

ÉLET A FÉNYBŐL • FOTOSZINTÉZIS: MOLEKULÁRIS FOLYAMATOK – GLOBÁLIS HATÁSOK

LIFE FROM LIGHT • PHOTOSYNTHESIS: MOLECULAR PROCESSES – GLOBAL EFFECTS

Garab Győző

a biológiai tudomány doktora, professor emeritus,
MTA Szegedi Biológiai Kutatóközpont Növénybiológiai Intézet
garab.gyozo@brc.mta.hu

ÖSSZEFOGLALÁS

Ebben a cikkben, amely a fény világnapja (2017) alkalmából elhangzott tudomány-népszerűsítő előadásomhoz kapcsolódik, röviden összefoglalom, hogy miként tette lakhatóvá bolygónkat a fotoszintézis, teremtette meg és biztosítja lényegében a bioszféra egészének energiaellátását és az oxigénben dús atmoszférát (és ezzel az ózonpajzsot is). A fosszilis energiahordozók nagymértékű felhasználásának következtében, az évmilliók alatt szekvesztrált szén-dioxid nagyon gyors ütemben visszakerül a légkörbe, amit a fotoszintézis már nem képes maradéktalanul megkötni – ez globális környezeti katasztrófához vezethet. A fotoszintézis-kutatások, amelyek természetükénél fogva multidiszciplináris jellegűek, a fényenergia-hasznosítás mechanizmusainak és globális hatásainak megismerésén túl azt célozzák, hogy a biotechnológia segítségével áttevezett folyamatokat a hatékonyabb mezőgazdasági termelés és a környezetvédelem szolgálatába állíthassuk, valamint az alapkutatás révén részletesen megismert/feltárandó fotofizikai és fotokémiai mechanizmusokra építve, hatékony mesterséges vagy hibrid fényenergia-konvertáló rendszereket hozzunk létre, kiaknázandó a szinte korlátlanul rendelkezésünkre álló, tiszta szoláris energiát.

ABSTRACT

In this paper, which is linked to my popular-science talk on the occasion of the International Day of Light (2017), I briefly overview the processes how photosynthesis has converted our globe to a habitable planet, continually providing the energy to virtually all life on Earth, and how it has built up and maintains the O₂-rich atmosphere (and, indirectly, the ozone shield). The extensive use of fossil energy carriers leads to the rapid liberation of CO₂, which had already been sequestered during millions of years – the excess amounts of this greenhouse gas cannot be fixed by photosynthesis. This may lead to a global environmental catastrophe. Photosynthesis research, which is multidisciplinary in its nature, aims to discover the mechanisms and global effects of the complex processes of biological light-energy conversion and elaborate their possible engineering, redesigning photosynthesis – demanded by the need of increased crop production as well as global sustainability and environmental protection. The detailed understanding of the

basic mechanisms of photophysical and photochemical processes will help the construction of efficient artificial photosynthesis and/or hybrid light-energy converting systems – technologies to exploit the practically inexhaustible, clean solar energy.

Kulcsszavak: evolúció, biogeokémiai folyamatok, a fényenergia-átalakítás mechanizmusai és időskálái, a fotoszintézis áttervezése

Keywords: evolution, biogeochemical processes, light-energy conversion – mechanisms and timescales, redesigning photosynthesis

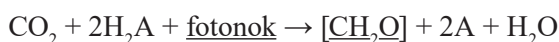
BEVEZETÉS. MIÉRT FOTOSZINTÉZIS?

A fény világnapján erre a kérdésre a választ a legautentikusabb forrásra hivatkozva adhatjuk meg. A fény nemzetközi éve (2015) honlapján *Miért Fontos a Fény?* (Why Light Matters?) első sora egyértelműen fogalmaz: „On the most fundamental level through photosynthesis, light is necessary to the existence of life itself” (URL1) – azaz „A legalapvetőbb szinten, a fotoszintézis révén, fényre magához az élet létezéséhez van szükség”.

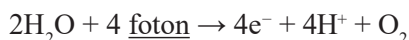
A fotoszintézis a földi élet energetikai alapja; közvetve vagy közvetlenül a fotoszintézis szolgáltatja az életfolyamatok fenntartásához szükséges táplálékot – szinte kivétel nélkül – az egész bioszférának. A fotoszintézisnek köszönhetjük az oxigénben dús légkört és így – a magasabb rendű életformákat a káros ultraibolya sugárzás ellen védő – ózonpajzs létét is. Fosszilis energiahordozóink is fotoszintézis eredetűek – ezek adják a ma felhasznált energia mintegy négyötöd részét. A fosszilis energia ilyen nagymértékű felhasználása azonban környezeti katasztrófához vezethet. Ezért a fosszilis energiahordozókat nagy mennyiségben rendelkezésre álló, reális időtávon belül technológiailag elérhető, környezetkímélő energiahordozókkal kell kiváltani. Erre, más megújuló formák mellett, megfelelően átalakított fotoszintetikus szervezetek vagy azok „bioinspirált” műszaki „utáinzatai” egyaránt alkalmasak lehetnek. A fotoszintézis kutatások ezért a természetben lejátszódó folyamatok minél teljesebb megismerését és a mesterséges megvalósítás módjainak feltárását célozzák – miközben az eredmények számos rokon területen is hasznosulnak. A következőkben – a fotoszintézis molekuláris folyamatainak és globális hatásainak vázlatos áttekintését követően – röviden bemutatom a kutatások aktuális kérdéseit, főbb trendjeit és legújabb eredményeit.

