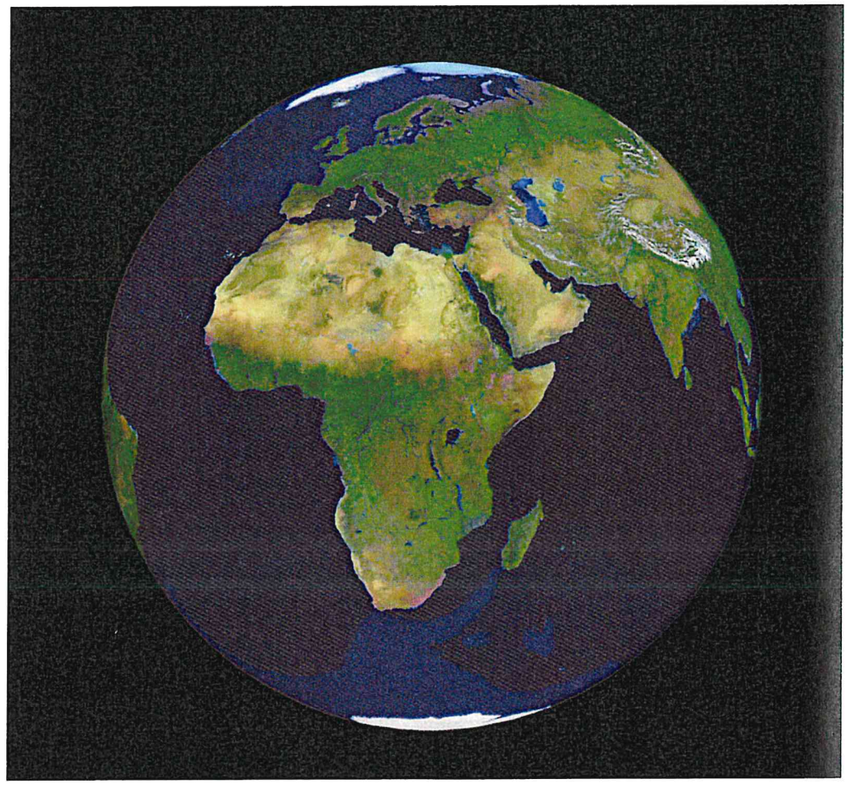
KAPITEL 11

Växternas autotrofa liv

Om man betraktar jorden utifrån är det mesta blått eftersom haven är så dominerande. Men det andra som är slående är faktiskt det gröna på kontinenterna, som finns *nästan* från pol till pol – undantagen är områden med evig is respektive öknar. Men även i en öken brukar det kunna finnas enstaka växter. Den gröna färgen är pigmentet klorofyll som fångar in solljus – från en aldrig sinande[1] energikälla[2]. Växterna lever och växer genom att utnyttja den här energin för att från koldioxid, vatten och mineralnäringsämnen bilda kolhydrater och syrgas i fotosyntesen. Växterna är alltså självförsörjande, autotrofa, och behöver därför inte utnyttja andra organismer för att få energi och byggmaterial. Men när växtceller inte genomför fotosyntes behöver de också syrgas från omgivningen för sin cellandning. Det gäller hela växten nattetid och för rötter och andra icke-gröna delar även på dagen.

[1]Sina: upphöra att flöda (används oftast om vatten)

[2]Solen kommer förstås att slockna så småningom, men under överskådlig tid är den "icke sinande".



Jorden från rymden. Ju bättre förutsättningarna är för växterna, desto grönare är kontinenterna. Här ser vi var det finns regnskog i Afrika respektive odlad mark och skog i Europa och Sibirien.

När du har läst kapitlet ska du ha kunskap om...

- principen för fotosyntesen,
- vad som menas med fotosyntesens två reaktionsserier,
- fotosyntesens hastighet i förhållande till ljusstyrka, halt av koldioxid i luften, temperatur respektive vattentillgång,
- vilka mineralnäringsämnen en växt behöver.

Viktiga begrepp

amyloplast
begränsande faktor
C3-växter
C4-växter
Calvincykeln
CAM-växter
fotokemisk reaktionsserie
fotorespiration
fotosyntes
klorofyll
kloroplast
klyvöppning
koldioxidkompensationspunkt
ljuskompensationspunkt
makronäringsämnen
mikronäringsämnen
mineralnäringsämnen
plastider
proplastider
rubisko
stroma
tylakoider

Fotosyntesen

Fotosyntesen kan sägas vara jordens viktigaste kemiska reaktion, klorofyll det viktigaste färgämnet, och enzymet rubisko (se nedan) det viktigaste proteinet. För utan fotosyntesen skulle de flesta livsformer inte existera.

