



**TURUN  
YLIOPISTO**

**Fotosynteesin tehokkuuden parantaminen keinona lisätä  
viljelykasvien tuottavuutta**

TkK-tutkielma  
Turun yliopisto  
Bioteknologian laitos  
Biotekniikka  
huhtikuu 2024  
Inkeri Mentula

*Turun yliopiston laatu järjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.*

TURUN YLIOPISTO

Bioteknologian laitos

Inkeri Mentula: Fotosynteesin tehokkuuden parantaminen keinona lisätä viljelykasvien tuottavuutta

Tutkielma, 24 s.

Biotekniikka

toukokuu 2024

*Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.*

---

Fotosynteesi luo perustan maapallon elämälle, sillä se on ainoa merkittävä mekanismi, jolla eliökunta saa energiaa käyttöönsä. Se on biosynteesireaktiosarja, jossa fotoautotrofiset eliöt, kuten viljelykasvit, tuottavat vedestä ja ilmakehän hiilidioksidista kemiallista energiaa sekä happea valon avulla.

Maapallon väkiluvun kasvaessa ruoantuotannon on kasvettava. Koska maanviljelyyn käytettävän pinta-alan kasvattamisessa on paljon sosiaalisia, taloudellisia sekä ilmastonmuutoksen aiheuttamia haasteita, on viljelykasvien fotosynteesin tehostaminen potentiaalinen tapa kasvattaa viljelykasvien tuottoa vaatimatta niin valtavia yhteiskunnallisia muutoksia.

Fotosynteesi ei käytä kaikkea saatavilla olevaa valoa, ja ympäristön olosuhteet voivat heikentää prosessia entisestään. Synteettinen biologia tarjoaa kuitenkin mahdollisuuden muokata fotosynteesin reaktion komponentteja tehokkaammiksi tai kestävämmiksi, jolloin kasvi voisi hyödyntää saatavilla olevaa energiaa paremmin ja tuottaa enemmän satoa. Muokkauskohteita ovat muun muassa valoa keräävät rakenteet, kuten pigmentit, tai fotosynteettisen elektroninsiirtoketjun komponentit ja hiilensidontareaktioiden entsyymit. Muokkauksilla voidaan yrittää siis laajentaa kasvin absorboiman valon spektriä, parantaa yksittäisten entsyymien tehokkuutta, edistää hiilensidontaa tai vähentää kasvin alttiutta ympäristön stressitekijöille.

Suurin osa näistä tekniikoista on kuitenkin vielä varhaisessa tutkimusvaiheessa eikä ole osoittautunut eri lajeilla toimivaksi. Tämä johtuu pääosin siitä, että fotosynteesi on vain osa kasvin laajaa toisiinsa vaikuttavien metabolisten ja solunvälisten prosessien verkkoja, jotka voivat vaihdella huomasti eri lajien ja jopa lajikkeiden välillä. Fotosynteesiä tehostettaessa kasvi onkin otettava huomioon kokonaisuutena, jotta saadaan kehitettyä merkittäviä tekniikoita tuottavuuden lisäämiseksi.

Asiasanat: fotosynteesi, viljelykasvisato, synteettinen biologia

# Sisältö

<b>1</b>	<b>JOHDANTO .....</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>FOTOSYNTESISIN PERUSPERIAATTEET.....</b>	<b>5</b>
2.1	VALOREAKTIOT .....	5
2.2	HIILENSIDONTAREAKTIOT.....	7
<b>3</b>	<b>FOTOSYNTESISIN MUOKKAUSMENETELMÄT.....</b>	<b>9</b>
3.1	VALON HYÖDYNTÄMISEN TEHOSTAMINEN .....	9
3.1.1	<i>Pigmentin muodostuksen vähentäminen tai eksoottisten pigmenttien hyödyntäminen...</i>	<i>11</i>
3.1.2	<i>Fotosynteettisten proteiinien määrän kasvattaminen.....</i>	<i>12</i>
3.1.3	<i>Fotosynteesilaitteiston uudelleenyhdistely ja eliniän pidentäminen.....</i>	<i>13</i>
3.2	YMPÄRISTÖÖN SOPEUTUMISEN PARANTAMINEN .....	14
3.2.1	<i>Kasvun stressitekijä: hiilidioksidi .....</i>	<i>14</i>
3.2.2	<i>Kasvun stressitekijä: valo .....</i>	<i>16</i>
3.2.3	<i>Kasvun stressitekijä: vesi .....</i>	<i>18</i>
<b>4</b>	<b>YHTEENVETO .....</b>	<b>19</b>
<b>5</b>	<b>KIRJALLISUUS.....</b>	<b>21</b>

# 1 Johdanto

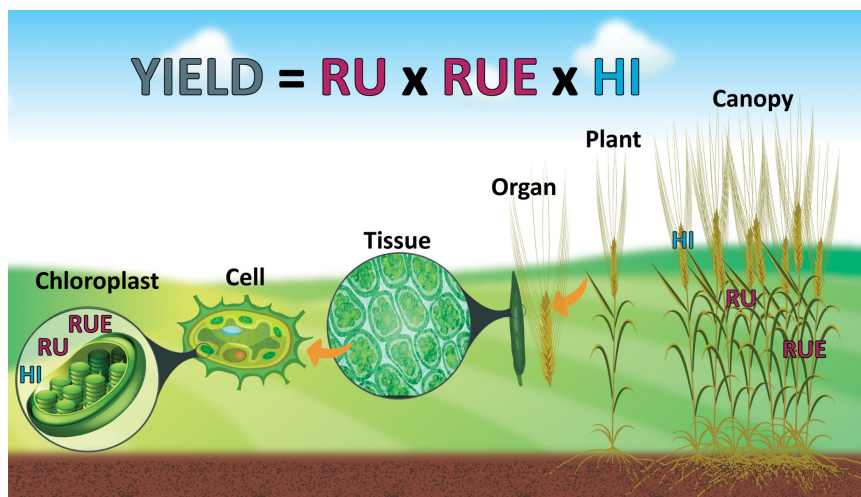
Fotosynteesi luo perustan koko maapallon elämälle. Se käyttää auringon valoa, vettä ja hiilidioksidia tuottaakseen kemiallista energiaa ja happea, jotka molemmat ovat välttämättömiä heterotrofisten eliöiden, kuten ihmisten, soluhengitykselle sekä metabolisille prosesseille. Fotosynteesi tarkoittaa biosynteesireaktioita, joihin kykenevät kasvit, levät ja osa bakteereista. Näitä eliöitä kutsutaan fotoautotrofeiksi, eli ne saavat energiansa auringon valosta ja hiilensä ilmakehän hiilidioksidista. Fotosynteesin tehokkuus määrittelee kasvin kaikkien prosessien tehokkuuden tarjoamalla niille energian sekä tärkeät rakenneosat.

Yhdistyneiden kansakuntien elintarvike- ja maatalousjärjestö (engl. *Food and Agriculture Organization*, FAO) on määrittänyt maailmanlaajuisen maatalouden tulevaisuudenkatsausfoorumillaan, että vuoteen 2050 mennessä 9,1 miljardin ihmisen ruokkimiseksi ruoantuotannon täytyy kasvaa 70 prosenttia vuoden 2005 tuotantoon verrattuna (FAO 2009). Yhdistyneiden kansakuntien viimeisimmän arvion mukaan maapallon väkiluku tulee kuitenkin kasvamaan enemmän kuin vuonna 2009 arveltiin: sen arvioidaan nyt nousevan 9,7 miljardiin vuoteen 2050 mennessä. Lisäksi myöhempien tutkimusten mukaan maanviljelyn tuotannon on kasvettava pahimmassa tapauksessa jopa 110 prosenttia, kun otetaan huomioon väestönkasvun lisäksi myös biopolttoaineiden tarve sekä lisääntyvän vaurauden aiheuttama eläintuotteiden kysynnän kasvu (Ray ja muut 2013). Lisäksi FAO:n vuoden 2009 arvion mukaan suurin osa tuotannon kasvusta täytyy tulla paremmista viljelykasvisaannoista. Koska viljelypinta-alan laajentamisessa on paljon sosiaalisia, taloudellisia sekä ilmastonmuutoksen aiheuttamia haasteita, on viljelykasvien fotosynteesin tehostaminen potentiaalinen tapa kasvattaa viljelykasvien tuottoa vaatimatta niin valtavia yhteiskunnallisia muutoksia.

Happea tuottava fotosynteesi on epätäydellistä: kasvi absorboi vain noin 40 % kasviin osuvasta valosta (Leister 2019). Lisäksi ympäristön olosuhteet vaikuttavat kasvin prosessien tehokkuuteen, sillä erilaiset suojamekanismit vaativat energiaa. Voitaisiin siis kuvitella, että valon hyödyntämistä tehostamalla tai ympäristöönsä sopeutumista parantamalla kasvi pystyisi käyttämään enemmän tarjolla olevaa energiaa, ja täten sen muut prosessit, kuten kasvu, paranisivat. Fotosynteesin reaktioiden komponentit ja rakenne tunnetaankin hyvin, ja joitakin konsepteja fotosynteesin prosessien

parantamiseksi on jo osittain kokeiltu. Nämä konseptit ovat vaihtelevan monimutkaisia aina yksittäisten komponenttien muokkauksesta koko prosessin uudelleensuunnitteluun, joka sekin voidaan tehdä yksittäisen solun, solukon tai kokonaisen latvuston tasolla. (Leister 2023.)

