

Cukrovou třtinu (*Saccharum officinarum*) využívají lidé v tropech celého světa jednak k výrobě cukru, ale také k přímé konzumaci. Proto ji kupříkladu na Madagaskaru (na snímku) pěstují i přímo ve vesnicích na svých zahrádkách. Snímek © Romana Rybková.



# Rostliny C<sub>4</sub>

## 1. Jak a proč vznikly a jak fungují

*Tímto akronymickým a pro mnohé jistě i tajemným pojmem označují fyziologové skupinu rostlin, jejichž příjem CO<sub>2</sub> a mnohé další vlastnosti se liší od většiny ostatních rostlin. Proč vlastně metabolismus C<sub>4</sub> vznikl? Jaké důsledky přináší svým nositelům a celým společenstvům?*

Pojem fotosyntéza vyvolává u mnoha lidí představu procesu, ve kterém vzniká kyslík. Přestože typů fotosyntézy je mnoho, ta oxýgeninná je dnes na Zemi nejrozšířenější a pro naši existenci zcela zásadní. Rostliny při fotosyntéze pohlcují světlo (přesněji záření v rozsahu vlnových délek asi 400–700 nm) a s pomocí jeho energie zabudovávají anorganický oxid uhličitý (CO<sub>2</sub>) do organických složek svého těla. Fotosyntéza rostlin je složitý a několikastupňový proces. Zaměříme se pouze na části související s příjmem oxidu uhličitého, které nejvíce odrážejí právě odlišnosti rostlin C<sub>4</sub>.

U „běžných“ rostlin, řas a sinic je CO<sub>2</sub> biologicky vázán prostřednictvím enzymu ribulosa-1,5-bisfosfátkarboxyláza/oxygenáza ne-

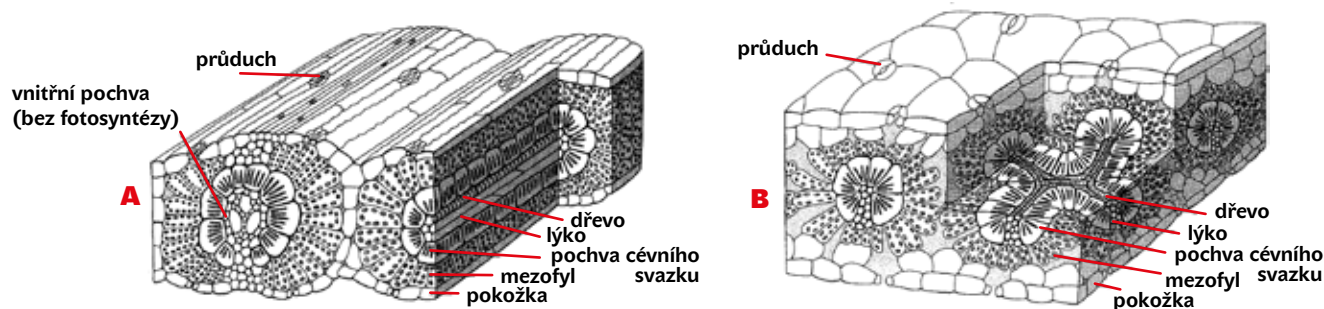
boli Rubisco. Prvním stabilním produktem fotosyntézy u těchto rostlin je tříuhlíkatá látka, a proto jim fyziologové říkají C<sub>3</sub>. Rubisco je evolučně velmi starý enzym a v době jeho vzniku panovaly zcela jiné podmínky než dnes. Především bylo v atmosféře mnohonásobně víc CO<sub>2</sub>. Proto se neprojevovala nevýhoda dvojfunkčnosti enzymu, která je zřejmě z jeho názvu a která jeho účinnost v dnešních podmínkách výrazně omezuje. Enzym totiž kromě CO<sub>2</sub> (karboxylace) váže i kyslík (oxýgenace) – tím více, čím více kyslíku a méně oxidu uhličitého je v jeho okolí přítomno. Navázáním O<sub>2</sub> však vzniká „špatný produkt“ – glykolát – a uhlík v něm je zachráněn jen ze dvou třetin v energeticky náročném procesu nazývaném fotorespirace. Poslední třetina je odbourána až na oxid uhličitý, který je vydán zpět do mezibuněčného vzduchu.