Med hjälp av fotosyntesen kan en växt leva på enbart solljus och oorganiska ämnen, och på så sätt bygga upp hela sin organism. I den ingår förstås alla proteiner, kolhydrater, lipider och andra ämnen som behövs i levande organismer. Det är möjligt att odla växter i växthus med god belysning om man bara tillför vatten och en lagom mängd mineralnäringsämnen. Koldioxid finns ju alltid i luften – men ibland ökar man medvetet halten koldioxid i växthus för att få bättre tillväxt.

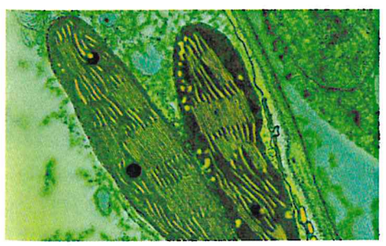
Kloroplastens struktur

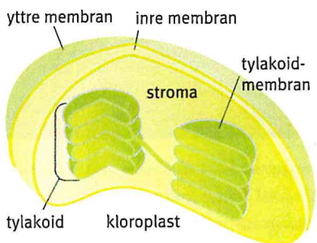
Hela fotosyntesen sker i *kloroplasten*, från det att ljus fångas upp av speciella klorofyllmolekyler till dess att det bildas olika sockerarter. Från kloroplasten förs sockermolekyler ut i bladcellernas cytoplasma och till övriga delar av växten. De tre viktigaste delarna av en kloroplast är det dubbla yttre membranet, "travar" av membranblåsor, *tylakoider*, och utrymmet mellan dem, *stroma*. Fotosyntesen består av ett antal olika delreaktioner. De fotokemiska reaktionerna sker i tylakoiderna medan koldioxidfixeringen sker i stroma.

Kloroplast: den organell i växtceller där fotosyntesen sker.

Tylakoider: membranblåsor inne i en kloroplast.

Stroma: utrymmet mellan tylakoiderna, inne i en kloroplast-





Till vänster syns en TEM-bild på snittade kloroplaster, med en förstoring på cirka 13 000 gånger. Här syns tylakoiderna som ränder och plattor. Till höger visas kloroplastens principiella uppbyggnad.

ıstider: samlingsnamn för kloro-
ıster och liknande organeller (se
dan), som har andra uppgifter än
osyntes.

ıyloplast: plastid som lagrar
ırkelse.

oplastider: förstadier till andra
ıstider.

umusämnen: rester av döda
xter, det som blir kvar när ned-
ytarna har förbrukat alla ämnen
m är lättare att bryta ner. De är
ktiga i marken för att hålla kvar
ıtten och mineralnäringsämnen.

Plastider

Kloroplasterna tillhör en grupp organeller som gemensamt kallas *plastider*. Vita (alltså färglösa) plastider lagrar stärkelse i underjordiska organ – dessa brukar kallas *leukoplaster* eller *amyloplaster*. I blommors kronblad finns i stället ofta *kromoplaster*, med röda och gula färgämnen, som inte deltar i fotosyntesen.

Det mesta tyder på att plastiderna härstammar från autotrofa bakterier som var släkt med dagens blågröna bakterier. De "vandrade in" i andra celler för cirka 1,5 miljarder år sedan, alltså vid ungefär samma tidpunkt som mitokondrierna gjorde samma sak (se Spira 1 s. 161). Plastiderna har fortfarande eget DNA och egna ribosomer av samma typ som i bakterier. En del av fotosyntesenzymerna tillverkas med hjälp av informationen från kloroplasternas DNA, och inte från DNA i cellkärnan.

I groende frön finns plastiderna i form av förstadier, små *proplastider*. Full utveckling till kloroplaster i blad med bildning av klorofyll kräver ljus, åtminstone hos de gömfröiga växterna.

Fotosyntesens totala reaktion

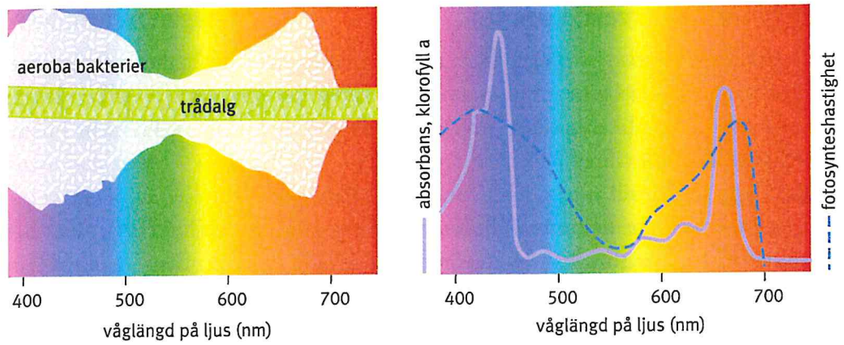
Man trodde länge att växterna lever av humusämnena[1] i marken. Det kan man läsa i Carl von Linnés berömda reseskildringar från mitten av 1700- talet.