HOGYAN TETTE LAKHATÓVÁ BOLYGÓNKAT A FOTOSZINTÉZIS? MILYEN KOMOLY A KÖRNYEZETI KATASZTRÓFA VESZÉLYE?

Földünk ősi atmoszférája az oxigéntermelésre képes első fotoszintetikus organizmusok – a cianobaktériumok vagy kékmoszatok – mintegy három és fél milliárd évvel ezelőtti megjelenése előtt lényegében nem tartalmazott szabad, molekuláris oxigént. Az oxigénben dús atmoszféra megteremtése és fenntartása a biológiai vízbontás „felfedezésének” köszönhető. A fotoszintézis reakcióegyenletében:



az általános elektrondonor H_2A helyébe ez esetben H_2O írandó. A víz sokkal nehezebben oxidálható ugyan, mint például a H_2S , ami (kéndepozitokat maga után hagyó) kén-típusú bíborbaktériumok végső elektrondonora, viszont gyakorlatilag korlátlanul hozzáférhető. Ily módon tehát a cianobaktériumok, majd pedig valamennyi eukarióta fotoszintetikus organizmus (algák és növények), a szervesanyag szintézisükhöz szükséges redukáló ekvivalenseket egy lényegében korlátlanul rendelkezésre álló elektronforrás, a víz, segítségével tudják biztosítani.



Könnyű belátni, hogy ez a reakció teremtette meg annak a feltételét, hogy a fotoszintetikus szervezetek meghódítsák a bolygónkat. Egyúttal – bár a fotoszintézis szempontjából melléktermékként, de a magasabb rendű élet szempontjából korántsem mellékesen – molekuláris oxigént szabadítottak és szabadítanak föl. Ennek köszönhetően bolygónk légköre fokozatosan, változatos és ma sem pontosan tisztázott természetű és hatású biogeokémiai reakciók lejátszódását követően, mintegy fél milliárd évvel ezelőtt érte el, és több időszakban meg is haladta az atmoszféra oxigénkoncentrációjának jelenlegi, mintegy 21%-os szintjét (Lyons et al., 2014). Ennek a viszonylag magas oxigénkoncentrációnak a fenntartása természetesen napjainkban is a fotoszintézisnek köszönhető. A rendszer nagyfokú stabilitással rendelkezik: a légköri oxigén kicserélődési idejét (residence time) az irodalomban 3000–10 000 év közötti értékre becsülik. Mindazonáltal a fosszilis energiahordozók elégetése és az erdőterületek szűkülése kismértékű, de – az utóbbi húsz évet vizsgálva – már jól kimutatható, és a fotoszintetikus aktivitás éves periodicitásával is korreláló csökkenést okozott (Martin et al., 2017).

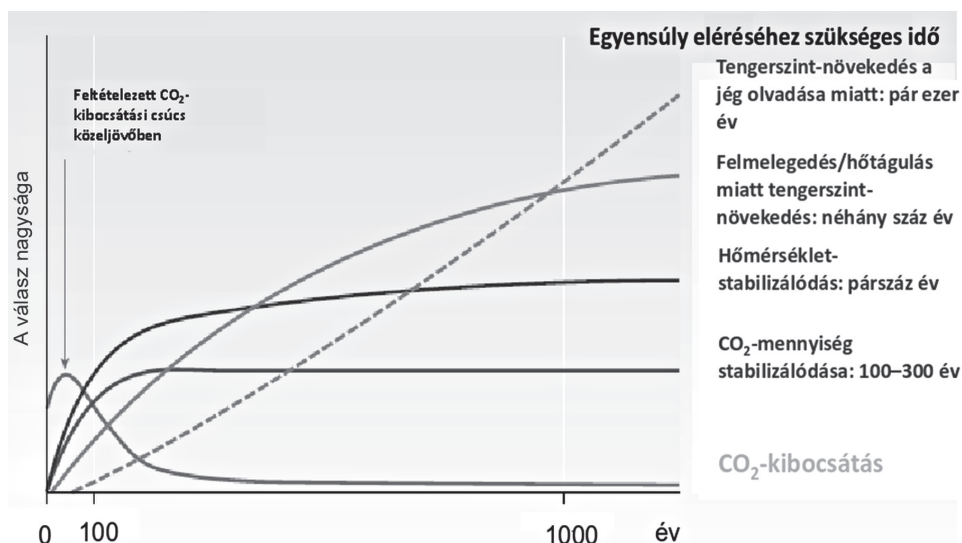
Tekintettel a szén-dioxid nagyságrendekkel alacsonyabb koncentrációjára (~0,04%) a kicserélődési idő is nagyságrendekkel kisebb; az irodalomban tipikusan öt és harminc év közötti értékeket találhatunk. A bizonytalanságot – az „egyenletben” szereplő ismeretlen tényezők mellett – a rendkívüli méretek okozzák: a légkör CO_2 formájában mintegy 750 Gt szenet tartalmaz, a fotoszin-

