

Jak vylepšit fotosyntézu

Fotosyntéza je sled desítek reakcí, které převádějí světelnou energii fotonů ze slunce na biologicky využitelné zredukované uhlikaté sloučeniny. Ty jsou hlavním zdrojem energie pro téměř veškerý život na naší planetě. Rostlinná i živočišná výživa lidstva zcela závisí na fotosyntéze. Její účinnost je jedním z hlavních faktorů, které přímo ovlivňují a určují výnosy zemědělských plodin. Přitom doposud stála stranou snah šlechtitelů o zvýšení výnosů. Jaká je vlastně účinnost přeměny světelné energie ve fotosyntéze? Které reakce účinnost fotosyntézy omezují? Dokážeme účinnost zvýšit? Projeví se to na růstu rostlin a zvýšení výnosu? Má vůbec smysl se v reálných agronomických podmínkách, za probíhající globální změny klimatu zvyšováním účinnosti fotosyntézy zabývat? To jsou některé otázky současného výzkumu.

Účinnost fotosyntézy je překvapivě nízká. Pokud si ji definujeme jako poměr mezi energetickým obsahem produktu fotosyntézy (který zjistíme např. spálením usušené rostlinné biomasy nebo sklizených plodin) a množstvím světelné energie, jež na rostlinu během celé vegetační sezony dopadlo, tak je účinnost jen 0,1 až 1 %. Existují výjimky, jako např. plantáže rychlerostoucích travin (ozdobnice, prosa), které dosahují ročních výnosů nad 30 tun sušiny na hektar. Absolutními šampiony mezi foto-

syntetickými organismy jsou suspenze jednobuněčné zelené řasy *Chlorella*, které jsme pěstovali v Třeboni ve speciálních venkovních velkoobjemových kultivačních zařízeních. Díky optimálním růstovým podmínkám jsme dosáhli v letní sezóně fotosyntetické účinnosti okolo 3 % (což odpovídá více než 70 tunám biomasy na hektar). Rostlinní fyziologové přitom vědí, že teoretický strop pro C_3 rostliny dosahuje 4,6 % a pro C_4 rostliny 6 % (o C_3 a C_4 rostlinách např. v Živě 2021, 3: 117–120).

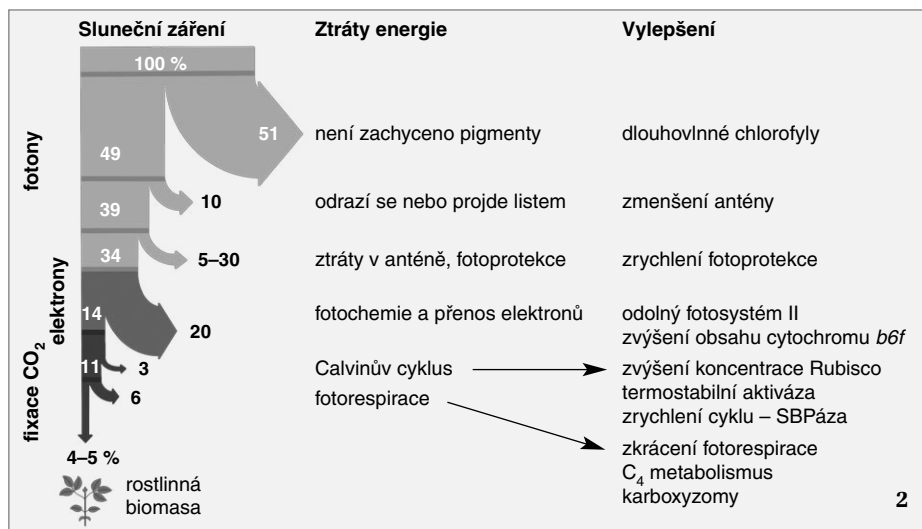
Je zajímavé, že i tyto maximální hodnoty se v literatuře udávají různé – lze nalézt i údaje 8–10 %. Pro srovnání: dnes běžně využívané fotovoltaické solární panely převádějí světlo na elektrickou energii s účinností násobně vyšší, okolo 20 %. Mezi solárními panely a pěstováním rostlin je ale velký rozdíl – fotovoltaika vyrábí proud elektronů, které mohou vykonat okamžitou práci, ale mnohem hůře je dokážeme dlouhodobě uskladnit a jako potravu jsou naprosto nepoužitelné.

