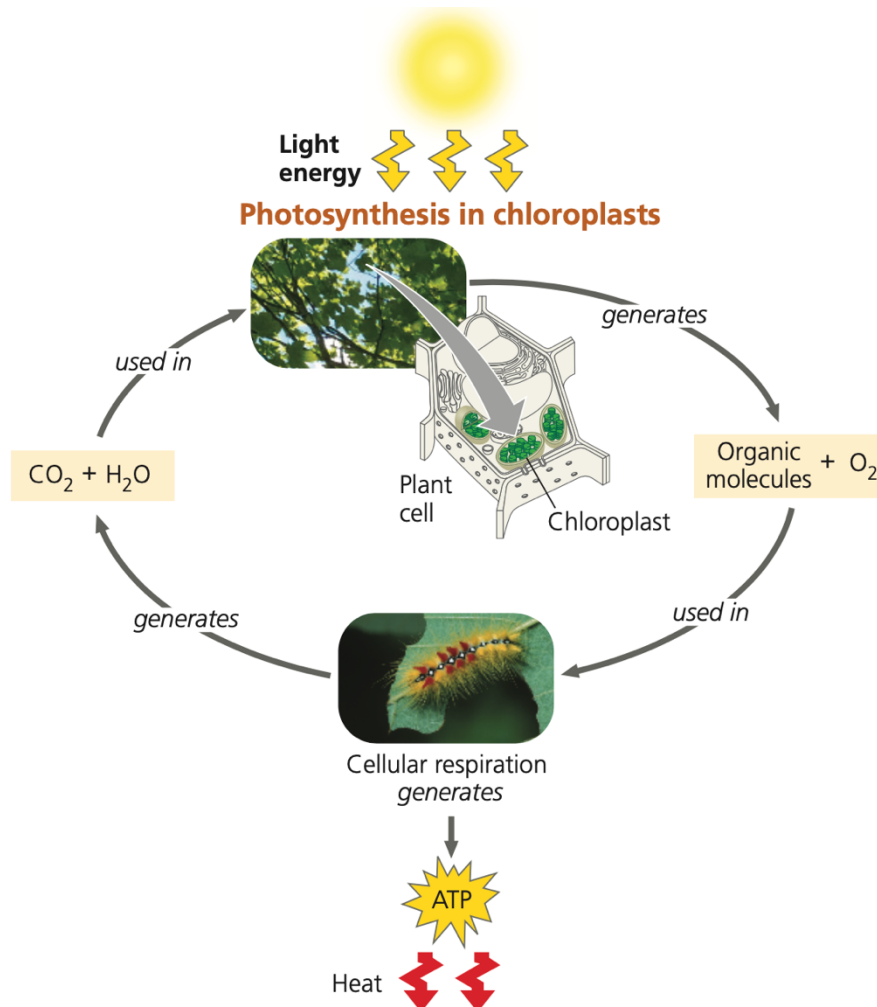


Fotosyntetiske prosesser

Hvordan bruker fotosyntetiske celler lys til å endre karbondioksid og vann til organisme molekyler og oksygen?

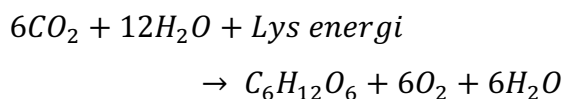


Prosessen som konverterer energi fra sollys til kjemisk energi lagret i sukker og andre organiske molekyler kalles **fotosyntese**. Fotosyntese nærer nesten hele den levende verden direkte eller indirekte. En organisme de organiske forbindelsene den trenger til energi og for å bygge karbonskjelettet på en av to måter: autotrof ernæring eller heterotrof ernæring. **Autotrofe** organismer kan opprettholde seg selv uten å spise noe som kommer fra andre levende vesener. De produserer sine egne organiske molekyler fra CO₂ og andre uorganiske materialer fra omgivelsene sine. De er hovedkilden til energi for alle ikke-autotrofe organismer. Av denne grunn kalles de for *produsenter*. De fleste planter er autotrofe. Mer spesifikt er de fotoautotrofe, organismer som bruker lys som energikilde for å syntetisere organiske molekyler. Fotosyntese foregår også i alger, enkelte protister og noen prokaryoter.

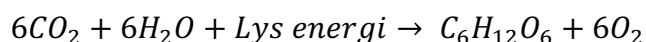
Heterotrofe organismer klarer ikke lage sin egen mat; det vil si at de er avhengig av forbindelser laget av andre organismer. Heterotrofe er *konsument*. Heterotrofe organismer som spiser restene etter andre organismer og organisk «søppel», slik som avføring og falne blader, kalles *nedbrytere*. Mye fungi og mange typer prokaryoter er nedbrytere.

Alle grønne deler i en plante har kloroplaster. Kloroplaster finnes hovedsakelig i cellene i **mesofyllet**, som er det indre vevet i bladet. CO₂ kommer inn og O₂ ut gjennom mikroskopiske porer kalt **stomata**. En typisk mesofyllcelle har 30-40 kloroplaster, som hver er 2-4 μm x 4-7 μm. En kloroplast har to membraner som innkapsler en tykk væske kalt **stroma**. I stroma finner man enda et membransystem som består av sekker kalt **thylakoider**. Disse skiller stroma fra *thylakoidrommet* inne i sekkene. Noen steder er sekkene stablet i kolonner kalt **grana** (granum sing.). Det grønne pigmentet som gir bladene sin farge, er **klorofyll**. Det er lys-energien som fanges opp av klorofyllet som driver syntesen av organiske molekyler i kloroplastene.