Fotosynteesin merkitys sadon määrälle esitetään kuvassa 1. Kuten kuvassa 1 näkyy, sadon määrään vaikuttaa kolme fysiologista tekijää: kasvin elinaikanaan keräämä säteilyenergia (RU), fotosynteesin teho (RUE) sekä sadonkorjuukelpoiseksi päätyvä biomassa (HI) (Araus ja muut 2021). Näiden tekijöiden suuruudet suhteessa toisiinsa eivät kuitenkaan ole vielä täysin selvillä: erityisesti fotosynteesin tehon kasvattamisen tarkka vaikutus sadon määrään on edelleen epäselvä (Kohli ja muut 2020).



*Kuva 1. Fotosynteesin rooli sadon tuotossa on kolmen fysiologisen tekijän tulo: kasvin elinaikanaan keräämän säteilyenergian (engl. accumulated radiation uptake, RU), säteilyenergian kemialliseksi muuntamisen eli fotosynteesin tehon (engl. radiation use efficiency, RUE) sekä sadonkorjuukelpoiseksi päätyvän biomassan osuuden kokonaisbiomassasta (engl. harvest index, HI). Kaikki nämä kolme tekijää riippuvat kasvin eri rakennetasojen (viherhiukkanen, solu, solukko, kasvinosa, kasvi, latvusto) toiminnasta kokonaisuutena. (Araus ja muut 2021)*

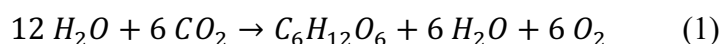
Tässä tutkielmassa käydään läpi fotosynteesin peruseriaatteet, minkä jälkeen esitellään erilaisia fotosynteesin muokkauksia, joilla pyritään tehostamaan fotosynteesin reaktioita biomassan kasvattamiseksi tai optimoimaan kasvin ympäristöönsä mukautumista. Suurin osa näistä tekniikoista on kuitenkin vielä varhaisessa tutkimusvaiheessa, eikä yksikään ole osoittautunut saumattomaksi ja kaikissa tilanteissa toimivaksi. Tämä johtuu suurilta osin siitä, että fotosynteesi on vain osa kasvin laajaa toisiinsa vaikuttavien metabolisten ja solunvälisten prosessien verkkoja, jotka voivat vaihdella huomasti eri lajien ja jopa

lajikkeiden välillä. Tämän takia tutkielma ei tarjoa valmiita vastauksia kysymykseen viljelykasvien tuoton tehostamisesta fotosynteesin avulla vaan esittelee fotosynteesin muokkaamiseen liittyvän tutkimuksen nykytilaa.

## 2 Fotosynteesin peruseriaatteen

Happea tuottava fotosynteesi on biosynteesireaktiosarja, joka tuottaa hiilidioksidista ja vedestä valoenergian avulla happea ja kemiallista energiaa. Se on merkittävin mekanismi, jolla eliökunta saa energiaa käyttöönsä. Se on myös eliökunnan historian kannalta merkittävä mekanismi, sillä se on tuottanut valtaosan ilmakehän hapesta ja siten vaikuttanut elämälle suotuisien olosuhteiden, kuten UV-säteilyltä suojaavan otsonikerroksen, muodostumiseen. Fotosynteesiin kykenevät kasvit, fotosynteettiset levät ja jotkin bakteerit, kuten syano- ja purppurabakteerit. Kemialliseen muotoon varastoidun energian nämä fotosynteettiset organismit hyödyntävät kasvuun ja muihin aineenvaihduntareaktioihin. (Sarvikas ja muut 2017.)

Happea tuottavan fotosynteesin reaktioyhtälössä (1) vesi toimii elektroninluovuttajana, ja reaktiotuotteina on hapen lisäksi kolmehiilinen glyseraldehydi-3-fosfaatti (G3P), jota voidaan käyttää energian tuottoon (glykolyysissä tai sitruunahappokierrossa) tai varastointiin (sakkaroosin tai tärkkelyksen valmistus). Yleisesti yhtälössä reaktiotuotteena esitetään kuusihäilinen hiilihydraatti glukoosi. H<sub>2</sub>O esiintyy yhtälön molemmilla puolilla, jotta esitysmuodossa korostuisi se, että fotosynteesin tuottama happi irtaää vesimolekyyleistä eikä hiilidioksidista:



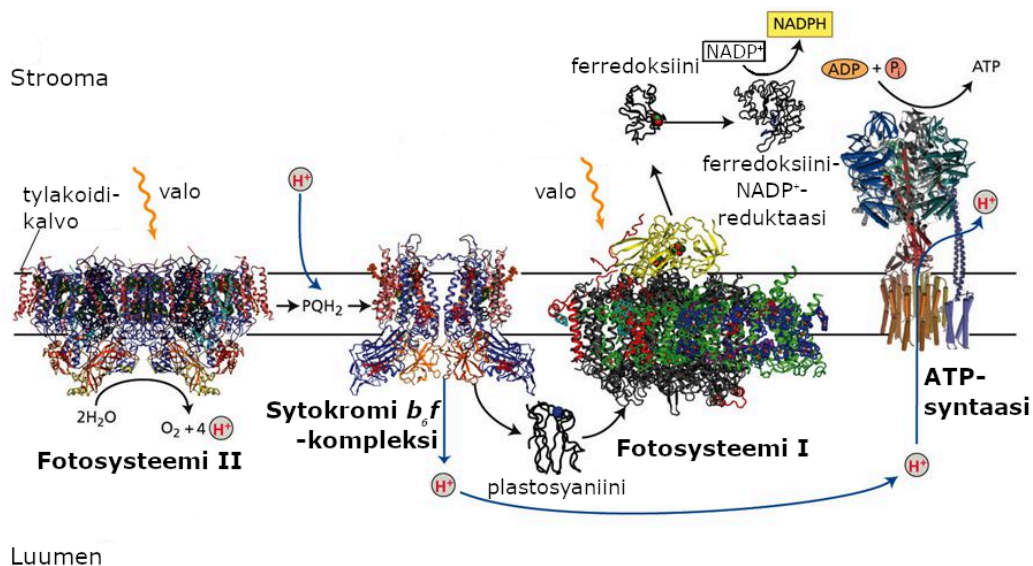
Fotosynteesi tapahtuu kasvisoluilla viherhiukkasissa. Sen reaktiot jaetaan valo- ja hiilensidontareaktioihin. Valoreaktioissa viherhiukkasen kalvostolle sitoutuneet pigmentti-proteiinikompleksit eli valohaavit absorboivat valoenergiaa, joka kulkee reaktiokeskuksen kautta elektroninsiirtoreaktioihin, joissa energia sitoutuu kemialliseen muotoon. Valoreaktiot tuottavat runsasenergisiä yhdisteitä, ATP:ta ja NADPH:ta, joiden energiaa hyödynnetään muun muassa hiilensidontareaktioissa. Nämä reaktiot puolestaan koostuvat Calvin-Benson-Bassham-kierrokseksi kutsutusta reaktiosarjasta, joka tuottaa hiilihydraatteja.

### 2.1 Valoreaktiot

Valoreaktiot tapahtuvat kasveilla viherhiukkasten tylakoidikalvostolla. Näiden reaktioiden kautta vesimolekyylit hajotetaan valoenergian avulla hapeksi, elektroneiksi



ja protoneiksi. Ensiksi valohaavien pigmentit virittyvät, minkä jälkeen tämä viritysendergia siirtyy reaktiokeskuksille, joiden virittyminen mahdollistaa veden hapettamisen. Kuva 2 esitellään valoreaktioiden neljä suurta proteiinikompleksia sekä muutamia muita olennaisia proteiineja, jotka osallistuvat lineaariseen elektroninsiirtoon. Fotosysteemi II:n (PSII) reaktiokeskuksessa reaktiokeskusklorofylli ( $P_{680}$ ) virittyy, jolloin siitä tulee voimakas pelkistin, eli se luovuttaa elektronin. Hapettunut  $P_{680}^+$  kykenee aiheuttamaan elektronin riistämisen vedeltä, mikä hajottaa vesimolekyylin. Myös fotosysteemi I:n (PSI) reaktiokeskuksessa on virittyvä klorofylli ( $P_{700}$ ), josta tulee voimakas pelkistin. Linearisessa elektroninsiirrossa jokainen jäsen pelkistää aina seuraavan, kunnes lopulta  $NADP^+$  pelkistyy ferredoksiini- $NADP^+$ -reduktaasin katalysoimana runsasenergiseksi NADPH:ksi. Lisäksi veden hajotessa PSII:llä hapeksi ja protoneiksi ( $H^+$ ) sekä sytokromi  $b_6f$ -kompleksin reaktioissa, joissa siirretään elektroneja plastokinolilta plastosyaniinille, lumeniin kertyy protoneja. Tämä aiheuttaa protonigradientin lumenista strooman suuntaan, joka purkautuu pääasiassa ATP-syntaasin kautta. ATP-syntaasi tuottaa protonivirran avulla ATP:ta. (Sarvikas ja muut 2017.)



