

Fotosyntes och kolfixering

Introduktion

Fototrofer får energi från elektrontransportfosforylering. Detta behandlas i Alberts kap. 14 och i Madigan kap. 17. Även i fotosyntesen bildas alltså ATP genom en elektrontransport och en därigenom skapad protongradient. Alberts behandlar i huvudsak eukaryot oxygen (syrebildande) fotosyntes men tar också upp ett exempel på anoxygent (icke syrebildande) fotosyntetiserande bakterier. Dessa behandlas huvudsakligen i Madigan.

Den enkla "skolboksformeln" för fotosyntesen, där ljusenergi, koldioxid och vatten blir orga-

niska ämnen, och syrgas, är egentligen en sammanslagning av två "paket" av reaktioner, dels de s.k. ljusreaktionerna, där ljusenergi överförs till kemisk form genom att den används för att syntetisera ATP och NADPH, dels de s.k. mörkerreaktionerna (som heter så för att de till skillnad från ljusreaktionerna inte behöver ljus, de kräver inte att det ska vara mörkt), där den kemiska energin i form av ATP och NADPH används för att producera kolhydrater från koldioxid. Dessa två kopplas ihop genom flödet av ATP och NADPH, som visas i fig. A14-32. Att dessa är separata processer kan ses på att "mörkerreaktionerna" faktiskt också kan ske hos organismer som saknar fotosyntes (t. ex. många kemolitotrofa bakterier), bara dessa kan få ATP och NADPH eller NADH från någon process driven av kemisk energi.

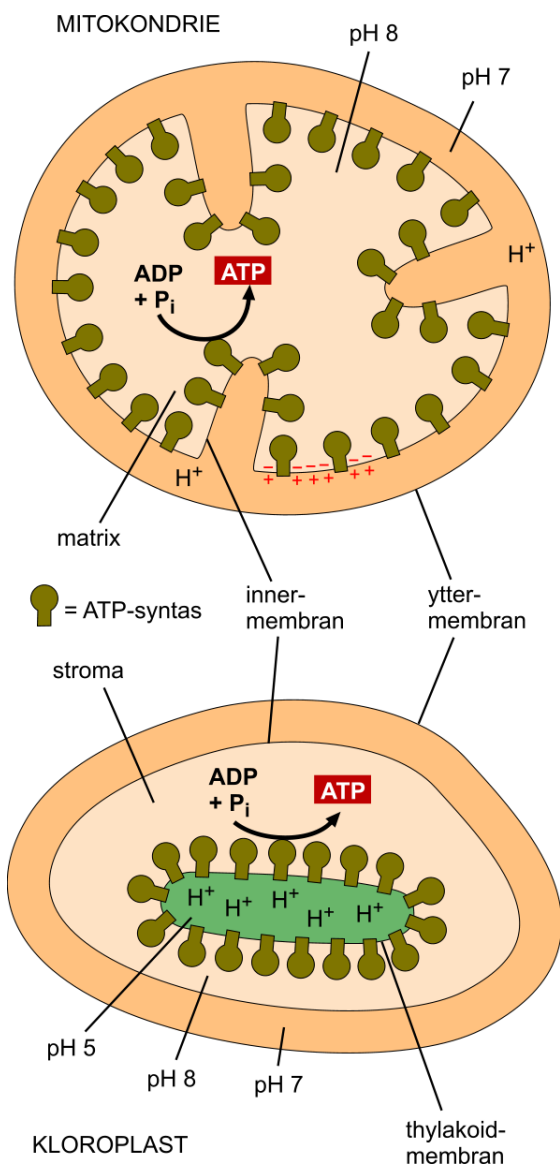
Ljusenergin används till två saker, skapa en protongradient för ATP-syntes, och reducera NADP till NADPH, som sedan används för koldioxidfixering.

Om elektroner tas ut från systemet för att reducera NADP så måste de ersättas från en extern elektrondonator. Detta kan vara vatten, då syre bildas (oxygen fotosyntes), eller reducerat svavel, järn eller organiskt ämne (vid anoxygen fotosyntes). Den senare sker ofta (men inte alltid) i syrefria miljöer.

Den oxygena fotosyntesen

Denna sker hos eukaryota fotosyntetiserare i kloroplastens tylakoidmembran.