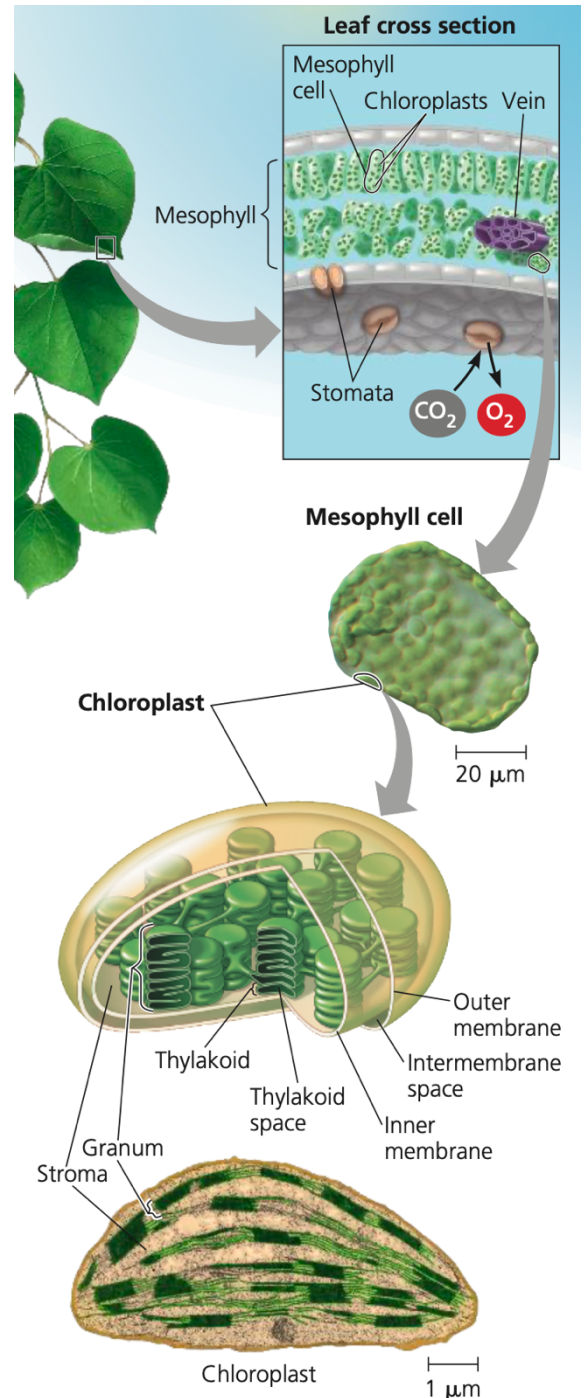
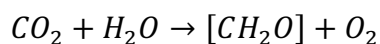
Den overordnede fotosyntetiske ligningen har vært kjent siden 1800-tallet:



12 vannmolekyler brukes i syntesen, og 6 vannmolekyler dannet. Sukkeret man får dannet er egentlig et 3-karbon sukker som kan brukes til å lage glukose. Forenklet sier man ofte:



Jevnt over kan man se at resultatet av fotosyntesen er det motsatte av resultatet fra cellulær respirasjon. På enklest mulig form kan fotosyntesen skrives som



Før trodde man at O₂ kom fra CO₂, men studier gjennomført at Van Niel på 1930-tallet ga opphav til hypotesen om at det kom fra H₂O istedenfor. Dette ble bevist nesten 20 år senere, når forskere brukte en isotop av oksygen, ¹⁸O, til å følge oksygen.

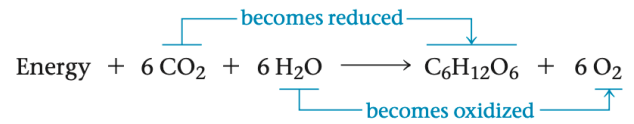
Fotosyntesen er en redoks-prosess som reverserer flyten av elektroner i forhold til respirasjon. Fordi den potensielle energien til elektronene øker når de går fra vann til sukker, krever denne prosessen energi. Prosessen er endoterm.

Selve fotosyntesen går over to steg. Disse er kjent som **lysreaksjoner** (foto-delen) og **Calvin-syklusen** (syntese-delen). Lysreaksjoner konverterer solenergi til kjemisk energi. Vann splittes slik at man får O₂ som biprodukt. Lys absorbert av klorofyll, og energien overføres midlertidig til **NADP⁺** (nikotinamid-adenin-dinukleotidfosfat). Lysreaksjonene bruker solenergi til å redusere NADP⁺ til NADPH ved å tilføre et par elektroner og et proton (H). Denne reaksjonen genererer også ATP ved kjemosmose gjennom en prosess som kalles **fotofosforilyering**.

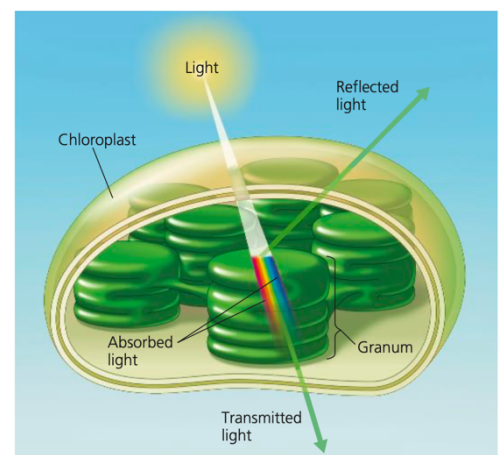
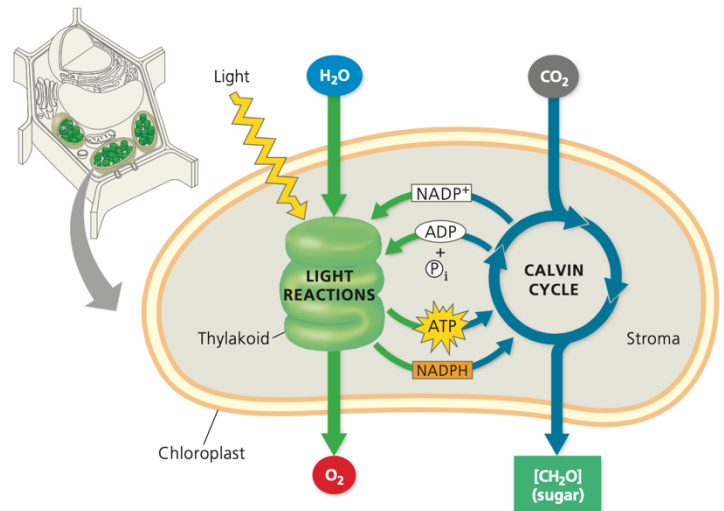
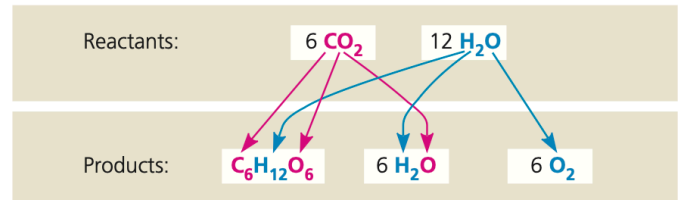
Calvin-syklusen er oppkalt etter Melvin Calvin. Syklusen inkorporerer CO₂ fra luften til organiske molekyler som allerede er i kloroplastene. Dette kalles **karbonfiksering**. Calvin-syklusen reduserer deretter det fikserte karbonet til karbohydrater ved å legge til elektroner. Reduseringen får elektroner fra NADPH. Det kreves også energi fra ATP. Det kreves ikke sollys direkte, men indirekte grunnet NADPH og ATP.