*Kuva 2. Tylakoidikalvoston neljä suurta proteiinikompleksia: fotosysteemi II, sytokromi  $b_6f$ , fotosysteemi I ja ATP-syntaasi, muita elektroninsiirtäjäproteiineja, kuten plastosyaniini, plastokinoli ( $PQH_2$ ) ja ferredoksiini sekä NADPH:n muodostumista katalysoiva ferredoksiini- $NADP^+$ -reduktaasi, jotka toimivat osana fotosynteesin valoreaktioita. Kuvaan on lisäksi merkitty vesimolekyylin hajoamisreaktio fotosysteemi II:lla sekä protonien ( $H^+$ ) kulkeminen lineaarisessa elektroninsiirrossa. (Muokattu kuvasta Taiz ja Zeiger 2010.)*

## 2.2 Hiilensidontareaktiot

Hiilensidontareaktioissa ATP:n ja NADPH:n avulla kasvi tuottaa hiilidioksidista orgaanisia hiilirunkoja. Näitä reaktioita kutsutaan Calvin-Benson-Bassham-kierroksi tai lyhyesti C<sub>3</sub>-kierroksi, ja ne tapahtuvat viherhiukkasen stroomassa. Kasvi saa hiilidioksidin lehden säädelyjen ilmarakojen kautta. C<sub>3</sub>-kierron ensimmäinen vaihe on hiilidioksidin yhteyttäminen eli ribuloosi-1,5-bisfosfaatin (RuBP) karboksylaatio. Reaktiota katalysoi ribuloosi-1,5-bisfosfaattikarboksylaasioksygenaasi-entsyymi eli RuBisCO. Toisessa vaiheessa RuBP:stä muodostettu 3-fosfoglyseraatti (3-PGA) pelkistetään ATP:n ja NADPH:n energialla suuremman energiapotentiaalisen triosifosfaateiksi. Kolmannessa vaiheessa syklin lähtöaine RuBP regeneroidaan ATP:n avulla osasta triosifosfaateista takaisin RuBP:ksi, jotta sykliä voidaan toistaa.

C<sub>3</sub>-kierron ensimmäisen vaiheen rubisco-entsyymi kuitenkin katalysoi kahta reaktiota: yllä mainittua hiilidioksidin sitoutumista RuBP:hen eli karboksylaatiota mutta myös hapen sitoutumista RuBP:hen eli oksygenaatiota. Näistä jälkimmäinen tuottaa 3-PGA:n lisäksi kaksihiilistä fosfoglykolaattia (2-PG), jota ei voida hyödyntää C<sub>3</sub>-kierrossa, jolloin se täytyy käsitellä 3-PGA:ksi fotorespiraatioksi kutsutussa energiaa kuluttavassa reaktiosarjassa. Sen, kumpaa reaktiota rubisco katalysoi, määrittelee ilmakehän CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>-suhde tai tarkemmin hiilidioksidin saatavuus viherhiukkasen läheisyydessä.

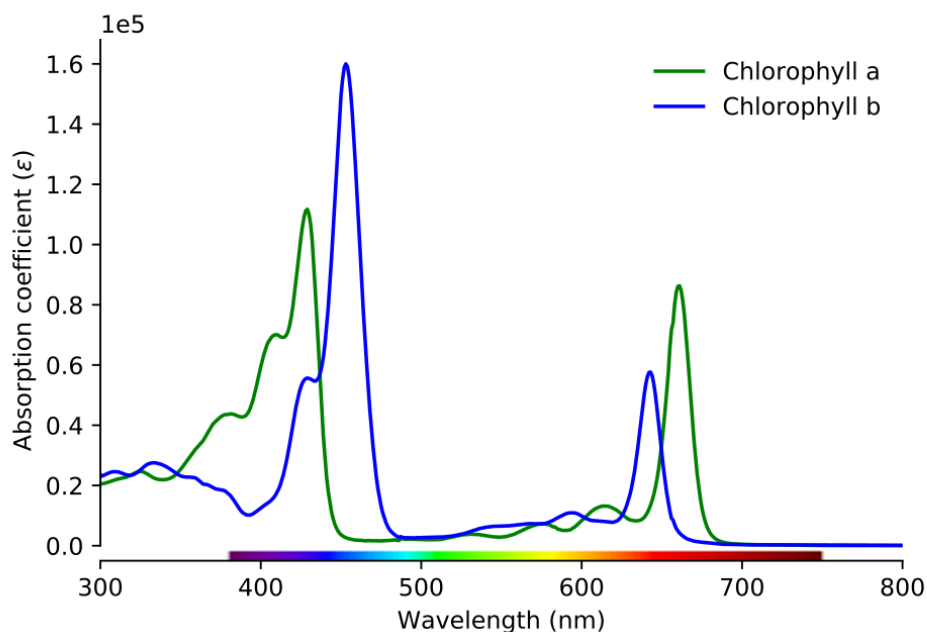
Kaikki kasvit eivät kuitenkaan ole yhtä herkkiä hiilidioksidin saatavuudelle – C<sub>4</sub>-kasvit ovat ilmakehän happipitoisuuden nousun luoman evoluutiopaineen aiheuttamaan C<sub>4</sub>-fotosynteesiin kykeneviä kasveja, jotka ovat sopeutuneet aurinkoiseihin ja kuiviin kasvuolosuhteisiin. Ne pystyvät konsentroimaan hiilidioksidia rubiscon lähelle ja täten vähentämään energiaa kuluttavaa fotorespiraatiota, eli ne hyödyntävät saatavilla olevaa hiilidioksidia tehokkaammin kuin C<sub>3</sub>-kasvit. Niillä hiilidioksidi sitoutuu kahdesti: ensin mesofyllisoluissa fosfoenolipyruvaatti-karboksylaasin (PEPC) avulla C<sub>4</sub>-kierrossa ja toisen kerran johtojännetupen soluissa C<sub>3</sub>-kierrossa rubiscon avulla. C<sub>4</sub>-kierron entsyymejä löytyy mesofyllisoluista ja johtojännetupen soluista, kun taas C<sub>3</sub>-kierron entsyymejä löytyy vain johtojännetupen viherhiukkasista. C<sub>4</sub>-kasvit eroavat C<sub>3</sub>-kasveista myös anatomisesti siten, että niiden runsaasti viherhiukkasia sisältäviä johtojännetupen soluja ympäröi tiiviisti lehden mesofyllisolut. Suurin osa C<sub>4</sub>-kasveista kuuluu

heinäkasvien luokkaan, ja tunnetuimpia C<sub>4</sub>-viljelykasveja ovat maissi, sokeriruoko ja durra. (Sarvikas ja muut 2017.)

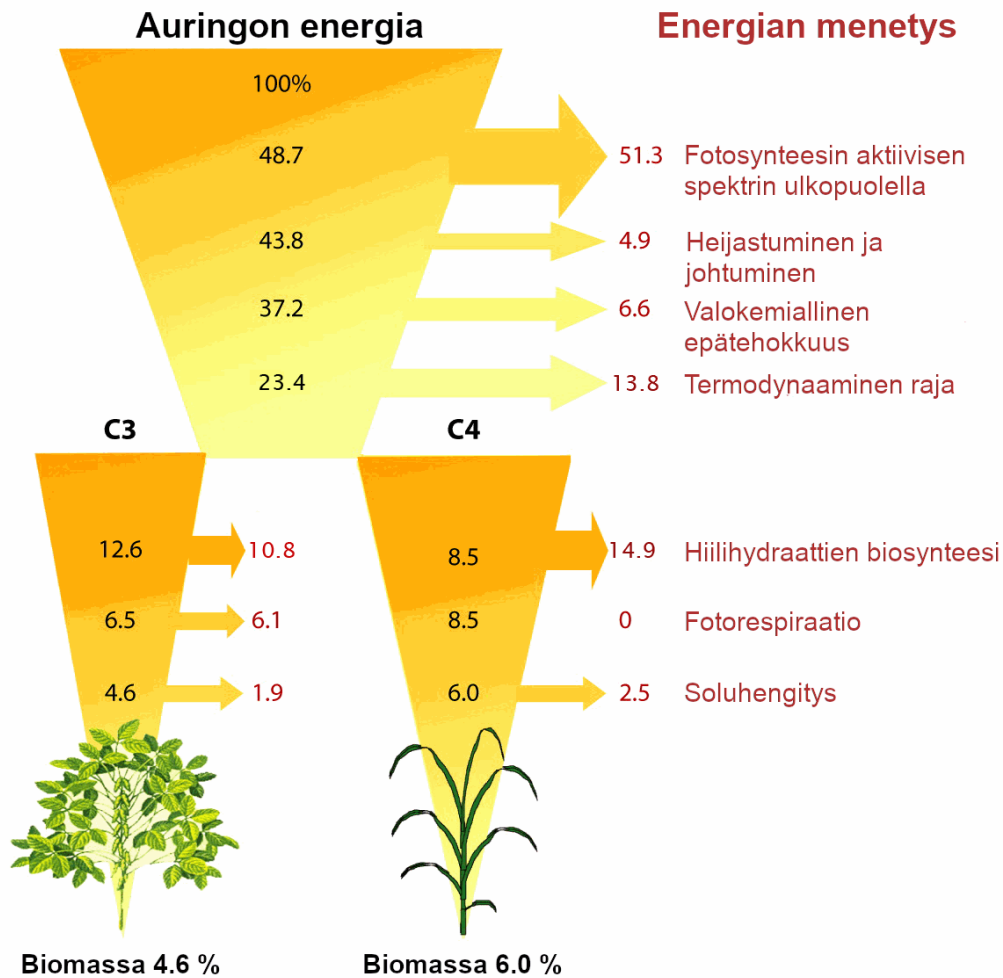
### 3 Fotosynteesin muokkausmenetelmät

#### 3.1 Valon hyödyntämisen tehostaminen

Fotosynteesi ei hyödynnä kaikkea saatavilla olevaa valoenergiaa. Kasvikunnan yleisimmät klorofyllityypit *b* ja *a* absorboivat valoa erityisesti 400–500 nm:n ja 550–700 nm:n välillä (Kuva 3). Nämä näkyvän valon aallonpituudet kattavat kuitenkin vain noin puolet auringon säteilyenergiasta. Lisäksi valon hyödyntämistä rajoittaa Calvin-Benson-Bassham-kierron entsyymien rajallinen hiilensidonnan reaktioiden katalysointikyky, fotosynteesin elektroninsiirtoketjun maksimikapasiteetti, viritysongian ei-valokemiallinen vaimeneminen ja ei-kontrolloitu viritysongian menetys lämpönä sekä fotosynteesin suojamekanismit, jotka yhdessä aiheuttavat ilmiön nimeltä valosaturoutuminen. Valoenergian menetystä energiamuutoksen eri vaiheissa havainnollistetaan Kuva 4. Liian kirkas valo myös hajottaa fotosynteesiin osallistuvia rakenteita ilmiössä nimeltään fotoinhibitio. Valon aiheuttamasta fotosynteesin rajoittamisesta kerrotaan lisää kappaleessa 3.2.2. (Sarvikas ja muut 2017.)



