoduchých anorganických látek, jako je oxid uhličitý (CO_2), na složité (redukované), a tedy i energeticky bohaté organické molekuly. ATP je vyráběn membránovým bílkovinným katalyzátorem (enzymem) nazývaným ATP syntáza, kterou pohání rozdíl v kyselosti (pH) na vnější a vnitřní straně fotosyntetické membrány. Zjednodušeně mluvíme o „protonovém gradientu“, ačkoli nejde o gradient, ale o prostý rozdíl v koncentraci, a to nikoli protonů, ale hydroxoniových iontů H_3O^+ . Pokud buňka dokáže přeměnit energii světla na energii uloženou v tomto protonovém gradientu, má z poloviny vyhráno. Vyrobit NADPH může být složitější, protože to vyžaduje vytvořit C-H vazbu a k tomu je třeba energeticky bohatý elektron, který se musí v procesu fotosyntetických reakcí doslova vytrhnout z jiných molekul.

Organismy schopné vytěžit energii fotonů natolik, aby produkovaly dostatek ATP a NADPH pro svůj metabolismus, a tedy i růst a rozmnožování, se nazývají fotoautotrofní, ovšem ne každá fotosyntetická buňka je nutně fotoautotrofní. Určité formy fotosyntézy jsou tak jednoduché, že svým provozem buňce pouze vypomáhají např. s produkcí ATP, ale buňka se musí poohlédnout i po jiné „potravě“. Oxygenní fototrofové to však zvládají brilantně. Základem jejich metabolismu jsou dva další složité enzymy zvané fotosystémy I (FS I) a II (FS II),



1 Oxygenní fotosyntéza vyžaduje spolupráci dvojice enzymů poháněných světlem (fotosystémů FS I a FS II), které jsou spolu s dalšími enzymy – cytochromem (cyt.) *b6f* a adenosintrifosfát (ATP) syntázou – ukotvené ve specializované vnitřní tylakoidní membráně. U řas a vyšších rostlin je tato membrána součástí chloroplastů. FS II dokáže získat z molekul vody elektrony, které jsou poté přeneseny, spolu s protonem z cytoplazmy, na chinol. Tato molekula je následně oxidována (je odebrán elektron) cytochromem *b6f* a proton uvolněn do prostoru uvnitř tylakoidní membrány. Výsledný protonový gradient pohání enzym ATP syntázu. Cytochrom *b6f* přenesení elektronu na cytochrom *c* a tento elektron je nakonec využit enzymem FS I na syntézu nikotinamidadenindinukleotidfosfátu (NADPH).

ukotvené podobně jako ATP syntáza v lipidové membráně a složené z mnoha proteinových podjednotek. Některé tyto podjednotky na sebe vážou molekuly chlorofylu potřebné k absorpci světla. Zachycená energie fotonů je přivedena do nitra komplexů, kde je využita k vlastní oxidačně-redukční enzymatické reakci. Prvním článkem celého fotosyntetického elektron-transportního řetězce je FS II, který přenáší elektrony z vody na chinon. V případě tohoto komplexu dochází díky zachycené energii nejprve k uvolnění elektronu z dvojice zvláště uspořádaných molekul chlorofylu. Vzniklý kationt chlorofylu je neutralizován elektrony uvolněnými z molekul vody. Bez elektronů, které drží atomy v molekule vody pohromadě, se voda následně rozpadne na molekulární kyslík a protony, které přispívají k protonovému gradientu (obr. 1). Schopnost FS II odebrat elektrony z vody, která je v každé buňce prakticky v nekonečném množství, byla zásadní inovací života na naší planetě. Bez tohoto vynálezu by život pravděpodobně zůstal uvězněn v oceánech, kde by nepřekročil práh bakteriálního světa, a postupně by vyčerpal jiné zdroje elektronů.