tézis évente, kerekítve mintegy 200 Gt szenet köt meg. A bioszféra számlájára írhatóan (légzés és bomlási folyamatok) révén hasonló mértékű CO_2 -kibocsátás szerepel a másik oldalon. Ugyanakkor az emberiség tevékenységének következtében mintegy 7-8 Gt szén kerül a légkörbe. Jóllehet, a magasabb CO_2 -szint a legújabb kutatási eredmények szerint hosszú távon is serkenti a fotoszintézist, de ebben a nagyságrendben nem képes kompenzálni az emelkedést (Campbell et al., 2017). A CO_2 -kibocsátás ma már alig vitatható következménye a globális felmelegedés. Bár a szén-dioxid közel egymillió éves rekordot meghaladó szintje egzaktul nem kiszámítható módon hat bolygónk átlaghőmérsékletére és éghajlatára, tudós testületek és ma már a politikai döntéshozók nagy többsége is egyetért abban, hogy ezt a folyamatot meg kell állítani (Csete–Szarka, 2017; Vida, 2017; Goldthau, 2017).

A szénelapú gazdaság felváltása C-semleges vagy negatív C-egyenlegű gazdaságra annál is inkább sürgetőbb feladat, mert a rendszerben egyéb, ma még talán kisebb figyelmet kapó tényezőkkel is számolni kell. Ezek közül első helyen az óceánok szerepét kell említeni. A (látszólag) jó hír az, hogy tengereink jelentős mennyiségű szén-dioxidot képesek elnyelni, becslések szerint naponta 22 milliós tonnányi mennyiséget; ez fékezi a légköri CO_2 -szint emelkedését. A rossz hír viszont az, hogy az ipari forradalom kezdete óta elnyelt jelentős mennyiségű szén-dioxid miatt tengereink pH-ja már most mintegy 0,1 pH értékkel csökkent. A légköri CO_2 -szint emelkedését jó esetben 550 ppm körüli értéknél megállítható érték mellett a pH további egy vagy két tizeddel csökkenhet, ami beláthatatlan következményekkel járhat a tengeri ökoszisztémákra (elsősorban a kalcium metabolizmus révén). Joggal nevezik ezért az óceánok savasodását a globális felmelegedés ördögi ikertestvérének (URL2).

A veszélyt fokozza, a megoldás bizonytalanságát mutatja, és a cselekvést sürgeti az a tény, hogy a nagymértékű CO_2 -kibocsátás főbb következményei – a hosszú időállandók és egyes irreverzibilis folyamatok fellépte miatt – évtizedekig, de akár évezredekig is velünk maradhatnak (Zeebe, 2013), amint arra az IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) anyagában található modellszámítások eredményei is rámutatnak (1. ábra).

Azt is meg kell jegyezni, hogy a mai (közel 410 ppm-es) értéknél is alacsonyabb szint lenne kívánatos. Az 550 ppm-es értéknél alacsonyabb cél kitűzése azonban – tekintettel a világgazdaság jelenlegi berendezkedésére – rövid távon irreális lenne. Ha a széles szakértői bázisra támaszkodó Stern-jelentésben szereplő előrejelzések (akár csak részben is) beteljesülnek, az 550 ppm-es CO_2 -szint, illetve a hozzá rendelhető 2 °C-os globális hőmérsékletemelkedés is (amelynek a felét már „teljesítettük”) csak a sokkal súlyosabb környezeti katasztrófa elkerüléséhez tűnik elegendőnek (Stern, 2007). Ez az 550 ppm az utolsó 800 ezer év átlagértékének mintegy kétszerese, ami, figyelembe véve a rendkívül erős üvegházgáz, a metán, légköri koncentrációjának ugyanezen időszakhoz viszo-



1. ábra. Az emberi tevékenységből származó CO₂-kibocsátás feltételezett visszavágását követő hosszú időállandójú folyamatok hatása a légköri CO₂-koncentráció, a globális hőmérséklet és a tengerszint stabilizációjára

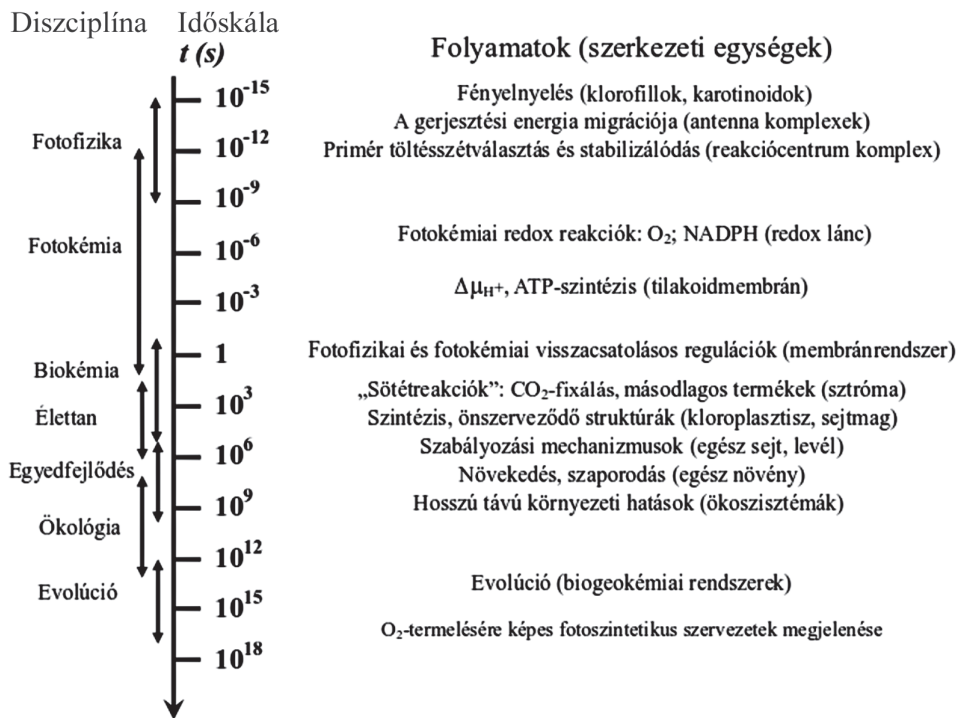
(Figure SPM-5 from Climate Change 2001: Synthesis Report. A Contribution of Working Groups I, II and III to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Watson, R.T. and the Core Writing Team (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, and New York, NY, USA)