Proč je v účinnosti fotosyntézy a fotovoltaiky tak velký rozdíl? Část viny nese fyzika: více než polovina spektra slunečního záření leží mimo oblast 400–700 nm, kterou pigmenty vyšších rostlin, řas a sinic dokážou zachytit a využít. Zhruba pětina fotonů se odrazí nebo projde listem. Ztráty energie pokračují i po absorpci fotonu fotosyntetickými pigmenty. Energie krátkovlnných fotonů musí být „přeškálována“ na nižší energii okolo 700 nm, aby mohlo dojít k rozdělení náboje v reakčních centrech. Při tom se značná část energie ztrácí jako teplo. Významná část volné energie se dále ztrácí při přenosech elektronů v redoxních reakcích mezi přenašeči v tylakoidní membráně. Produktem membránové fotosyntézy jsou reduktant NADPH (nikotinamidadenindinukleotidfosfát) a nosič volné energie ATP (adenosintrifosfát). Ty jsou využity v redukční a regenerační fázi Calvinova cyklu (resp. Calvinova–Bensonova–Basshamova, blíže na str. 152–156 tohoto čísla Živy), kdy z CO_2 a pětiuhlíkatého cukru (ribulóza-1,5-bisfosfát, RuBP) vzniknou nejprve dva tříuhlíkaté cukry a posléze glukóza. I když má tato závěrečná reakce fotosyntézy vysokou energetickou účinnost, přes 80 %, díky oxygenázové aktivitě enzymu Rubisco se u C_3 rostlin velká část asimilovaného uhlíku vrací zpět do atmosféry. Účinnost fotosyntézy také snižují fotoprotektivní mechanismy, které chrání fotosyntetické enzymy v tylakoidních membránách před poškozením nadměrným zářením tím, že pohlcenou energii přeměňují na teplo (viz str. 166–172).

Výzkum fotosyntézy proto hledá způsoby, jak fotosyntetický řetězec posílit. Tentokrát nejde o klasické šlechtění – do hry vstupuje syntetická biologie, přesná editace genomu a počítačové modely. Za poslední roky byly určeny tři hlavní strategie zlepšení fotosyntézy, které odpovídají hlavním sekvencím procesu (foton → elektron → fixace CO_2). Dále přinášíme přehled nejslibnějších strategií, jejich polních výsledků a diskuzi, zda vůbec dává smysl vylepšovat fotosyntézu ve světě, kde rostliny stresuje sucho, horko, patogeny a nedostatek živin.

1 Polní pokus s mutantní odrůdou ječmene se sníženým obsahem chlorofylu o 50 %. Fenotypy mutantů *hus1* (happy under sun) se zmenšenou anténou a kontrolních rostlin pěstovaných v polních podmínkách v Azienda Agraria Sperimentale (Parma, Itálie). Nahoře mutant *hus1* (vlevo) a kontrolní odrůda 'Sebastian' (vpravo) ve fázi rašení. Dole rostliny *hus1* ve fenofázi metání klasu. Foto L. Genesio (National Research Council, Itálie), z publikace R. Croce a kol. (2024), v souladu s podmínkami použití





2 Minimální ztráty energie v každém kroku fotosyntetického procesu C_3 rostlin, od zachycení slunečního záření po tvorbu biomasy. Předpokládá se teplota listů 30°C a současná koncentrace CO_2 . Blíže v textu. Upraveno podle: www.pioneer.com/us/, kreslila R. Bošková.