Právě elektrony uvolněné z vody buňka nakonec použije na produkci NADPH. V prvním kroku jsou však získané elektrony přeneseny v FS II z chlorofylového páru na molekulu chinonu, na které se dvě C=O skupiny přemění na C-OH. K tomu není třeba jen elektron, ale také proton, který se jednoduše odebere iontům H_3O^+ přítomným v cytoplazmě (obr. 1). Po této reakci se chinon změní na chinol. Ten opouští FS II a energie, uložená v C-OH vazbě, se využije jiným enzymem (cytochromem *b6f*) na

další tvorbu protonového gradientu. Celý mechanismus lze zjednodušit na tvrzení, že protony navázané na chinon komplexem FS II na jedné straně membrány se uvolní cytochromem *b6f* na opačné straně membrány. Cytochrom *b6f* patří mezi protonové pumpy a nejde o nic speciálního pro fotosyntetické organismy. Podobné molekulární zařízení je přítomno prakticky v každé buňce, a jakmile má k dispozici chinol (jeho různé varianty), vytváří protonový gradient. Následujícím krokem je poté syntéza ATP.

Elektrony odebrané z chinolu předá cytochrom *b6f* na atom železa nebo mědi navázaný na malý protein (cytochrom *c* v případě železa a plastocyanin v případě mědi) a kov se, chemicky řečeno, redukuje. Zdroj elektronů pro tvorbu NADPH by tedy byl k mání, ale na vytvoření C-H vazby v NADPH je nutná značná energie. Proto přichází na scénu enzymatický komplex FS I, který má schopnost tuto reakci s využitím energie fotonů katalyzovat. FS I používá k přenosu elektronu z cytochromu *c* až na NADP^+ opět soustavu speciálních molekul chlorofylu a dalších přenašečů, jako jsou pevně vázaný chinol a uskupení železnatých a sirmých iontů (FeS klastery).

Nakonec zmíníme důvod, proč jsou u oxygenních organismů pro syntézu ATP a NADPH potřebné v sérii dva fotosystémy s částečně odlišnou strukturou. Unikátní vlastnosti FS II a jeho schopnost štěpit vodu jsou vykoupeny tím, že z termodynamických důvodů, které zde nebudeme analyzovat, získané elektrony nemají dostatečnou energii pro účinnou redukci NADP^+ . Zajímavostí je, že jak i vyplývá z předchozího popisu, označení FS I nemá nic společného s pořadím ve fotosyntetickém řetězci, ale vzniklo historicky, protože FS I byl objeven jako první. Výsledkem souhry obou fotosystémů je dostatek ATP a NADPH, a to v poměru vhodném pro syntézu organických molekul z CO_2 .

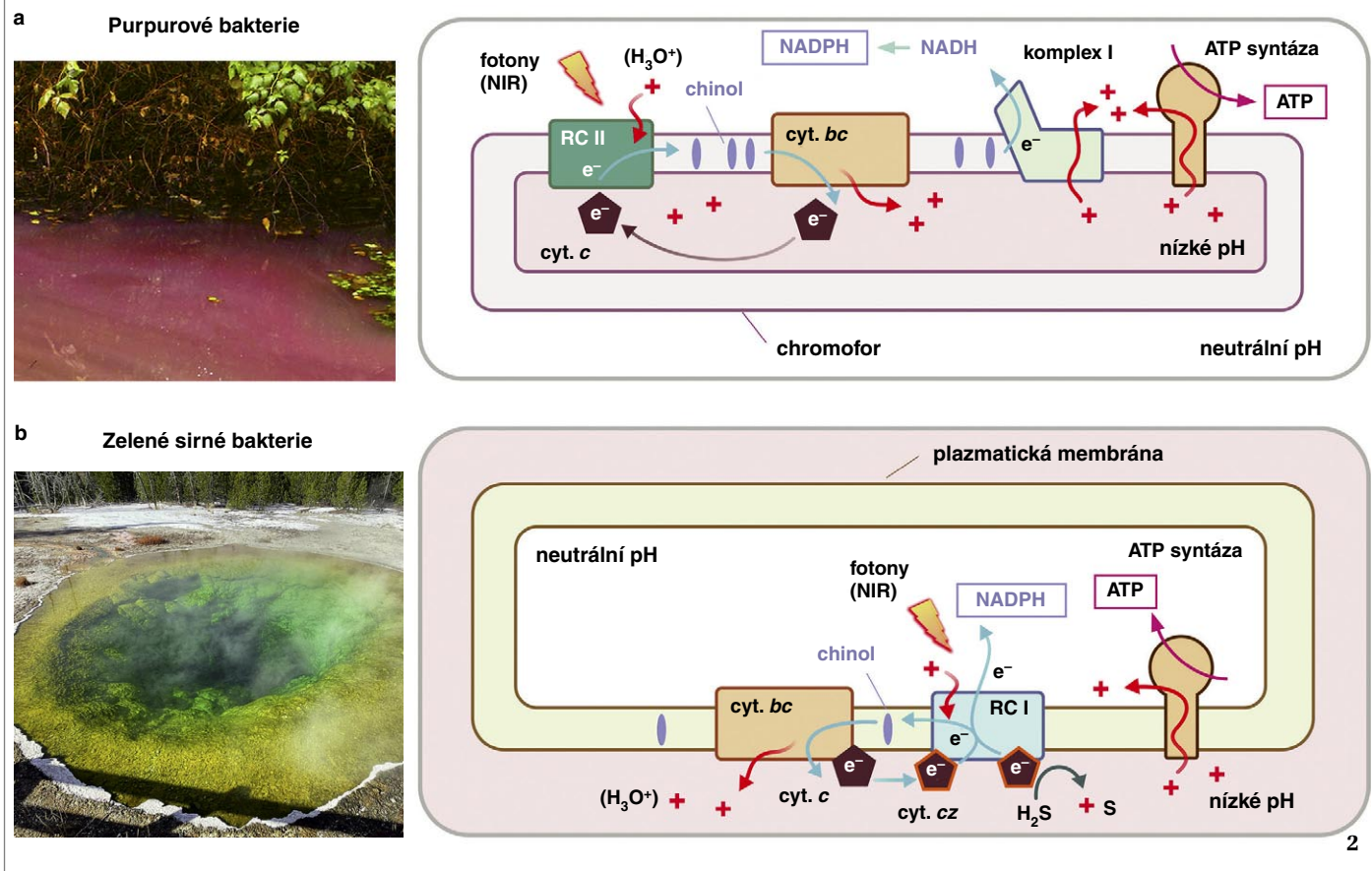
K čemu dva fotosystémy, když jeden stačí?