*Kuva 3. Klorofylli a:n ja b:n absorptiospektrit auringon valon taajuuksilla 300–800 nm. (Muokattu kuvasta Serge 2018.)*



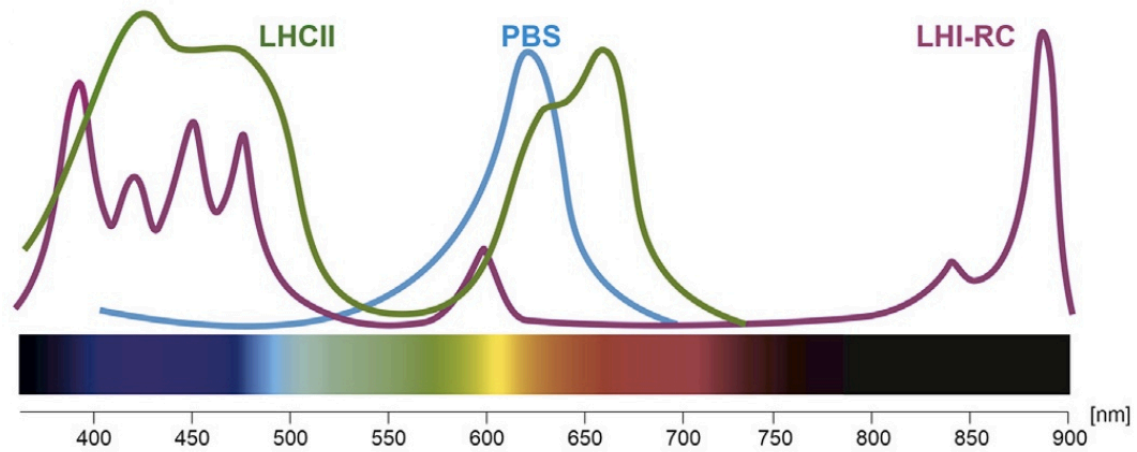
*Kuva 4. Auringon valoenergian prosentuaalinen menetyks muunnoksessa biomassaksi. Kuvassa näkyy C<sub>3</sub>- ja C<sub>4</sub>-kasvien erot. Luvut on laskelmoitu lämpötilassa 30 °C sekä CO<sub>2</sub>-pitoisuudessa 387 ppm ja auringon säteilystä on huomioitu koko spektri. Kuvan biomassaprosentit C<sub>3</sub>- ja C<sub>4</sub>-kasveille esittävät teoreettista maksimaalista fotosynteesin energiamuunnostehokkuutta (RUE). (Muokattu kuvasta Zhu ja muut 2010.)*

Tämän takia onkin kaksi ilmiselvää tapaa parantaa valoenergian keräämistä ja sen muuntamista kemialliseksi: hyödynnettävän valospektrin laajentaminen muokkaamalla pigmenttejä sekä prosessin valosaturoitumisen sietokyvyn kasvattaminen siirtämällä sen vaikutusta korkeammille valon intensiteeteille (Blankenship ja Chen 2013; Long ja muut 2015). Blankenshipin ja Chenin mukaan valospektrin laajentaminen kasvattaisi absorboitujen fotonien määrää pinta-alayksikköä kohden eli potentiaalisesti varastoitavan energian maksimimäärää. Lisäksi heidän mukaansa valohaavien vähentäminen kasvattaa absorboitujen fotonien todennäköisyyttä tuottaa varastoitavaa energiaa eli se vähentää valosaturoitumisen aiheuttamaa valoenergian hukkaamista.

### ***3.1.1 Pigmentin muodostuksen vähentäminen tai eksoottisten pigmenttien hyödyntäminen***

Monissa tutkimuksissa on todettu, että valoa keräävien rakenteiden vähentäminen kasvattaa biomassaa sekä kasveissa että mikrolevissä (Ort ja muut 2011; Slattery ja Ort 2021). Ortin ja muiden mukaan tällöin valoa pääsee ylempien lehtien läpi myös kasvin alempaan latvustoon, mikä kokonaisuudessaan edistää valon keräämistä. Valon keräämistä voikin rajoittaa esimerkiksi vähentämällä klorofyllin määrää. Tällä pitäisi olla myös muita hyötyjä: typen käyttö tehostuisi, sillä sitä tarvitaan vähemmän klorofyllin biosynteesiin, ja veden käyttö tehostuisi, sillä alemmissa latvustoissa on kosteampi ilma. Klorofyllin vähentämisellä on kuitenkin väistämättömiä negatiivisia sivuvaikutuksia, sillä tämä molekyyli on keskeinen osa fotosynteesireaktioita. Tämän takia tämän lähestymistavan kanssa täytyisi suunnitella lehden pigmenttimäärä ottaen huomioon ainakin kasvin kasvuvaihe sekä lehden paikka latvustossa. (Leister 2023.)

Leister (2023) esittelee myös yhtenä vaihtoehtona eksoottisten pigmenttien käytön fotosynteesin tehostamisessa. Hänen mukaansa eri lajien valohaavikomplekseja yhdistelemällä voitaisiin laajentaa hyödynnettävien valon taajuuksien spektriä. Euroopan tiedeneuvoston (engl. *European Research Council*, ERC) rahoittama PhotoRedesign-konsortio onkin visioinut yhdistävänsä fotosysteemikomponentteja kolmelta eri malliorganismilta: purppurabakteerilta (*Rhodobacter sphaeroides*), syanobakteerilta (*Synechocystis* sp. PCC 6803) sekä lituruoholta (*Arabidopsis thaliana*). Tällöin hyödynnettävän valon spektri voisi sisältää kaikkien näiden eliöiden absorptiospektrin taajuuksia (Kuva 5).



*Kuva 5. Kasvien ja levien (LHCII), syanobakteerien (PBS) ja purppurabakteerien (LHI-RC) valonkeräyskompleksien absorptiospektrit. Kuvaajia ei ole skaalattu absorbanssin mukaan. (Leister 2023.)*

### **3.1.2 Fotosynteettisten proteiinien määrän kasvattaminen**

Toinen tapa tehostaa fotosynteesiä olisi kasvattaa siihen osallistuvien komponenttien määrää. Leisterin (2023) mukaan fotosynteettisten proteiinien lisääminen voitaisiin ihanteellisesti toteuttaa kaikkien fotosynteesiin liittyvien geenien pääsääätelytekijän eli eräänlaisen päätranskriptiotekijän aktiivisuuden lisäämisellä. Potentiaalisesti tällaisia löydettyjä transkriptiotekijöitä voisivat olla esimerkiksi paljon tutkitut tuman koodaamat GOLDEN2-LIKE (GLK) -transkriptiotekijät sekä fotosynteesin geenisäätelyn verkostoista löytyvät mEmBP-1- ja HIGHER YIELD RICE (HYR) -transkriptiotekijät, joiden kaikkien on huomattu kasvattavan ainakin riisin satoa (Ambavaram ja muut 2014; Leister 2023; Perveen ja muut 2020).

Myös joidenkin yksittäisten liukenevien elektroninsiirtäjien yliexpression on huomattu tehostavan kasvien fotosynteesiä tai kasvua (Blanco ja muut 2011; Chida ja muut 2007; Tognetti ja muut 2006, 2007; Yamamoto ja muut 2016). Näihin kuuluu edellä mainittujen julkaisujen mukaan plastosyaniini ja ferredoksiini sekä syanobakteereille ja joillekin leville tyypilliset sytokromi  $c_6$  ja flavodoksiini. Myös kahden proteiinikompleksiin kuuluvan fotosynteettisen proteiinin, sytokromi  $b_6f$ -kompleksiin kuuluvan Riesken proteiinin ja PSII-kompleksin D1-proteiinin yliexpression on huomattu tehostavan fotosynteesiä ja kasvua sekä lisäävän sen sisältävän proteiinikompleksin muidenkin proteiinien määrää (Chen ja muut 2020; M. Ermakova ja muut 2019). Riesken proteiinin yliexpression on jopa huomattu tehostavan elektroninsiirtoa, hiilensidontaa, biomassan

kasvua ja siementen tuottoa C<sub>3</sub>-kasvien lisäksi C<sub>4</sub>-kasveissa (M. Ermakova ja muut 2019; Simkin ja muut 2017).

