



Cytoplazmatické receptory

Řekli jsme, že receptory TLR rozpoznávají mikrobiální vzory se nacházejí na povrchu buňky nebo na membránách cytoplazmatických endozomů. Buňky jsou však také schopny rozpoznávat mikroby přímo cytoplazmatickými receptory, které se označují NLR (NOD Like Receptors; jako NOD byly nazvány receptory této skupiny, které byly objeveny jako první). Většina NLR se skládá z rozpoznávací části LRR, dále ze střední domény, která umožňuje vytvářet proteinové komplexy, a z části, která zajišťuje signalizaci pro indukci zánětu. NLR rozpoznávají i jiné mikrobiální struktury, např. peptidoglykany stěvních bakterií, které vyvolávají náklady trávicího ústrojí. O významu těchto receptorů svědčí to, že genová mutace znemožňující funkci jednoho z nich vede k těžkým zánětům střeva.

U člověka je zatím známo 23 receptorů NLR. Jejich homology jsou nalézány i u rostlin a bezobratlých živočichů. Některé receptory NLR jsou složkou inflama-zomů – komplexů proteinů, které aktivují okamžitou zánětovou odpověď.

Jako senzory nukleových kyselin mikro-organismů, které pronikly až do buněčné

cytoplazmy, slouží receptory RLR (RIG Like Receptors; RIG se nazývá jeden z těchto receptorů). Tyto senzory byly objeveny při studiu genových změn při virových onemocněních. Bylo zjištěno, že při infekci virem hemoragické horečky dengue (viz Živa 2009, 6: 242–246) se zvyšuje produkce enzymů, RNA helikáz, které rozplétají dvouvláknovou RNA. Později se prokázalo, že zvýšené koncentrace těchto enzymů provázejí i infekce vyvolané některými dalšími RNA viry (mimo jiné i virem chřipky). Rozpoznávací proces vede v infikovaných buňkách k tvorbě velmi účinných antivirových interferonů α a β .

Pro DNA rovněž existují cytoplazmatické receptory/senzory, z nichž jeden indukuje tvorbu interferonu (DAI), zatímco druhý je součástí jednoho druhu inflama-zomu (AIM2). Inflamazomy jsou natolik významné pro vznik zánětové odpovědi, že jim bude věnována samostatná kapitola v příštím pokračování.

Závěry

Přirozená imunita a její receptory umožnily bezobratlým přežít velmi úspěšně i bez schopnosti tvořit protilátky. Zůstala však zachována i u obratlovců a propojila

se s evolučně novou adaptivní imunitou. Receptory přirozené imunity se vyskytují u většiny buněk těla. Každý buněčný typ má jinou sestavu těchto sensorů i jiný způsob aktivace obranné odpovědi. Např. keratinocyty, epitelové buňky chránící povrch kůže, jsou vybaveny receptory TLR rozpoznávajícími téměř všechny druhy mikrobů (včetně velmi nebezpečných virů chřipky), které se na kůži dostanou. Po přenosu signálu o jejich přítomnosti dojde k tvorbě obranných faktorů od cytokinů počínaje, až po antimikrobiální peptidy (blíže seriál Léčivé látky z živočišné říše, Živa 2001, 1–6). Jiné buňky, zejména ty, co vykonávají v organismu vysoce specializované funkce, už samy nejsou schopny ubránit se infekci. Chrání je však profesionální imunokompetentní buňky, tedy buňky imunitního systému, které se mobilizují pomocí poplachových molekul (cytokinů) okamžitě poté, co rozpoznaly cizí mikrobiální vzory PAMP svými receptory přirozené imunity. Jsou-li cytokiny řečí buněk, jsou receptory jejich očima.

Studie byla podpořena institucionálním záměrem AV0Z 5020051.

Jiří Šantrůček

Atmosféra–list–fotosyntéza–člověk. Jak měníme fotosyntézu listu a jak ona mění nás II.