Fotorespirace je složitou kaskádou reakcí – uhlík v glykolátu prochází řadou přeměn, až se z části (2/3) stává opět tříuhlíkatá látka – regulérní produkt asimilace CO<sub>2</sub>. Zajímavé

**JIRÍ KUBÁSEK**

RNDr. Jiří Kubásek (\*1979) vystudoval Biologickou fakultu Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Na Přírodovědecké fakultě JU se jako doktorand zabýval fyziologií fotosyntézy, rostlinami C<sub>4</sub> a mechorostry. Krátce se živil jako statistik v komerční firmě, nyní pracuje v Centru výzkumu globální změny AV ČR.





je, že k „úspěšnému zachraňovacímu procesu uhlíku“, kterým fotorespirace je, je třeba spolupráce tří buněčných organel – chloroplastu, mitochondrie a peroxizomu. Fotorespirace se tedy navenek podobá dýchání, které je však vázáno jen na světlo (a běžící fotosyntézu). Odtud jeho jméno.

Záměnnost kyslíku a oxidu uhličitého u Rubisco zákonitě nebyla na překážku v době vzniku fotosyntézy, v prahorách, kdy  $\text{CO}_2$  tvořil hlavní složku atmosféry. Oxygenace byla zanedbatelná i v době, kdy byla koncentrace  $\text{CO}_2$  několikanásobná, než je dnes. Rubisco totiž mnohem ochotněji váže  $\text{CO}_2$  než kyslík (říkáme, že má k  $\text{CO}_2$  větší afinitu). Navíc se  $\text{CO}_2$  ve vodě (buňkách) rozpouští asi  $50\times$  lépe než kyslík.

Takřka kritickou se situace stala až koncem třetihor (před několika miliony let) a hlavně ve čtvrtohorách. V této době už byla většina oxidu uhličitého ze vzduchu vázána ve vápencích, uhlí, ropě a živých i odumřelých tělech organismů a fotosyntézou zaměněna ve vzduchu za kyslík. Připomeňme, že tento kyslík nevzniká v rostlinách štěpením  $\text{CO}_2$ , nýbrž vody. Nejméně  $\text{CO}_2$ , pokud dnes víme, bylo ve vzduchu během dob ledových, přibližně pouhé 0,02 % objemu. Naopak v dobách meziledových jeho obsah vzrůstal asi o třetinu (patrně hlavně díky uvolňování  $\text{CO}_2$  rozpuštěného v oceánech). Dnes je ve vzduchu  $\text{CO}_2$  trochu více – 0,039 % objemu – a jak známo dále stoupá. Pro rostliny je to však stále málo, uvážíme-li, že koncentrace kyslíku ve volné atmosféře je skoro  $600\times$  vyšší než oxidu uhličitého (21 % oproti 0,039 %). Při této situaci jednak není Rubisco nasyceno (nepracuje svou maximální rychlostí), jednak fotorespirací prochází kolem 20–40 % uhlíku získaného fotosyntézou, který se dostal do **špatného produktu – glykolátu**. To představuje energetické plýtvání a část  $\text{CO}_2$  se vrací zpět do atmosféry. Rychlost oxygenace (a tudíž i ztrátové fotorespirace) navíc vzrůstá s teplotou. Souvisí to jak s vlastnostmi enzymu Rubisco, tak s rozpustností kyslíku a oxidu uhličitého ve vodě (buněčných tekutinách).