Protongradienten bildas över tylakoidmembranet, med högst vätejonkoncentration inne i tylakoiden (Figur 1). Eftersom tylakoiden inte innehåller så många andra processer så kan tylakoidutrymmet ha en betydligt högre vätejonkoncentration (och därmed ett lägre pH) än vad man kan ha på mitokondriens utsida (eftersom ett lågt pH här skulle påverka andra reaktioner i cytoplasman). pH inne i tylakoiden kan också variera kraftigt (mellan t. ex. dag och natt). Skillnaden mellan tylakoidens ut- och insida kan vara så hög som 3 pH-enheter. Till skillnad mot mitokondrien är det koncentrationsskillnaden av protoner som är den huvudsakliga drivkraften vid ATP-bildningen i kloroplasten, och membranpotentialen är mindre viktig. Membranpotentialen hålls nere genom



Figur 1. Protongradientens lokalisering och uppbyggnad hos mitokondrie och kloroplast

utbyte av andra joner över tylakoidmembranet.

De olika stegen i elektrontransportkedjan i kloroplasten (fig. A14-37) går från lägre redoxpotential till högre, precis som i respirationen. Men det finns två undantag, nämligen de steg där de fotosyntetiska reaktionscentra är inblandade. Där används ljusenergi för att sänka redoxpotentialen hos klorofyllmolekylen. Dessa två sänkningar (ett för varje fotosystem) är så kraftiga, att om man ser på vad som händer från start till slut i fotosyntesens elektrontransport, så sänks faktiskt redoxpotentialen i stort sett lika mycket som den ökar i respirationens elektrontransport, trots att nästan alla steg går mot en ökad redoxpotential. Detta gör alltså att fotosyntesen kan göra det omvända mot respirationen d.v.s. spjälka vatten till syrgas och driva de elektroner som fås från detta till en reduktion av NADP till NADPH (NADPH skiljer sig från NADH endast genom att det sitter en fosfatgrupp på, och de har samma redoxpotential (se fig A3-35).

Kloroplastens uppbyggnad

Kloroplastens membransystem består av två yttermembran (envelope) och ett inre, tylakoidmembranet. Fotosyntesen sker i tylakoidmembranet. Den volym, thylakoidutrymmet, som innesluts av detta membran tros vara sammanhängande i hela kloroplasten. En transmissionselektronmikroskopbild finns i fig A14-29, och schematiska teckningar av kloroplaster i fig A14-30 och M 17.5.

Bakterie saknar kloroplast, men de som är oxygent fotosyntetiserande (cyanobakterier) har också tylakoidmembran. Dessa finns i cytoplasman. Några exempel på hur det kan se ut finns i Madigan (Fig. M12-79 och M12-82). Kloroplast (och mitokondrier) förökar sig genom delning. För att en ny cell ska få en kloroplast så måste det följa med en från modercellen.

Många tror att växter inte har mitokondrier, utan att växtcellens energibehov tillfredsställs direkt med hjälp av fotosyntes, men det ATP som bildas i kloroplasten förbrukas också inne i denna till syntes av framför allt socker, men också lipider och annat. Resten av växtcellen får istället sitt ATP genom att socker skickas ut från kloroplasten. Detta går sedan in i glykolysen, omvandlas till pyruvat som sedan går in i mitokondrien, omvandlas till acetyl-CoA, går in i citronsyracykeln och sedan leder till ATP-produktion via elektrontransportkedjan, precis som i djurmitokondrien.

Detta ATP går sedan ut från mitokondrien till resten av cellen (fig A13-22). Energi från socker driver också de celler som inte fotosyntetiserar, t.ex. celler i rötterna.

Fotosyntetiska pigment

Klorofyll fångar upp ljusenergin och är också central för att omvandla ljusenergin till kemisk energi. Strukturen för klorofyll a, som finns hos alla som har oxygen fotosyntes kan ses i fig A14-33. I Madigan (fig M17.3) kan man se skillnaden mellan klorofyll a och en del andra klorofyllvarianter, bl.a. bakterieklorofyller — de är alla mycket lika. Ändå gör skillnaderna att man får klara skillnader i absorbtionsspektra. Bakterieklorofyll a (som finns hos anoxygent fotosyntetiserande bakterier) absorberar bl. a. vid längre våglängder än klorofyll a. Detta gör att de olika grupperna till viss del kan använda olika våglängdsområden

Det finns också andra pigment än klorofyll. Dessa kallas accessoriska pigment. De absorberar andra våglängder än klorofyll och täcker därmed upp klorofylls luckor i absorbtionsspektrumet. De deltar ofta som antennpigment, och används också som en viktig systematisk karaktär eftersom många av de accessoriska pigmenten är typiska för respektive grupper. Några vanliga är:

- Karotenoider (fig M17-18) finns hos alla och bidrar till skydd av fotosystemen.
- Fykobiliner (fig M17-10), finns hos cyanobakterier och rödalger.