První část tohoto článku pojednávala o vztazích mezi listem rostlin a atmosférou, která ho obklopuje, o tom, jak mění se koncentrace oxidu uhličitého (CO₂) v atmosféře Země ovlivnila vývoj listu, jeho tvar, morfologii a hlavně četnost „bran“, kterými list komunikuje s atmosférou, hustotu průduchů. Zpětnou vazbu, od vegetace do atmosféry, představuje fotosyntéza, dýchání i transpirace, ale také antropogenní aktivity člověka, kterými ovlivňujeme atmosférickou koncentraci CO₂, a tedy opět list a jeho fotosyntetickou aktivitu. To poslední děláme nevědomky, bezděčně, nezáměrně. Tento díl se zabývá spíše snahou člověka měnit fotosyntézu záměrně, s nadějí, že tím zkvalitní svůj život. Jednostrannost je nepřirozená. V závěru se tedy role v jistém smyslu obrátí.

Je relativně snadné měnit vlastnosti rostlin, které jsou kódovány jedním genem nebo úzkou skupinou poměrně snadno manipulovatelných genů. Máme tak celou barevnou škálu květů u mnoha druhů okrasných rostlin. Těžké, až zatím nemožné, je cíleně specifickou manipulací měnit takové vlastnosti, jako je velikost těla nebo hmotnost biomasy určitého orgánu (výnos). Šlechtění na tyto vlastnosti se dělo po staletí a často k němu stále empiricky dochází: náhodné navození variability, výběr na výnos a stále dokola. Např.

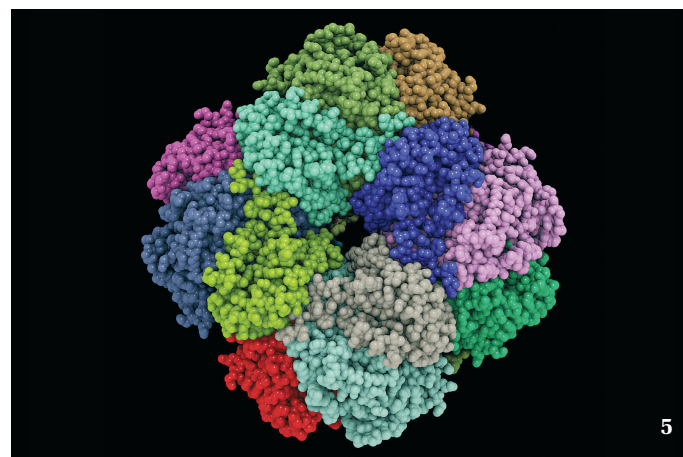
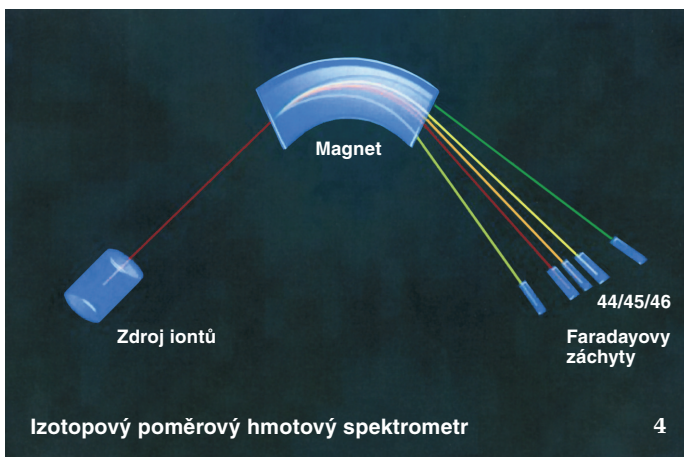
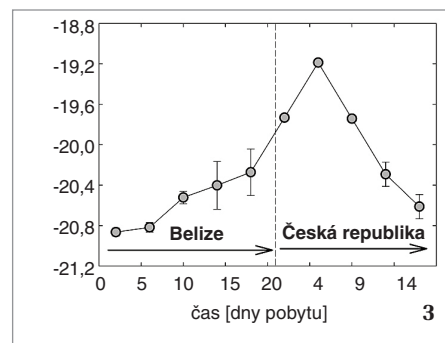
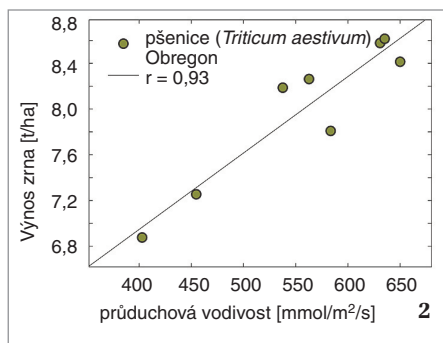
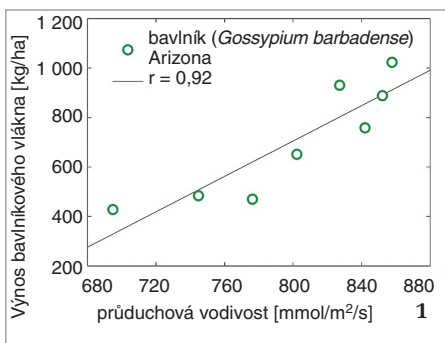
je známo, že rychlost fotosyntézy není přímým a jediným selekčním kritériem pro cílené změny výnosu (Nátr, Lawlor 2005). Proto odrůdy s vyšší rychlostí asimilace oxidu uhličitého nemusí mít vyšší výnos. Přesto se v minulosti podařilo vyšlechtit výnosné odrůdy, aniž by probíhal výběr cíleně na nějakou fyziologickou vlastnost rostliny spojenou s výnosem. Zpětně s odstupem desetiletí nebo staletí však může být užitečné prověřit, zda se „nespecifickým“ výběrem např. na výnos nezměnily systematicky některé fyziologické, morfo-

