



LUND UNIVERSITY

Fotosyntesprocessens evolution

Björn, Lars Olof; Bergström, Jan

Published in:
Svensk Botanisk Tidskrift

2008

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

Björn, L. O., & Bergström, J. (2008). Fotosyntesprocessens evolution. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 102(6), 297-305.

Total number of authors:

2

General rights

Unless other specific re-use rights are stated the following general rights apply:

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal

Read more about Creative commons licenses: <https://creativecommons.org/licenses/>

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

LUND UNIVERSITY

PO Box 117
221 00 Lund
+46 46-222 00 00

Fotosyntesens evolution

Fotosyntesen är växternas fantastiska och för oss livgivande metod att med hjälp av energin i solljuset omvandla luftens koldioxid till växtbiomassa och syre. Men många lägre organismer har en fotosyntes som inte producerar något syre, medan åter andra organismer kan binda koldioxid med hjälp av någon annan energikälla än solljuset. Lars Olof Björn och Jan Bergström reder ut begreppen.

LARS OLOF BJÖRN & JAN BERGSTRÖM

När man nämner ordet fotosyntes tänker nog de flesta i första hand på de gröna bladen på våra träd, buskar och örter. Men fotosyntes äger rum också i alger och i en stor skara ganska olikartade mikroorganismer

Men låt oss börja med det mer bekanta, fotosyntesen i vanliga gröna växters blad. Den principiella uppbyggnaden av ett blad framgår av figur 1. I bladets celler finns kloroplaster som innehåller det gröna klorofyllet och där fotosyntesen sker. I bladets ytskikt finns kloroplasterna vanligtvis bara i de celler som närmast omger klyvöppningarna (de öppningar på bladets yta

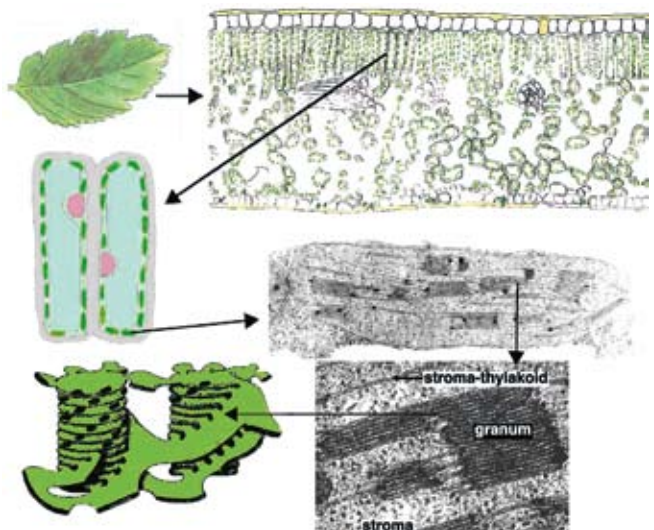
genom vilka luft strömmar in och vattenånga och syrgas släpps ut).

Klorofyllet finns i små membranblåsor inuti kloroplasterna som kallas thylakoider. På en del ställen är thylakoiderna hopbuntade till grana (små korn som nätt och jämt är synliga i ljusmikroskop). Däremellan ligger de utspridda i den enzymlösning, stroma, som fyller resten av kloroplastens inre.

För att förklara vad som händer i fotosyntesen hos en växt får vi förstora ett litet avsnitt av en thylakoidmembran (se faktaruta på nästa sida). Fastän figuren är invecklad ger den ändå bara en förenklad bild av fotosyntesens maskineri.

Hur har fotosyntesen uppkommit?

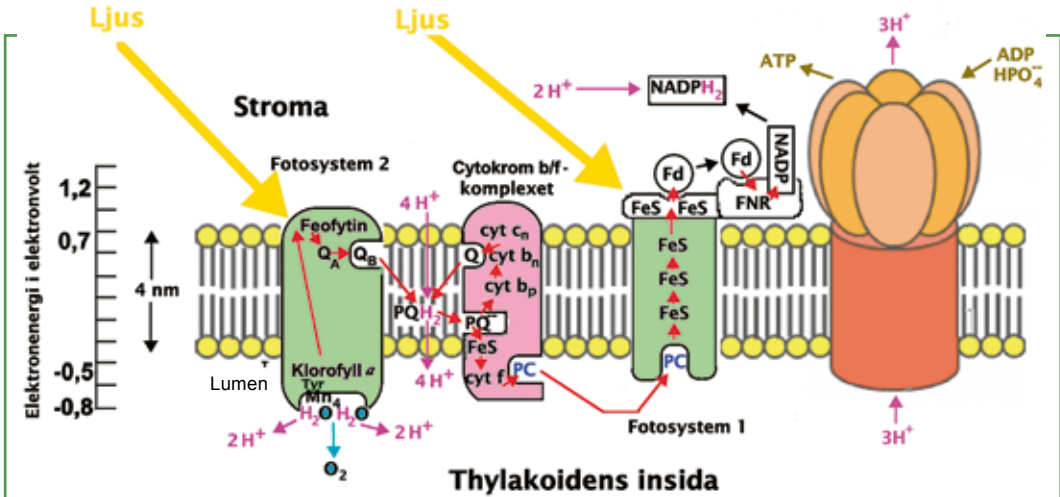
Växternas fotosyntesmaskineri med två seriekopplade fotosystem är mycket komplicerat och har uppkommit i små steg från enklare system. Den första fotosyntesen på vår planet försiggick med bara ett fotosystem. Ett av de stora framstegen i fotosyntesforskningen var när man för ungefär hundra år sedan kom underfund med att det fortfarande finns organismer (bakterier) som utför en sådan enklare fotosyntes med bara