Anoxygenní fotosyntéza bakterií si vystačí s jednodušším molekulárním aparátem. Tito fototrofové nikdy neobsahují dva fotosystémy, ale pouze jeden, který se podobá buď FS I (jen se jmenuje reakční centrum I – RC I), nebo FS II (RC II). Je tedy zajímavé, že v obou případech dokážou produkovat jak ATP, tak NADPH. Pokud začneme od RC II, místo chlorofylu v něm najdeme podobný pigment, bakteriochlorofyl (obr. 2a). Ten neabsorbuje červené světlo jako chlorofyl, ale pohlcuje infračervené fotony, které

naše oko už jako světlo nevnímá. Důsledek je dramatický, protože infračervené fotony mají méně energie, která nestačí na rozbití molekul vody. Nevytváří se tedy kyslík, proto mluvíme o anoxygenní fotosyntéze. Výkon RC II nicméně stačí na odebrání elektronů z atomů železa, podobně jako v případě FS I u oxygenních fototrofů. Produktem RC II je opět chinol a následná protonová pumpa (cytochrom *bc*) vytváří protonový gradient. Analogicky k oxygenní fotosyntéze se aktivitou cytochromu *bc* elektrony přesunou zpět na atomy železa, tedy na cytochrom *c*. Ten je opět substrátem RC II, takže výsledkem je světlem poháněný cyklus, který zajišťuje produkci ATP.

Jak však tyto bakterie získávají NADPH? To není zatím plně objasněno, ale jeví se pravděpodobně, že důležitou roli sehrává enzymatický komplex dýchacího řetězce (komplex I). Je přítomen téměř ve všech buňkách, ale jeho obvyklý úkol je opačný – přenáší elektrony z NADH zpět na chinon a ze získané energie vytváří protonový gradient pro syntézu ATP. Fotosyntetické bakterie používající RC II tedy musely přijít s nějakým molekulárním trikem, jak běh tohoto komplexu obrátit a produkovat NADH. Taková reakce však stojí energii, která se zřejmě čerpá opět z protonového gradientu, a tak zbývá méně na produkci ATP. Chybějící fosfát (P) není překlep, komplex I pracuje s NADH, které ale lze poté v buňce jednoduše předělat na NADPH (obr. 2a). A co je vlastně zdrojem elektronů pro růst buněk, pokud to není voda? Látky, které se dají mnohem jednodušeji rozložit (oxidovat) než voda, např. sirovodík (H_2S), thiosulfát ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$) nebo rozpustěný vodík (H_2). K tomu není ale nutná fotosyntéza, buňky zvládají z uvedených sloučenin produkovat chinol pomocí běžných enzymů. Míst v přírodě, kde je takových látek dostatek, však není mnoho. Musí jít o prostředí s nízkou hladinou kyslíku, např. dobře oddělené (stratifikované) hlubinné vrstvy jezer, kam už převážně dopadá pouze dlouhovělná složka slunečního záření.