logické nebo jiné vlastnosti rostliny. Možná, že naši předkové po desetiletí nevědomky selekcí ovlivňovali určitý děj, který ještě neuměli změřit, který výnos podstatně spoluročuje a který svým kódováním nezasahuje celý genom. O podobném případě, který má souvislost s průduchy a fotosyntézou, bych se nyní chtěl krátce zmínit.

Jak měníme list záměrně

Otevřenost je skvělá vlastnost, ale ne vždy a všude, ne za každou cenu. Platí to (duševně) pro člověka i (látkově) pro rostliny. Šlechtění na vyšší otevřenost průduchů, a tedy zvýšený přístup CO₂ do chloroplastů, je logická a teoreticky podložená snaha v podmínkách, kdy můžeme rostlinám zajistit dostatek půdní vody. Díky průkopnickým pracím G. Haberlandta, P. Gastry a dalších rostlinných fyziologů první a počátku druhé poloviny minulého stol. dnes víme, že fotosyntetická fixace CO₂ je fotochemický a biochemický proces, jehož rychlost je často omezena difúzním tokem CO₂ z atmosféry přes průduchy do chloroplastů. Průduchy představují jakési hrdlo lahve pro protisměrné toky CO₂ do rostliny a vodní páry ven z listu; přesněji rostlinou plynule regulovatelný ventil. Ventil, který se otevře, pokud je v chloroplastech nedostatek CO₂ a současně má rostlina dostatek vody, nebo se uzavře v opačném extrémním případě. Mezi oběma extrémny je ale samozřejmě celá škála stavů otevřenosti (difúzní vodivosti) průduchů daných rychlostí fotosyntézy a vodním stavem rostliny. Proč tedy neselektovat rostliny na zvýšenou vodivost průduchů? Přestože se záhy vyvinula technika spolehlivého měření průduchové vodivosti (tzv. porometry), ve šlechtění se prakticky neuplatnila. Důvodem byla mimo jiné velká časová i prostorová variabilita vodivosti průduchů, často větší než ta meziodrůdová nebo





1 Vztah mezi potenciálním výnosem bavlny a průduchovou vodivostí u 8 linií bavlníku (*Gossypium barbadense*) pěstovaného v Arizoně (USA). Body představují průměrné hodnoty ze dvou let. Průduchová vodivost se měřila geometricky během vegetační sezony u 35 rostlin z každé linie, výnos pak na konci sezony.