Figur 1. Detaljer i ett växtblad i allt större förstoring. Naturligtvis ser inte alla blad ut precis så här; detta kan vara ett blad av en växt i rosfamiljen.

De elektronmikroskopiska bilderna (de svartvita delfigurena nere till höger) har framställts av Claes Weibull, Lunds universitet, och figuren nedtill till vänster är modifierad efter Staehelin (2003; © Springer Science Business Media).

Details of a plant leaf at increasing magnifications.



Thylakoidmembranens funktion

Principskiss över en liten del av en thylakoidmembran i en kloroplast i en växt. Bilden visar fyra proteinkomplex i en membran uppbyggd av lipider. Från vänster ses fotosystem 2, cytochrom bf-komplexet, fotosystem 1 och ATP-syntetaset.

Röda pilar visar elektronernas väg. Absorberad ljusenergi får fotosystem 2 att överföra elektroner från en låg energinivå i vatten till en högre nivå på en kinon (Q_B). Härifrån övergår elektronerna till plastokinon (PQ), som dessutom tar upp protoner (H^+) från thylakoidens utsida och diffunderar över till den andra sidan. Elektronerna hamnar så småningom på cytochrom f sedan hälften av dem gjort ett varv i "Q-cykeln" som omfattar bland annat en del andra cytochromer.

Från cytochrom c förs elektronerna över på plastocyanin (PC), ett litet, kopparhaltigt protein i vattenlösningen inuti thylakoiden. Det diffunderar över till fotosystem 1, där elektronerna avges. Fotosystem 1 fungerar analogt med fotosystem 2, men består av andra proteiner och elektronbärare, och ligger därför "högre upp" på energistegen.

Från fotosystem 1 avges elektronerna till ferredoxin (Fd), ett vattenlösligt protein, och därifrån via ett enzym (FNR) till NADP, som övergår till den reducerade formen $NADPH_2$.

Protonerna som pumpats in i thylakoidens inre kan bara komma ut genom ATP-syntetaset längst till höger. Energin som utvinns används för att bilda adenosintrifosfat (ATP). $NADPH_2$ och ATP används sedan för växternas assimilation av koldioxid.

Fem olika metaller deltar i fotosyntesen: 1) magnesium i klorofyll; klorofyllet fångar upp ljuset och deltar i omvandlingen av ljusenergi till elektrisk energi; dessutom krävs magnesium för processerna med ATP, 2) järn i cytochromer och järn-svavelproteiner; järn ingår också i fotosystem 2, 3) koppar i plastocyanin, 4) mangan och 5) kalcium i det syreutvecklande enzymet.

Järnet anses ha medverkat i livsprocesserna från allra första början. Järnsulfid (FeS) kan ha spelat en viktig roll vid livets uppkomst (Martin och Russell 2007). Järn-svavelproteiner och cytochromer förekommer i livets alla tre domäner (arkéer, bakterier och eukaryoter), och ett fåtal aminosyror krävs för uppbyggnaden av järn-svavelproteinet ferredoxin. Cytochromer fanns innan det fanns fotosyntes av den typ vi diskuterar här, och de två klorofyllhaltiga fotosystemen och cytochrom b_6f -komplexet (som också binder lite klorofyll) anses alla tre härstamma från samma protein.

Koppar anses ha kommit in senare. De flesta kopparenzymer har att göra med syrgas på ett eller annat sätt, och det står klart att kopparn gjorde sin entré i livsprocesserna i och med att syre tillfördes atmosfären för lite mer än två miljarder år sedan. Än i dag klarar sig många organismer med en typ av cytochrom c i stället för plastocyanin.

De första fotosyntetiska organismerna hade heller ingen användning för mangan.

The red arrows illustrate the path of electrons through the photosynthetic apparatus in a thylakoid membrane of a plant chloroplast.

ett fotosystem. Ett annat stort framsteg från samma tid var insikten att kloroplasterna härstammar från cyanobakterier (eller blågrönalger som de kallades tidigare).

Den tyske botanisten Andreas Schimper (1883) lade redan i cellforskningens barndom märke till likheten mellan bakterier och kloroplaster, och den ryske biologen Konstantin Merezjkovskij (1905) publicerade en teori om hur bakterier gett upphov till både mitokondrier och kloroplaster. Längre förblev teorin ganska lösligt förankrad, men det visar sig nu att den har klarat sig väl över det gångna seklet.