nyitott ~300%-os növekedését, várhatólag már így is súlyos, de még jó eséllyel kezelhető következményekkel jár. Ezen feltételek mellett még „csupán” néhány tízmillió ember életfeltételei válnak szinte lehetetlenné (vízellátás, malária, tengerparti zónák víz alá kerülése) elsősorban az alacsonyabb fejlettségű régiókban; számolni kell továbbá a fajok 15–40%-ának veszélyeztetettségével (lehetséges extinkciójával) is. 3 °C-os hőmérséklet-emelkedés mellett a problémák már kezelhetetlenné válhatnak: több mint egymilliárd ember vízellátása kerülhet veszélybe, és az évente víz alá kerülő tengerpartok lakosság száma a százmilliós nagyságrendet is elérheti; az extinkció mértéke is 20–50%-ra nőhet. Ugyanakkor – és sokan úgy tartják, hogy ez az érv esett leg súlyosabban a latba a politikai döntéshozóknál – a szénelapú gazdaság leváltása új fejlődési pályára állíthatja a világgazdaságot. Így, személyes meggyőződésem is, ma a K+F+I-szféra legfontosabb feladata, mindent megtenni ennek a problémának a megoldása érdekében. Ugyanakkor a siker csak a legszélesebb körű társadalmi és nemzetközi összefogással érhető el. Az oktatásnak, egészségügynek, társadalomtudományoknak és a politikának is megvan a felelőssége, meg kell találnia a maga feladatát, és ki kell dolgoznia a megoldásokat.

Az alábbiakban – szakterületemre visszatérve – a fotoszintézis-kutatás helyzetére, főbb feladataira és alkalmazási lehetőségeire fókuszálok. A következőkben vázoltak alapján igazolható az az állítás, hogy rendkívül összetett folyamatokról van szó. Ezek több, a hagyományos besorolás szerint egymástól távol eső diszciplínához sorolhatók, és mind térben, mind pedig a folyamatok időbeli lefutását tekintve csak logaritmikus skálán tekinthetők át.

A FOTOSZINTÉZIS RÉSZFOLYAMATAI ÉS IDŐSKÁLÁI. FŐBB NYITOTT KÉRDÉSEK

A fotoszintézis főbb mechanizmusait a *Magyar Tudomány* hasábjain Vass Imre (2010) ismertette. Az alábbiakban – bemutatandó a különböző diszciplínák találkozásait és megkönnyítendő a nyitott kérdések és legújabb nemzetközi trendek és alkalmazási területek ismertetését – a biológiai fényenergia-hasznosítás folyamatait térben és időben kissé önkényesen csoportosítva mutatom be.



2. ábra. A fotoszintézis folyamatainak sematikus áttekintése időbeli lefolyásuk és a folyamatokhoz tartozó szerkezeti egységek megjelölésével, feltüntetve továbbá a tudományterületek között, valamelyest önkényesen meghúzott határvonalakat is.

(Saját szerkesztés az URL3 adatai alapján)

A fotoszintézis a fény elnyelésével kezdődik, amit az ún. *fénybegyűjtő antenna* komplexek pigmentmolekulái végeznek. Ezek mind számosságukban, mind pedig – többnyire jól megmagyarázható, egzaktul még nem levezethető, de jól azonosítható fizikai okokra visszavezethető módon – spektrálisan is kiszélesítik a napsugárzás fotoszintetikusán hasznosítható tartományát. Az antenna alapvető funkciója pontosan ebben rejlik; ti. a napsugárzás foton fluxussűrűsége viszonylag alacsony (teljes napfény esetén mintegy $2000\text{--}2500 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$), és így a fotokémiai reakciócentrumok hatékony energiaellátása csak az antennarendszer révén biztosítható. (Ráadásul a legtöbb fotoszintetikus szervezet a maximális sugárzási intenzitás töredékére van optimalizálva, és így kiterjedt antennarendszer nélkül életképtelen lenne.) Az antennarendszerben a gerjesztési energia megjelenését a femto- és pikoszekundumos időskálán lejátszódó relaxációs és energiaátadási folyamatok követik. Ennek során a teljes spektrális tartományban elnyelt fotonok (zöldalgák és növények esetén 400 és 500 nm és 600 és 700 nm közötti abszorpciós sávokkal) a vörös fotonok gerjesztési energiájával eljutnak a fotokémiai reakciócentrumokba. A folyamat kvantumhatásfoka közel 100%, ami azért is figyelemre méltó, mert reakciócentrumként átlagosan több száz – szélsőséges esetben akár több mint százezer – pigmentmolekula rendszeréről van szó. A fotofizikai törvények ezt kizárólag rendkívüli szervezethez emellett engedik meg – ennek szerkezeti és funkcionális sajátosságait korszerű krisztallográfiai és femtoszekundumos spektroszkópiai módszerekkel tárhatjuk föl (Zhang et al., 2015). Ezekben a fizikai folyamatokban a kvantumbiológia elemei is egyre határozottabban felfedezhetők (Romero et al., 2017). Itt kell megjegyezni azt is, hogy az antennarendszer a természetben, a szó szoros értelmében is, sokszínű és rendkívül változatos formákat ölt – alkalmazkodva az élőhely adottságaihoz; ugyanakkor a működés fizikai alapelvei hasonlóak, és az is közös sajátosságuk, hogy valamennyi rendszer képes arra, hogy az esetlegesen gyorsan változó fényviszonyokhoz igazítsa az elnyelt fényenergia hasznosításának kvantumhatásfokát. A fotoszintetikus szervezetek ilyen módon is, szabályozott disszipáció révén, képesek védekezni a túlságosan erős sugárzás károsító hatása ellen. A fotofizikai folyamatokba történő beavatkozás molekuláris hátterének tisztázása és a „felesleges” gerjesztési energia biztonságos disszipációját garantáló mechanizmusok feltárása a fotoszintézis-kutatás egyik legintenzívebben kutatott területe (Demmig-Adams et al., 2014).