2 Stejný vztah jako na obr. 1 měřený na 8 historických liniích pšenice v Mexiku (Oregon) po dobu tří let. Průduchová vodivost se měřila v době nalévání zrna. Obr. 1 a 2 upraveny podle: Lu a kol. (1998)

3 Změna v zastoupení izotopů uhlíku v keratinu vousů po příjezdu a během 21 dnů pobytu ve středoamerickém Belize a po návratu do ČR. Obohacení keratinu o těžší izotop ^{13}C (hodnoty $\delta^{13}\text{C}$ blíží nule) jsou následkem přechodu na stravu s vyšším zastoupením zemědělských produktů, jejichž původem jsou C_4 a CAM rostliny (např. cukr z cukrové třtiny a ananas), které jsou bohatší na ^{13}C než C_3 rostliny (např. cukrová řepa). Zpoždění v návratu izotopového signálu na hodnoty typické pro ČR je dáno dobou metabolického obratu uhlíku v těle člověka. Odběry J. Šantrůček, izotopové analýzy A. Rossmann a D. Hisem, nepublikováno

4 Princip funkce izotopového poměrového hmotového spektrometru (IRMS). Analyzovaná látka (uhlík v organické hmotě) převedená do plynného skupenství (CO_2) se ionizuje v iontovém zdroji. Ionty CO_2 prolétávají ve vysokém vakuu elektromagnetickým polem a jejich dráha je odlišná podle poměru jejich hmotnosti a náboje (nejčastěji 44 pro $^{12}\text{CO}_2$, 45 pro $^{13}\text{CO}_2$, oboje pro lehké izotopy kyslíku ^{16}O , nebo 46, je-li v molekule ^{12}C a jeden ^{18}O). Na konce drah průletu iontů jsou nastaveny Faradayovy záchyty (průměrné tři – 44/45/46), které zazna-

menávají četnost dopadu iontů. Z nich se pak počítá izotopový poměr $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Z archivu autora

5 Stereochemická podoba molekuly karboxylačního enzymu ribulóza-1,5-bisfosfát karboxylázy/oxygenázy (Rubisco) z chloroplastů špenátu (*Spinacia oleracea*). Rubisco je oligomerní enzym, který se skládá z 8 velkých a 8 malých polypeptidových řetězců (odlišených barevně), které dohromady tvoří 8 aktivních center. Orig. V. Martínek (katedra biochemie a katedra učitelství a didaktiky chemie Přírodovědecké fakulty UK v Praze)

mezidruhová. Dále i už zmíněná „epigenetika“ problému: fotosyntéza není vždy a pouze omezena otevřením průduchů, výnos není vždy a pouze omezen rychlostí fotosyntézy.

Nalezení veličiny, která integruje průduchovou vodivost v čase a při vhodné přípravě vzorku i v prostoru – míry diskriminace stabilního izotopu ^{13}C – ukázalo věc trochu z ptáčích perspektiv. Stručně, co je ^{13}C , proč je rostliny diskriminují a proč je jeho diskriminace odlišná podle otevřenosti průduchů? Uhlík v atmosférickém CO_2 se vyskytuje ve dvou stabilně-izotopových podobách – jako ^{12}C (98,9 %) nebo jako ^{13}C (1,1 %). Kvůli větší hmotnosti a menším molekulovým vibracím je $^{13}\text{CO}_2$ pomalejší při difuzi a „handicapován“ při fotosyntetické fixaci oproti molekulám $^{12}\text{CO}_2$. Proto mají rostliny ve svém těle ještě menší podíl ^{13}C , než je ten ve vzduchu. Tato vlastnost, typická pro C_3 rostliny, se nazývá izotopová diskriminace. Pokud budou průduchy otevřené a v listu je koncentrace CO_2 blízká atmosférické, může rostlina diskriminovat $^{13}\text{CO}_2$, nebo opačně řečeno preferovat $^{12}\text{CO}_2$, „naplno“. Jestliže ale má rostlina nedostatek vody a průduchy zavře, bude uvnitř fotosyntetizujících buněk nízká koncentrace CO_2

a při vysokém množství vazebných míst na karboxylačním enzymu má velkou pravděpodobnost vazby jak $^{12}\text{CO}_2$, tak i $^{13}\text{CO}_2$. Diskriminace je potom malá.