Merezjkovskijs epokgörande skrift är mer poetisk än de flesta nutida avhandlingar. Han skriver:

Föreställ dig ett palmträd som växer fredligt på stranden av en källa, och ett lejon som ligger intill palmen med spända muskler och blodtörst i ögonen, berett att hoppa på en antilop och döda den. För att fullt förstå den innersta hemligheten i denna bild med två så helt skilda livsformer, palm och lejon, så är det nödvändigt att förstå endosymbiosteorin. Palmens liv är så fridfullt därför att den bygger på ett symbiosförhållande och palmen innehåller en hord av arbetare, gröna slavar, som arbetar för den och ger den näring. Lejonet, däremot, måste livnära sig självt.

Cyanobakterierna fanns på jorden för 2,5 miljarder år sedan (Summons m.fl. 1999), men sannolikt redan långt dessförinnan. Utrustningen för fotosyntes i deras thylakoider är i stort sett densamma som hos moderna växter. Det betyder dock inte att kloroplasterna är oförändrade cyanobakterier som lever inuti växterna. Under evolutionen har de förlorat en stor del av sina gener. En del har försvunnit helt och hållet, till exempel de som har med kvävefixering att göra. Andra har flyttat över till cellkärnan, av allt att döma för att deras tillvaro är säkrare där än i de cellens kraftverk som kloroplasterna utgör. Kloroplaster har därför mycket färre gener än frilevande cyanobakterier och kan inte längre klara sig på egen hand.

Man tror att de tidigaste cyanobakterierna höll sig på ett fast underlag, och liksom en del nu levande arter var de kanske rörliga. Plank-

tonformer – som nu för tiden spelar en stor ekologisk roll i sjöar och hav – kom troligtvis senare.

De enklaste fotosyntetiska organismerna

Cyanobakterierna – och därmed även de högre växterna – har två fotosystem kopplade i serie, och har förmåga att oxidera vatten och utveckla syrgas (eller rättare sagt molekyllärt syre, O₂, eftersom det i första hand inte produceras som gas, utan löst i vatten). Vissa cyanobakterier kan i stället oxidera svavelväte eller leva på annat sätt, utan att utveckla syre.

De fotosyntetiska bakterier som inte kan bilda molekyllärt syre vid sin fotosyntes – som alltså inte kan oxidera vatten – har bara ett fotosystem, och de har inte något klorofyll *a* som de högre växterna, utan andra typer av klorofyll. Eftersom oxidationen av vatten är en så svår process och kräver samverkan mellan två fotosystem, så ligger tanken nära att den processen har krävt längre tid för att utvecklas, och att fotosyntes utan syreutveckling är en mera ursprunglig form. Mot detta har anförts att klorofyll *a* är ett förstadium i synteskedjan för de övriga bakteriella klorofyllformerna. Men denna skenbara motsättning har nu fått sin lösning, nämligen att klorofyll *a* hos cyanobakterierna bildas efter en annan och senare utvecklad syntesväg, inte en som bygger på den hos övriga bakterier (Xiong m.fl. 2000).

De olika typer av bakterier som har förmåga till någon form av fotosyntes är inte närmare släkt. På grund av detta har man tidigare ansett att det fotosyntetiska levnadssättet måste vara nästan lika gammalt som livet självt. Enligt denna åsikt skulle de bakterier som inte har förmåga till fotosyntes härstamma från sådana med fotosyntesförmåga. Så är det sannolikt också i många fall, men man tror inte längre att det är någon allmängiltig regel. I stället är det så att bilden av livets tidigaste evolution i hög grad kompliceras av ”horisontell genöverföring”, det vill säga att gener för fotosyntesen och många andra funktioner överförs från en organism till en annan. Man kan därför inte se evolutionen som ett träd som från en gemensam stam förgrenar sig alltmer, med de nuvarande arterna längst

ut på kvistarnas spetsar. I stället är den – särskilt i sina tidigare skeden – mer som ett nätverk med förbindelser mellan de olika grenarna. När det gäller fotosyntesens tidigaste utveckling är det därför mera fruktbart att studera hur olika komponenter i fotosyntesapparaten utvecklats, än att försöka förstå hur olika organismer utvecklats ur varandra.

Begynnelsen

Livets utveckling spjälkades snart efter starten upp i tre huvudgrupper eller domäner, nämligen bakterier, arkéer (tidigare kallade arkebakterier) och det som blev grunden för eukaryoterna, den organismdomän som växterna och alla djur tillhör. Egentlig fotosyntes utvecklades enbart hos bakterierna, även om också en del arkéer kan utnyttja ljusenergi på annat sätt.

Före fotosyntesens uppkomst förekom redan en assimilation av koldioxid med hjälp av andra energikällor än solljus. Kanske var den första energikällan en reaktion mellan vätgas och koldioxid, kanske var den en disproportionering (samtidig oxidation och reduktion) av svavel till svaveldioxid och svavelväte. Hos mikroorganismerna förekommer fortfarande olika assimilationssystem för koldioxid, men bara ett av dem, Calvin-cykeln (rättare Calvin–Benson–Bassham-cykeln), kom att övertas av fotosyntetiserande organismer.