Fotosyntéza založená na RC I vyžaduje opět látky, které nabízejí snadný zdroj elektronů (snadno se oxidují), jako je H_2S nebo pevná síra (S). Také tento typ organismů zůstává v přírodě poněkud „odstrčen“, typicky v níkách bez kyslíku a zapáchajících sírou. Elektrony z H_2S apod. odebrává přímo RC I přes ukotvený cytochrom *cz*, a pomocí světelné energie pak RC I z odebraných elektronů syntetizuje NADPH (obr. 2b). Podobně jako RC II, také RC I obsahuje převážně bakteriochlorofyl pohlcující infračervené záření. Pro samotný přenos elektronů



v RC I se ale využívá i několik molekul chlorofylu, což bude důležité pro naše úvahy o evoluci fotosyntézy v další kapitole. Je pozoruhodné, že systém RC I dokáže přenést elektrony také přímo na molekuly chinonu rozpuštěné v membráně. Jeden fotosyntetický komplex tedy zajišťuje produkci ATP a NADPH. To je rozdíl oproti FS I, který přenáší elektrony pouze na NADPH.

Praotec všech fotosyntetických center

Přestože o existenci fotosyntetických bakterií jiných než sinic nemají valné povědomí ani studenti přírodovědných oborů, pro poznání molekulárních mechanismů fotosyntézy je význam těchto fototrofů téměř revoluční. Již v r. 1984 se podařilo vyřešit atomární strukturu RC II, za což získali němečtí vědci Johann Deisenhofer, Robert Huber a Hartmut Michel téměř obraťem (1988) Nobelovu cenu. Poprvé bylo možné nahlédnout do uspořádání pigmentů a dalších kofaktorů uvnitř RC II a vysvětlit mechanismus světlem poháněného přenosu elektronů z cytochromu *c* na chinon (obr. 3). Jakmile doputuje energie fotonu na dvojici bakteriochlorofylů nalepených blízko k sobě (centrální pár), prakticky vystřelí jeden elektron z těchto pigmentů na cestu k navázanému chinonu. K cíli putuje elektron přes několik přechodných přenašečů, což jsou další bakteriochlorofyly, jeden pevně, i když nekovalentně vázaný chinon, a také atom železa. Centrální pár, ochuzený o elektron, se chová jako silný magnet, který poté odebere jiný elektron z atomu železa (cytochromu *c*).

Atomární struktury FS I a FS II se podařilo vyřešit až v novém tisíciletí, jako poslední následovala struktura RC I publikovaná před dvěma lety (Xie a kol. 2023). Již při letmém pohledu na vnitřní část kom-