Modifikace úrovně světelné absorpce a transportu elektronů

● Zmenšení antény

Rostliny na polích si navzájem stíní a do spodních pater listů proniká jen zlomek fotonů, které dopadají na horní listy. Zatímco fotosyntéza horních listů rostliny je po značnou část dne v saturaci a ztrácí až 75 % pohlcené energie, nižší listy jsou naopak limitovány nedostatkem světla. Možným řešením je zmenšení velikosti světlosběrných antén okolo reakčních center. Takové listy jsou viditelně bledší, mají nižší koncentraci chlorofylu na list. Pokusné hybridy se zmenšenou anténou méně stíní a lépe prosvětlí porost. U tabáku virginského (*Nicotiana tabacum*) narostla biomasa rostlin o 25 %, ale rostliny byly citlivější na náhlé změny intenzity světla. Modely naznačují, že v obilovinách by mohlo dojít k navýšení biomasy až o 35 % při plné saturaci CO_2 a navíc by se mohl ušpóřit i dusík, který dnes rostliny zbytečně vynakládají na syntézu velkého množství chlorofylu.

● Anténní tuning

Listy dnes využívají jen fotony vlnových délek ve viditelné oblasti 400–700 nm. Přitom sluneční spektrum nad 700 nm obsahuje téměř polovinu celkové energie slunečních fotonů, které dopadají na povrch Země. Do spodních pater hustého porostu proniká takřka výhradně právě tato spektrální složka. Některé sinice syntetizují chlorofyly *d* a *f*, které světlo do 750 nm efektivně využívají. Pouhá záměna vedlejší formy skupiny tetrapyrolu způsobí posun absorpčního maxima k delším vlnovým délkám. Gen pro syntézu *Chl f* již byl úspěšně přenesen do sinic, které jej přirozeně neobsahovaly. Klíčovým krokem bude vyvinout regulaci „inteligentního porostu“ na principu fytochromu, aby se dosáhlo vertikálního gradientu pigmentů a dlouhovlnné „infrachervené“ pigmenty se syntetizovaly jen v zastíněných listech.

● Rychlá relaxace fotoprotekce

Když vyjdeme z temné místnosti do ostrého slunce, tak se nám zornice přizpůsobí

během několika vteřin, zato listům to trvá minuty, než se velkému množství světla plně přizpůsobí. Po tu dobu je rostlina vystavena stresu z nadměrného světla. Stejně pomalý je i opačný proces, relaxace po zastínění listu. V praxi tak rostlina při proměnném osvětlení zbytečně převádí část energie fotonů na teplo v situacích, kdy ji množství světla limituje. Přenašečem světelného signálu v chloroplastech je protein PsbS a enzymy, které modifikují karotenoidové pigmenty xantofylového cyklu. Přidáním jediné kopie PsbS a dvou enzymů xantofylového cyklu (proteinů violaxantin deepoxidáza, VDE, a zeaxantin deepoxidáza, ZEP) se podařilo zkrátit aktivaci i relaxaci fotoprotektivních mechanismů z minut na vteřiny. Upravený tabák v polních podmínkách za sezonu vyrostl o 15 % navíc a sója luštěnatá (*Glycine max*) zvýšila o 14–20 % počet semen – bez úprav hnojení či termínu setí. U lilku bramboru (*Solanum tuberosum*) ani huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*) zatím efekt nenastal, což naznačuje, že každá rostlina potřebuje specifické doladění poměru tří fotoprotektivních proteinů.