Av de koldioxidassimilerande organismer som får sin energi från annat än ljus är nog de mest bekanta de som lever vid de heta källorna på havsbotten, och som får sin energi genom att oxidera svavelväte med molekylärt syre. Detta är tvärt emot vad man skulle kunna tro ett jämförelsevis nytt levnadssätt, eftersom det inte fanns något molekylärt syre innan fotosyntesprocessen genomgått en epokgörande omvandling för mer än 2,5 miljarder år sedan, i och med uppkomsten av cyanobakterier som utvecklade syre.

De första bakterierna med fotosyntesförmåga hade som sagt bara en sorts fotosystem. Än i dag finns det flera olika typer av sådana bakterier. Om man indelar dem efter typen av fotosystem så kan man särskilja två huvudgrupper: a) gröna svavelbakterier och heliobakterier med fotosys-

tem som liknar cyanobakteriernas (och växternas) fotosystem 1, och b) bakterier vilkas fotosystem liknar cyanobakteriernas (och växternas) fotosystem 2, till exempel *Chloroflexus*. Men en sådan indelning gäller bara med avseende på fotosystemen. De olika bakterierna inom de båda grupperna har annars inga större inbördes likheter med varandra.

Det finns olika hypoteser för hur cyanobakterierna med sina båda fotosystem kan ha uppkommit. Jin Xiong (2006) diskuterar en rad olika möjligheter. En hypotes är att det skett en sammansmältning av organismer av typ a och b ovan, en annan att gener överförts från den ena bakteriegruppen till den andra. Enligt en hypotes (Allen 2005, Allen & Martin 2007) är de nu levande bakterierna med ett enda fotosystem, liksom cyanobakterierna, avkomlingar till en icke syrgasutvecklande bakterietyp som hade två olika slags fotosystem. Enligt Allen och Martin skulle den ursprungliga typen av fotosystem genom genduplikation och differentiering ha gett upphov till de två olika typerna som ett led i anpassningen till en miljö med starkt varierande kemiska förutsättningar. Organismen i fråga skulle ha använt det ena eller andra fotosystemet beroende på vilket som passat bäst för tillfället. Det syreutvecklande systemet skulle ha uppkommit senare.

Från cyanobakterier till kloroplaster

Teorin att växternas kloroplaster härstammar från cyanobakterier som på ett eller annat sätt (genom infektion eller som föda) hamnat inuti klorofyllfria organismer, så kallad primär endosymbios, har bekräftats av modern molekylärbiologisk forskning. Under evolutionens gång har kloroplasterna som nämnts ovan förlorat de flesta av sina gener och kan inte längre leva och fortplanta sig självständigt. En del gener har överförts till värdorganismens cellkärna, andra (till exempel de som ger cyanobakterier förmågan att tillgodogöra sig molekylärt kväve genom en speciell sorts fotosyntes) har gått helt och hållet förlorade.

Kloroplasternas evolution har följt två huvudlinjer, den ”gröna” och den ”röda”. Den gröna

linjen har lett till grönalger och växter, den röda till de flesta andra alger. Den ursprungliga organismgruppen på den röda linjen är rödalger. Man har funnit 1,2 miljarder år gamla fossil som tolkats som rödalger (Butterfield 2000). Övriga alggrupper på den röda evolutionslinjen har erhållit sina kloroplaster genom upptagning av rödalger (sekundär endosymbios) eller genom upptagning av alger som fått sina kloroplaster genom sekundär endosymbios (tertiär endosymbios). Detta har beskrivits i en tidigare artikel i SBT (Björn & Ekelund 2005).

Som nämndes inledningsvis är växternas kloroplaster avgränsade av en dubbel membran. Den inre av dessa membran anses motsvara cyanobakteriernas yttersta membran, medan den yttre kan ha uppstått genom invikning av värdcellens yttermembran. Hos alger finns det ofta fler (upp till fem) membran runt varje kloroplast, vilket avspeglar de sekundära och tertiära endosymbioshändelserna.

Grundprincipen för fotosyntesen hos växter och alger är densamma som hos cyanobakterier, men naturligtvis har det skett en vidare utveckling inom varje enskild organismgrupp. För växterna till exempel en anpassning till de nya förutsättningar som livet på land innebär.

I motsats till vad som är fallet hos cyanobakterier och alger, så bildar thylakoiderna hos landväxterna grana, strukturer i vilka många thylakoider ligger tätt staplade ovanpå varandra (figur 1). Först nyligen har man börjat förstå betydelsen av detta. Det har att göra med ljusets olika sammansättning i vatten och på land, och att få de två fotosystemen att "gå i takt". Den intresserade hänvisas till Anderson (1999) och Björn & Govindjee (2008).