A fotokémiai reakciócentrumokba érkező gerjesztési energia a reakciócentrum protein komplexekben – köszönhetően az ott elhelyezkedő klorofill és feofitin (vagy fotoszintetikus baktériumokban, bakterioklorofill és bakteriofeofitin) molekulák alkotta rendszer „geometrijának” – töltésszétválasztást hoz létre. Ezzel belépünk a fotoszintézis fotokémiai folyamatainak birodalmába. A fotokémiai reakciócentrumok szerkezetét, a töltésmozgásokat irányító alapvető fizikai mechanizmusokat ma már viszonylag jól ismerjük. Az elsődleges töltésszétválasztás is ultragyors fo-

lyamat, ami a néhány pikoszekundumos tartományban lézertechnikai eszközökkel követhető. Tekintettel azonban arra, hogy ez a folyamat szorosan kapcsolódik a gerjesztési energia beérkezéséhez, a töltésmozgás maga ennél akár nagyságrendekkel is gyorsabb lehet. Az elsődleges töltésszétválasztást követően a reakciócentrum komplexekben – nanoszekundumos és mikroszekundumos időskálán – töltés-stabilizálódási folyamatok zajlanak le, amit a milliszekundumos időskálán lejátszódó vektoriális elektron- és protontranszport mozgások követnek a tilakoidmembránba ágyazott elektrontranszport-lánc közreműködésével. Mind a terminális donor, mind pedig a terminális akceptor oldalon, a második, illetve az első fotokémiai rendszerben (PSII, illetve PSI), megkapjuk a primer termékeket, a légkörbe kibocsátott O_2 -t, illetve a CO_2 redukálásához szükséges NADPH-t. A töltésszétválasztás következtében generált transzmembrán elektromos tér, valamint a töltésvándorlás során a zárt membránvezikulum (a tilakoidmembrán) két oldala között kialakuló protongrádiens, és az így kialakuló $\Delta\mu_H^+$ elektrokémiai potenciál grádiens hajtóerejét felhasználva szintetizálódik a kémiai energiahordozó ATP-molekula. A fotoszintézis fotokémiai problémái közül ma a legnagyobb kihívást a vízbontás fizikai mechanizmusa jelenti, amelyben – a sokoldalú biofizikai és molekuláris biológiai módszerek alkalmazásával kombinálva – az áttörést a femtoszekundumos röntgen-krisztallográfiai módszerektől várhatjuk (Suga et al., 2017).

A primer fotofizikai és fotokémiai reakciók működését többszintű, visszacsatolási mechanizmusokon alapuló, általában enzimatisz szabályozó rendszerek regulálják, amelyek általában a perces időskálán zajlanak le. A már említett fotoprotektív, szabályozott disszipáció mellett fontos szerepet kap a kromatikus adaptációt szabályozó ún. state-tranzíció mechanizmusa, amely függ a NADPH és az ATP egymáshoz viszonyított arányától, illetve felhasználásától is; ennek során a membrán szerkezet is reverzibilisen módosul, amint az neutronszórás segítségével kimutatható volt (Nagy et al., 2014). Ezek a szabályozó mechanizmusok is mutatják az egymást követő folyamatok szoros összehangoltságát, aminek a részletes feltárása fontos kutatási terület. Ugyanez érvényes a fényreakciók és a sötétreakciók közötti kapcsolatra (illetve kapcsolatrendszerre). A sötétreakciók során a membránrendszert körbevevő ún. sztrómafolyadékban kerül sor a CO_2 fixálására, cukrokká alakítására, az ún. C3-as Calvin–Benson-ciklus vagy más, hasonló ciklus mentén, például a négy szénatomot tartalmazó primer termékről elnevezett C4-ciklus mentén. Ezek hatékonysága – a környezeti feltételektől függően – jelentősen különbözhet egymástól, felkínálva a biotechnológiai/növénynevelési beavatkozás lehetőségét.