Den första idén om hur växter livnär sig kom förmodligen från belgaren Jan van Helmont, som fann att en videbuske i en stor kruka under ett par år hade ökat mycket mer i vikt än vad krukjordens vikt hade minskat. Helmont trodde att allt nytt växtmaterial kom från vattnet, men under 1700-talets senare del förstod den schweiziske forskaren Jean Senebier även koldioxidens roll. Redan under början av 1800-talet hade alltså forskarna listat ut fotosyntesens summaformel:

koldioxid + vatten → kolhydrater + syrgas

Att ljus är nödvändigt visades redan i slutet av 1700-talet. Enkla experiment visar dessutom att det bara bildas kolhydrater i gröna blad, alltså att färgämnet klorofyll är nödvändigt.

I det här experimentet har man använt blad som saknar klorofyll längs kanterna, där det är vitt. När bladet står ljust bildas kolhydrater i fotosyntesen, i det här fallet stärkelse, som med jod får blå färg. Då syns tydligt att stärkelse bara bildas där det finns klorofyll.



Vilket ljus är mest effektivt för fotosyntesen? I det här klassiska experimentet belystes en trådalg med ljus av olika våglängd (färg) med hjälp av ett prisma. I vattnet runt trådalgen fanns aeroba bakterier, som söker sig till de områden där det bildas mest syrgas. Experimentet visar att blått och rött ljus är mest effektivt för syrgasbildning, alltså för fotosyntesen. I högra diagrammet visas hur väl klorofyll a absorberar ljus av olika våglängder, och även fotosynteshastigheten vid olika ljusvåglängder.

Det gick även tidigt att visa att rött och blått ljus ger mest effektiv fotosyntes – sådant ljus som absorberas av klorofyll. Några ledtrådar är följande: Det är en redoxreaktion[1]. Syre har (nästan) alltid oxidationstalet –II, och väte +I, alltså måste kolet i koldioxid, CO_2, ha oxidationstalet +IV. Kolhydrater har ofta en formel som kan sammanfattas som $(CH_2O)_n$, där n i enkla sockerarter är ett tal från 3 till 7. Här ser man att kolet har oxidationstalet 0. Alltså innebär fotosyntesen att kol reduceras.

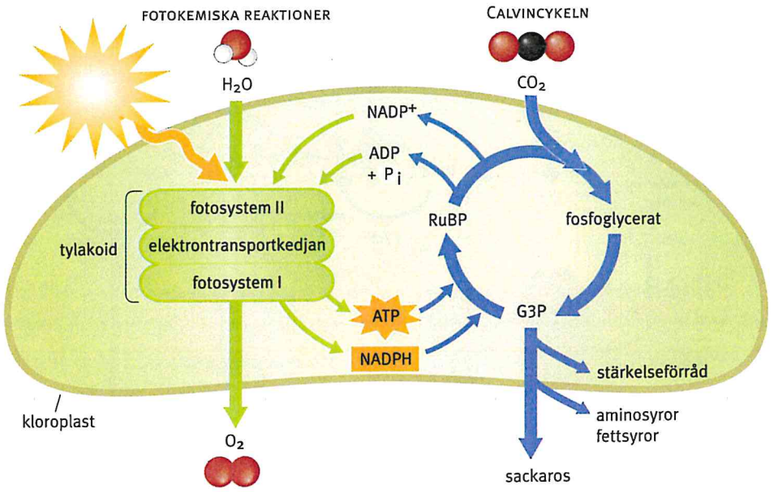
Som du ser i illustrationen här nedan är det syret i vatten som oxideras till syrgas, och då ändras oxidationstalet från –II till 0. Den "reducerande förmågan" överförs från vattnet till kolet med hjälp av vätebäraren $NADP^+$.

[1]Redoxreaktion: kemisk reaktion där ett ämne reduceras, tar upp elektroner, medan ett annat ämne oxideras, blir av med elektroner.

Två serier av reaktioner

Det var under 1930-talet som forskarna kom fram till att syret som bildas i fotosyntesen kommer från vattnet, inte från koldioxiden. Kvar från vattnet blir vätet, som reagerar med koldioxid och på så vis bildas kolhydrater.

Fotosyntesen består av två händelseförlopp, dels en fotokemisk reaktionsserie dels en koldioxidfixerande reaktionsserie. I den fotokemiska reaktionsserien bildas syrgas och energiförmedlande ämnen, bland annat laddade vätebärare (NADPH). I den koldioxidfixerande reaktionsserien omvandlas koldioxid till olika sockerarter. Bilden ger en schematisk beskrivning av de två reaktionerna.