Ineffektivt enzym

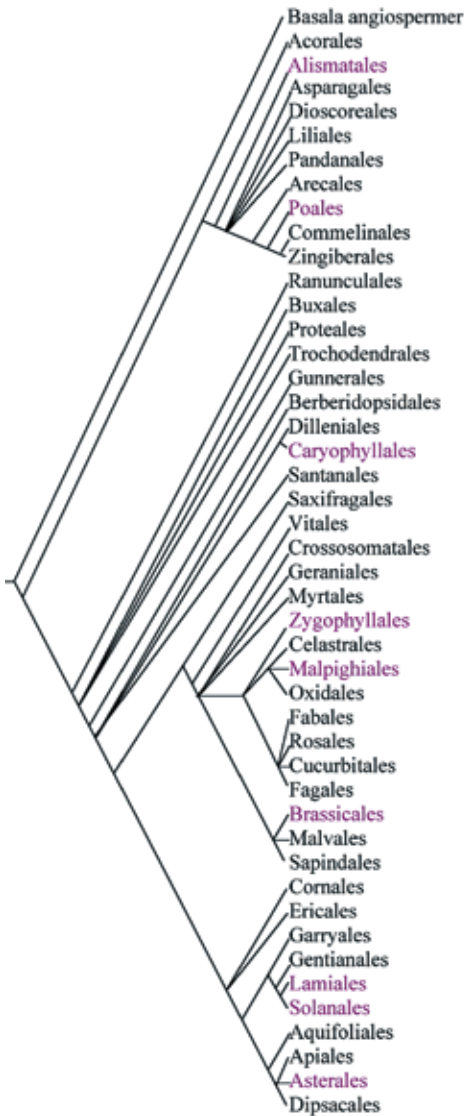
Det har redan nämnts att av flera sätt att assimilera koldioxid som fanns hos tidiga icke-fotosyntetiska organismer har bara ett, Calvin-cykeln, kommit att kopplas ihop med fotosyntes. Rubisco, det enzym som binder koldioxid i denna metaboliska cykel, har flera egenskaper som man kan bli förvånad över. Enzymet är långsamt, varför det behövs stora mängder av

det och det är antagligen det enskilda protein som det finns mest av på jorden. Det binder inte koldioxid särskilt hårt, varför det är dåligt på att fånga in koldioxiden, som fortfarande trots oss människor utgör bara en bråkdelns procent av luftens molekyler.

Det största problemet är att molekylärt syre, O₂, konkurrerar med koldioxid om att bindas till rubisco. När syre bindas till rubisco förhindras koldioxidassimilationen, inte bara genom att koldioxiden förhindras att ta plats på enzymet, utan också genom att det ämne som ska reagera med koldioxid förbrukas. Detta ger upphov till en produktion av koldioxid och förbrukning av syre, en process som kallas fotorespiration och som alltså går i motsatt riktning mot assimilationen av koldioxid.

Att evolutionen har kunnat välja ut ett enzym med så till synes ineffektiva egenskaper torde hänga ihop med att halten av koldioxid var så hög och halten syre så låg när utvecklingen ägde rum att dessa egenskaper inte hade någon negativ verkan. Annat är det nu när kvoten mellan syre- och koldioxidkoncentrationen ökat minst hundra miljoner gånger. Det kan alltså förefalla som om rubisco är ett undermåligt enzym under nuvarande förhållanden, men Tcherkez m.fl. (2006) hävdar tvärtom att det är nästan perfekt optimerat. Enligt dessa författare skulle en modifikation som ytterligare ökar skillnaden i bindningsförmåga för syre och koldioxid medföra att reaktionsprodukterna frigörs ännu långsammare från enzymet.

En del växter har kompletterat rubisco med ett annat enzym, PEP-karboxylas, som binder bikarbonatjoner, och binder dem mycket hårt. Den reaktion som PEP-karboxylaset katalyserar ingår i en cykel som tar upp utspädda bikarbonatjoner och levererar koncentrerad koldioxid till Calvin-cykeln, så att den kan arbeta effektivt trots de "lågeffektiva" egenskaperna hos rubisco. Denna anpassning till atmosfärens ändrade sammansättning har skett ganska nyligen, geologiskt sett. Det finns två huvudtyper av växter som binder bikarbonatjoner till PEP-karboxylas som ett första steg i sin assimilation av oorganiskt kol: C₄-växter och CAM-växter.



Figur 2. Den taxonomiska fördelningen av C4-växter bland blomväxterna. De ordningar inom vilka man känner till att det finns C4-växter är angivna med färg. Inom en del av ordningarna har C4-metabolismen uppkommit upprepade gånger under evolutionen.

Bland de fåtaliga svenska representanterna för C4-växterna märks sodaört *Salsola kali*, sandmålla *Atriplex laciniata* och engelskt marskgräs *Spartina anglica*. Bland de odlade växterna är väl majs *Zea mays* det mest välkända exemplet. Efter Sage (2004). The distribution of orders containing C4 plants (in colour) among the flowering plants.