A rendszer egyik fontos sajátja, élettanának lényegi eleme, hogy folyamatosan monitorozza saját működését, kijavítja az esetlegesen „elhasználódott” komponenseit (Vass, 2012), szabályozza – az aktuális környezeti feltételekhez igazítja – a gének működését. Ez utóbbihoz különböző, a fotoszintetikus apparátustól elkülönült érzékelőket is, például fotoreceptorokat használ, amelyek azután jelentősen

beavatkoznak a génexpressziós és élettani folyamatokba (Bernula et al., 2017). A fotoszintetikus működés szabályozását más magas szintű szabályozó mechanizmusok is irányítani tudják. A magasabb rendű növények többsége a kloroplasztiszok sejten belüli vagy a levelek szárhoz viszonyított szabályozható mozgásával is viszonylag széles határok közt tudja szabályozni az elnyelt fényenergia mennyiségét, ily módon módosítva a közel húsz nagyságrenddel gyorsabb folyamatok működési feltételeit. A fotoszintetikus működést és produktivitást befolyásoló tényezőkhöz tartoznak a belső és külső légzési folyamatok is (kloro- és fotorespiráció, kölcsönhatás a mitokondriális légzéssel), továbbá a zöld részek közötti „munkamegosztás” is a *source* és *sink* vagy termelő és elnyelő részek között. Ezek a szempontok különösen haszonnövényeink esetében fontosak, követésükre számos biofizikai módszer áll a szakemberek rendelkezésére. A fotoszintetikus aktivitás monitorozása és az „élő klorofill” mennyiségének meghatározása fontos nagyobb ökoszisztémák, adott esetben akár erdőségek vagy kiterjedt tengerek, óceánok élővilágának felmérésében is – például a primer folyamatok követésére is használatos klorofill fluoreszcencia újtechnológiára adaptált változatával (URL4).

Végül, de korántsem utolsósorban, a fotoszintézis-kutatások jelentős figyelmet szentelnek a fotoszintetikus szervezetek három és fél milliárd éves evolúciójának (amelynek kezdete ezen a logaritmikus skálán közel esik az ősrobbanáshoz). A reakciócentrumok megjelenése és diverzifikációja önmagában is érdekes probléma (Cardona, 2015). Valójában – figyelembe véve azt a tényt, hogy a sarkkörtől az Egyenlítőig és a tengerek fotikus zónájától (100–200 m) a 3000 m feletti magasságokig találunk fotoszintetikus organizmusokat – a diverzifikáció egyáltalán nem meglepő. Sokkal inkább figyelemre méltó ezen szervezetek és építőegységeik nagyfokú szerkezeti és funkcionális hasonlósága. Mindazonáltal, az evolúció tanulmányozásával szerzett ismeretek minden bizonnyal nagy hasznunkra lesznek biotechnológiai alkalmazásokban, például cianobaktériumok, algák és növények „áttervezésében”, illetve különböző (akár extraterresztriális) környezeti feltételekhez illesztésében vagy speciális metabolitok termeltetésében. Érdemes megjegyezni azt is, hogy – mivel a fotoszintetikus szervezetek ma már maguk is szenvedő alanyai a légköri oxigén jelenlétének – az oxidatív stressz megértéséhez és a védekező mechanizmusok megtervezésében is fontosak lehetnek az evolúciós szempontok.

ALAPKUTATÁS VS. A FOTOSZINTÉZIS ÚJRATERVEZÉSE

A fotoszintézis-kutatások legfontosabb hajtóereje a kíváncsiság volt, és – meggyőződésem, még sokáig – az is marad. Ezekben az alapkutatásokban különösen erős a multidiszciplináris jelleg. Így a fotoszintetikus kutatások kölcsönhatása más tudományterületekkel is sokkal erősebb. Elegendő itt az ultragyors fotofi-

zikai és fotokémiai folyamatokra utalunk – ahol a lézertechnikát használva korábban nem ismert alapvető fotobiológiai összefüggésekre derült eddig is fény, és további fontos felfedezések várhatók a szegedi lézereközpontban, amint azt az ELI-ALPS *Scientific Case* anyaga alapján joggal várhatjuk (URL5). Több hasonló példa hozható föl. Ezek közé tartozik a membránbiológia és a bioenergetika: gazdag spektroszkópiai jellemzőik és fényindukálható működésük révén a fotoszintetikus protein komplexek segítségével nyertünk eddig is alapvető ismereteket a membránproteinek funkcionális flexibilitásáról és szerkezeti dinamikájáról.

A multidiszciplináris megközelítés érvényes a technológiaorientált kutatásokra is, amelyek alkalmasint már az alap kutatásokkal összemérhető intenzitással és sikerességgel folynak világszerte. Számos kollégámmal egyetértésben úgy vélem, hogy egy-két évtized távlatában több – a fotoszintézis eredményeire alapozott – ipari technológiai és agrárterületi áttörést várhatunk. Analógiát keresve azt gondolom, hogy a fotoszintézis-kutatás eredményei és technológiai fejlesztései ma semmivel sincsenek kevésbé fejlett szinten, mint (egyetemi éveim alatt) a múlt század hatvanas–hetvenes éveiben volt a szilárdtestfizika és az integrált áramkörök technológiája vagy az optika és a lézertechnika. Az alábbiakban igyekszem ezeket az állításokat néhány kiragadott példával alátámasztani.