Bilden ger en sammanfattning av fotosyntesens två reaktionsserier och hur de hänger ihop. I den fotokemiska reaktionsserien splittras vatten med hjälp av solenergi, samtidigt som syrgas, ATP och NADPH bildas. ATP och NADPH utnyttjas i en reaktionsserie som kallas Calvincykeln, för att bygga upp kolhydrater från koldioxid.

otokemisk reaktionsserie: med jälp av solenergi bildas de energi-ormedlande ämnena NADPH och TP, samtidigt som syret i vattnet lir till syrgas.

Den fotokemiska reaktionsserien

Den *fotokemiska reaktionen* innebär att ljusstrålningens små "paket", fotonerna, fångas upp av speciella klorofyllmolekyler. Elektroner förs där upp till en högre energinivå, så att olika kemiska reaktioner blir möjliga. Energitillförseln i form av fotoner används till att

- dela upp vatten till syrgas, elektroner och vätejoner.
- kombinera elektroner och vätejoner med en bärarmolekyl ($NADP^+$), så att det bildas molekyler som kan förmedla energi av hög kvalitet. Dessa används för att ombilda koldioxid till socker.
- bilda ATP, eftersom det dessutom krävs ytterligare energitillförsel för reaktionen när sockerarter bildas ur koldioxid.

NYCKELHÅL:

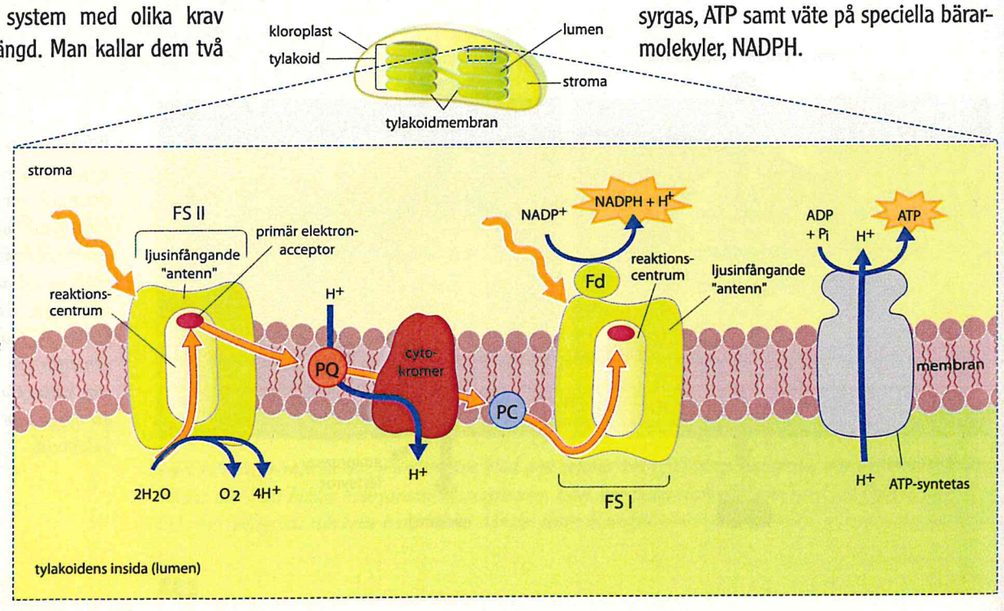
De fotokemiska reaktionerna i detalj

.) Först tar vi upp några intressanta, idiga forskningsresultat:
)m en suspension[1] av kloroplaster bely-es kan många olika ämnen reduceras, let vill säga ta upp elektroner. Det är ydligt att fotosyntesen har med reduk-ion och oxidation att göra!
:) De våglängder av ljus som är effek-iva för fotosyntesen är de som tas upp iv klorofyll. Ljus med våglängd över 680 im, alltså "ordentligt rött", räcker inte ör att fotosyntesen ska fungera. Men)m man belyser växtceller med ljus av)åde våglängderna 670 och 700 nm blir otosyntesen effektivare än med enbart 570 nm. Det här betyder att de finns två jusinfångande system med olika krav)å ljusets våglängd. Man kallar dem två otosystem.

3) Kloroplaster kan bilda ATP i ljus. Den fotokemiska reaktionen sker enbart vid tylakoidmembranen i kloroplasterna och inuti tylakoidblåsorna.
Fotosystemen, där reaktionen sker, består av ett komplex av klorofyll (klorofyll a) och proteiner, ett reaktionscentrum, och runt detta pigmentmolekyler i en ljusinfångande "antenn" (klorofyll a och b samt karotenoider).
Reaktionen börjar ologiskt nog i fotosystem II. Ljusenergi flyttar bort elektroner från dess reaktionscentrum, och då tar reaktionscentret i stället upp nya elektroner från vatten. På det viset delas vatten upp i syrgas, elektroner (till reaktionscentrum i fotosystemet) och vätejoner. I det här vattenspjälkande systemet har metallen mangan en viktig roll.