Fotorespirace však má pro rostlinu i svůj přínos. Stala se dnes důležitým odpadním kanálem pro přebytečnou světelnou energii. Tu sice v podmínkách nedostatku  $\text{CO}_2$

proměňuje zčásti v neužitečné teplo, ale tím zároveň chrání fotosyntetický aparát před poškozením. Krom toho má svoji úlohu v dusíkovém metabolismu.

#### Vynález $\text{C}_4$

Záměnnost kyslíku za oxid uhličitý u enzymu Rubisco začala rostliny ve velké míře omezovat zřejmě v miocénu, středních třetihorách, tedy asi před 10 miliony lety. Tenkrát poprvé (pokud dnes víme) klesla koncentrace  $\text{CO}_2$  pod 0,05 % objemu vzduchu a oxygenace tak dosáhla téměř současných hodnot. Jak se rostlinám  $\text{C}_4$  podařilo handicap v podobě fotorespirace zmírnit?

Možností by bylo více. Co třeba nahradit Rubisco enzymem obdařeným jen karboxylační aktivitou, tedy vázícím jen  $\text{CO}_2$ ? Taková záměna nebo vylepšení klíčového enzymu se však přírodě nikdy nepovedla. Navíc, ač se to třeba nezdá, času na to bylo velmi málo – co je desítky milionů let problémů proti třem miliardám, kdy to fungovalo dobře. Řešení se přesto našlo, nicméně poněkud kompromisní.

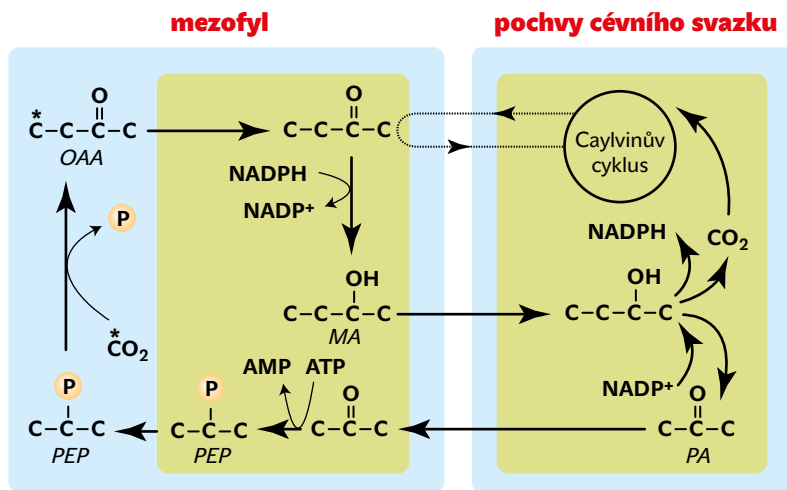
Když se snížila koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře Země, nešlo by alespoň zvýšit koncentraci  $\text{CO}_2$  v místě, kde se nachází Rubisco? Tím by se oxygenace částečně nebo skoro úplně potlačila. Vytváření koncentračních gradientů je pro živé tvory typické – je to vlastně hlavní funkce biologických membrán a přenašečů v nich. U mnohých skupin řas a sinic nacházíme celou řadu pump, které pumpují oxid uhličitý přes membrány a koncentrují ho uvnitř daného prostoru. Nás však bude zajímat ta, která vedla ke vzniku suchozemských  $\text{C}_4$  rostlin.

Jde o spolupráci dvou anatomicky a biochemicky odlišných typů buněk. Ty, které obklopují cévní svazky (buňky pochev cévních svazků), obsahují Rubisco a přijímají  $\text{CO}_2$  jako ostatní rostliny. Buňky vnější (mezofylové) zajišťují příjem atmosférického  $\text{CO}_2$  a předávají ho ve vázané podobě buňkám poševní. V nich je molekula  $\text{CO}_2$  asimilována Rubisco. Důležité je, že mezofylové buňky váží  $\text{CO}_2$  jiným enzymem, který nejeví oxygenační aktivitu, je rychlejší a navíc má k  $\text{CO}_2$  vyšší příchýlnost. Jmenuje se fosfoenolpyruvátkarboxyláza (PEPc), protože váže  $\text{CO}_2$  na tříuhlíkatý fosfoenolpyruvát, čímž vzniká čtyřuhlíkatý oxalacetát (obr. 2). Podle počtu uhlíků v oxalacetátu vznikl název metabolismus  $\text{C}_4$ .