A primer fotofizika területén a technológiai fejlesztések, többek között, a mesterséges fénybegyűjtő komplexek konstruálását célozzák meg – így készült a leghatékonyabbnak tartott, mélytengeri bakteriális antenna egyetlen szintetikus profirinből készített „utánzata”, a mesterséges kloroszóma (Chappaz-Gillot et al., 2012). Ilyen mesterséges fénybegyűjtő rendszerek alkalmazhatók lehetnek fotokatalitikus rendszerekben. A primer fotokémia eredményeire támaszkodó biohibrid, PSI-alapú fotovoltaiikus cellák konstruálása is sikeresnek ígérkezik – ezek teljesítménye rendkívüli rátával nő: 2003 és 2013 között tízezerszeresére nőtt (Nguyen–Bruce, 2014). Előnyük, hogy lényegében korlátlan mennyiségben rendelkezésre álló környezetbarát alapanyagokból készülnek; mindez nem mondható el a kadmiumot, telluriumot, indiumot vagy ruténiumot felhasználó – egyébként ma még nagyságrendekkel nagyobb hatékonyságú – félvezető alapú cellákról. A szoláris energia további fotoszintézisre alapozott fejlesztési irányait és a mesterséges fotoszintézist illetően lásd a *Magyar Tudomány* más kötetiben megjelent tanulmányokat (Reményi, 2013; Vass, 2017).

Az elmúlt két évben több jelentős munka és kezdeményezés jelent meg, amelyek mindegyike felveti a fotoszintézis eredményeinek hasznosíthatóságát a mezőgazdasági termelésben. (Erre korábban – vélhetőleg a fotoszintézis túlságos bonyolultsága, illetve a sokszoros áttételek miatt – nem nagyon volt példa.) Johannes Kromdijk és szerzőtársai (2016) kimutatták, hogy a növények természetes hozama mintegy 15%-kal növelhető egy, az antennában lejátszódó (ultragyors) disszipációs védekező mechanizmus módosítása révén. Fűfélék klímaváltozás-

hoz való alkalmazkodását segítheti Michael T. Raissig és szerzőtársai (2017) felfedezése, amelyben a CO₂-felvétel szabályozásának új lehetőségét mutatják meg. Ma már egyre szélesebb körben elfogadott az a nézet, hogy a közeljövő növénynevelése és biotechnológiája sokat hasznosíthat a fotoszintézis-kutatások eredményeiből. Amerikai kezdeményezés a fotoszintézis újratervezése (Redesigning Photosynthesis) (Ort et al., 2015). Széles körű nemzetközi összefogással és a Gates Foundation bőkezű támogatásával működik a RIPE (Realizing Increased Photosynthetic Efficiency) Program (URL6). A nevében hordozza a célokat a C4 Rice Program (URL7). Európai kezdeményezés a tíz év időtartamra tervezett Photosynthesis 2.0 Program, amely a tervek szerint 2020-ban indul mintegy száz laboratórium munkáját összefogva. Ebben eddig tizenöt EU-ország, valamint Izrael és Svájc tudományirányító szervei és összesen hatvanöt intézmény jelezte részvételi szándékát. Előzetes egyeztetések és nemzetközi munkaértekezleteken kialakított stratégia értelmében Magyarországon a részprojektek megvalósítását az MTA Szegedi Biológiai Kutatóközpont, az MTA Agrártudományi Kutatóközpont és a szegedi ELI-ALPS (Extreme Light Infrastructure Attosecond Light Pulse Source) kutatói végzik majd, bekapcsolva más hazai műhelyek kutatóit is.

IRODALOM

- Bernula, P. – Crocco, C. D. – Arongaus, A. B. et al. (2017): Expression of the UVR8 Photoreceptor in Different Tissues Reveals Tissue Autonomous Features of UV-B Signalling: UVR8 Signaling in Different Tissues. *Plant, Cell and Environment*, 40, 1104–1114. DOI: 10.1111/pce.12904, <http://real.mtak.hu/73321/>
- Campbell, J. E. – Berry, J. A. – Seibt, U. et al. (2017): Large Historical Growth in Global Terrestrial Gross Primary Production. *Nature*, 544, 7648, 84–87. <https://www.nature.com/articles/nature22030>
- Cardona, T. (2015): A Fresh Look at the Evolution and Diversification of Photochemical Reaction Centers. *Photosynthesis Research*, 126, 111–134. DOI: 10.1007/s11120-014-0065-x, https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4582080/pdf/11120_2014_Article_65.pdf
- Chappaz-Gillot, C. – Marek, P. L. – Blaive, B. J. et al. (2012): Anisotropic Organization and Microscopic Manipulation of Self-Assembling Synthetic Porphyrin Microrods That Mimic Chlorosomes: Bacterial Light-harvesting Systems. *Journal of the American Chemical Society*, 134, 944–954. DOI: 10.1021/ja203838p,
- Csete M. – Szarka L. (2017): Bevezető. *Magyar Tudomány*, 178, 6, 642–644. <http://www.matud.iif.hu/2017/06/01.htm>
- Demmig-Adams, B. – Garab Gy. – Adams, W. III – Govindjee (2014): *Non-Photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria*. Springer, DOI: 10.1007/978-94-017-9032-1, <https://bit.ly/2l3fd48>
- Goldthau, A. (2017): The G20 Must Govern the Shift to Low-carbon Energy. *Nature*, 546, 7657, 203–205. DOI: 10.1038/546203a, <https://www.nature.com/news/the-g20-must-govern-the-shift-to-low-carbon-energy-1.22099>