Tätä yksinkertaista ideaa fotosynteesin komponenttien määrän kasvattamisesta rajoittaa kuitenkin Leisterin (2023) mukaan se, pystyvätkö tehostettua reaktiota seuraavat prosessit käsittelemään reaktiotuotteiden kasvanutta tarjontaa, vai käsitelläänkö ylimäärä hyödyttömään muotoon palautemekanismin avulla. Tämä vahvistaa sitä väitettä, että muokkauksia tehtäessä on tärkeää ottaa huomioon kokonaisuus, kun halutaan tehostaa koko fotosynteesiä ja siten kasvin kasvua. Tätä väitettä vahvistaa myös erään tutkimuksen havainto, että elektroninsiirron ja RuBP:n regeneraation samanaikainen tehostaminen kasvattaa biomassan kasvua enemmän kuin kumpikaan yksittäinen muokkaus (López-Calcano ja muut 2020).

### ***3.1.3 Fotosynteesilaitteiston uudelleenyhdistely ja eliniän pidentäminen***

Leisterin (2023) mukaan fotosynteesilaitteiston valohaaveja ja reaktiokeskuksia voisi myös muokata rekombinanttitekniikalla. Kappaleessa 3.1.1 mainitun eri eliöiden valoa keräävien rakenteiden yhdistelyn lisäksi muidenkin kompleksien lainaaminen voisi edistää fotosynteesin tehokkuutta. Esimerkiksi sammalen (*Physcomitrium patens*) flavoproteiinien siirtämisen lituruohon on huomattu edistävän vaihtoehtoisia elektronireittejä, jotka ovat konstitutiivisesti aktiivisia, eikä niihin vaikuta ylimääräisen valon aiheuttama virityksen ei-kemiallinen vaimeneminen (Yamamoto ja muut 2016).

Leister (2023) ehdottaa toiseksi fotosynteesilaitteiston tehostustavaksi sen muokkaamista siten, että se toimii aktiivisesti pidempään. On ehdotettu, että pidempään vihreänä pysyviä fenotyyppisiä eli kasviyksilöitä, jotka reagoivat lämpöstressiin kellastumalla hitaammin kuin muut, voitaisiin hyödyntää viljan jyvien täyttymisen maksimoimiseksi (Carmo-Silva ja muut 2017). Leisterin (2023) mukaan kuitenkin mutatoituneet geenit, joiden on huomattu vaikuttavan vihreänä pysymiseen, ovat löytyneet mutanteilta, jotka eivät enää kykene fotosynteesiin. Lisäksi vihreänä pysyminen saattaa olla epäedullista stressaavissa oloissa, kuten esimerkiksi kuivuudelle taipuvaisissa välimerellisissä ympäristöissä, joissa kasvit suosivat lyhyempiä elinkaaria (Araus ja muut 2021). Vihreänä pysyminen myös vaatii tarpeeksi ravinteita, sillä kasvit eivät voi siirtää rajallista tyyppiä vanhoista



solukoista uusiin. Tämän takia pidempään vihreänä pysyvistä mutanteista ei lopulta ole hyötyä, ellei muokata myös kasvin stressinsietokykyä tai ympäristöä.

### 3.2 Ympäristöön sopeutumisen parantaminen

Ympäristön aiheuttama stressi on yksi suurimmista kasvin kasvua hidastavista tekijöistä. Näihin tekijöihin kuuluu hiilidioksidipitoisuuden ja valon lisäksi lämpötila, kuivuus, suolaisuus, raskasmetallit ja ravinteet. Hiilidioksidi toimii hiilen, eli rakenneaineiden lähteenä, ja sen saatavuus voi rajoittaa hiilensidontareaktioita ja täten hidastaa kasvua. Liian vähäinen valon määrä taas rajoittaa fotosynteesin valoreaktioiden tehokkuutta, kun taas liian kirkas valo rajoittaa hiilensidontareaktioiden toimintakapasiteettia ja saattaa johtaa reaktiivisten happiyhdisteiden syntyyn ja fotosynteettisen koneiston vahingoittumiseen. Vesi puolestaan kuljettaa ravintoaineita kasvin johtosolukossa soluille, ylläpitää kasvisolujen nestejännitystä, osallistuu fotosynteesiin elektronin luovuttajana ja mahdollistaa yleisesti vesiliukoisten entsyymien toiminnan. Tämän takia veden puute tai sitä aiheuttava suolainen maaperä voivat aiheuttaa kasville suurta kärsimystä.

#### 3.2.1 Kasvun stressitekijä: hiilidioksidi

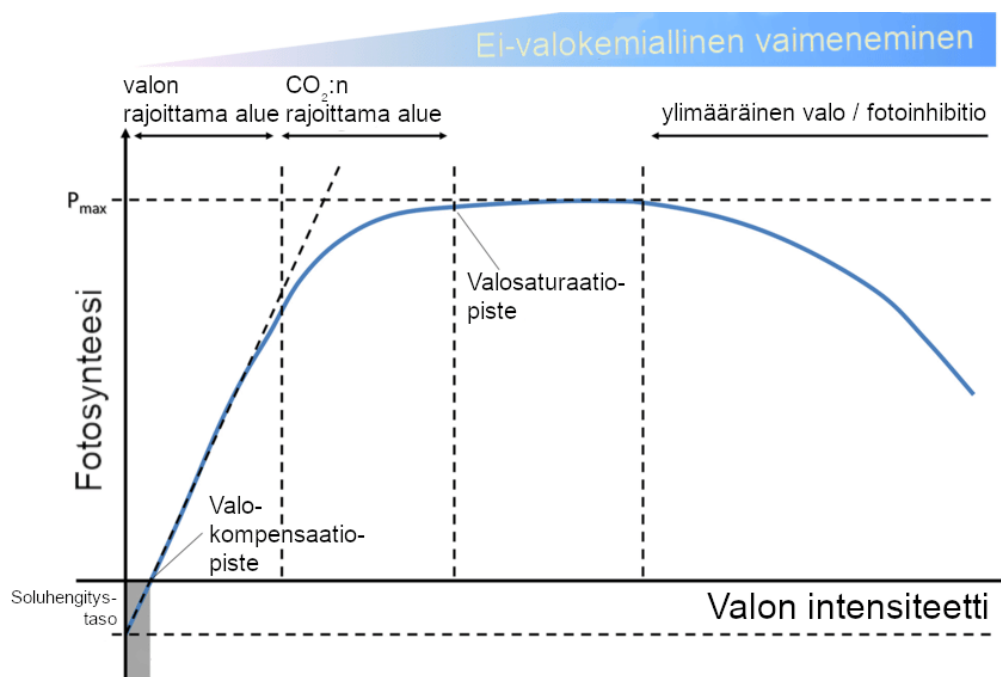
Koska C<sub>4</sub>-kasvit pystyvät hyödyntämään hiilidioksidia tehokkaammin kuin C<sub>3</sub>-kasvit, olisi C<sub>4</sub>-kierron tehostaminen siihen kykenevillä kasveilla yksi potentiaalinen keino vähentää alhaisen hiilidioksidin määrän aiheuttamaa stressiä. Eräässä tutkimuksessa yliekspressoitiin sytokromi *b<sub>6</sub>f*-kompleksin Riesken proteiini -alaysikköä, minkä huomattiin lisäävän sytokromi *b<sub>6</sub>f*-kompleksien määrää viherpantaheinän (*Setaria viridis*) mesofyllisoluissa (M. Ermakova ja muut 2019). Sarvikkaan ja muiden (2017) mukaan fotosynteesin valoreaktioiden maksimikapasiteetin määrää yleensä sytokromi *b<sub>6</sub>f*-kompleksin läpi kulkeva elektronivirta, joten kompleksin yliekspression voisi olettaa tehostavan valoreaktioita, jotka tuottavat energian hiilensidontareaktioille ATP:n ja NADPH:n muodossa. Ermakovan (2019) tutkimuksessa huomattiinkin juuri näin tapahtuvan, ja lisäksi yliekspressio loi korkeamman protonivoiman tylakoidikalvon läpi, mikä vahvisti hiilidioksidin yhteyttämistä. Tutkimus siis osoittaa, että valoreaktioiden elektronivirran rajoitteiden poistaminen voi lisätä C<sub>4</sub>-fotosynteesin määrää. Tutkimuksessa kuitenkin tarkasteltiin tilannetta, jossa hiilidioksidin pitoisuus ilmakehässä oli korkea tai normaali.

Alhaisen hiilidioksidipitoisuuden tilanteessa taas hiilensidontareaktioiden nopeutta rajoittaa erityisesti rubiscolla tapahtuva RuBP:n karboksyloitumisreaktio (Sarvikas ja muut 2017). Rubiscon katalyyttinen aktiivisuus on hyvin heikko: sen reaktionopeusvakio ( $k_{cat}$ ) on Sarvikkaan ja muiden (2017) mukaan vain 2–3 reaktiota/sekunti. Rubiscoaktivaasin yliekspression on kuitenkin huomattu yllättävästi vähentävän fotosynteesin hiilensidontaa vähentämällä rubiscon määrää riisin lehdissä mahdollisesti post-transkriptionaalisten mekanismien takia, ja täten heikentäneen kasvin kasvua (Fukayama ja muut 2012). Rubiscoaktivaasin yliekspression on kuitenkin huomattu kasvattavan riisin tuotantoa ja lämmönkestävyyttä, kun myös rubiscoa yliekspressoitiin samanaikaisesti (Qu ja muut 2021).