Reaktionscentrum och elektrontransport

Omvandlingen av ljusenergi till kemisk energi sker i reaktionscentrumet (Fig. A14-34). Antennpigmenten tar upp ljusenergi och överför denna till reaktionscentrumet, där en elektron blir exciterad. Genom att ha antennpigment får varje reaktionscentrum större ljusupptagningsyta och ett mer heltäckande absorbtionsspektrum.

Hur ljusenergin leder till starten av en elektrontransportkedja (som sedan kan ge både ATP och NADPH) kan ses i fig A14-35. Elektronerna går sedan in i en elektrontransportkedja (fig A14-36). I denna finns det två fotosystem. En protongradient bildas både genom en utpumpning av protoner (i cytokrom *b₆-f*-komplexet) och genom att H⁺ bildas inne i tylakoiden och konsumeras på utsidan.

Det som ger energi till protonpumpningen är förändring i redoxpotential, precis som i respirationens elektrontransport. Detta visas i fig A14-37. Här syns också att ljusenergin sänker redoxpotentialen så pass mycket att NADP kan reduceras till NADPH.

Cyklisk och icke-cyklisk fotosyntes

När elektronerna går från vatten (eller klorofyll) till NADP (och alltså lämnar elektrontransportkedjan) så kallas det för icke-cyklisk fotosyntes. Denna ger upphov till både protongradient och NADPH. I Alberts (fig A14-37) syns det inte att det också finns en cyklisk fotosyntes. Det syns däremot i motsvarande figur (M17.19) i Brock. I den cykliska fotosyntesen går elektronerna inte till NADP, utan går (den streckade linjen i figuren) till ett tidigare steg i kedjan (cytokrom *b₆-f*-komplexet). I det fallet ger de upphov till en protongradient men inget NADPH. I den oxygena fotosyntesen är icke-cyklisk fotosyntes dominerande. Möjligheten att ha både cyklisk och icke-cyklisk fotosyntes ger en möjlighet att variera förhållandet mellan ATP och NADPH som bildas. Den icke-cykliska fotosyntesen är direkt relaterad till organismens koldioxidfixering, eftersom det mesta NADPH som bildas används till detta.

Den anoxygena fotosyntesen

Den syrebildande fotosyntesen dominerar stort, men det finns också organismer som utför anoxygen fotosyntes. Dessa använder andra ämnen än vatten som elektrondonator. Vanligt är reducerat svavel, men också reducerat järn (Fe^{2+}) och vissa reducerade organiska ämnen kan användas. Några släkten kan fotosyntetisera i syremiljö, men de flesta måste ha syrefritt för att kunna fotosyntetisera. Vissa kan dock använda aerob respiration i mörker.

Fotosyntessystemet hos anoxygena sitter i cellmembranet, ofta i inveckningar av detta för att öka membranytan (M17.12). Hos gröna anoxygent fotosyntetiserande bakterier förekommer också en speciell anordning för antennpigment, klorosom, som utgörs av platta blåsor med bakterieklorofyll (M17.7). Ljusenergi som tas upp av dessa förs sedan över till reaktionscentrum.