C4-växter

De växter som använder enbart Calvin-cykeln för överföring av oorganiskt kol till organiskt kol kallas C3-växter, därför att den först bildade stabila kolföreningen (3-fosfoglycensyra) har tre kolatomer. I C4-växter omvandlas först luftens koldioxid till bikarbonatjoner med hjälp av enzymet karboanhydras. Därefter katalyserar PEP-karboxylas reaktionen mellan bikarbonatjoner och trekolföreningen fosfoenol-pyruvat (PEP), och det bildas i första hand oxalacetat, som har fyra kolatomer. I en annan reaktion, som i allmänhet äger rum i andra celler, frigörs åter koldioxid, vilken assimileras slutgiltigt i Calvin-cykeln. Vitsen med de extra inledande reaktionerna är att höja koldioxidkoncentrationen vid rubisco-enzymet, så att det kan arbeta effektivare. Nackdelen är att det åtgår extra ljusenergi för de inledande stegen, varför C4-växterna behöver mycket ljus.

För att komma in till de celler där fotosyntesen äger rum, måste koldioxiden hos landväxter passera klyvöppningarna på bladytan. Genom klyvöppningarna avgår emellertid också den vattenånga som avdunstat inuti växten. Genom att C4-systemet gör det möjligt att ta upp även mycket utspädd koldioxid, så räcker det för C4-växterna att de reglerbara ventiler som klyvöppningarna utgör endast står på glänt. C4-växter har därför ett mer effektivt vattenutnyttjande än C3-växter. Hos de senare ökar fotorespirationen med stigande temperatur, varför deras nettoassimilation avstannar vid högre temperatur. C4-växterna har låg fotorespiration, och allt kol som frigörs i bladen genom respiration kan återassimileras innan det hinner ut genom klyvöppningarna, så länge det bara finns tillräckligt med ljus. C4-växter är därför särskilt konkurrenskraftiga i varma, torra och soliga miljöer.

Ungefär tre procent av landväxterna är C4-växter, men de står för ungefär hälften av koldioxidassimilationen på land (Sage 2004). Evolutionen har lett till uppkomsten av C4-metabolism minst 45 gånger. De olika grupperna av C4-växter bildar därför inte en sammanhållen grupp utan räknas till många olika taxonomiska

grupper (figur 2), huvudsakligen (men inte uteslutande) bland de gömfröiga växterna.

Det är svårt att säga när de första C4-växterna uppkom, men mycket tyder på att de inte har fått någon större betydelse förrän under de senaste tio årmiljonerna (Sage 2004, Christin m.fl. 2008). Varför evolutionen dragit ut så på tiden vet man inte.

CAM-växter

Liksom C4-växterna binder också CAM-växterna bikarbonat med hjälp av PEP-karboxylas, och åstadkommer slutlig assimilation med hjälp av Calvin-cykeln. Till skillnad från C4-växterna tar CAM-växterna upp koldioxid under natten, men fullgör assimilationen med hjälp av Calvin-cykeln om dagen. De kan därför hålla klyvöppningarna helt stängda under dagen. CAM-växterna besitter därför en extrem förmåga att spara på vatten.

CAM är en akronym för *crassulacean acid metabolism*, och detta assimilationssätt är vanligt inom familjen fetbladsväxter, Crassulaceae, men förekommer också hos kaktusväxter och många andra, ofta suckulenta (tjockbladiga eller trinda) växter. Även CAM-växterna är spridda mellan olika växtgrupper. De första CAM-växterna (antagligen braxengräs *Isoetes*) kan ha utvecklats redan för 200 miljoner år sedan (Keeley & Rundel 2003, Dekker & de Wit 2006).

Fotosyntesen förändrade jordens klimat

Atmosfärens syrgas har bildats genom fotosyntes. Innan de syreutvecklande cyanobakterierna uppkom så fanns det bara spår av syrgas (mindre än en miljondel av nuvarande mängd). Denna uppkom genom inverkan av solens ultraviolettera strålning på vatten och mineral. Men antagligen gick det lång tid från uppkomsten av de första cyanobakterierna tills syrehalten plötsligt (i ett geologiskt tidsperspektiv), för ungefär två och en halv miljard år sedan steg till cirka en procent av den nuvarande halten (cirka 21 %; figur 3). I och med detta uppkom också det ozonlager som skyddar livet på jorden från solens ultraviolettera strålning. Orsaken till den långa fördröjningen av syreanrikning kan ha varit att det fanns

många ämnen (tvåvärt järn, sulfider, metan) som förbrukade det bildade syret, och enligt en teori har atmosfärens förändrade sammansättning en koppling till jordskorpan storskaliga förändring och balansen mellan vulkanisk aktivitet i havet och på land.

Efter vad som på engelska kallas "the great oxygenation event" har syrehalten under olika perioder ökat eller minskat tills den nuvarande sammansättningen av atmosfären uppnåtts (figur 3). Koldioxidhalten har i stort sett ändrat sig på motsatt sätt.