Fiolett lys gir nesten dobbelt så mye energi som rødt lys.

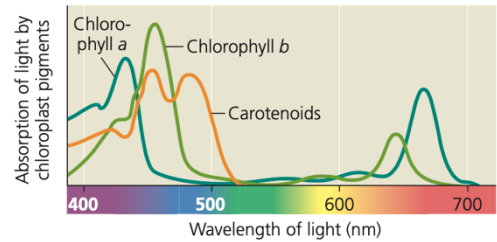
Når lys treffer materie kan det reflekteres, transmitteres eller absorberes. Substanser som absorberer synlig lys kalles pigmenter. Grønne blader ser grønne ut fordi de transmitterer grønt lys, mens fiolett-blått og rødt absorberes. Studier gjort på tre ulike pigmenter – **klorofyll a**, **klorofyll b** og **karotenoider** – viser at klorofyll a absorberer mest lys i intervallet fiolett-blå og



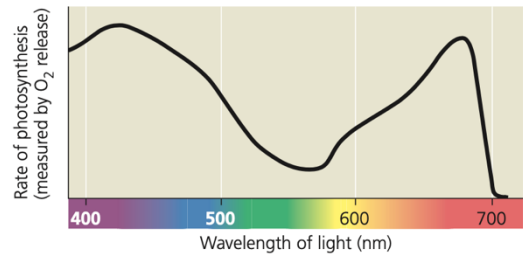
▼ **Figure 11.4 Tracking atoms through photosynthesis.** The atoms from CO₂ are shown in magenta, and the atoms from H₂O are shown in blue.



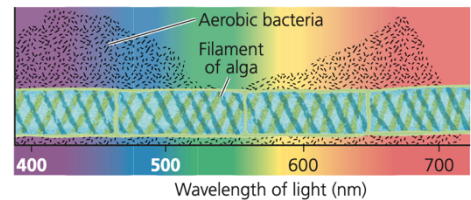
rød. Samme gjelder for klorofyll b, men de kan absorbere noe mer oransje. Karotenoider absorberer lys i intervallet fiolett-blågrønn. Det er vage strukturelle forskjeller som gjør at de ulike pigmentene kan absorbere lys ved ulike bølgelengder. Klorofyll a fremstår som blågrønn, mens klorofyll b fremstår som olivengrønn. Forskere har også oppdaget klorofyll d og klorofyll f som kan absorbere høyere bølgelengder. Karotenoidene fremstår som gul/oransje fordi de absorberer bølgelengder som er fiolette og blågrønne.



(a) **Absorption spectra.** The three curves show the wavelengths of light best absorbed by three types of chloroplast pigments.

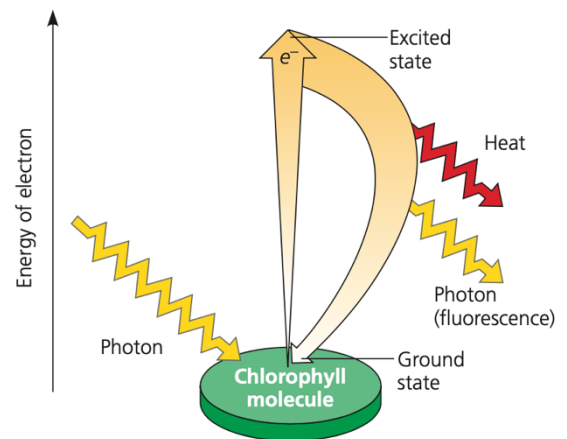


(b) **Action spectrum.** This graph plots the rate of photosynthesis versus wavelength. The resulting action spectrum resembles the absorption spectrum for chlorophyll a but does not match exactly (see part a). This is partly due to the absorption of light by accessory pigments such as chlorophyll b and carotenoids.



(c) **Engelmann's experiment.** In 1883, Theodor W. Engelmann shined light through a prism onto an alga, exposing different segments of the alga to different wavelengths. He used aerobic bacteria, which congregate near an oxygen source, to determine which segments of the alga were releasing the most O_2 and thus photosynthesizing most. Bacteria congregated in greatest numbers around the parts of the alga illuminated with violet-blue or red light.