De frigjorda elektronerna kan utföra arbetet att föra in vätejoner (protoner) i tylakoidblåsan. För att få tillräckligt med energi för att bilda vätebärare (NADPH-molekyler), krävs ytterligare ljusenergi, som frigörs i fotosystem I. NADPH är viktig i fotosyntesen eftersom det är denna molekyl som reducerar koldioxid till socker.
I och med att elektronerna får vätejoner att passera tylakoidmembranet bildas alltså ett överskott på vätejoner inuti tylakoidblåsan jämfört med övriga delen av kloroplasten. Koncentrationsskillnaden är en form av lägesenergi, och den används till att bilda ATP, på ungefär samma sätt som i andningskedjan i mitokondrierna.
En sammanfattning av den fotokemiska reaktionen är att ljusenergi används för att dela upp vatten, så att det bildas syrgas, ATP samt väte på speciella bärarmolekyler, NADPH.

Suspension: ıppslamning, ıågonting man ör ut i en vätska



Elektron-ransporten och ATP-bildningen i tylakoiden – e texten.

FS I = fotosystem I
FS II = fotosystem II
PQ = plastokinon
PC = plastocyanin
Fd = ferredoxin
→ = elektroner

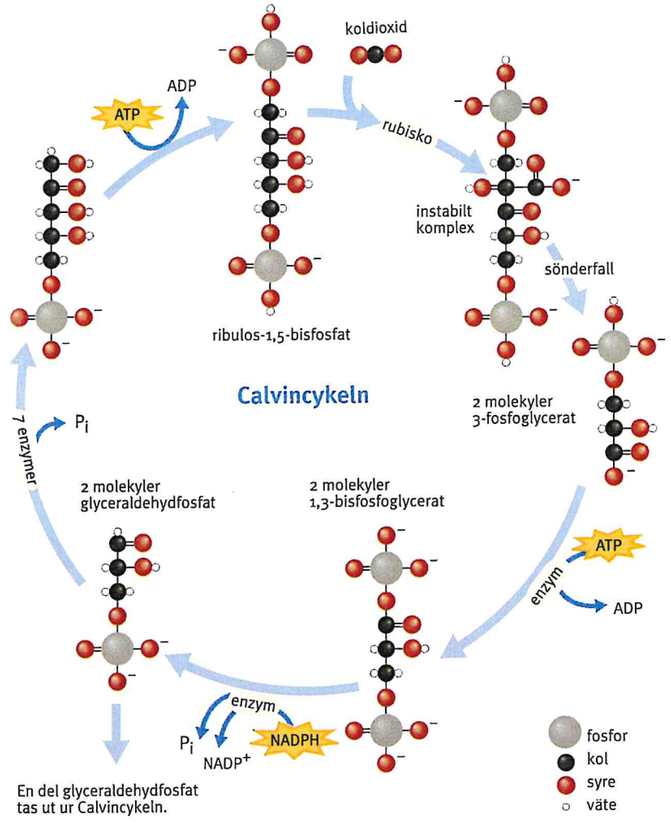
Koldioxidfixeringen

I nästa reaktionsserie i fotosyntesen omvandlas koldioxid till socker. Detta sker i *Calvincykeln*, uppkallad efter Melvin Calvin, nobelpristagare i kemi 1961. Han redde ut händelseförloppet genom att låta en grönalg ta upp radioaktiv koldioxid, och sedan – efter ett fåtal sekunder – undersöka i vilka kemiska föreningar de radioaktiva kolatomerna hade hamnat. Calvincykeln har egentligen många förgreningar, men det allra viktigaste kan sammanfattas så här:

Koldioxiden tas upp från luften genom att ett enzym, som kallas *rubisko*, katalyserar reaktionen mellan koldioxid och en sockermolekyl med fem kolatomer. Då bildas två molekyler med tre kolatomer vardera. Med hjälp av väte på bärarmolekyler och energi förmedlad av ATP, ombildas molekylerna till socker med tre kolatomer. En del av sockret förs ut ur kloroplasten eller lagras där som stärkelse, medan en stor del ombildas till den ursprungliga sockermolekylen med fem kolatomer. På så vis kan cellen ta in mer koldioxid. Bilden ger en schematisk beskrivning av vad som sker.

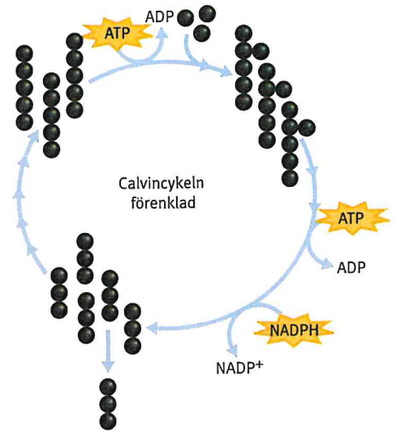
Koldioxidfixerande reaktionsserie: de energiförmedlande ämnena från den fotokemiska reaktionen används till att ta in koldioxid och omvandla den till socker.