Technický pokrok (a dostatek financí) umožnil analyzovat obsah ^{13}C ve vzorcích sušiny rostlin ze stovek odrůd pěstovaných v identických podmínkách a zjistit, jak jsou na tom s průměrnou vodivostí průduchů jednotlivé odrůdy. (Teď už víme, že to není zcela správné. Přesněji, víme, jak jsou na tom s koncentrací CO_2 v chloroplastech.) Od toho už je jen krok k retrospektivní analýze – porovnání vodivosti průduchů u odrůd historicky vznikajících v průběhu mnoha nebo několika minulých desetiletí a vykazujících systematicky se zvyšující trend výnosu. Ukazuje se tak, že selekce na vyšší výnos u plodin teplých a suchých oblastí, jako je např. bavlník *Gossypium barbadense* pěstovaný v Indii nebo mexické odrůdy pšenice seté (*Triticum aestivum*), šla ruku v ruce se zvyšováním průduchové vodivosti (obr. 1, 2). Přitom se maximální rychlost fixace CO_2 nezvyšovala.

Zdá se tedy, že příčina vyššího výnosu spočívala v něčem jiném než ve zvýšení rychlosti fotosyntézy. Korelace výnosu a vodivosti průduchů tady nabízí vysvětlení v adaptační strategii uniknout přehřátí listu, vyhnout se supraoptimálním teplotám. Je zřejmé, že zmíněná korelace může být zaznamenána jen v případech závlahového hospodářství. Z dostupných dat víme, že průduchová vodivost v těchto případech může sloužit jako fyziologické selekční kritérium výnosu (Lu a kol. 1998). Ukazuje se také, že současné člověkem záměrně pro výnos vybrané a stabilizované odrůdy bavlníku a pšenice mají oproti starším méně výnosným odrůdám listy s větší maximální otevřeností průduchů a/nebo s vyšší hustotou průduchů na ploše listů.





Vztah průduchy–fotosyntéza–výnos je ale mnohem komplikovanější, než jak zde ve zkratce uvádíme pro zmíněné dvě plodiny. I metodická stránka selekce více výnosných kultivarů pomocí izotopové diskriminace uhlíku by zasloužila podrobnější vysvětlení (více např. Šantrůček 2010). Vztahy mezi vodivostí průduchů, rychlostí fotosyntézy, tvorbou a distribucí biomasy v těle rostliny a výnosem jsou a ještě jistě nějakou dobu budou předmětem fyziologického, molekulárně-biologického a zemědělského výzkumu.

Vydat se cestou karboxylace?

Kudy k vrcholu produkce? Cestou zlepšení přístupu CO_2 z atmosféry přes průduchy do chloroplastů? Nebo urychlením biochemické fixace CO_2 (karboxylace) ve stromatu chloroplastů? Nebo obojí? Nebo jinou, nefotosyntetickou cestou – třeba změnou rozdělení (distribuce) asimilátů v rostlině?

Jedna z možností se zdánlivě nabízí tomu, kdo pozná hloubku evoluční „nedokonalosti“ nejrozšířenějšího, globálního karboxylačního enzymu ribulóza-1,5-bisfosfát karboxylázy/oxygenázy (Rubisco, obr. 5). Proč globálního? Jde o enzym, který může asi ze 75 % za zmíněný obrovský tok CO_2 z atmosféry do vegetace Země, za to, že do ní každý rok přejde přibližně jedna šestina veškerého uhlíku obsaženého v atmosféře (zbývající 25 % padá na vrub jinému důležitému karboxylačnímu enzymu v rostlinách – fosfoenolpyruvát karboxyláze, která primárně fixuje anorganický uhlík – CO_2 ve formě HCO_3^- v C_4 a CAM rostlinách). Globálního enzymu také proto, že jak se dá vypočítat z odhadů hmoty vegetace a jeho podílu v zelené hmotě, jde o nejrozšířenější enzym na zeměkouli, enzym, který provází autotrofii celým jejím vývojem po více než tři miliardy let. Enzym, který si vyžaduje obrovské investice pro rostliny často limitujícího prvku – dusíku – proto, že je mimořádně pomalý ve své katalytické práci a rostlina ho musí vytvářet velké množství. Navíc enzym, který na místo svého řádného substrátu (tj. CO_2) ochotně váže jeden z produktů oxigenní fotosyntézy – kyslík. Zkrátka, pro enzymologa je Rubisco pozoruhodně pomalý a nespecifický enzym. Vlastnosti, které provokují lidskou tvořivost, moderně nazývanou biotechnologické úsilí a genetické inženýrství, směřující k novým plodinám s vyšší rychlostí fotosyntetické fixace CO_2 a (snad) s vyšším výnosem.