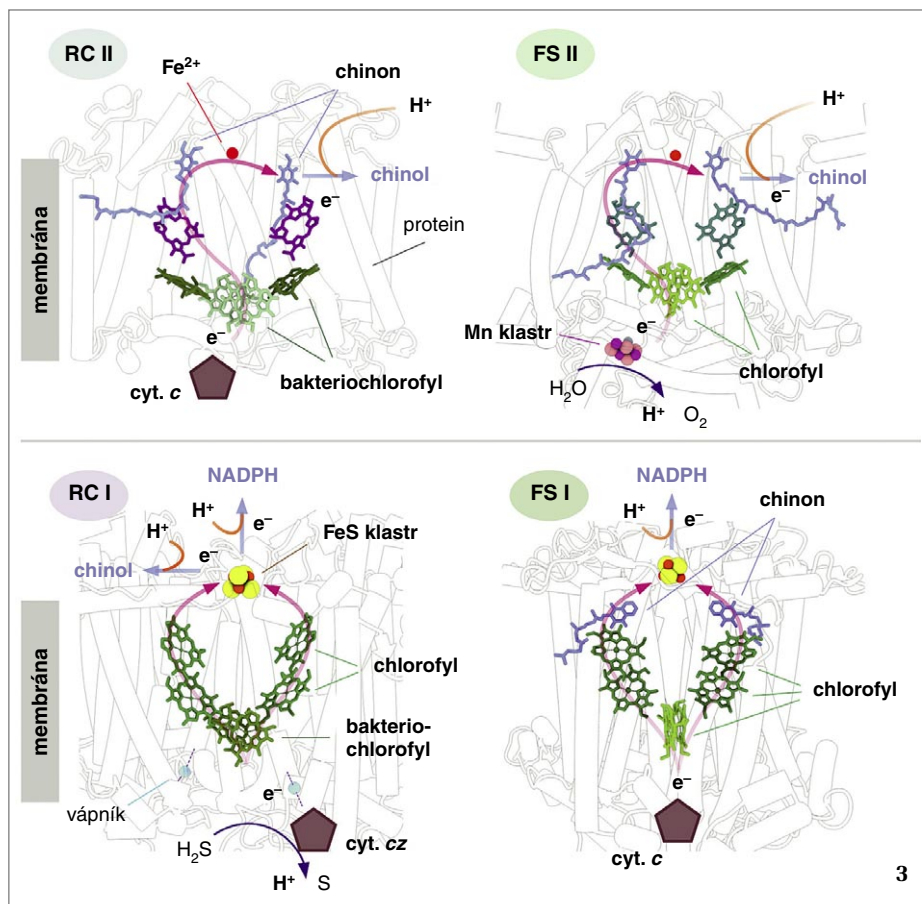
plexů, zajišťující enzymatickou reakci, je evidentní velmi podobné uspořádání navázaných kofaktorů (obr. 3), které okamžitě evokuje společný původ všech typů fotosyntetických reakčních center. Je téměř jisté, že velmi dávno existoval prapůvodní fotosyntetický komplex (prakomplex), společný předek všech současných komplexů. Mezi vědci panuje shoda, že se v prvním kroku z prakomplexu vyvinuly dva odlišné typy systémů. Typ I využívá FeS klastr jako finální přenašeč elektronů, typ II využívá chinol. Jak už ale bylo řečeno, dlouhá léta se předpokládalo, že jednodušší systém jednoho fotosyntetického centra v bakteriích je samozřejmým předchůdcem složitějšího systému dvou fotosystémů v sinicích, řasách a vyšších rostlinách. Jeví se logické, že bakteriální RC I a RC II jsou mezistupněm vývoje k oxygenní fotosyntéze. Obzvláště nedávné objasnění detailní struktury RC I však přivedlo badatele k otázce, jestli tomu tak skutečně je. Existuje totiž možnost, že oba fotosystémy sinic jsou přímo odvozené od prakomplexu a pouze ve specifických, na Zemi relativně omezených nikách se cosi podobného FS I a FS II zjednodušilo do podoby RC I a RC II s bakteriochlorofylem jako hlavním pigmentem. Je třeba zmínit, že produkovat chlorofyl je pro buňky jednodušší než biosyntéza bakteriochlorofylu, která vyžaduje několik dalších enzymů. Tento fakt také příliš nenahrává představě, že bakteriochlorofyl je evolučně starší než chlorofyl.

Důležitým faktorem při přemítání o evoluci fotosyntézy je proteinové uspořádání jednotlivých reakčních center. Ačkoli všechny zmiňované komplexy představují složitou skládačku proteinů, centrální pár (bakterio)chlorofylů a veškeré další elektronové přenašeče jsou poutány pouze dvěma proteinovými podjednotkami (obr. 4).