● Zvýšení rychlosti opravy fotosystému II

Na intenzivním světle dochází k fotoinhibici, k poškození proteinu D1 (PsbA) reakčního centra fotosystému II. Příčinou poškození je lokálně vysoká koncentrace reaktivních forem kyslíku. V poledne se PsbA degraduje během několika minut. PsbA je kódován v DNA chloroplastu a při kombinaci vysokých intenzit světla a vysokých teplot je rychlost syntézy nových proteinů D1 limitující pro membránovou fotosyntézu. Cílem modifikací je zvýšit stabilitu proteinu D1 a zrychlit jeho opravu. Když se v pokusných rostlinách rýže seté (*Oryza sativa*) přesunul gen *psbA* do jádra pod tepelně indukovaný promotor, udržela si transgenická rýže funkční fotosystém II i při teplotách nad 40°C a zvýšil se výnos zrna o 30–40 %.

● Elektronový provoz na dálnici světelné fáze

Fotosystémy tylakoidní membrány připomínají dvě elektrárny propojené vedením elektronů, které prochází přes „trafostanici“ – komplex cytochromu *b6f*. Ten je úzkým hrdlem přenosové soustavy a limituje rychlost membránové fotosyntézy. Jestliže rozšíříme jeho kapacitu, proud elektronů se zvětší a Calvinův cyklus bude mít

teoreticky k dispozici více ATP i NADPH. Konstitutivní nadprodukce podjednotky Rieske FeS zvýšila obsah celého komplexu cytochromu *b6f* a rychlost asimilace CO_2 jak v C_4 trávě bérů zeleném (*Setaria viridis*), tak i u modelové C_3 rostliny huseníčku. Obdobně se u tabáku zvýšily sušina o 40 % a u čiroku obecného (*Sorghum bicolor* Tx430) výnos zrna o 12 %. Navíc bylo pozorováno i rychlejší rozběhnutí fotosyntézy po východu slunce.

Rubisco pod dohledem

● Fotorespirační bypassy – recyklace odpadu přímo v chloroplastu

Rubisco, klíčový enzym pro asimilaci CO_2 je starý přes tři miliardy let. Vznikl v atmosféře, která obsahovala velké množství CO_2 a téměř neobsahovala kyslík. V dnešním ovzduší ale Rubisco ochotně reaguje s O_2 a z ribulózy vytváří toxický glykolát, jehož detoxikace stojí rostliny energii a asimilovaný uhlík. Tento proces se nazývá fotorespirace a snižuje účinnost fotosyntézy o 20–50 %. Vložením několika genů pro oxidaci glykolátu do chloroplastu rostlin tabáku se podařilo tuto ztrátovou smyčku uzavřít. Tabákové rostliny s vloženými geny v polních podmínkách narostly o 40 % více a zároveň jim vzrostl obsah škrobu. Podobnou dráhu testují čínští genetici v rýži – tři sezony za sebou přinesla zvýšení výnosu o 18–20 % bez zvýšení dávky dusíku.

● Termostabilní Rubisco aktiváza a zvýšení koncentrace enzymu

Rubisco se často „zasekává“ a pro reaktivaci potřebuje servisní enzym Rubisco aktivázu (RCA). Ten se však při teplotách nad 35°C rychle denaturuje. Nahrazení tří aminokyselin motivy z teplomilné traviny posunulo rozpadové optimum RCA pšenice seté (*Triticum aestivum*) o 7°C k vyšším teplotám. Skleníková pšenice s touto variantou udržela fotosyntézu i při 40°C a za sezonu vytvořila o 5–10 % biomasy více. Modelové studie navíc naznačují, že prosté navýšení koncentrace Rubisco o 20 % dokáže zvednout čistou asimilaci listu o 14 % – pokud tylakoidy stíhají dodávat ATP a NADPH.

● Zrychlení Calvinova cyklu

Při vyšší koncentraci CO_2 se limitující krok posouvá od enzymu Rubisco k regeneraci RuBP. Kontrolní úlohu tohoto cyklického procesu hraje enzym SBPáza (sedoheptulózo-1,7-bisfosfatáza). Zvýšení exprese tohoto genu zvýšilo fotosyntézu i biomasu tabáku a pšenice o několik desítek procent; tabák pěstovaný za $1,5\times$ zvýšené koncentrace CO_2 zúročil modifikaci větším nárůstem biomasy než v běžném vzduchu. Dobrých výsledků dosáhly i kombinace SBPáza + aldoláza (enzym, který katalyzuje dva klíčové kroky v regeneraci RuBP) nebo import bifunkčního sinicového enzymu SBPáza/FBPáza (FBPáza – fruktózo-1,6-bisfosfatáza).