Når et molekyl absorberer et foton, vil et av elektronene eksiteres til et høyere orbital hvor det har høyere potensiell energi. Når elektroner er i sitt «normale» orbital sier man at det er i en grunntilstand. Absorpsjon av fotoner dytter elektronet opp i et orbital med høyere energi. De eneste fotonene som kan absorberes er de som har energi som er nøyaktig lik energiforskjellen mellom grunntilstand og et eksitert nivå. Denne energien varierer fra molekyl til molekyl. Et elektron kan ikke holdes i eksitert tilstand for lenge, og når det «faller ned» vil energien frigjøres som varme og lys (foton).



Et **fotosystem** er sammensatt av et reaksjonscenter-kompleks omgitt av flere lyshøstende komplekser. **Reaksjonscenterkomplekset** er en rekke assosierte proteiner som «holder» klorofyll a og en primærelektronakseptor. Hvert eneste **lyshøstende kompleks** består av flere pigmentmolekyler bundet til proteiner. Dette gjør at fotosystemet kan absorbere flere bølgelengder. De lyshøstende kompleksene fungerer som antenner for reaksjonscenterkompleksene. Når et pigment absorberer et foton overføres energien fra pigment til pigment inni det lyshøstende pigmentet før det overføres til et par av

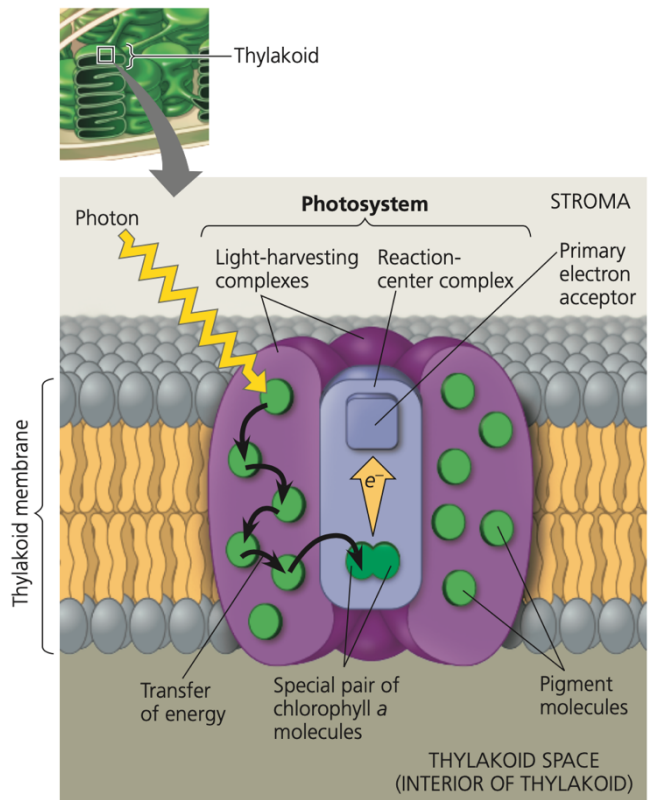
klorofyll a. Dette klorofyll a pigmentet kan, på grunn av omgivelsene og plasseringen sin, både eksitere sine egne elektroner og overføre dette til et annet molekyl, den **primære elektronakseptoren**, som er et molekyl som kan akseptere elektroner og bli redusert.

Det finnes to ulike typer fotosystem: **fotosystem II (PS II)** og **fotosystem I (PS I)**. Begge to har et karakteristisk reaksjons-senterkompleks. Reaksjons-senter klorofyll a i fotosystem II er kjent som P680, fordi det absorberer fotoner ved bølglengde 680nm best. Klorofyll a i fotosystem I kalles P700 fordi det best absorberer bølglengder ved 700nm. Forskjellen mellom dem er grunnet forskjeller i de assosierte proteinene i thylakoidmembranen som påvirker elektronfordelingen i pigmentene.

Lys driver syntesen av ATP og NADPH ved å gi energi

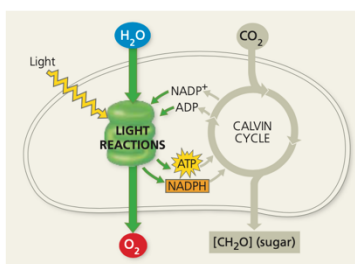
til de to typene fotosystemer som er innebygd i thylakoidmembranene til kloroplaster. Nøkkelen til dette er flyten av elektroner gjennom fotosystemet og andre molekyllære komponenter bygget inn i thylakoidmembranen. Dette kalles lineær elektronflyt, og foregår under lysreaksjonene i fotosyntesen.

1. Et foton treffer et pigment i det lyshøstende komplekset i PS II, slik at et elektron eksiteres til et høyere orbital. Når elektronet faller tilbake til grunntilstand vil et annet pigment i nærheten fange opp fotonet og eksiteres. Slik fortsetter det frem til energien overføres til P680 (klorofyll a) i reaksjons-senterkomplekset. Et elektron i paret eksiteres til et høyere energinivå.
2. Elektronet som eksiteres fra P680 overføres til primærelektronakseptoren, slik at man får $P680^+$
3. Et enzym katalyserer splittingen av et vannmolekyl til to elektroner, to protoner (H^+) og ett oksygenatom. Elektronene overføres, en etter en, til $P680^+$ som erstatter på de elektronene som er overført til elektronakseptoren. Noe H^+ frigjøres inn i thylakoidrommet. To O-atomer går automatisk sammen og danner O_2 .