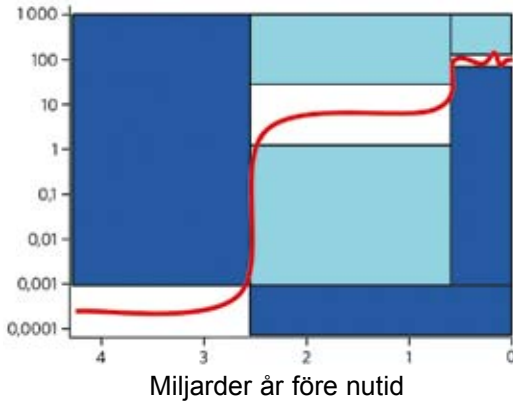
Under karbonperioden, då stora mängder kol avlagrades i form av vad vi nu kallar fossila bränslen, steg syrehalten betydligt över den nuvarande, och lufttrycket var också högre än nu. Detta gjorde det lättare för de första flygande varelserna att ta till vingarna, och det fanns exempelvis jättestora trollsländor. Insekternas andningssystem tillåter inte en tillräckligt effektiv andning hos så stora flygande djur i nutidens atmosfär.

Som framgått i dagens diskussioner om klimatförändringar, så har den växlande koldioxidhalten i atmosfären också haft betydelse för klimatet. De flesta forskare tror att solens utstrålning vid tiden för livets uppkomst var 30 procent lägre än nu. Om inte fotosyntesen undan för undan sänkt halten av koldioxid och bildat det syre som oxiderade det metan som fanns dessförinnan, så skulle det nu varit alldeles för varmt för oss. Gaucher m.fl. (2008) har försökt att rekonstruera gamla proteiner, och fann att de som fanns för 3,7 miljarder år sedan tålde så hög temperatur som 75 °C. Det är på gränsen för vad de tåligaste nu levande syrgasutvecklande organismerna (vissa cyanobakterier) klarar av, och den höga temperaturen kan ha hindrat syrgasutvecklande fotosyntes att uppkomma tidigare än vad den gjorde.

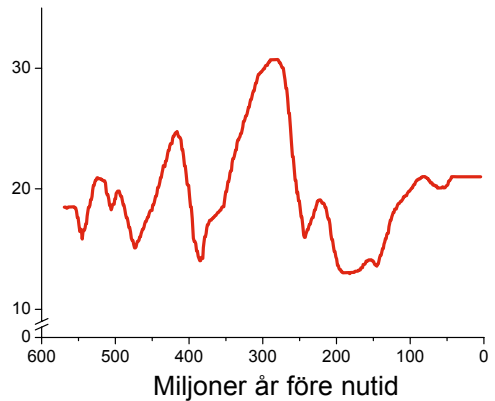
Det är svårt att föreställa sig hur vår planet skulle ha sett ut om inte fotosyntesen hade utvecklats i en takt som påverkat växthus-effekten på ett sätt som bibehållit en livsvänlig temperatur, och som gett syre för djurlivets evolution. En sak är säker: Vi skulle inte ha varit här och kunnat studera det!



Syrgashalt (% av nuvarande)



Syrgashalt (%)



Figur 3. Syrgashaltens förändring under jordens historia. Den röda linjen i den vänstra figuren anger det mest sannolika förloppet, de mörkblå ytorna omöjliga koncentrationer, och de ljusblå ytorna osannolika koncentrationer. Det är att märka att stora delar av världshaven antagligen har varit nästan syrefria även under en del perioder när luften har varit syrehaltig.

Figuren till höger visar syrgashaltens svängningar från kambrisk tid till nutid, i volymprocent av hela atmosfären. Lägg särskilt märke till den mycket höga syrehalten under sen karbon- och tidig permittid för cirka 300 miljoner år sedan, med en topp på över 30 procent. Mycket högre kan syrehalten inte bli, eftersom växtligheten då antänds spontant. Koldioxidhalten har i stort sett varierat på motsatt vis. Figuren till vänster efter Kump (2008, Fig. 2; ©Nature Publ. Group), högra figuren efter Berner (2006). The changes in atmospheric oxygen during Earth's history. The red line in the left panel indicates the most probable development of the oxygen content in percent of the present. The dark blue areas are impossible concentrations and the light blue unlikely ones. The right panel shows the variations since the Cambrian. Note that the vertical scale here is in percent (by volume) of the total atmosphere.

- Vi tackar Birgitta Bergman och Mats Björk för värdefulla kommentarer.