Rubisko: (förkortning av "ribulos-1,5-bisfosfat-karboxylas-oxygenas") det enzym som fångar in koldioxid så att det kan bildas organiska molekyler.



Calvincykeln med alla reaktionssteg från det att koldioxid reagerar med ribulos-1,5-bisfosfat till dess att denna molekyl återbildas. Under cykeln bildas glyceraldehydfosfat. En del av glyceraldehydfosfaten går ur Calvincykeln och används i kloroplasten där den omvandlas till stärkelse, eller i cytoplasman där den omvandlas till sackaros.

Här ser man kolatomernas "öde" i Calvincykeln. Vi utgår från tre koldioxidmolekyler. Ungefär en sjättedel av kolatomerna lämnar cykeln för att bilda olika slags kolhydrater.



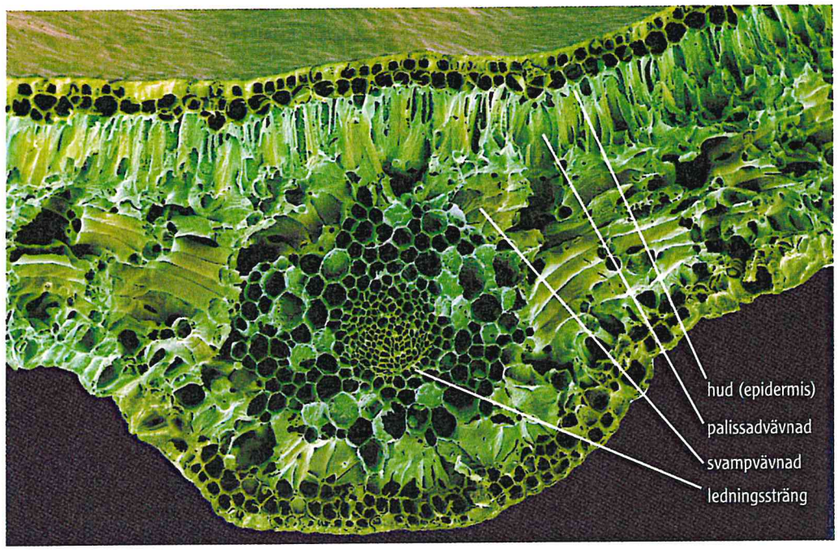
Enzymet rubisko har nackdelen att det kan binda syrgas till fem-kolföreningen, och då går fotosyntesen med förlust. Den här reaktionen kallas *fotorespiration* och får betydelse vid hög temperatur och starkt ljus. Men en del växter har utvecklat metoder för att hantera fotorespirationen – det kan du läsa om längre fram i kapitlet.

Fotorespiration: när rubisko tar in syrgas i stället för koldioxid – en förlust för växten.

Fotosyntes i olika miljöer

.ucker: luftig, ej tät

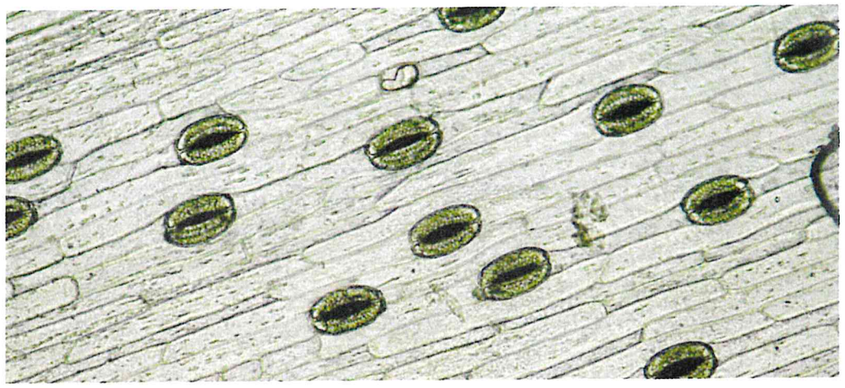
För att förstå hur fotosyntesen fungerar för växten tittar vi först på hur blad är uppbyggda. De består i princip av samma typ av vävnad som växtens övriga organ, alltså hud (epidermis), grundvävnad och ledningsvävnad. Svampvävnaden är en variant av grundvävnaden, och den är speciellt lucker[1], vilket gör att cellerna med kloroplaster får god kontakt med den omgivande luften, som innehåller koldioxid.