Máme se pokoušet zlepšit kinetické vlastnosti Rubisco? Ponechme stranou etické, filozofické a personální aspekty problému a zredukujme jej na věcnou stránku. Má takové úsilí naději na úspěch? Soudě podle nedávno publikované stati v časopise Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS, Tcherkez a kol. 2006), naděje je v současné době malá. Důvod není v argumentaci typu: když s tím za miliardy let neudělala nic příroda (rozuměj přírodní výběr), člověk nemá šanci. Naopak, příroda pracovala usilovně a úspěšně. V říši rostlin můžeme nalézt významnou přirozenou a systematickou variabilitu v kinetických parametrech, což svědčí o citlivosti enzymu Rubisco k selekčnímu tlaku, o realizované schopnosti adaptace. Problém je v tom, že

čím je Rubisco specifitější (adaptovanější k nízkému poměru koncentrací CO_2/O_2 v chloroplastu), tím je pomalejší. Jinými slovy, specifita je nepřímou úměrnou rychlosti karboxylace.

Rubisco není schopna vázat molekulu CO_2 nekovalentně. Proces fixace CO_2 začíná proto vazbou pětiuhlíkatého cukru ribulóza-1,5-bisfosfát (RUBP) na enzym Rubisco a vytvořením nestabilní přechodné endiol-formy s aktivovaným druhým uhlíkem, vhodné pro kovalentní vazbu CO_2 , tj. karboxylaci. Čím je tato přechodná forma energeticky podobnější produktu karboxylace, tj. 2-karboxy-3-keto-D-arabinitol-1,5-bisfosfátu (CABP), tím je specifitější pro CO_2 , ale tím je také pevněji vázána na enzym. Její zpracování, tj. hydratace a rozštěpení na dvě molekuly fosfoglycerátu (PGA), vyžaduje více energie a tím je pomalejší. Proto je vysoce CO_2 specifické Rubisco izolované např. ze špenátu katalyticky pomalejší než Rubisco z fototrofní purpurové bakterie *Rhodospirillum rubrum* nebo zelené řasy *Chlamydomonas reinhardtii*, které jsou sice rychlé, ale více se nechají „zmást“ přítomností kyslíku. Proto je pro jmenovanou bakterii a řasu důležité žít v prostředí s co nejvyšším poměrem koncentrací CO_2/O_2 .

Vysokého poměru CO_2/O_2 můžeme dosáhnout snížením koncentrace kyslíku nebo zvýšením koncentrace CO_2 v okolním prostředí. Sinice, řasy i některé vyšší rostliny adaptované na nízké koncentrace CO_2 mají mechanismy, kterými dovedou zvýšit koncentraci CO_2 v buňce nebo přímo v chloroplastu (např. CO_2 koncentrační pumpa C_4 rostlin, jako jsou kukuřice nebo cukrová třtina). Pokud by se podařilo vnést mechanismus CO_2 koncentrační pumpy do plodin s C_3 způsobem fixace CO_2 , pak by se otevřela i cesta využití málo specifického, ale rychlého enzymu Rubisco z fotoautotrofních mikroorganismů. Nastoupením zmíněné cesty byl objev existence C_4 fixace CO_2 nevyžadující speciální věnčitou anatomii listu, ale probíhající v rámci jedné buňky. Díky jemu dnes známe pozoruhodné příklady na světle probíhající C_4 fotosyntézy v téže buňce u suchozemských rostlin z čeledi merlíkovitých (*Amaranthaceae*, Vozněsenskaja a kol. 2001), ale i v vodních rostlin, např. přeslice *Hydrilla verticillata* (Bowes a kol. 2002). Snahy introdukovat klíčové geny pro C_4 fotosyntézu např. do rostlin rýže vedou zatím k dílčím úspěchům. Přesto by zasluhovaly samostatné pojednání. Mimo rozsah tohoto textu je i detailnější informace o již zmíněném, tj. jakým způsobem a kde v genomu rostlin je kódována kvantitativní míra účinnosti využití vody, zda a jak lze tuto fyziologickou vlastnost monitorovat a využít při šlechtění na úsporné využití vody rostlinami a zvýšený výnos.