● Karboxyzymy – bakteriální kapsle na CO_2

Sinice a některé řasy se vyhýbají ztrátám fotorespirací tím, že uzavírají Rubisco do proteinových pouzder – karboxyzymů – naplněných hydrogenuhlíčanem (bikarbonátem). Uvnitř panuje „atmosféra“ se stokrát vyšší koncentrací CO_2 , než je běžné, čímž enzym Rubisco takřka přestane chybovat. Přenést celou minisoustavku ze sinic do chloroplastu vyšší rostliny připomíná transplantaci orgánu – je potřeba asi 15 genů

pro obal i přenašeče hydrogenuhlíčitanu. V r. 2020 se podařilo správně sestavit α -karboxyzy v tabákových rostlinách a o třetínu zvednout *in vitro* aktivitu Rubisco. Dalším krokem bylo přidání pumpy BCT1 (bicarbonate transporter 1), která pumpuje hydrogenuhlíčitan dovnitř karboxyzy. Listové disky asimilovaly při nízkém CO_2 o 40 % rychleji. Modely předpovídají, že plně funkční CO_2 -koncentrační mechanismus (CCM) by mohl odstranit 90 % ztrát způsobených fotorespirací a posunout účinnost C_3 listu nad 5 %.

● Rýže, která dýchá dvoutaktně

C_4 rostliny, jako kukuřice setá (*Zea mays*) nebo čirok, rozdělují fixaci uhlíku do dvou buněčných typů a dosahují vysoké účinnosti fotosyntézy v horku i suchu, kdy u běžných C_3 rostlin prudce klesá. Přetvořit anatomii i enzymatické vybavení C_3 listu rýže je úkolem výzkumného konsorcia 10 institucí s názvem C_4 Rice (<https://c4rice.com>). Loni, ve čtvrté fázi projektu, nesla elitní linie rýže 13 transgenů, od fosfoenolpyruvát-karboxylázy po malátdehydrogenázu. Při 35 °C asimilovala o 17 % více CO_2 a transpiračně ztratila o 40 % méně vody. Plně funkční C_4 cyklus by podle modelu přidal 50 % výnosu a dvojnásobnou vodní i dusíkovou efektivitu této plodiny.

Když se síly sčítají

Kvantitativní modelování a simulace fotosyntézy rostlin umožňují testovat *in silico*, které z výše uvedených strategií se vyplatí spojovat. Pokud by se v jedné rostlině podařilo systémově spojit zrychlení fotoprotektivních procesů s fotorespiračním bypassem a posílením komplexu cytochromu *b6f*, mohlo by se teoreticky v mírném klimatu získat až 30–60 % výnosu navíc, v tropických podmínkách potenciálně až 70 %.

● Rovnováha zdroj – zásobní orgán

Často kladenou otázkou je, zda má smysl zvyšovat fotosyntézu (zdroj), když výnos limituje počet zrn nebo hlíz (tvořící zásobní orgán – sink). Polní data však ukazují, že list a jeho fotosyntéza jsou stále úzkým hrdlem alespoň během plnění zrna uhlí-

katými látkami – fotorespirační bypasy i rychlá relaxace fotoprotektivních mechanismů zvýšily produkci bez změny zásobního orgánu. Modely předpovídají, že saturace sinku nastane až při více než 50 % navýšení asimilace, tedy za hranicí většiny dnešních zásahů.