PEPc je podobně jako Rubisco velmi starý enzym, který plní různé funkce, a to nejen

1. Schéma věnčité anatomie u prosa vláskovitého (*Panicum capillare*, A) a dvouděložné lebedy růžové (*Atriplex rosea*, B). V listech rostlin  $\text{C}_4$  je naprostá většina mezofylových buněk v kontaktu (a metabolickém spojení) s buňkami pochev cévních svazků. Zjednodušené schéma biochemických reakcí a výměny metabolitů mezi těmito typy buněk ukazuje obr. 2. Upraveno podle Sage a Monson, 1999.

← Šachor papírodárný (*Cyperus papyrus*), rostlina  $\text{C}_4$ , kterou staří Egypťané využívali k výrobě papyru. Snímek © Romana Rybková.



2. Zjednodušené schéma nejběžnějšího typu metabolismu  $C_4$ . Molekula  $CO_2$  hydratovaná v cytoplasmě mezofylové buňky je navázána prostřednictvím enzymu fosfoenolpyruvát karboxylázy na fosfoenolpyruvát, čímž vznikne oxalacetát. Ten putuje do chloroplastu, kde se redukuje na malát za současné oxidace NADPH na  $NADP^+$ . Malát putuje pasivně po koncentračním gradientu do chloroplastu poševní buňky. Tam se od něj odštěpí molekula  $CO_2$  a zároveň se znovu redukuje NADP<sup>+</sup> na NADPH. Uvolňovaný  $CO_2$  se v buňce hromadí a je přijímán enzymem Rubisco. Ten stojí na počátku Calvinova cyklu, který redukuje  $CO_2$  až na cukry. Odštěpením oxidu uhličitého od malátu vzniká pyruvát, který se opět pasivně vrací do chloroplastu mezofylu. Aby z pyruvátu opět vznikl fosfoenolpyruvát – příjemce  $CO_2$  v nové „otáčce cyklu  $C_4$ “ –, je třeba energie dvou molekul ATP. Toto je místo energetické spotřeby pumpy  $C_4$ . Přerušované šipky od Calvinova cyklu naznačují část metabolitů, které se zpracovávají v mezofylu a slouží ke koordinaci obou typů buněk. Upraveno podle Sawers a další, 2007.

v rostlinách. Je například nepostradatelný při otevírání průduchů a k vytváření metabolické rovnováhy mezi organelami (chloroplasty a mitochondriemi) – poskytuje uhlík

Tab. I.: Přehled taxonomického zastoupení rostlin  $C_4$ . Údaje pocházejí z r. 1999, dnes budou pravděpodobně mnohé hodnoty nepatrně vyšší. Číslo označená + jsou pravděpodobně podhodnocena. Procenta jsou mnohdy silně zaokrouhlena.