Yleisesti rubiscon karboksylaatiokapasiteettia voidaan tehostaa parantamalla geenimanipulaation avulla sen katalyyttistä aktiivisuutta tai muokkaamalla mekanismeja, jotka lisäävät rubiscon määrää, sen aktivointia tai hiilidioksidin saatavuutta sen läheisyydessä (Iñiguez ja muut 2021). Iñiguez ja muut kertovat myös, että joitakin bakteereilta, leviltä ja  $C_4$ -kasveilta lainattuja hiilidioksidia konsentroivia mekanismeja on onnistuttu ilmentämään tupakassa ja riisissä, jotka ovat  $C_3$ -kasveja.  $C_4$  Rice Project, vuonna 2008 käynnistynyt projekti, jonka tarkoitus on siirtää riisiin ne biokemialliset ja anatomiset ominaisuudet, jotka mahdollistavat  $C_4$ -fotosynteesin riisissä, on yksi esimerkki lupaavalta vaikuttavista yrityksistä tehostaa fotosynteesin hiilensidontaa (Furbank ja muut 2023). Vaikka projekti onkin vielä kaukana käytännön onnistumisesta, on sillä löydetty tarpeelliset geneettiset komponentit hienosäädettävää prototyyppiä varten (Ermakova ja muut 2020). Ermakovan ja muiden mukaan seuraava tärkeä askel projektissa on  $C_4$ -kasveille tyypillisen Kranz-anatomian ilmentämistä varten suonten järjestely lähemmäs toisiaan sekä johtojännetuppisolujen funktionalisointi, mihin kuuluu viherhiukkasmäärän lisääminen, jotta fotosynteesi soluissa tehostuisi. Iñiguez ja muiden (2021) mukaan yksikään transgeeninen kasvilajike, jossa on esiintynyt muilta eliöiltä lainattuja rubisco-versioita tai hiilidioksidia konsentroivia mekanismeja, ei ole kuitenkaan onnistunut kasvamaan nopeammin kuin villityyppinsä normaaleissa ilmakehän hiilidioksidipitoisuuksissa ja optimioloissa. Tätä tulosta voi selittää se, että rubiscon laskostuminen vaatii versiolleen spesifisiä kaperoneja, joita ei toiselta lajilta välttämättä löydy (Bracher ja muut 2017).

### 3.2.2 Kasvun stressitekijä: valo

Kasvit aistivat valoa valoreseptoreiden ja viherhiukkasten biokemiallisten signaalien välityksellä (Sarvikas ja muut 2017). Ne havaitsevat valosta aallonpituuden reseptoreiden avulla ja intensiteetin eli fotonimäärän viherhiukkasten avulla siten, että kirkkaassa valossa tylakoidikalvoston luumenin pH laskee käynnistäen valoenergian ei-kemiallisen vaimenemisen, jotta voidaan välttää elektroninsiirtoketjun liiallinen pelkistyminen, reaktiivisten happiyhdisteiden tuotto ja niiden aiheuttama fotosynteesin proteiinikompleksien, erityisesti PSII:n vaurioituminen. Ilmiötä, jossa ylimääräisen valon aiheuttama stressi hidastaa fotosysteemien (PSII ja PSI) tehokkuutta ja täten suojaa niitä, kutsutaan fotoinhibitioksi. Liian heikko valo taas hidastaa fotosynteesiä ja täten kasvin kasvua ja muita energiaa vaativia prosesseja. Fotosynteesin vaste valon määrään näkyy Kuva 6.



Kuva 6. Fotosynteesin valovastekäyrä. Valokompensaatiopiste on kohta, jossa eliön havaitaan sitovan hiilidioksidia. Valosaturaatiopisteen jälkeen nettofotosynteesi heikkenee vaimennusprosessien takia. Ylimääräisen valon tilanteessa nettofotosynteesi heikkenee valohapettavan stressin (engl. photooxidative stress) takia fotoinhibitioilmiössä. (Muokattu kuvasta Benedetti ja muut 2018.)

Viritysenenergian ei-valokemiallinen vaimeneminen (engl. *non-photochemical quenching*, NPQ) on kasvin tapa välttää liiallisen valon aiheuttamia vaurioita. Siinä ylimääräinen viritysenenergia vapautuu lämpönä. Se toimii kolmella mekanismilla, joista tärkein on

energiasta riippuva vaimeneminen (engl. *energy-dependent quenching*,  $q_E$ ). Valoa keräävän proteiinin kaltaisen PsbS-dimeerin on huomattu olevan yhteydessä NPQ:n  $q_E$ -mekanismin toimintaan (Sarvikas ja muut 2017). Sarvikas ja muut viittaavat kirjassaan tutkimukseen, jonka mukaan mutanti, josta oli poistettu PsbS, kasvoi kirkkaassa valossa yhtä hyvin kuin villityyppi, mutta tuotti vähemmän siemeniä, mikä viittaisi siihen, että mutantin ympäristöön sopeutuminen oli alentunut. Erään toisen tutkimuksen mukaan PsbS:n poistaminen kuitenkin paransi lituruohon kasvua, vaikkakin vain heikossa valossa (Khuong ja muut 2019). Leisterin (2023) kokooma-artikkelissa lisäksi kerrotaan, että PsbS:n yliekspressoinnin eli lisäämisen on taas todettu heikentävän sekä lituruohon että tupakan kasvua heikossa valossa mutta kasvattavan riisin tuottoa. NPQ:hun osallistuvan PsbS:n ekspression säätelyn voisi siis tulosten perusteella olettaa vaikuttavan käänteisesti biomassan kasvuun, mutta suoraan sadonkorjuukelpoisen biomassan tuoton kasvuun, jolloin sen muokkauksilla yksinään ei välttämättä saada vaikutettua merkittävästi viljelykasvien tuottavuuteen kokonaisuudessaan.

On kuitenkin löydetty yksi lähestymistapa NPQ:n muokkaamiseen, josta on saatu lupaavia tuloksia: VPZ-lähestymistapa, eli kolmen geenin, violaksantiini-de-epoksidaasin (VDE), PSII:n alayksikkö S:n (PsbS) ja zeaksantiini-epoksidaasin (ZEP), samanaikainen yliekspressio (Leister 2023). Tämän on huomattu tehostavan NPQ:n käynnistymistä (engl. *induction*) ja purkautumista (engl. *relaxation*) valomäärän vaihdellessa kolmessa eri kasvilajissa: tupakassa (Kromdijk ja muut 2016), lituruohossa (Garcia-Molina ja Leister 2020) sekä perunassa (Lehretz ja muut 2022). Lähestymistavassa tavoitellaan lopputulosta, jossa valovauriota ei syntyisi niin paljon nopeamman käynnistymisen ansiosta, mutta fotosynteesin tehokkuus ei myöskään kärsisi nopeamman purkautumisen ansiosta. VPZ-lähestymistavan vaikutus biomassan kasvamiseen ei kuitenkaan ollut yksiselitteinen: tupakan kasvu tehostui mutta lituruohon heikkeni, ja perunan mukulasato väheni verrattuna villityyppeihin. Soijapavulla (*G. max*) tämän lähestymistavan huomattiin taas kasvattavan siementen tuottoa, mikä on verrattavissa tupakan kasvun tehostumiseen (De Souza ja muut 2022).

Eräs toinen lähestymistapa NPQ:n säätelyyn voisi olla tylakoidikalvon protonivoiman säätelyn muokkaaminen (Davis ja muut 2017). Fotosynteesin valoreaktioiden lineaarinen elektroninsiirto on tiiviisti yhteydessä protoninsiirtoreaktioihin tylakoidikalvoston luumenissa, jonne kertyy potentiaalienergiaa protonivoiman muodossa. Protonivoima on

keskeinen osa myös liialta valolta suojautumiseen liittyvien mekanismien säätelyä (Cruz ja muut 2005). Voiman voi jakaa kahteen komponenttiin, kalvopotentiaaliin ( $\Delta\Psi$ ) ja protonikonsentraatiogradienttiin ( $\Delta\text{pH}$ ), joista jälkimmäinen käynnistää NPQ:n. Davisin ja muiden (2017) suorittaman simulaation perusteella edistämällä muiden ionien virtausta tylakoidikalvon läpi  $\Delta\Psi$  purkautuisi nopeammin, jolloin myös  $\Delta\text{pH}$ :n arvo muuttuisi nopeammin, mikä johtaisi nopeampaan  $q_E$ -mekanismin käynnistymiseen ja purkautumiseen sekä vähentäisi haitallisten singlettihappien muodostumista. Yksittäisten ioninkuljettajaproteiinien on myös käytännön tutkimuksessa huomattu säätelevän protonivoiman jakautumista komponentteihinsa ja sitä kautta NPQ:ta (Wang ja Shikanai 2019).

### 3.2.3 Kasvun stressitekijä: vesi

Kasvit sopeutuvat kuivuuteen rajoittamalla vedenkulutusta, hidastamalla kasvua ja säättämällä aineenvaihduntareaktioihin kuluvia resursseja. Kun vedestä on puutetta, kasvit sulkevat ilmarakonsa estäen veden haihtumisen lehdistä. Koska ilmaraoit toimivat reittinä myös hiilidioksidille, kuivuus hidastaa hiilidioksidin diffuusiota. Kuivuusstressi myös heikentää entsyymien, kuten rubiscon toimintaa. Näiden takia kuivuus vaikuttaa erityisesti hiilensidontareaktioiden aktiivisuuteen. Tämän lisäksi myös valoreaktiot voivat kärsiä etenkin pitkäaikaisen kuivuuden takia: pitkäaikainen kuivuus lisää hapettavaa stressiä, joka vaurioittaa tylakoidikalvostoa ja johtaa jopa solukuolemaan. (Sarvikas ja muut 2017.)