Tvärsnitt av ett blad (SEM-bild). Huden på bladets överspektive undersida har små och rundade celler. Alldeles innanför huden, på översidan, finns tätt sammanfogade celler i palissadvävnad. Därunder kommer ett mer luckert lager med svampvävnad. Mitt i bilden syns dessutom en ledningssträng (felaktigt kallad bladnerv). Förstoring cirka 400 gånger.

Om man undersöker huden (epidermis) från undersidan av ett blad i mikroskop, ser man dels hudceller, dels små gröna "munnar" – slutceller. Den gröna färgen beror på att slutcellerna innehåller kloroplaster, medan de omgivande hudcellerna ofta saknar dessa organeller. Två slutceller omger en springa – *klyvöppningen* – som kan öppnas och stängas. Ofta är klyvöppningar öppna i ljus men stängda i mörker.

Klyvöppning: "hål" i blad som kan öppnas och stängas med hjälp av förelser i slutcellerna.



Klyvöppningar från blad av hyacint. Varje klyvöppning omges av två slutceller som är rika på kloroplaster. Cellerna däremellan är hudceller i epidermis, utan kloroplaster.

Klyvöppningarnas funktion är att reglera gasutbytet mellan bladets inre och omvärlden. Ett så gott som oundvikligt problem är, att när klyvöppningarna är öppna och koldioxid diffunderar in så försvinner i stället vattenånga ut. Som vi tar upp i kapitel 12 så måste klyvöppningarna släppa ut vattenånga för att vatten med lösta mineralnäringsämnen ska kunna transporteras upp i växten. Men då

riskerar också växten att torka ut och dö. Ofta är det alltså en kompromiss mellan effektiv fotosyntes och vattenhushållning.

Fotosyntesens hastighet i växtens naturliga miljö påverkas bland annat av

- ljusstyrkan,
- temperaturen,
- halten koldioxid i den omgivande luften, och
- vattentillgången.

I mer extrema miljöer har dessutom många växter utvecklat olika typer av "påbyggnader" av Calvincykeln.

Fotosyntes och ljusstyrka

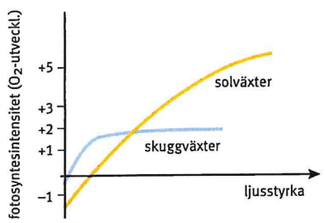
I mörker är cellandning bladcellernas enda möjlighet att få energi till att hålla sig vid liv. Vid svagt ljus väger cellandning och fotosyntes upp varandra, så att nettoutbytet av koldioxid blir noll. Det kallar man *ljuskompensationspunkten*. Med högre ljusstyrka ökar fotosyntesens aktivitet till dess att en platå nås (diagrammet nedan till vänster). Platån ligger olika högt hos olika typer av växter, men den varierar även mellan blad på ett och samma träd. Vid riktigt hög ljusstyrka kan kloroplasten skadas, så att fotosyntesens aktivitet minskar.

Ljuskompensationspunkt: den ljusstyrka där fotosyntes och cellandning hos växten går jämnt upp, så att nettoutbytet av koldioxid blir noll.

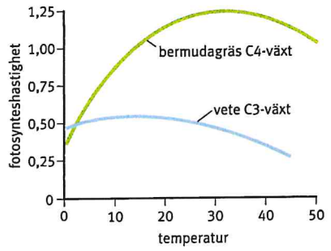
Olika växter är alltså anpassade till olika ljusstyrka. Ofta skiljer man mellan sol- och skuggväxter, ibland mellan sol- och skuggblad på samma träd. Skuggväxter har effektiva pigment för fotosyntesen, så att ljuskompensationspunkten ligger vid låg ljusstyrka, och aningen mer ljus utnyttjas mycket effektivt. Däremot saknar skuggväxter oftast förmåga att utnyttja starkt ljus effektivt. Två skuggtåliga växter i svenska skogar är ekorrbär och harsyra.

Solväxter har oftast ljuskompensationspunkten på en högre nivå, men kan i stället utnyttja starkt ljus bättre, och skadas heller inte lika lätt av hög ljusstyrka.

Ekorrbär är en liten växt som kan leva och genomföra fotosyntes i skuggan under täta granar.



Sambandet mellan ljusstyrka och fotosyntes. Punkten där grafen skär X-axeln visar ljus-kompensationspunkten.



Sambandet mellan temperatur och fotosyntes för en C3-växt och en C4-växt (se s. 139).

Fotosyntes och temperatur

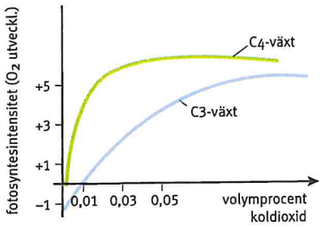
Många växter som är anpassade till kallt klimat kan ha viss fotosyntesaktivitet redan när temperaturen är omkring noll grader. Precis som andra biokemiska reaktioner ökar hastigheten med temperaturen, ända upp till cirka 45 °C, då många enzymer denatureras[1] (diagrammet ovan till höger). Men nettofotosyntesen är oftast bäst vid ganska låga temperaturer, då cellandningen också ökar i intensitet med ökad temperatur. Eftersom växter kan kyla bladen genom att låta vatten avdunsta ser man också direkt fotosyntesens beroende av vattentillgången.