Čeleď	počet a procento rodů $C_4$	počet a procento druhů $C_4$	což tvoří % známých druhů $C_4$
<b>dvouděložné</b>			
hvězdnicovité (Asteraceae)	8/1	150/1	2,0
kaparovité (Capparidaceae)	1/3	2+/ $<1$	0,2
kosmatcovaté (Aizoaceae)	5/4	cca 30/1	0,4
laskavcovité (Amaranthaceae)	13/18	cca 250/25	3,0
hvozdíkovité (Caryophyllaceae)	1/1	50/2	0,6
merlíkovité (Chenopodiaceae)	45/43	cca 550/39	7,0
Molluginaceae	2/14	4+/ $3$	0,2
nocenkovité (Nyctaginaceae)	3/9	5+/ $1$	0,3
šruchovité (Portulacaceae)	2/10	70/16	0,9
prýšcovité (Euphorbiaceae)	1/ $<1$	250/5	3,0
kacibovité (Zygophyllaceae)	3/10	cca 50/21	0,7
rdesnovité (Polygonaceae)	1/2	80/7	1,0
brutnákovité (Boraginaceae)	1/ $<1$	6+/ $<1$	0,2
paznechtníkovité (Acanthaceae)	1/ $<1$	80/3	1,0
krtičnickovité (Scrophulariaceae)	1/ $<1$	14/1	0,2
Gisekiaceae	1/bez údajů	4/bez údajů	0,1
<b>celkem</b>	<b>90</b>	<b>cca 1 600</b>	<b>21</b>
<b>jednoděložné</b>			
voďankovité (Hydrocharitaceae)	1/6	1+/ $1$	0,1
šachorovité (Cyperaceae)	28/21	1 330/27	18,0
lipnicovité (Poaceae)	372/47	cca 4 600/46	61,0
<b>celkem</b>	<b>401</b>	<b>cca 6 000</b>	<b>79,0</b>
<b>celkem</b>	<b>průměrně 91</b>	<b>cca 7 600</b>	<b>100</b>

v podobě kyseliny jablečné pro mitochondriální metabolismus. V rostlinách  $C_4$  se navíc ukázala jeho vhodnost pro příjem  $CO_2$  ze vzduchu v případech, že v něm je  $CO_2$  málo. Rostliny  $C_4$  tedy ke svému vzniku nepotřebovaly vlastně téměř nic nového. Snad proto se v geologickém čase objevují celkem náhle.

### Evoluce syndromu $C_4$

Současná představa vývoje syndromu  $C_4$  se opírá zejména o pozorování druhů, jež vykročily směrem k břehům  $C_4$ , kterých ovšem ještě nedosáhly (např. rod *Flaveria* z čeledi hvězdnicovitých). Zbývá jim ještě různé dlouhá cesta ukazující evoluci v akci. Jeden scénář vzniku syndromu  $C_4$  je tento:

1. Zdvojí se řada genů, což je (nejen) u rostlin běžné. Jedna kopie plní svůj účel, druhá může mutovat k nové nebo pozměněné funkci, která se může časem hodit.
2. Zhoustne žilnatina listů a posléze se vytvoří věčnitá anatomie. Zvýší se tím podíl cév vedoucích vodu do listu. Dělají to i  $C_3$  druhy suchých oblastí.
3. Zvýší se množství chloroplastů v pochvách cévních svazků (jen u trav). Trávy  $C_3$  v nich jinak skoro žádné nemají (žilky jsou průsvitné). Jsou-li však žilky hodně husté, hodně světla listem prosvítá, což snižuje fotosyntézu, a tím i konkurenční sílu druhu.
4. Posílí se transport glykolátu do pochev cévních svazků. Fotorespirace v mezofylu je tím omezena, což zlepší příjem  $CO_2$  ze vzduchu při jeho nižších koncentracích. Toto je typická vlastnost mnohých dnešních druhů přechodných mezi  $C_3$  a  $C_4$ .
5. Zvýší se aktivita PEPCase v mezofylu i dalších enzymů. Výsledkem bude „pumpování“ vázaného  $CO_2$  do buněk cévních pochev.
6. Vznikne kontakt mezi mezofylovými buňkami a buňkami cévních pochev, které budou spojeny četnými plazmodezmy a zároveň izolované korkem, aby plynň  $CO_2$  neutíkal.
7. Systém se „doladí“. Např. se potlačí Rubisco v mezofylových buňkách, kde se stává zbytečným, protože PEPCase váže  $CO_2$  účinněji. Tento pohled je notně zjednodušený a navíc jen jeden z možných. Za povšimnutí stojí, že časnější kroky nesou rostlině výhodu samy o sobě i bez vyhlídky vzniku fotosyntézy  $C_4$  a pozdější fáze jsou zase nutnými nebo pravděpodobnými důsledky těch dřívějších. Vývoj pumpy  $C_4$  – a to je důležité – tedy mohl být postupný. Nejprve se objevil sklon k recyklování  $CO_2$  z fotorespirace. Postupně se pumpa vylepšovala, až u vyšších rostlin vedla k vzniku druhů  $C_4$ , jak je známe dnes. Přitom Rubisco pracovalo nerušeně dále, jen mu bylo postupně „přilepšováno“.