Jak list mění nás?

Přece jen si v závěru neodpustím obrátit téma naruby, ulomit jeho antropocentrický hrot, a také zmínit, jak fotosyntéza (možná) změnila lidstvo a mění každého z nás. Nemám teď na mysli to, že primární terestrická produkce umožnila přechod živočichů na souš, a tedy koneckonců i vývoj člověka, nebo to, že CO_2 asimiláty přispívají k tomu, že rosteme (často nechtěně i do

šířky). Rád bych zmínil zajímavou a poměrně často citovanou hypotézu o příčině přerodu člověka – kočovného pastevce a sběrače v usedlého zemědělce.

Je pozoruhodné, že ke vzniku prvních zemědělských civilizací došlo ve vzdálených izolovaných oblastech země během poměrně krátkého období. Zdá se, že například tak před 15–12 tisíci lety na několika místech současně skončilo neustálé spásání a stěhování se a vytvořila se centra zemědělských osad. Koincidence, která se těžko dá vysvětlit pouze náhodou a pravděpodobností. Migrace a předávání zkušeností na dálku byly nesrovnatelně pomalejší než dnes. Možná existoval nějaký globální impuls. Jedna z hypotéz říká, že impulzem bylo zrychlení fotosyntézy C_3 trav a dalších rostlin, které lidé tehdy využívali, v důsledku zvýšení koncentrace CO_2 v atmosféře z pozdně pleistocenních 200 $\mu\text{mol/mol}$ na 270 $\mu\text{mol/mol}$ (Sage 1995). Z kultivačních pokusů se ví, že takové zvýšení u dnešních rostlin vede ke vzestupu rychlosti fotosyntézy o 25–50 %, ke zvýšení asimilace dusíku, růstu listové plochy a příjmu vody. Je možné, že taková odezva vegetace na globální složení atmosféry mohla podnítit změnu v systému hospodaření? Mohl relativní přebytek produkce stimulovat vznik převratně nového způsobu zemědělství a přeměnu v usedlá společenstva? Kultivaci a domestikaci rostlin? Mohl být začátkem výběru a šlechtění polních plodin, ale i růstu lidské populace a prvním impulzem vzniku nových sociálních vztahů? Nevíme s určitostí, ale hypotéza je na světě. Bohužel, jako mnoho socio-ekonomických hypotéz, je obtížně testovatelná. Opusťme teď ale společnost a podívejme se na jedince.

Vraťme se ke stabilním izotopům uhlíku. Izotopově jsme to, co jíme (s malou změnou). Protože C_3 a C_4 rostliny se velmi výrazně liší izotopovým složením svého uhlíku a my i v dnešním globálním světě žijeme převážně v areálu rozšíření C_3 nebo C_4 rostlin, každý z nás je pohyblivý C_3 nebo C_4 tvor, izotopově téměř identický se svým fotosyntetizujícím „živitelem“. A to ať už přímo, nebo zprostředkovaně v potravním řetězci přes živočichy. Rostliny C_4 , přijímající oba stabilní izotopy uhlíku (^{12}C i ^{13}C) téměř stejnou měrou, rostou a někdy i dominují v subtropických oblastech. Naopak, od 40–50° jižní a severní šířky k pólům rostou téměř výhradně C_3 rostliny silně diskriminující izotop ^{13}C . Migrací a konzumací místní produkce se začínáme izotopově „přebarvovat“ podle převažujícího typu fotosyntézy. Proto při pobytu např. v Karibiku se vaše tělo, třeba keratin vlasů, vousů a nehtů, začne izotopově blížit signálu C_4 vegetace (obr. 3). Kdyby kvůli ničemu jinému, tak alespoň proto, že začnete sladit třtinovým cukrem. Vlasy nebo jiné přirůstající části těla tak mohou představovat archiv dietetických návyků a jejich změn nebo cestovní deník našich migračních aktivit. Jsme zrcadlem izotopové diskriminace Rubisco.

Věnováno prof. Luboši Nátrovi
při příležitosti jeho životního jubilea.

Článek byl podpořen grantem GA ČR 206/08/0787.