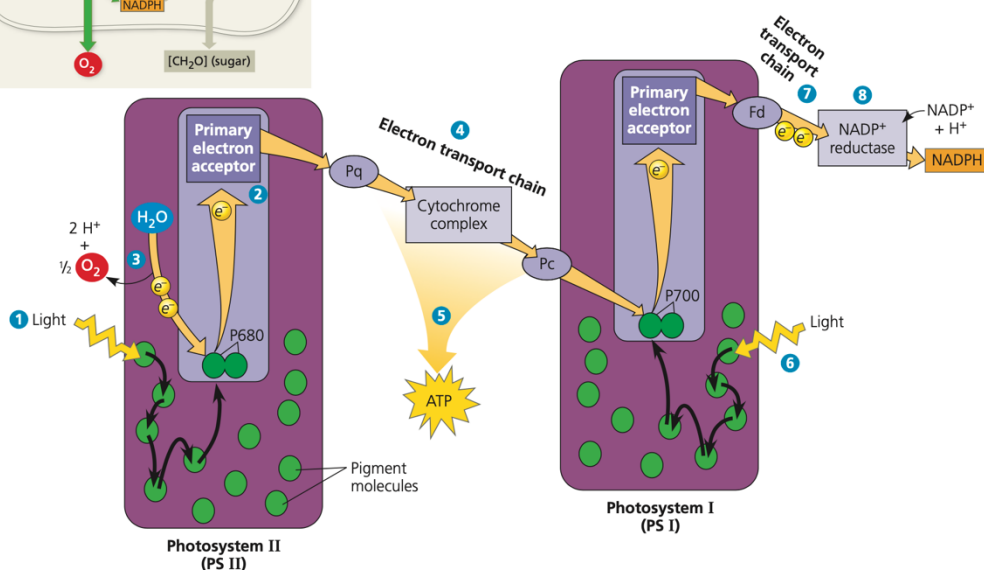
(a) **How a photosystem harvests light.** When a photon strikes a pigment molecule in a light-harvesting complex, the energy is passed from molecule to molecule until it reaches the reaction-center complex. Here, an excited electron from the special pair of chlorophyll a molecules is transferred to the primary electron acceptor.

4. Hvert fotoeksiterte elektron overføres fra primærelektronakseptoren i PS II til PS I via en elektrontransportkjede med komponenter som ligner elektrontransportkjeden i cellulær respirasjon. Elektrontransportkjeden mellom PS II og PS I består av elektronbæreren plastokinone (Pq), et cytokromkompleks og et protein kalt plastocyanin (Pc). Hver komponent gjennomfører redoksreaksjoner mens elektronene flytter seg ned kjeden og frigjør energi som rukes til å pumpe H^+ inn i thylakiodrommet slik at man får en protongradient.
5. ATP lages ved hjelp av protongradienten og kjemosmose.
6. Samtidig vil lysenergi som har blitt fraktet via lyshøstende kompleks-pigmenter til PS I sitt reaksjonscenterkompleks eksitere et par med P700 klorofyll a molekyler. De eksiterte elektronene overføres til den primære elektronakseptoren til PS I slik at man får $P700^+$. $P700^+$ kan akseptere et elektron som når bunnen av elektrontransportkjeden til PS II.
7. Fotoeksiterte elektroner føres gjennom en ny elektrontransportkjede via redoksreaksjoner gjennom proteinet ferredoksin (Fd). Dette trinnet lager *ikke* en protongradient.
8. Enzymet $NADP^+$ reduktase katalyserer overføringen av elektroner fra Fd til $NADP^+$. To elektroner kreves for å redusere til NADPH. Elektroner har høyere energi i NADPH. Denne prosessen fjerner også et H^+ fra stroma.

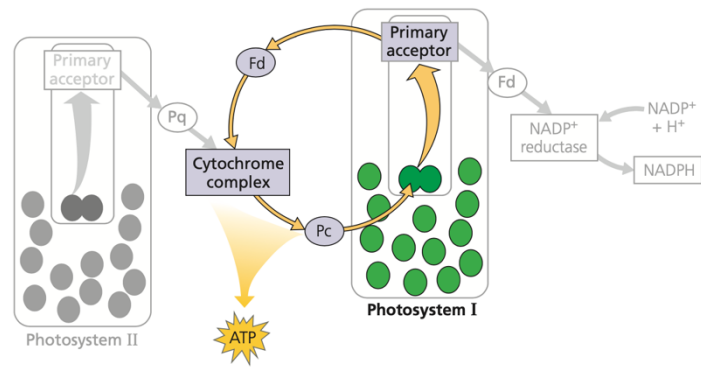


▼ **Figure 11.13** How linear electron flow during the light reactions generates ATP and NADPH. The gold arrows trace the flow of light-driven electrons from water to NADPH. The black arrows trace the transfer of energy from pigment molecule to pigment molecule. To see these proteins in their cellular context, see Figure 7.32b.

➔ Mastering Biology [Figure Walkthrough](#)



I noen tilfeller kan fotoeksiterte elektroner ta en alternativ rute kalt **syklisk elektronflyt**, som benytter seg at fotosystem I, men ikke fotosystem II. Dette er vist i illustrasjonen til høyre. Elektroner får tilbake til cytokromkomplekset fra ferredoksin. Deretter via plastocyanin til P700 i PS I. Det produseres ikke noe NADPH og frigjøres ikke noe oksygen, men genererer ATP.

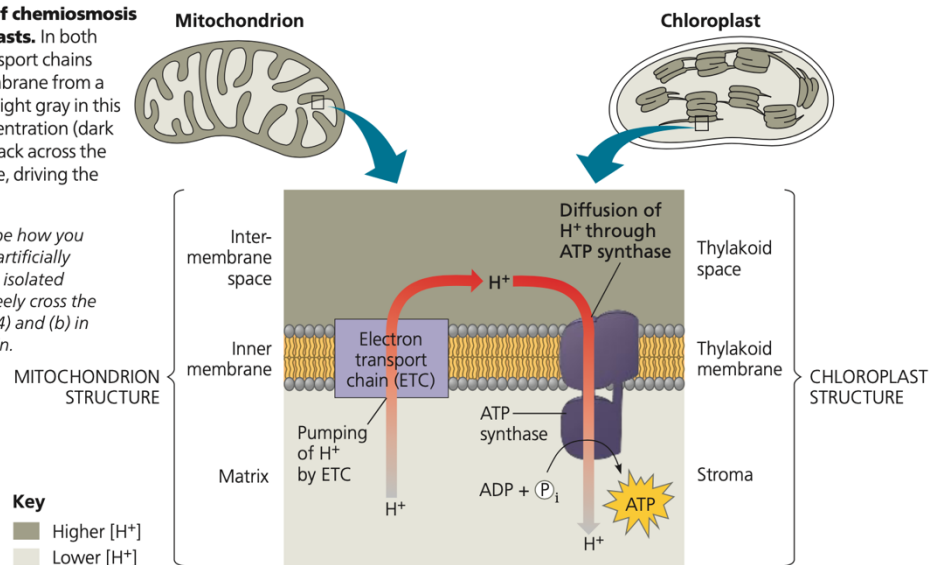


Flere fotosyntetiserende bakterier har en av systemene, ikke begge. Syklisk elektronflyt kan skje i fotosyntetiserende arter som har begge fotosystemene.