### Nic není zadarmo

Proč tedy mechanismus  $C_4$  neprovzdují všechny rostliny? Proč ty, které to umí, nevylučují druhy  $C_3$ ? Proč dnes nejsou jen rostliny  $C_4$ ?

Jednoduchá odpověď: Protože pumpa  $C_4$  řeší kauzu Rubisco jen částečně. Složitější odpověď: Kdyby nebyla oxygenace, rostliny  $C_3$  by potřebovaly k navázání jedné mo-



lekuly  $\text{CO}_2$ , 3 molekuly ATP (univerzálního energetického platidla buňky) a 2 molekuly NADPH (reduktant). Rostliny  $\text{C}_4$  to samé a navíc 2 ATP na zajištění funkce pumpy  $\text{CO}_2$ , dohromady 5 ATP. Zdálo by se tedy, že rostliny  $\text{C}_4$  jsou vždy v nevýhodě, protože méně účinně využívají světlo (s pomocí jehož energie se vytváří ATP i NADPH). Hodnota ATP pro druhy  $\text{C}_3$  je však v přírodě vždy vyšší právě kvůli vázání kyslíku a složitému zachraňování části látek takto vzniklých. Při podílu fotorespirace asi 30 % fotosyntézy je to právě 5 ATP jako u rostlin  $\text{C}_4$ . Ve výsledku se tedy metabolismus  $\text{C}_4$  vyplácí v případě, že fotorespirace rostlin  $\text{C}_3$  činí asi třetinu fotosyntézy a více. V opačném případě (fotorespirace menší než 1/3 čisté fotosyntézy) jsou náklady na provoz pumpy  $\text{C}_4$  větší než zisk, který přinese. (Jakým podmínkám tato situace odpovídá v přírodě a kde druhy  $\text{C}_4$  přednostně rostou, si řekneme v dalším díle.)

#### Kdy a u kterých skupin se fotosyntéza $\text{C}_4$ objevuje?

Výzkum DNA ukázal, že rostliny  $\text{C}_4$  vznikly vícekrát nezávisle. Zatímco v knize *Plant Biology* z r. 1999 se píše o nejméně 31 počátcích, Rowan Sage ve svém článku o evoluci rostlin  $\text{C}_4$  z r. 2004 uvádí již 45 až 48 nezávislých vzniků! Výzkum běží rychle kupředu a výsledky jistě nejsou definitivní. Co se však

už dnes jeví zřejmé, je jakási náchylnost rostlin  $\text{C}_3$  stát se  $\text{C}_4$ .

Čím je věda „dál“, tím soudobějšími rostliny  $\text{C}_4$  shledává. Extrémní odhady jsou např. prvohorní karbon (asi před 300 miliony let) – v době, ve které (jak dnes víme) nebyly ještě kvetoucí rostliny. Ještě r. 1999 najdeme mutační výpočet stáří trav  $\text{C}_4$  75 milionů let. Nejnovější práce, která se souborně věnuje vzniku a vývoji rostlin  $\text{C}_4$ , však hovoří o „pouhých“ 20–35 milionech let (u trav). Pro srovnání, nejstarší fosilie se zachovanou věncitou anatomii (znak současných trav  $\text{C}_4$ ) je stará 12,5 milionu let. Od této doby můžeme jejich existenci snad považovat za prokázanou.