- Kromdijk, J. – Gowacka, K. et al. (2016): Improving Photosynthesis and Crop Productivity by Accelerating Recovery from Photoprotection. *Science*, 354, 857–861. DOI: 10.1126/science.aai8878, <https://escholarship.org/uc/item/1xt5762k>
- Lyons, T. W. – Reinhard, C. T. – Planavsky, N. J. (2014): The Rise of Oxygen in Earth's Early Ocean and Atmosphere. *Nature*, 506, 307–315. DOI: 10.1038/nature13068, https://www.researchgate.net/publication/260270485_The_rise_of_oxygen_in_Earth's_early_ocean_and_atmosphere
- Martin, D. – McKenna, H. – Livina, V. (2017): The Human Physiological Impact of Global Deoxygenation. *The Journal of Physiological Sciences*, 67, 97–106. DOI: 10.1007/s12576-016-0501-0, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5138252/>
- Nagy G. – Ünneper R. – Zsiros O. et al. (2014): Chloroplast Remodeling during State Transitions in *Chlamydomonas reinhardtii* as Revealed by Noninvasive Techniques in Vivo. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 111, 5042–5047. DOI: 10.1073/pnas.1322494111, <http://www.pnas.org/content/111/13/5042.long>
- Nguyen, K. – Bruce, B. D. (2014): Growing Green Electricity: Progress and Strategies for Use of Photosystem I for Sustainable Photovoltaic Energy Conversion. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1837, 1553–1566. DOI: 10.1016/j.bbabi.2013.12.013, <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S000527281300234X>
- Ort, D. R. – Merchant, S. S. – Alric, J. et al. (2015): Redesigning Photosynthesis to Sustainably Meet Global Food and Bioenergy Demand. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 112, 8529–8536. DOI: 10.1073/pnas.1424031112, <http://www.pnas.org/content/pnas/early/2015/07/06/1424031112.full.pdf>
- Raissig, M. T. – Abrash, E. – Bettadapur, A. et al. (2017): Grasses Use an Alternatively Wired bHLH Transcription Factor Network to Establish Stomatal Identity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 113, 8326–8331. DOI: 10.1073/pnas.1606728113, <http://www.pnas.org/content/113/29/8326.long>
- Reményi, K. (2013): A mesterséges fotoszintézis (artificial leaf) a napenergia-tárolás eszköze. *Magyar Tudomány*, 174, 9, 1111–1117. <http://www.matud.iif.hu/2013/09/10.htm>
- Romero, E. – Novoderezhkin, V. I. – van Grondelle, R. (2017): Quantum Design of Photosynthesis for Bio-inspired Solar-energy Conversion. *Nature*, 543, 355–365. DOI: 10.1038/nature22012, https://www.researchgate.net/publication/315074110_Quantum_design_of_photosynthesis_for_bio-inspired_solar-energy_conversion
- Stern, N. (2007): *The Economics of Climate Change*. Cambridge University Press
- Suga, M. – Akita, F. – Sugahara, M. et al. (2017): Light-induced Structural Changes and the Site of O=O Bond Formation in PSII Caught by XFEL. *Nature*, 543, 131–135. DOI: 10.1038/nature21400, <https://bit.ly/2y30Gpm>
- Vass I. (2010): Megújuló fotoszintetikus energiatermelés napfényből és vízből – Elvi lehetőség vagy gyakorlati realitás? *Magyar Tudomány*, 171, 11, 1344–1353. <http://www.matud.iif.hu/2010/11/08.htm>
- Vass I. (2012): Molecular Mechanisms of Photodamage in the Photosystem II Complex. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1817, 209–217. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0005272811000995>
- Vass I. (2017): Napenergia-hasznosítás fotoszintetikus rendszerek segítségével. *Magyar Tudomány*, 178, 5, 552–557. <http://www.matud.iif.hu/2017/05/07.htm>
- Vida G. (2017): Klímahelyzet 2016. *Magyar Tudomány*, 178, 6, 645–651. <http://www.matud.iif.hu/2017/06/02.htm>
- Zeebe, R. E. (2013): Time-dependent Climate Sensitivity and the Legacy of Anthropogenic Greenhouse Gas Emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 110, 13739–13744. DOI: 10.1073/pnas.1222843110, <http://www.pnas.org/content/110/34/13739>

Zhang, Z. – Lambrev, P. H. – Wells, K. L. et al. (2015): Direct Observation of Multistep Energy Transfer in LHCII with Fifth-order 3D Electronic Spectroscopy. *Nature Communications*, 6, 7914. DOI: 10.1038/ncomms8914, <https://www.nature.com/articles/ncomms8914>

URL1: <http://www.light2015.org/Home.html>

URL2: <http://ocean.si.edu/ocean-acidification>

URL3: <http://www.am.ub.edu/~jmiralda/fsgw/lect8.html>

URL4: <https://svs.gsfc.nasa.gov/11317>

URL5: <http://www.eli-hu.hu/?q=en>

URL6: <http://ripe.illinois.edu/>

URL7: <http://c4rice.irri.org/>