Kjemiosmose foregår på samme måte i kloroplaster som i mitokondriene. Den eneste forskjellen er at elektronene i kloroplastene kommer fra vann, mens det kommer fra organiske molekyler i mitokondriene. Elektronene fra vann fraktes til toppen av kjeden ved hjelp av sollys og slippes ned slik at sollys kan konverteres til kjemisk energi.

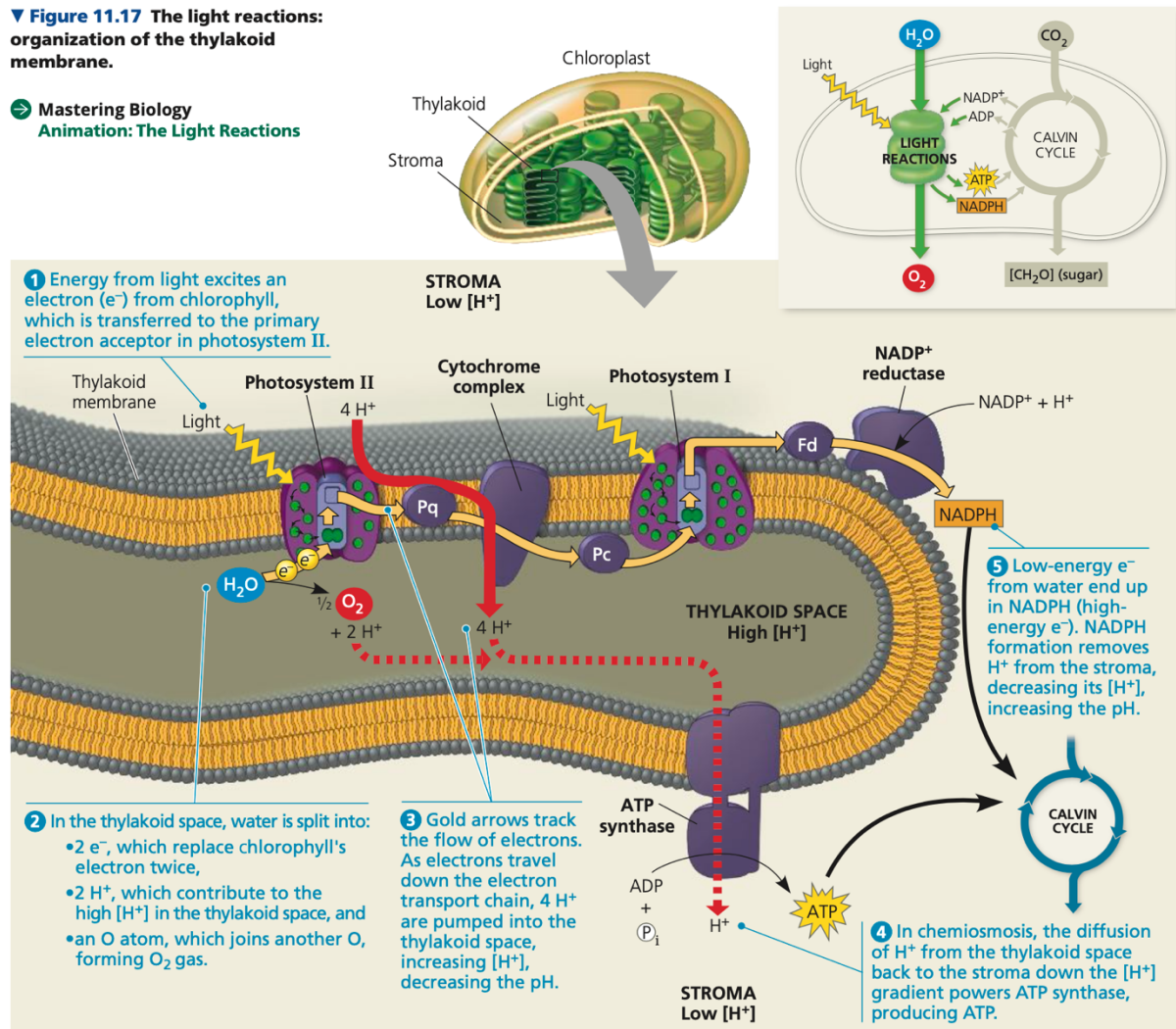
► Figure 11.16 Comparison of chemiosmosis in mitochondria and chloroplasts. In both kinds of organelles, electron transport chains pump protons (H^+) across a membrane from a region of low H^+ concentration (light gray in this diagram) to one of high H^+ concentration (dark gray). The protons then diffuse back across the membrane through ATP synthase, driving the synthesis of ATP.

MAKE CONNECTIONS Describe how you would change the pH in order to artificially cause ATP synthesis (a) outside an isolated mitochondrion (assume H^+ can freely cross the outer membrane; see Figure 10.14) and (b) in the stroma of a chloroplast. Explain.