Dvouděložné druhy  $\text{C}_4$  jsou však pravděpodobně ještě mladší a zdá se, že vznikají dodnes. Tomu nasvědčuje i skutečnost, že zatímco celé rody travin jsou většinou buď  $\text{C}_3$  nebo  $\text{C}_4$ , u dvouděložných je to často v rámci jednoho rodu „namíchané“. Existují však, jak to tak bývá, výjimky. Např. dvouděložné laskavce jsou všechny  $\text{C}_4$ , naproti tomu tráva *Alloteropsis semialata*, původem z Afriky, může být  $\text{C}_3$  i  $\text{C}_4$ . Krásným příkladem evolučního mládí dvouděložných je již zmíněný rod *Flaveria*. V něm najdeme jak zástupce  $\text{C}_3$  a  $\text{C}_4$ , tak druhy, které jsou „na půli cesty“.

Počet dnes známých druhů  $\text{C}_4$  se blíží 10 000. Více než polovinu z nich tvoří trávy (lipnicovité – *Poaceae*, viz tab. I). (Eko)fyzio-

Zleva čirok černý (*Sorghum nigrum*), zemědělsky významný čirok (*Sorghum bicolor*) a kalužnice křivoklasá (*Eleusine coracana*), známá též jako korakan. Snímky © Romana Rybková.



**Dochan (*Penisetum*)** na jihu Španělska roste na náspu silnice u moře, tedy na místě, kde panují extrémní podmínky (prudké slunce, slaný vzduch i půda, minimum živin). Snímky © Romana Rybková.

logické vysvětlení jejich úspěšnosti však není tak jednoduché. Evoluční zjednodušení je následující: Metabolismus  $C_4$  vznikl u trav dříve než u ostatních skupin. Proto měl víc času „vyladit se“, aby poskytoval maximální výhody. Navíc být travou je samo o sobě celosvětově extrémně úspěšná strategie bez ohledu na typ metabolismu. Opět není zcela jasné proč. U dvouděložných na druhou stranu překvapuje počet čeledí, ve kterých se syndrom  $C_4$  objevil a objevuje.

#### Kdy si vegetace $C_4$ podmanila Zemi?

Jako se fotosyntéza  $C_3$  a  $C_4$  výrazně liší ve svém principu, liší se i ve volbě oxidu uhlí-

čitého s lehkým ( $^{12}C$ ) a těžkým ( $^{13}C$ ) izotopem uhlíku. Výsledkem je jejich odlišné zastoupení v biomase rostlin  $C_3$  a  $C_4$ , ale také ve fosiliích býložravců, kteří se jimi živili. K obrovské izotopové změně v zubní sklovině kopytníků a ve fosilizovaných skořápkách vajec pštrosů došlo na mnoha (tehdy) teplých místech světa před 8–5 miliony let. Tento zlom se obecně považuje za vítězství  $C_4$  druhů v teplých travinných biotopech. Koncentrace  $CO_2$  se však v oné době téměř nelišila od té dnešní. Před 15–5 miliony let se vzdušná koncentrace  $CO_2$  navíc nijak dramaticky nesnižovala. Hlavní roli v postupném šíření vegetace  $C_4$  tedy patrně sehrálo klima, které se postupně stávalo v mnoha částech tropů, subtropů a teplejšího mírného pásu sušší a sušší.

Největšího zvýhodnění se rostliny s pumpou  $CO_2$  dočkaly během dob ledových. Přestože u nás převažovala tundra, blíže k rovníku se ochladilo jen málo. Navíc bylo mnohde sušší podnebí, což přispělo k dalšímu rozmachu druhů  $C_4$  na šířícím se bezlesí. Přitom nešlo jen o šíření. Silný evoluční tlak (soudobá výhodnost „být  $C_4$ “) nepochybně urychlil i vznik a vývoj nejmladších skupin  $C_4$ , hlavně dvouděložných.