2 Purpurové bakterie (a) obsahují vnitřní membrány zvané chromofory, kde se nachází fotosyntetický aparát. Reakční centrum typu II (RC II) je enzym poháněný fotony infračervené části spektra (Near-Infrared, NIR). Jeho funkcí je získat elektrony z cytochromu *c* a přenést je na chinol podobně jako FS II komplex. Cytochrom *bc* funguje identicky jako cytochrom *b₆f*. NADH, a v dalším kroku NADPH – redukována forma NADH s navázanou fosfátovou skupinou, je produkován respiračním komplexem I, který odebrá elektrony z chinolu za spotřeby protonového gradientu. Zelené sírné bakterie (b, foto Vulture-song, Wikimedia Commons) obsahují reakční centrum typu I (RC I), které oxiduje sirovodík (H₂S) pomocí ukotveného cytochromu *c₂*, ale oxidován může být také cytochrom *c*. Získané elektrony je tento komplex schopen přenést jak na NADPH, tak na chinol. Následná aktivita cytochromu *bc* zajišťuje protonový gradient pro tvorbu ATP.

3 Porovnání uspořádání vnitřních kofaktorů – pigmentů, atomu železa, uskupení železnatých a sírných iontů (FeS klastrů) a manganových (Mn) klastrů – u jednotlivých typů reakčních center. Přenos elektronů uvnitř každého centra naznačuje červená šipka. V případě RC II a FS II je chinol uvolněn do membrány a následně navázána další molekula chinonu. Chinony v FS I jsou vázány pevně a slouží pouze pro přenos elektronů na FeS klastr.

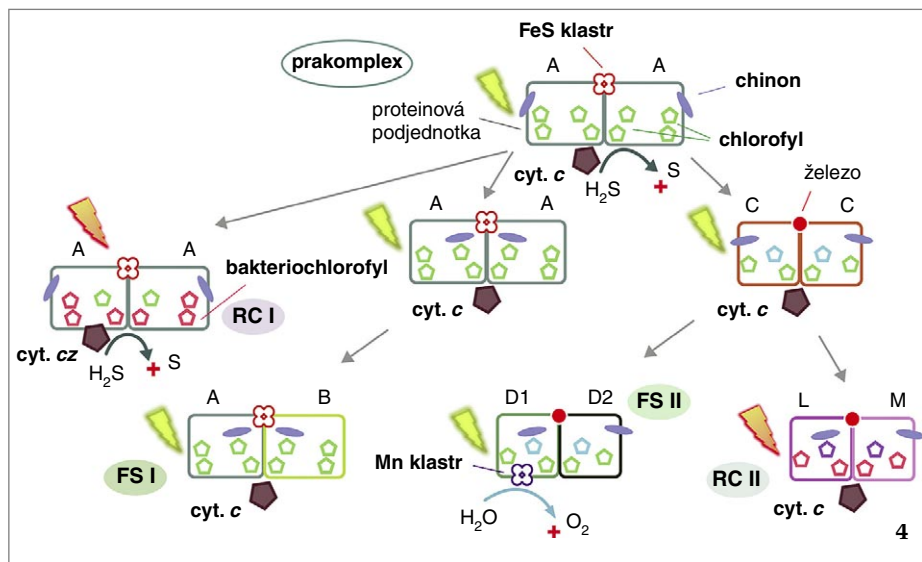
4 Model evoluce jednotlivých typů reakčních center z původního prakomplexu. Východí komplex se skládal ze dvou identických proteinových podjednotek „A“, obsahoval chlorofyl, FeS klastr



a interagoval pouze slabě s molekulami chinonu. Prákomplex byl nicméně poměrně univerzální, schopný oxidovat jak cytochrom *c*, tak další zdroje elektronů jako H_2S . Hypotetický homodimerní předchůdce FS II a RC II komplexů byl již specializovaný na přenos elektronů z cytochromu *c* na chinon, zatímco homodimerní předchůdce FS I zodpovídal za produkci NADPH. Orig. a snímky R. Sobotka, pokud není uvedeno jinak