Jos kasvin kykyä pitää vettä sisällään paranneltaisiin, voitaisiin sillä tehostaa fotosynteesiä kuivemmissä olosuhteissa. Tällaisia ominaisuuksia on onnistuttukin ilmentämään joidenkin muokkausten avulla. Esimerkiksi PsbS:n yliekspression on huomattu parantavan tupakan vedenkäyttöä vähentämällä ilmarakojen aukenemista korkeassa valossa (Głowacka ja muut 2018). Myös tupakalla (*N. tabacum*), jolle oli siirretty syanobakteerilta peräisin oleva kaksitoiminen fruktoosi-1,6-bisfosfataasi/sedoheptuloosi-1,7-bisfosfataasi-entsyymi sekä punalevältä peräisin oleva sytokromi  $c_6$ , huomattiin tehokkaampi vedenkäyttö, sillä sen ilmarakojen läpi kulkeva virta oli laskenut huomattavasti (López-Calcagno ja muut 2020).

## 4 Yhteenveto

Ajatus siitä, että mikä tahansa fotosynteesiä tehostava muutos yhdessä kasvissa olisi siirrettävissä kaikille muille viljelylajeille on kumottu ainakin muutamissa tapauksissa. Esimerkiksi VPZ-lähestymistapa ei kasvattanut biomassaa lituruohossa tai perunassa (Lehretz ja muut 2022) mutta kasvatti tupakassa ja soijapavussa (De Souza ja muut 2022). Lisäksi PsbS:n yliekspressio tuotti yhdessä tutkimuksessa pienempiä lituruohoja (Roach ja Krieger-Liszkay 2012) mutta toisessa suurempia lituruohoja (Logan ja muut 2008). Kolmannen tutkimuksen mukaan se tehosti tupakkakasvin veden käyttöä mutta samalla pienensi sen korkeutta, kuivamassaa ja lehden pinta-alaa (Głowacka ja muut 2018). Neljännessä tutkimuksessa se kuitenkin kasvatti valon käytön tehokkuutta latvustossa sekä riisin jyväsäantia vaihtelevassa valossa (Hubbart ja muut 2018). Tulokset ovat siis epäjohdonmukaisia, mikä viittaa vahvasti siihen, että yksittäisten fotosynteettisten proteiinien muokkaukset eivät johda samanlaisiin tuloksiin eri lajeilla tai edes lajikkeilla. Tulokset myös varmasti riippuvat paljon niistä spesifeistä ympäristöolosuhteista, joissa kokeet tehdään, minkä takia vertailu eri lajeilla tehtyjen tulosten välillä on vaikeaa.

Saman toteaa myös Leister artikkelissaan (2023): vaikka fotosynteesin valoreaktiot ovat vahvasti konservoituneita kukkivissa kasveissa, niitä kontrolloivat elementit tai komponentit voivat kuitenkin vaihdella merkittävästi eri ympäristöihin sopeutuneiden lajien välillä. Tämän takia samoilla muokkauksilla voi olla hyvin erilaisia vaikutuksia fotosynteesiin ja biomassan kasvamiseen eri viljelykasveilla ja lajikkeilla. Siispä fotosynteesin ja muokkausvasteen luonnollinen kirjo olisi tärkeää huomioida fotosynteesin muokkauksia suunnitellessa.

Näiden haasteiden takia osa kriitikoista kyseenalaistaakin pohjimmiltaan sitä, että fotosynteesi olisi edes oikea kohde viljelykasvien tuottavuuden kasvattamiselle (Leister 2023). Muokkausyritykset eivät ole tähän mennessä onnistuneet mahdollisesti siksi, että ne ovat harvoin käsitelleet fysiologisia reaktioita hiilitasapainoa pidemmälle, kuten kasvien vasteita kasvuympäristön haasteisiin, jotka saattavat vaikuttaa kasvin meristeemin eli kasvusolukon kehitykseen (Passioura 2020). Passiouran mukaan siirto laboratorion pellolle ei ole onnistunut, sillä tutkimusta on tehty liian kapea-alaisesti – hänen mielestään tarvittaisiin monitieteellistä lähestymistapaa, jossa nähdään kasvi kokonaisuutena ottaen huomioon hiilinielutasapaino, fotoassimilaattien kuljetus sekä

ravintoaineiden saatavuus ja sisäänotto. Tämän suuntaiseen lähestymistapaan viittaa López-Calagnon (2020) tutkimuksen tulokset, jossa huomattiin valoreaktioiden elektroninsiirron ja hiilensidontareaktioiden RuBP:n regeneraation samanaikaisen tehostamisen vaikuttavan biomassan kasvuun ja kasvin vedenkäyttöön paljon enemmän kuin aiemmissa tutkimuksissa havaitut yksittäiset muokkaukset.

Vaikka tulokset saattavatkin vaikuttaa siltä, että muutaman geenin yliekspression tutkiminen olisi turhanpäiväistä, on fotosynteesitutkimus ja sen rahoitus olennaisen tärkeää, jotta voitaisiin löytää mahdollisia yhtäläisyyksiä muokkauksien vaikutuksesta eri viljelylajeihin tai edes samalla lajikkeella toimivia helposti hyödynnettäviä muokkauksia, jotka saavat kyseisen lajikkeen tuottamaan tehokkaammin. Lisäksi osa tuloksista on lupaavia: esimerkiksi VPZ-lähestymistapa tuotti NPQ:sta jalostettua muotoa, jonka pitäisi johtaa tehostuneeseen fotosynteettiseen tuottavuuteen (Leister 2023). Se, miksi tämä muokkaus ei joillakin lajeilla kasvattanut biomassaa, on olennainen tutkimuskysymys, jonka ratkaiseminen voisi avata käsitystämme siitä, miten fotosynteesi kytkeytyy kasvin muihin prosesseihin. Toisaalta voitaisiin väittää, ettei kaikilla lajeilla ja kaikissa olosuhteissa toimivien muokkausten etsiminen ole välttämättä paras lähestymistapa fotosynteesin tehostamiseen. Eikö fotosynteesin ja muokkausvasteen luonnollinen kirjo tulisi otetuksi paljon paremmin huomioon, jos keskityttäisiin näiden yleismuokkausten sijasta täsmämuokkauksiin, joissa otetaan huomioon lajin tai lajikkeen erityispiirteet sekä paikalliset ympäristötekijät, kuten saatavilla olevan valon määrä, päivän pituus, lämpötila ja maaperän happamuus?

Leisterin (2023) mukaan oikea lähestymistapa tälle pitkälle ja vaikealle matkalle olisi aluksi nimetä rajoittavat tekijät, ja sen jälkeen kehittää kokeellisesti testattavat muokkausmallit, kuten muissakin viljelykasvien tehostamistavoissa tehdään. Hänen mukaansa tulevaisuudessa kehitetyt viljelykasvit, joilla on parempi maksimisaanti tai parantunut kestävyys, todennäköisesti yhdistävät useampia fotosynteesin ja fotosynteesiin liittyvien prosessien muokkauksia. Tarvitaan siis paljon lisää tutkimusta fotosynteesin yksittäisistä komponenteista ennen kuin näistä moniosaisista ja keskenään vahvasti vuorovaikuttavista palapelin palasista pystyy kokoamaan valmiin kuvan.

## 5 Kirjallisuus

Ambavaram, M. M. R., Basu, S., Krishnan, A., Ramegowda, V., Batlang, U., Rahman, L., ... Pereira, A. (2014) Coordinated regulation of photosynthesis in rice increases yield and tolerance to environmental stress. *Nat Commun* **5**:5302.

Araus, J. L., Sanchez-Bragado, R. & Vicente, R. (2021) Improving crop yield and resilience through optimization of photosynthesis: Panacea or pipe dream? *J Exp Bot* **72**:3936–3955.

Benedetti, M., Vecchi, V., Barera, S. & Dall'Osto, L. (2018) Biomass from microalgae: The potential of domestication towards sustainable biofactories. *Microb Cell Factories* **17**:173.

Blanco, N. E., Ceccoli, R. D., Segretin, M. E., Poli, H. O., Voss, I., Melzer, M., ... Carrillo, N. (2011) Cyanobacterial flavodoxin complements ferredoxin deficiency in knocked-down transgenic tobacco plants. *Plant J* **65**:922–935.

Blankenship, R. E. & Chen, M. (2013) Spectral expansion and antenna reduction can enhance photosynthesis for energy production. *Gener Ther • Energy* **17**:457–461.

Bracher, A., Whitney, S. M., Hartl, F. U. & Hayer-Hartl, M. (2017) Biogenesis and Metabolic Maintenance of Rubisco. *Annu Rev Plant Biol* **68**:29–60.

Carmo-Silva, E., Andralojc, P. J., Scales, J. C., Driever, S. M., Mead, A., Lawson, T., ... Parry, M. A. J. (2017) Phenotyping of field-grown wheat in the UK highlights contribution of light response of photosynthesis and flag leaf longevity to grain yield. *J Exp Bot* **68**:3473–3486.

Chen, J.-H., Chen, S.-T., He, N.-Y., Wang, Q.-L., Zhao, Y., Gao, W. & Guo, F.-Q. (2020) Nuclear-encoded synthesis of the D1 subunit of photosystem II increases photosynthetic efficiency and crop yield. *Nat Plants* **6**:570–580.