#### Svět před fenoménem $C_4$ a s ním

Protože i vědci rádi fantazírují, objevují se stále nové spekulace o tom, co rostliny  $C_4$  zásadně změnily. Popularizujeme zde hypotézu nejdůležitější (z antropocentrického pohledu).

Možná jste si již uvědomili, že vítězné tažení trav  $C_4$ , které pokryly většinu tropické a subtropické otevřené krajiny, spadá do počátků evoluce člověka. Většina antropologů míní, že by člověk nevznikl, kdyby jeho předkové nemuseli slézt ze stromů. Tato věc se stala v jižní a východní Africe, kolébce lidstva, právě v pozdním miocénu (před 8–5 miliony let), kdy vegetace  $C_4$  poprvé nastoupila masově. Těžko můžeme tvrdit, že odlesnění, které donutilo primáty chodit po zemi, bylo způsobeno šířením těchto rostlin. Lesy by patrně ustoupily i bez nich – suchem. Nicméně krajina, ve které se naši předci po další miliony let pohybovali, byla z velké části  $C_4$ . To mohlo jejich další vývoj nasměrovat.

Podle zubní skloviny fosilních hominidů (hlavně *Australopithecus africanus*) z doby před 3–2,5 miliony let se odhaduje, že podíl rostlin  $C_4$  v jejich jídelníčku (ať už přímo nebo „prohnaných“ přes býložravce) činil nejméně 25 %. Soustavnější izotopové měření fosilí vývojových stupňů člověka však bohužel nemáme. Tyto vykopávky jsou tak vzácné, že jen málokdy bylo dovoleno brousit jim zuby pro izotopové analýzy.

Většinu evoluce tedy člověka provázely druhy  $C_4$ , často v zapojené vegetaci. Je pravděpodobné, že nebýt jich, vypadáme a konáme dnes jinak.

Novinka z nakladatelství  
**PASEKA**

knihkupectví  
**fišer**

• PASEKA •



FRANK WILCZEK

### Lehkost bytí aneb Bytí jako světlo

*O hmotnosti, éteru  
a sjednocování sil*

váz., 304 stran, cena 350 Kč,  
z angličtiny přeložil Jan Fischer

V posledním čtvrtstoletí se naše chápání nehlubší reality přírody radikálně změnilo. Jsme teď až svůdně blízko dlouho očekávanému průlomu – velkému sjednocení fundamentálních sil přírody. Vůdčí roli ve formulaci nově objevených zákonů a přístupů sehrál renomovaný fyzik a nositel Nobelovy ceny Frank Wilczek. *Lehkost bytí aneb Bytí jako světlo*, kniha přístupná, okouzlující i troufalá, předvádí vesmír, v němž hmota je bzukot podivné hudby, hmotnost nic neváží a prázdny prostor je mnohvrstevný, mnohobarevný supravodí. Poskytuje velkolepý nový pohled na náš fantastický vesmír a předvídá nový zlatý věk fundamentální fyziky.

Frank Wilczek (1951) je americký fyzik polsko-italského původu. V současnosti působí jako profesor na Massachusettském technickém institutu. Je nositelem Nobelovy ceny za fyziku a je považován za jednoho z nejvýznamnějších teoretických fyziků současnosti.

Knihu vydávají společně nakladatelství Argo, Dokořán a Paseka.

Nakladatelství Paseka, Chopinova 4, 120 00 Praha 2

tel.: 222 710 751-3, fax: 222 718 886, e-mail: paseka@paseka.cz, www.paseka.cz

Veškerou produkci nakladatelství Paseka obdržíte v Knihkupectví Fišer, Kaprova 10, Praha 1

INZERCE

V příštím pokračování si povíme něco o ekologii a rozšíření rostlin  $C_4$ .