Tyto proteiny mohou být zcela totožné, dokonce mohou být produktem jediného genu, pak jde o homodimer. To je případ RC I. Nebo vidíme dva odlišné proteiny, třebaže velmi podobné jak pořádkem aminokyselin, tak trojrozměrnou strukturou, které tvoří heterodimer. Tak je tomu u FS I a obou komplexů typu II. Jak však z těchto podob-

ností vyvodit, které komplexy jsou vývojově starší a které mladší? K tomu slouží především neustále se dynamicky rozvíjející strukturní a bioinformatické metody. Analýze struktur všech typů fotosyntetických center doplněné analýzou genů kódujících jejich proteinové podjednotky se intenzivně věnuje především Tanai Cardona z londýnské Imperial College. Ukázal na zjevnou mnohem větší vzájemnou podobnost mezi podjednotkami FS II označovanými D1 a D2 než mezi podjednotkami L a M bakteriálního RC II. Navíc, FS II se daleko více podobá centrálním částem FS I a RC I, než je tomu v případě RC II. Vzájemné větší rozdíly mezi L a M a jejich větší odlišnost od FS I a RC I tedy mluví ve prospěch jejich mladšího původu. FS II s chlorofylem tu byl pravděpodobně dříve než RC II. Podobně se vyvíjely i teorie ohledně původu FS I.



Protože prákomplex téměř jistě sestával ze dvou stejných kopií centrálního proteinu, homodimerní komplex RC I se jeví jako původní. Detailní porovnání sekvencí a hlavně trojrozměrné struktury FS I a RC I však ukazuje, že se vývojové větve FS I a RC I vyvinuly nezávisle. Nic nepotvrzuje předpoklad, že RC I je evolučně starší než FS I.

Jak by tedy mohla v jednotlivých krocích probíhat evoluce fotosyntézy? Podle molekulárních hodin, které se počítají z mutačních změn jednotlivých proteinů, sahá zrod prvotního prákomplexu do období před 3,5 miliardami let, kdy byl život ne více než v kojeneckém věku. Lze spekulovat, že prákomplex se skládal pouze ze dvou shodných podjednotek – byl homodimerní, obsahoval chlorofyl a vykazoval schopnost oxidovat látky jako H_2S (obr. 4). Podobně jako u bakterií s RC I se elektrony přenášely na FeS klastř a dále na NADP^+ , ale mohly přeskóčit i na slabě navázaný chinon. V určitém momentě se vyvinula alternativní forma tohoto komplexu, kdy došlo ke ztrátě FeS klastř (zůstal po něm navázaný atom železa), ale o to lépe komplex vázal chinon. První verze FS II tedy mohly představovat spíše specializaci na tvorbu chinolu a následně protonového gradientu. Podle popsaného scénáře už mohly obě prehistorické verze FS I a FS II dobře koexistovat v jedné buňce. Dramatický zlom nastal v okamžiku, kdy sled mutací v sekvenci pre-FS II komplexu způsobil navázání iontu manganu (Mn) do místa, kde je v moderním RC I navázán vápník (viz obr. 3). Mangan pomáhá katalyzovat rozklad vody v FS II a s touto nově nabytou schopností už předchůdci sinic nemohlo nic zabránit zaplavit planetu a fakticky otrávit atmosféru kyslíkem.

Dá se předpokládat, že někdy v tomto období se některé organismy začaly specializovat na přežití v prostředí, které obsahovalo pouze infračervené záření, tedy v prostředí bez „jedovatých“ sinic. Vývoj pak vedl nezávisle k RC I a RC II komplexům s bakteriochlorofylem. Přeměna původně homodimerní formy FS II na moderní heterodimerní je možnou odpovědí na negativní důsledky rozkladu vody. Vznikající reaktivní formy kyslíku totiž nevyhnutelně po nějaké době celý komplex inhibují. A v homodimerní formě budou takové Mn klastry dva. Pouze jeden klastř v FS II je zárukou lepší stability a inhibovaný komplex lze i snáze opravit, což se sinice v průběhu evoluce naučily mistrně ovládat. Heterodimerní struktura má ale řadu dalších výhod, především umožňuje sofistikovanější architekturu komplexu, která nemusí být nutně symetrická. To je případ FS I a RC II.

Závěrem tedy můžeme konstatovat, že neustále se rozvíjející metody molekulární a strukturní biologie nám umožnily nejen detailně poznat strukturu a funkci existujících fotosyntetických membránových komplexů, ale i s rozumnou pravděpodobností popsat cestu, jakou se vyvinuly z jejich dávných předchůdců.

Příprava této publikace byla podpořena projektem ERC Photoredesign (854126) a Ministerstvem školství, mládeže a tělovýchovy České republiky, projekt Photomachines (CZ.02.01.01/00/22_008/0004624).

Použitá literatura uvedena na webu Živý.