Chida, H., Nakazawa, A., Akazaki, H., Hirano, T., Suruga, K., Ogawa, M., ... Oku, T. (2007) Expression of the Algal Cytochrome c6 Gene in Arabidopsis Enhances Photosynthesis and Growth. *Plant Cell Physiol* **48**:948–957.

Cruz, J. A., Avenson, T. J., Kanazawa, A., Takizawa, K., Edwards, G. E. & Kramer, D.



- M. (2005) Plasticity in light reactions of photosynthesis for energy production and photoprotection. *J Exp Bot* **56**:395–406.
- Davis, G. A., Rutherford, A. W. & Kramer, D. M. (2017) Hacking the thylakoid proton motive force for improved photosynthesis: Modulating ion flux rates that control proton motive force partitioning into  $\Delta\psi$  and  $\Delta\text{pH}$ . *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **372**:20160381.
- De Souza, A. P., Burgess, S. J., Doran, L., Hansen, J., Manukyan, L., Maryn, N., ... Long, S. P. (2022) Soybean photosynthesis and crop yield are improved by accelerating recovery from photoprotection. *Science* **377**:851–854.
- Ermakova, M., Lopez-Calcano, P. E., Raines, C. A., Furbank, R. T. & von Caemmerer, S. (2019) Overexpression of the Rieske FeS protein of the Cytochrome b 6 f complex increases C4 photosynthesis in *Setaria viridis*. *Commun Biol* **2**:314.
- Ermakova, M., Danila, F. R., Furbank, R. T. & von Caemmerer, S. (2020) On the road to C4 rice: Advances and perspectives. *Plant J* **101**:940–950.
- FAO (2009) High Level Expert Forum – How to Feed the World in 2050. Teoksessa *Global agriculture towards 2050*. Rooma, Italia: Yhdistyneiden kansakuntien elintarvike- ja maatalousjärjestö (FAO). Noudettu osoitteesta <[https://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/Issues\\_papers/HLEF2050\\_Global\\_Agriculture.pdf](https://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/Issues_papers/HLEF2050_Global_Agriculture.pdf)>.
- Fukayama, H., Ueguchi, C., Nishikawa, K., Katoh, N., Ishikawa, C., Masumoto, C., ... Misoo, S. (2012) Overexpression of Rubisco Activase Decreases the Photosynthetic CO<sub>2</sub> Assimilation Rate by Reducing Rubisco Content in Rice Leaves. *PLANT CELL Physiol* **53**:976–986.
- Furbank, R., Kelly, S. & von Caemmerer, S. (2023) Photosynthesis and food security: The evolving story of C4 rice. *Photosynth Res* **158**:121–130.
- Garcia-Molina, A. & Leister, D. (2020) Accelerated relaxation of photoprotection impairs biomass accumulation in *Arabidopsis*. *Nat PLANTS* **6**:9-12.
- Głowacka, K., Kromdijk, J., Kucera, K., Xie, J., Cavanagh, A. P., Leonelli, L., ... Long, S. P. (2018) Photosystem II Subunit S overexpression increases the efficiency of water

use in a field-grown crop. *Nat Commun* **9**:868.

Hubbart, S., Smillie, I. R. A., Heatley, M., Swarup, R., Foo, C. C., Zhao, L. & Murchie, E. H. (2018) Enhanced thylakoid photoprotection can increase yield and canopy radiation use efficiency in rice. *Commun Biol* **1**:22.

Iñiguez, C., Aguiló-Nicolau, P. & Galmés, J. (2021) Improving photosynthesis through the enhancement of Rubisco carboxylation capacity. *Biochem Soc Trans* **49**:2007–2019.

Khuong, T. T. H., Robaglia, C. & Caffarri, S. (2019) Photoprotection and growth under different lights of Arabidopsis single and double mutants for energy dissipation (npq4) and state transitions (pph1). *Plant Cell Rep* **38**:741–753.

Kohli, A., Miro, B., Balié, J. & d'A Hughes, J. (2020) Photosynthesis research: A model to bridge fundamental science, translational products, and socio-economic considerations in agriculture. *J Exp Bot* **71**:2281–2298.

Kromdijk, J., Głowacka, K., Leonelli, L., Gabilly, S. T., Iwai, M., Niyogi, K. K. & Long, S. P. (2016) Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science* **354**:857–861.

Lehretz, G. G., Schneider, A., Leister, D. & Sonnewald, U. (2022) High non-photochemical quenching of VPZ transgenic potato plants limits CO<sub>2</sub> assimilation under high light conditions and reduces tuber yield under fluctuating light. *J Integr Plant Biol* **64**:1821–1832.

Leister, D. (2019) Genetic Engineering, Synthetic Biology and the Light Reactions of Photosynthesis. *Plant Physiol* **179**:778–793.

Leister, D. (2023) Enhancing the light reactions of photosynthesis: Strategies, controversies, and perspectives. *Mol Plant* **16**:4–22.

Taiz, L. & Zeiger, E. (2010) *Plant Physiology*, 5. painos. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.

Logan, B. A., Terry, S. G. & Niyogi, K. K. (2008) Arabidopsis Genotypes with Differing Levels of psbS Expression Differ in Photosystem II Quantum Yield, Xanthophyll Cycle Pool Size, and Aboveground Growth. *Int J Plant Sci* **169**:597–604.

- Long, S. P., Marshall-Colon, A. & Zhu, X.-G. (2015) Meeting the Global Food Demand of the Future by Engineering Crop Photosynthesis and Yield Potential. *Cell* **161**:56–66.
- López-Calcagno, P. E., Brown, K. L., Simkin, A. J., Fisk, S. J., Vialet-Chabrand, S., Lawson, T. & Raines, C. A. (2020) Stimulating photosynthetic processes increases productivity and water-use efficiency in the field. *Nat Plants* **6**:1054–1063.
- Ort, D. R., Zhu, X., (朱新广) & Melis, A. (2011) Optimizing Antenna Size to Maximize Photosynthetic Efficiency. *Plant Physiol* **155**:79–85.
- Passioura, J. B. (2020) Translational research in agriculture. Can we do it better? *Crop Pasture Sci* **71**:517–528.
- Perveen, S., Qu, M., Chen, F., Essemine, J., Khan, N., Lyu, M.-J. A., ... Zhu, X.-G. (2020) Overexpression of maize transcription factor mEmBP-1 increases photosynthesis, biomass, and yield in rice. *J Exp Bot* **71**:4944–4957.
- Qu, Y., Sakoda, K., Fukayama, H., Kondo, E., Suzuki, Y., Makino, A., ... Yamori, W. (2021) Overexpression of both Rubisco and Rubisco activase rescues rice photosynthesis and biomass under heat stress. *PLANT CELL Environ* **44**:2308–2320.
- Ray, D. K., Mueller, N. D., West, P. C. & Foley, J. A. (2013) Yield Trends Are Insufficient to Double Global Crop Production by 2050. *PLOS ONE* **8**:e66428.
- Roach, T. & Krieger-Liszkay, A. (2012) The role of the PsbS protein in the protection of photosystems I and II against high light in *Arabidopsis thaliana*. *Biochim Biophys Acta BBA - Bioenerg* **1817**:2158–2165.
- Sarvikas, P., Suorsa, M., Rintamäki, E., Vapaavuori, E., Aro, E.-M. & Tyystjärvi, E. (2017) *Fotosynteesi*, 1. painos. Helsinki.
- Serge, H. (2018, toukokuuta 19) Absorption spectrum of chlorophyll a and chlorophyll b. Noudettu osoitteesta <<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=69281457>> (Luettu 29.4.2024).
- Simkin, A. J., McAusland, L., Lawson, T. & Raines, C. A. (2017) Overexpression of the RieskeFeS Protein Increases Electron Transport Rates and Biomass Yield. *Plant Physiol* **175**:134–145.

- Slattery, R. A. & Ort, D. R. (2021) Perspectives on improving light distribution and light use efficiency in crop canopies. *Plant Physiol* **185**:34–48.
- Tognetti, V. B., Palatnik, J. F., Fillat, M. F., Melzer, M., Hajirezaei, M.-R., Valle, E. M. & Carrillo, N. (2006) Functional Replacement of Ferredoxin by a Cyanobacterial Flavodoxin in Tobacco Confers Broad-Range Stress Tolerance. *Plant Cell* **18**:2035–2050.
- Tognetti, V. B., Zurbriggen, M. D., Morandi, E. N., Fillat, M. F., Valle, E. M., Hajirezaei, M.-R. & Carrillo, N. (2007) Enhanced plant tolerance to iron starvation by functional substitution of chloroplast ferredoxin with a bacterial flavodoxin. *Proc Natl Acad Sci* **104**:11495–11500.
- Wang, C. & Shikanai, T. (2019) Modification of Activity of the Thylakoid H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> Antiporter KEA3 Disturbs ΔpH-Dependent Regulation of Photosynthesis. *Plant Physiol* **181**:762–773.
- Yamamoto, H., Takahashi, S., Badger, M. R. & Shikanai, T. (2016) Artificial remodelling of alternative electron flow by flavodiiron proteins in Arabidopsis. *Nat Plants* **2**:16012.
- Zhu, X.-G., Long, S. P. & Ort, D. R. (2010) Improving Photosynthetic Efficiency for Greater Yield. *Annual Review of Plant Biology* **61**:235–261.