▼ **Figure 11.17 The light reactions: organization of the thylakoid membrane.**

➔ **Mastering Biology**
Animation: The Light Reactions



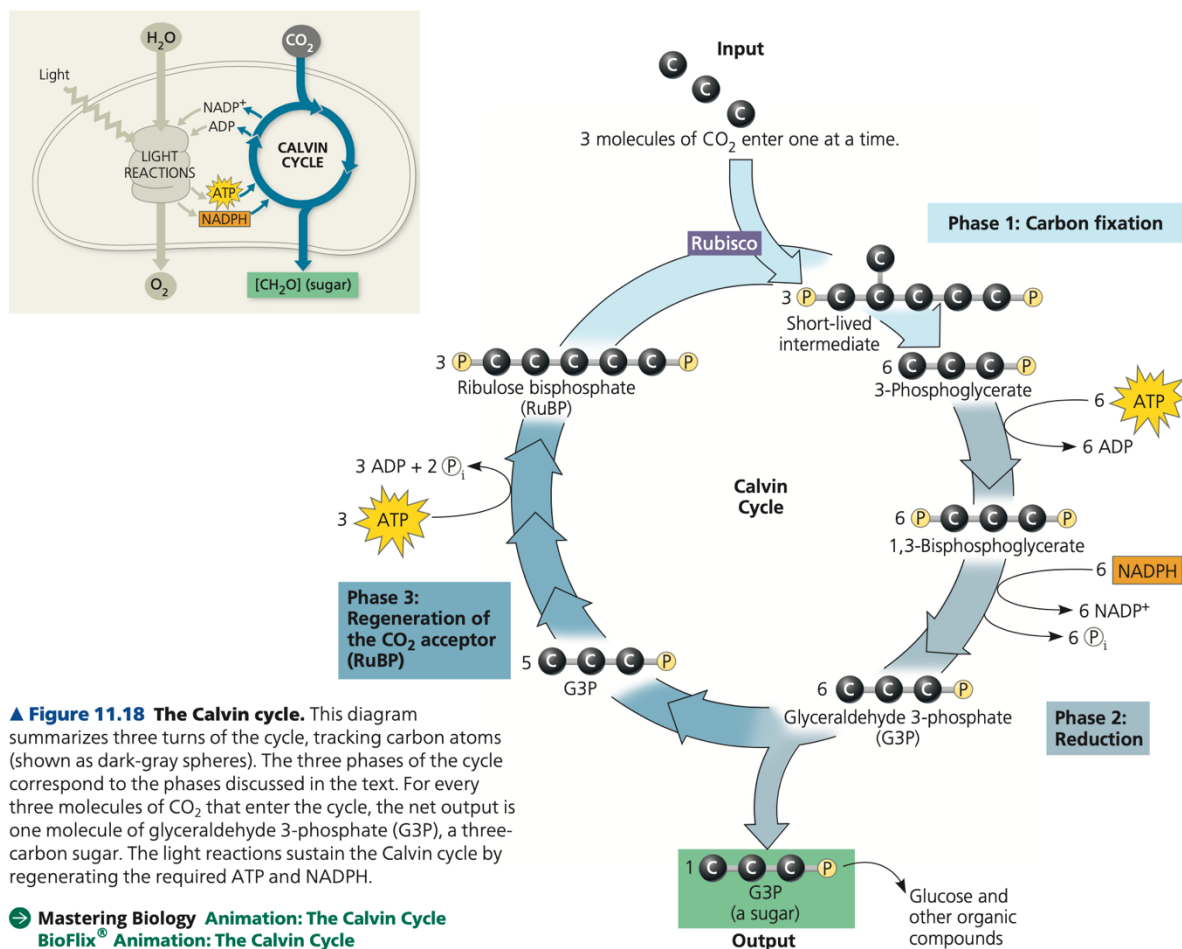
Calvin-syklusen skjer i stroma. På lik linje som sitronsyresyklusen regenereres startmaterialet etter at noen molekyler går inn og andre molekyler går ut av syklusen. Sitronsyresyklusen er katabolsk, mens Calvin-syklusen er anabolsk fordi den bygger karbohydrater fra mindre molekyler og konsumerer energi. Karbon kommer inn i Calvin-syklusen som CO_2 og går ut som sukker. Syklusen er avhengig av ATP som energikilde og bruker NADPH som et reduksjonsmiddel for å tilføre høyenergetiske elektroner til sukker.

Calvin-syklusen produserer *ikke* glukose, men 3-karbonsukkeret **glyseraldehyd 3-fosfat (G3P)**. For å få et G3P må syklusen gå tre ganger for å fikse tre molekyler med CO_2 .

Fase 1: Karbonfiksering. CO_2 bindes til et 5-karbon sukker kal ribulose bifosfat (RuBP). Enzymet RuBP karboksylase-oksigenase, eller **rubisco** katalyserer første steg. Resultatet er et kortlevende intermediat som umiddelbart splittes i to og lager to molekyler med 3-fosfatglyserat (for hvert CO_2).

Fase 2: Reduksjon. Hvert molekyl med 3-fosfatglyserat får tilført en fosfatgruppe til fra ATP, slik at man får 1,3-bifosfatglyserat. Deretter doneres et par elektroner fra NADPH, slik at 1,3-bifosfatglyserat reduseres og mister en fosfatgruppe slik at det blir glyseraldehyd 3-fosfat (G3P) som lagrer mye potensiell energi. Syklusen starter med 15 karboner i form av 3 RuBP. På slutten har man 18 karboner i form av 6 G3P. Et av de går ut, mens resten regenereres til RuBP

Fase 3: Regenerering av RuBP. G3P reorganiseres til tre molekyl RuBP ved hjelp av tre ATP.



▲ Figure 11.18 The Calvin cycle. This diagram summarizes three turns of the cycle, tracking carbon atoms (shown as dark-gray spheres). The three phases of the cycle correspond to the phases discussed in the text. For every three molecules of CO₂ that enter the cycle, the net output is one molecule of glyceraldehyde 3-phosphate (G3P), a three-carbon sugar. The light reactions sustain the Calvin cycle by regenerating the required ATP and NADPH.