Den grupp bland de anoxygena som är bäst undersökta är purpurbakterier (*Proteobacteria*). Den fotosyntetiska elektrontransporten hos en

sådan visas i fig. M17.15. Där visas en cyklisk elektrontransport, och det är också det vanligaste hos anoxygena fotosyntetiserare. Elektronerna exciteras i reaktionscentrum, och går sedan vidare till kinon (Q) som transporterar dem till ett cytokrom *bc₁*-komplex. Här sker en protonpumpning, och elektronerna transporteras sedan tillbaka till reaktionscentrum med hjälp av cytokrom *c₂*. Hur elektrontransporten ser ut i ett redoxperspektiv visas i fig. M17.14. Här kan man också se att det finns en icke-cyklisk fotosyntes (streckad linje), där elektronerna lämnar fotosystemet för att reducera NAD till NADH. De måste då ersättas med elektroner från externa elektrondonatorer, som lämnar elektroner till cytokrom *c₂*. Om det behövs tillverkas NAD(P)H beror nästan helt på om organismen behöver fixera koldioxid. De anoxygena, som oftast lever i en syrefri miljö, har bättre tillgång på organiska ämnen (det är ju oftast en god tillgång på organiska ämnen som gjort att miljön blivit anoxisk), och behöver därför vanligen inte fixera så mycket koldioxid som de som lever i en syremiljö. Purpurbakterier tar ut elektronerna för NAD-reducering på en så hög redoxnivå att elektronerna inte direkt kan reducera NAD. De behöver därför sänkas något i redoxpotential genom en kort, omvänd elektrontransport. Om man jämför med några andra grupper av anoxygena fotosyntetiserare (M17.18) så ser man att hos dessa har fotosystemet en lägre redoxpotential, och de kan därför reducera NAD direkt (för dessa står inte NAD i figuren, men NAD reduceras från Fd, dvs ferredoxin). Om man jämför redoxpotentialen hos det icke exciterade reaktionscentrumet hos dessa anoxygena med samma redoxpotential i fotosystem II hos de syrebildande, så ser man att de anoxygena har för låg redoxpotential för att kunna ta emot elektroner från vatten.

Bacteria har fotosyntetiska arter inom sex grupper, *Cyanobacteria* (som är de enda syrebildande prokaryoterna), *Proteobacteria* (purpurbakterier), *Firmicutes* (låga GC-grampositiva, Heliobacteria), *Chlorobii* (gröna svavelbakterier), *Chloroflexii* (gröna ickesvavelbakterier), och *Acidobacteria* (den sista är helt nyupptäckt och finns inte med i boken). Det är alltså en egenskap som är vitt spridd inom domänen *Bacteria*.

Bacteriorhodopsin/Proteorhodopsin

Inom Archaea förekommer inte fotosyntes. Däremot förekommer en ljusdriven protonpump,

bacteriorhodopsin (fig A12-4). Denna pumpar protoner över membranet och bidrar till protongradienten, utan att ha någon elektrontransport. Denna har varit känd hos några grupper av *Archaea* under flera decennier, och har betraktats som en intressant, men inte speciellt betydelsefull mekanism. Nyligen har man dock upptäckt att det finns varianter av detta protein hos marina *Proteobacteria*, och att det finns hos dominerande arter i havet. Det har alltså en mycket större betydelse än man tidigare trott. Den form som finns hos *Proteobacteria* kallas proteorhodopsin.

Koldioxidfixering

Den ATP och NADPH som bildas i ljusreaktionen används sedan i kolfixeringen (fig. A14-39). Fixering av koldioxid till organiska ämnen kan göras genom flera olika reaktionsvägar. De viktigaste är :

1. **Calvincykeln**, denna är den kolfixeringsmekanism som dominerar stort när det gäller den globala kolfixeringen. Detta är den mekanism som alla eukaryoter, och många prokaryoter, som fixerar koldioxid använder. Den finns hos bl. a. alla växter, alger, cyanobakterier, nitrifikationsbakterier och många andra kemolitotrofer. Alberts visar (Fig A14-39) hur 3 koldioxid byggs in för varje glycerinaldehyd-3-fosfat (G3P) som bildas. G3P är också en viktig intermediär i glykolysen. I Madigan (Fig M17-22) är figuren ritad för en fixering av 6 CO₂, dvs den mängd som behövs för att syntetisera en glukos från två G3P.
2. **Acetyl-CoA-vägen**, denna finns hos metanbildare (som tillhör *Archaea*), acetogena bakterier, vissa sulfatreducerare och flera andra grupper av bakterier. Som reducerande ämne används ofta vätgas. (Fig. 14-45, Brock 17-41) Ett exempel ges i fig. A14-45, och beskriver en *Methanococcus*. Andra exempel förekommer i Madigan.
3. **Omvänd citronsyracykel** (Fig. Brock 17-24a), hos bl. a. gröna svavelbakterier (*Chlorobium*) och vissa *Archaea*