● Vliv stresových faktorů

Je zřejmé, že rostliny v reálných polních podmínkách jsou vystaveny řadě stresů (vysokým teplotám, nedostatku vody nebo dusíku), které snižují výnosy. Zdálo by se, že zvyšování účinnosti fotosyntézy není za těchto podmínek prioritou. Některé z navržených způsobů zlepšení fotosyntézy ale zároveň zvyšují i odolnost vůči těmto stresům – např. během horka se zvyšuje fotorespirace a zkrácení fotorespirační dráhy a teplotně odolnější aktiváza Rubisco cílí přímo na tento problém. Obdobně, během sucha se zavírají průduchy listů a mechanismy koncentrace CO_2 uvnitř chloroplastů umožňují fixovat CO_2 při nižší vodní ztrátě. Nedostatek dusíku snižuje obsah enzymu Rubisco – pokud by rostliny snížily ztráty fotorespirací, nebylo by třeba tolik Rubisco a ušetřilo by se hnojivo. První polní pokusy naznačují, že rostliny s vylepšenou fotosyntézou často fungují lépe právě v podmínkách, kde by běžná rostlina nejvíce strádala. Obecně ale platí, že zrychlený tok elektronů může za podmínek abiotických stresů zvyšovat tvorbu reaktivních forem kyslíku. Je tedy třeba současně posilovat i antiokidační kapacitu rostlin. Jaký je vztah k biotickým stresům? Úpravy fotosyntézy se netýkají genů rezistence ani signálních cest patogenů. Dosud žádná z testovaných linií (sója se zrychlenou fotoprotekcí, rýže se zkrácenou fotorespirací) neprokázala zvýšenou náchylnost k chorobám. Moderní šlechtění navíc běžně kombinuje více genů – nic nebrání kombinovat „turbofotosyntézu“ s klasickými geny odolnosti.

● Ekonomika vstupů a uhlíková stopa

Rýže s fotorespiračním bypassem potřebovala o 12 % méně dusíku na tunu zrna a „pre- C_4 “ linie spotřebovala o 40 % méně závlahové vody. Pokud by kombinace foto-

respirační bypass + zrychlená fotoprotekce + mechanismy koncentrace CO_2 skutečně zvýšila výnos o 50 %, mohlo by se tím ušetřit až 100 milionů hektarů nové orné půdy do r. 2050.

Smysl a limity genetických úprav fotosyntézy

Fotosyntéza je i dnes přizpůsobená původní atmosféře planety, nikoli požadavkům potravinově náročného 21. století. Dnešní genetické a synteticko-biologické nástroje nám umožňují překonat omezení, která příroda neřešila. Jednotlivé genetické zásahy dnes reálně přidávají dvouciferné procento výnosu, a pokud je zkombinujeme, můžeme se u C_3 plodin významně přiblížit účinnosti blízké fyzikálnímu limitu. Praktické pokusy ukazují, že i v reálných polních podmínkách – se suchem, teplem a nedostatkem dusíku – se vyšší účinnost listu projeví v nárůstu výnosu a lepší efektivitě vstupů. Neznamená to, že by se šlechtitelé měli přestat starat o klasické znaky, jako je architektura kořene, odolnost vůči škůdcům nebo velikost klasů. Naopak, vylepšená fotosyntéza vyžaduje dostatečně velký a zdravý „zásobník“, kam uhlík ukládá. Samotné zlepšení fotosyntézy není samospatitelné. Aby se promítlo do potravinové bezpečnosti, musí jít ruku v ruce se zlepšením agrotechniky, hospodařením s vodou a adaptací na extrémnější klima. Budoucí výzvy leží spíše mimo laboratoř: stabilní legislativa pro genové editace, testování nových kultivarů v různých podmínkách a lokalitách, otevřená komunikace se spotřebiteli. Pokud se podaří tyto překážky překonat, může vylepšená fotosyntéza výrazně přispět k potravinové bezpečnosti i ekologické udržitelnosti zemědělství v době klimatické změny.