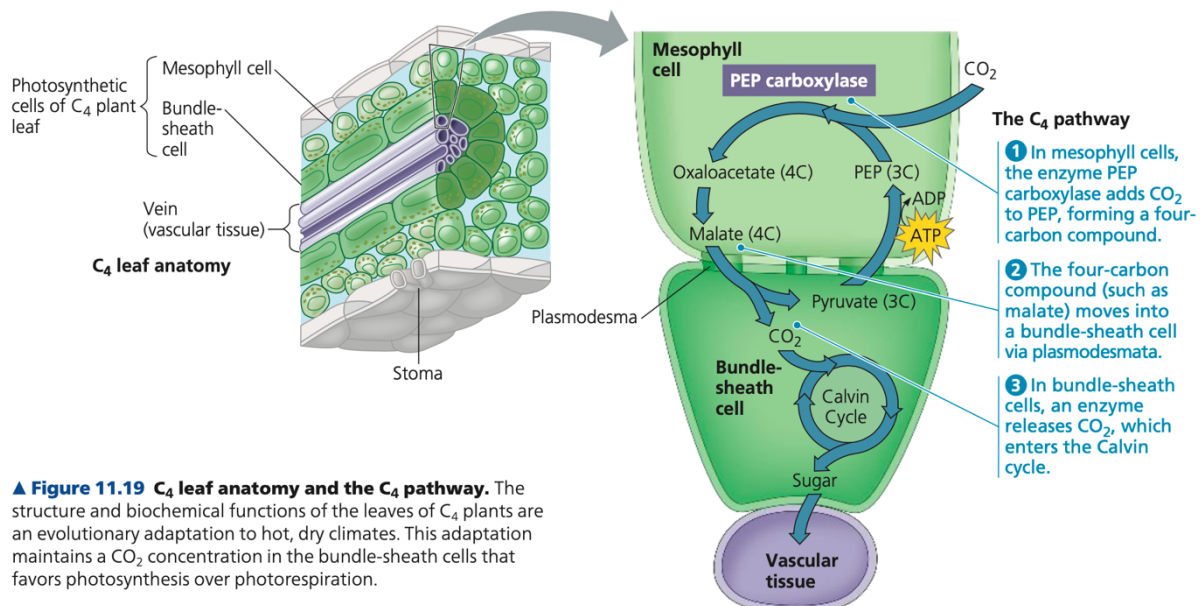
➔ **Mastering Biology Animation: The Calvin Cycle**
BioFlix® Animation: The Calvin Cycle

For nettosyntesen av et G3P molekyl konsumerer Calvin-syklusen ni molekyl av ATP og seks molekyl av NADPH. Energien regenereres av lysreaksjonene. G3P er utgangsstoffet for syntese av andre organiske molekyl, blant annet glukose (2 stk G3P), sukrose og andre karbohydrater. Verken lysreaksjonene eller Calvin-syklusen kan lage sukker fra CO₂ alene.

I de fleste planter skjer fiksering av karbon via rubisco. Slike planter kalles C_3 -planer fordi produktet av karbonfikseringen er en 3-karbonforbindelse. Rubisco kan også blinde O_2 istedenfor CO_2 om det er manko på substrat. Produktet splittes og en 2-karbonforbindelse forlater kloroplasten. Peroxisomer og mitokondrier bryter ned og omorganiserer forbindelsen slik at man får CO_2 . Dette kalles **fotorespirasjon**. Fotorespirasjon bruker ATP istedenfor å frigjøre det. Det lager heller ikke sukker.

Noen plantearter har funnet alternative måter for karbonfiksering for å unngå fotorespirasjon og optimalisere Calvin-syklusen. Dette er blant annet C_4 fotosyntese og crassulacean syre metabolisme (CAM).

C_4 -planter innleder Calvin-syklusen med en alternativ karbonfiksering som dannet en 4-karbonforbindelse som første produkt. Når det er varmt og tørt stenger C_4 -planter stomata, slik av konsentrasjonen av vann opprettholdes, men konsentrasjonen av karbondioksid synker. Sukker lages fremdeles fordi C_4 -planter kan gå gjennom en prosess med flere steg som fungerer selv ved lave konsentrasjoner av CO_2 . Fotosyntesen starter i mesofyllet, men fullføres i bunt-skjede celler.



1. Enzymet PEP karboksylase binder CO_2 til fosfoenolpyruvat (PEP), slik at man får en 4-karbonforbindelse, oksalacetat. Dette skjer selv når konsentrasjonen av CO_2 er lav og O_2 er høy.
2. Etter at CO_2 er fiksert i mesofyll-cellene fraktes produktet til bunt-skjede cellene ved hjelp av plasmodesmata.

3. I bunt-skjede cellene frigjøres CO₂ fra 4-karbonforbindelsen. CO₂ kan deretter re- fikseres til et organisk material av rubisco i Calvin-syklusen. Pyruvat regenereres også og fraktes tilbake til mesofyll-cellene, hvor ATP benyttes til å regenerere PEP.

CAM-planter åpner stomata på natta og lukker dem på dagen. Typiske eksempler på CAM-planter kan være kaktuser, ananas og andre sukkulenter. Planten tar opp CO₂ på natta og inkorporerer det i et bredt spekter av organiske syrer. Dette lagres i vakuoler. I løpet av dagen driver planten med fotosyntese. CO₂ hentes fra vakuolene og andre lagre.

▼ **Figure 11.20 C₄ and CAM photosynthesis compared.** The C₄ and CAM pathways are two evolutionary solutions to the problem of maintaining photosynthesis with stomata partially or completely closed on hot, dry days. Both adaptations are characterized by:
1 preliminary incorporation of CO₂ into organic acids, followed by
2 transfer of CO₂ to the Calvin cycle.