Litteratur

- Allen, J. F. 2005. A redox switch hypothesis for the origin of two light reactions in photosynthesis. – *FEBS Lett.* 579: 963–968.
- Allen, J. F. & Martin W. 2007. Out of thin air. – *Nature* 445: 61–612.
- Anderson, J. M. 1999. Insights into the consequences of grana stacking of thylakoid membranes in vascular plants: a personal perspective. – *Aust. J. Plant Physiol.* 26: 625–639.
- Berner, R.A. 2006. GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂. – *Geochim. Cosmochim. Acta* 70: 5653–5664.
- Björn, L. O. & Ekelund, N. G. A. 2005. Dinoflagellater – hopplock från livets smörgåsbord. – *Svensk Bot. Tidskr.* 99: 7–16.
- Björn, L. O. & Govindjee 2008. The evolution of photosynthesis and its environmental impact. – I: Björn, L. O. (red.), *Photobiology: The science of life and light*, 2:a uppl. Springer, New York, sid. 255–287.
- Butterfield, N. J. 2000. *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes. – *Paleobiology* 26: 386–404.
- Christin, P. A. m.fl. 2008. Oligocene CO₂ decline promoted C₄ photosynthesis in grasses. – *Current Biol.* 18: 37–43.
- Decker, J. E. & de Wit, M. J. 2006. Carbon isotope evidence for CAM photosynthesis in the Mesozoic. – *Terra Nova* 18: 9–17.
- Dismukes, G. C., Klimov, V. V., Baranov, S. V. m.fl. 2001. The origin of atmospheric oxygen on Earth: The innovation of oxygenic photosynthesis. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 98: 2170–2175.
- Edwards, G. E. m.fl. 2004. Single-cell C₄ photosynthesis versus the dual-cell (Kranz) paradigm. – *Annu. Rev. Plant Biol.* 55: 173–96.

- Gaucher, E. A. m.fl. 2008. Palaeotemperature trend for Precambrian life inferred from resurrected proteins. – *Nature* 451: 704–708.
- Keeley, J. E. & Rundel, P. W. 2003. Evolution of CAM and C₄ carbon-concentrating mechanisms. – *Int. J. Plant Sci.* 164 (3 Suppl.): S55–S77.
- Kump, R. L. 2008. The rise of atmospheric oxygen. – *Nature* 451: 277–278.
- Martin, W. & Russell, M. J. 2007. On the origin of biochemistry at an alkaline hydrothermal vent. – *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 362: 1887–1925.
- Mereschkowski, C. 1905. Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. – *Biol. Zentralbl.* 25: 593–604.
- Mereschkowski, C. 1910. Theorie der zwei Plasmararten als Grundlage der Symbiogenese, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. – *Biol. Zentralbl.* 30: 278–288, 289–303, 321–347, 353–367.
- Sage, R. F. 2004. The evolution of C₄ photosynthesis. – *New Phytol.* 161:341–370.
- Schimper, A. F. W. 1883. Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. – *Bot. Z.* 41: 105–114.
- Staelin, L. W. 2003. Chloroplast structure: from chlorophyll granules to supra-molecular architecture of thylakoid membranes. – *Photosynthesis Res.* 76: 185–196.
- Summons, R. E., Jahnke, L. L., Hope, J. M. & Logan, G. A. 1999. 2-Methylhopanoids as biomarkers for cyanobacterial oxygenic photosynthesis. – *Nature* 400: 554–557.
- Tcherkez, G. G. B. m.fl. 2006. Despite slow catalysis and confused substrate specificity, all ribulose biphosphate carboxylases may be nearly perfectly optimized. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 103: 7246–7251.
- Xiong, J. 2006. Photosynthesis: What color was its origin? – *Genome Biol.* 7: 245.
- Xiong, J. & Bauer, C. E. 2001. Complex evolution of photosynthesis. – *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 503–521.
- Xiong, J. m.fl. 2000. Molecular evidence for the early evolution of photosynthesis. – *Science* 289: 1724–1730.

ABSTRACT

Björn, L. O. & Bergström, J. 2008. Fotosyntesens evolution. [The evolution of photosynthesis.] – *Svensk Bot. Tidskr.* 102: 297–305. Uppsala. ISSN 0039-646X.

Photosynthesis is carried out not only by plants but also by algae and a range of microorganisms. Cyanobacterial photosynthesis is similar to that of plants, in which water is oxidized to molecular oxygen.

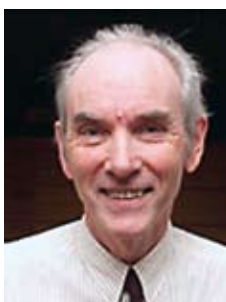
Other bacteria perform various kinds of photosynthesis in which oxygen is not produced. For oxygenic photosynthesis, two photochemical systems connected in series are required, while one kind of photochemical reaction is enough for non-oxygenic photosynthesis. Carbon dioxide can be assimilated in connection with either kind of photosynthesis.

We discuss how the more complex oxygenic photosynthesis has evolved from simpler forms. The photosynthetic chloroplasts of algae and plants have evolved from cyanobacteria along two main paths. Photosynthesis has played an important role in the evolution of the atmosphere and the climate of our planet.



Lars Olof Björn är professor emeritus i växtfysiologi. Han har framför allt studerat olika verkningar av ljus och ultraviolett strålning på växter och andra organismer.

Adress: Inst. för cell- och organismbiologi, Lunds universitet, Sölveg. 35 B, 223 62 Lund
E-post: lars_olof.bjorn@cob.lu.se



Jan Bergström är professor emeritus i paleozoologi. Han har bland annat studerat uppkomsten av organismgrupper genom 'nyckel-innovationer' som förändrat grundläggande drag i deras biologi.

Adress: Sektionen för paleozoologi, Naturhistoriska riksmuseet, Box 50007, 104 05 Stockholm
E-post: jan.bergstrom,@nrm.se