Text vznikl za podpory projektu Operačního programu Jan Amos Komenský Photomachines a Strategie AV21 v programu Udržitelná produkce a spotřeba potravin.

Výběr hlavních zdrojů použitých v článku uvádíme na webové stránce Živý.

Slovník pojmů k fotosyntéze

Calvinův, resp. CBB cyklus – sled enzymových reakcí, kde cyklicky následují a) karboxylace pětiuhlíkatého cukru (RuBP) enzymem Rubisco a rozpad šestiuhlíkatého produktu na dva tříuhlíkaté (triózy), b) redukce trióz, jejichž část se využívá v metabolismu a část slouží k c) regeneraci RuBP. **C_3 , C_4 , CAM rostliny** – tři skupiny, které se liší způsobem fotosyntetické asimilace CO_2 , adaptací k suchu a ozářenosti. C_3 : karboxylace v CBB cyklu s triózami jako prvním stabilním produktem. C_4 : získávají uhlík ve sledu dvou karboxylací; v první se vytvoří čtyřuhlíkatá kyselina (obvykle jablečná), a transportuje se do buněk v okolí cévních svazků a zde dekarboxyluje za vzniku vysoké koncentrace CO_2 ; druhá probíhá standardním CBB cyklem při absenci fotorespirace. CAM: podobně jako u C_4 , ale kyselina jablečná se hromadí během noci ve vakuo-

lách a ve dne se zpracovává CBB cyklem; oboje se děje v rámci stejné buňky. Jsou nejvíce adaptované k suchu (sukulenty).

Enzym Rubisco – zkratka pro ribulóza-1,5-bisfosfát karboxyláza/oxygenáza. Enzymový komplex složený u rostlin z 8 velkých a 8 malých podjednotek. Váže ve svém reakčním centru RuBP a poté i CO_2 a umožňuje tak v CBB cyklu karboxylaci RuBP na nestabilní šestiuhlíkatý produkt.

Fotosystém I a II – viz slovník na str. 172

Chloroplast – buněčná organela o rozměrech kolem mikrometru, která má původ ve fotosyntetických bakteriích (sinicích) a zajišťuje fotochemické a téměř všechny biochemické pochody umožňující fotosyntetickou asimilaci CO_2 . Obvykle má dvojitou membránu a vnitřek vyplňuje koloidní disperze (stroma, obr. 4 na str. 155) s enzymy (např. CBB cyklu), chloroplastovou DNA a ribozomy. Membránou obklopené vnitřní váčky (tylakoidy, obr. 1 na str. 149), obvykle ve sloupečcích (granech) spojených mezigranálními tylakoidy, obsahují na membránách fotosyntetická barviva a bílkovinné

komplexy včetně fotosystémů I a II zajišťující přenos elektronů, štěpení vody a vznik ATP a NADPH.

Karboxylace – reakce, při které je na substrát (zde ribulóza-1,5-bisfosfát, RuBP) kovalentně navázána molekula CO_2 . Ve stromatu chloroplastů je katalyzována enzymem Rubisco. Produktem je nestabilní šestiuhlíkatá sloučenina, která se okamžitě rozpadá na dvě molekuly 3-fosfoglycerátu.

Oxygenace – molekulární kyslík je vázán na substrát, zde na RuBP za účasti Rubisco. Vzniklý pětiuhlíkatý nestabilní produkt se rozpadá na 3-fosfoglycerát a 2-fosfoglykolát.

Palisádový a houbový parenchym – listové pletivo z tenkostěnných buněk s chloroplasty. Buňky jsou buď protáhlé a uspořádané vedle sebe do „palisád“ na horní (ozářené) straně listu (palisádový parenchym), nebo jsou přibližně kulovité a rozvolněné pospojované na spodní, od slunce odvrácené straně listu (houbový parenchym; obr. 2 na str. 153 a obr. 4 na str. CXXI).

Plastochinon – viz slovník na str. 172

Připravil J. Šantrůček