[1]När proteiner denatureras, innebär det att de förlorar formen och därmed funktionen.

Fotosyntes och koldioxidhalten

ldioxidkompensationspunkt: den lt koldioxid i luften där fotosynte- n och andningen (cellandningen h fotorespirationen) går "jämnt p", så att nettoutbytet av koldi- id blir noll.

Enzymet rubisko brukar kallas världens viktigaste enzym. Men rubisko är inte "perfekt" då det inte binder koldioxid så väldigt effektivt, och vid brist på koldioxid binder det i stället syrgas. Alltså finns det även en *koldioxidkompensationspunkt.* Om koldioxidhalten är låg blir det alltså ingen nettofotosyntes. I övrigt påminner kurvan för fotosyntesens hastighet i förhållande till koldioxidkoncentration om kurvan för ljusstyrka. Lägg dock märke till, i diagrammet här nedan, att C3-växter inte uppnår sin maximala fotosynteshastighet vid normala koldioxidhalter i luften.



Sambandet mellan luftens halt av koldioxid och fotosyntesens hastighet för en C3-växt respektive en C4-växt (se nedan). År 2017 var luftens koldioxidhalt cirka 0,038 volymprocent.

Ibland utnyttjar man detta genom att spruta in koldioxid i växthus. Frågan är om växter på åkrar och ute i naturen kommer att växa bättre genom att halten koldioxid nu ökar i luften. I en del fall verkar det vara så. En orsak är, att växterna kan klara sig med mindre mängder vatten än vid lägre halt koldioxid. Med mer koldioxid i luften behöver inte klyvöppningarna vara lika vidöppna som vid lägre halt koldioxid, och då blir vattenförlusterna mindre. Om detta verkligen är till nytta för jordens ekosystem är däremot tveksamt. Risken är stor att den här förbättringen av växters produktivitet motverkas av jordens ökade medeltemperatur. Det kan också bli så att växter som odlas i svalare klimat, exempelvis i Skandinavien, gynnas, medan skördarna minskar i områden med varmare klimat, trots ökad halt koldioxid i luften.

växthus kan man öka halten koldioxid i luften för att få plantorna att växa bättre.

Majs klarar sig bra i torrt och soligt klimat tack vare sin speciella typ av fotosyntes – C4.

Fotosyntes och vattentillgång

För växterna är det ett problem att bladen måste ha öppna klyvöppningar för att ta in koldioxid till fotosyntesen, samtidigt som de förlorar mycket vatten via avdunstning genom klyvöppningarna. Vid vattenbrist är det allra viktigast för växternas överlevnad att de kan stänga klyvöppningarna för att minska avdunstningen. Men det innebär samtidigt att fotosyntesen blir mindre effektiv. I praktisk växtodling vattnar man därför ofta, inte bara för att hålla växterna vid liv utan även för att de ska växa så snabbt som möjligt.

Utbyggnad av Calvincykeln – C4

Ur ett evolutionärt och ekologiskt perspektiv så är det logiskt att växter som kan växa effektivt trots knapp[1] vattentillgång får stora konkurrensfördelar i varmt och torrt klimat. I ett sådant klimat trivs *C4-växter*, som har "byggt på" Calvincykeln, vilket gör fotosyntesen mer effektiv.

[1]Knapp: (här) väldigt liten

C4-växter: har en "påbyggnad" på Calvincykeln, så att fotosyntesen blir mer effektiv.

Principen är att det i bladet finns två olika typer av celler, yttre och inre, som samarbetar när växten tar upp koldioxid. I de yttre cellerna tas koldioxid upp av en förening med tre kolatomer, så att det bildas en molekyl med fyra kolatomer. Den molekylen transporteras till de inre cellerna, där koldioxid kopplas loss och förs in i Calvincykeln. På det här sättet koncentreras koldioxiden innan den förs vidare till enzymet rubisko, och då minskar risken att rubisko i stället binder syre så att växten råkar ut för fotorespirationen, vilket är en förlust för den.

Eftersom de här växterna har en effektiv metod för att få in koldioxid behöver inte klyvöppningarna vara så vidöppna som på växter med enbart Calvincykeln, det vill säga *C3-växter.*

C3-växter: har enbart Calvincykeln.

Alltså är C4-fotosyntes en god anpassning till "halvtorra" klimat. C4-fotosyntesen är dessutom mer effektiv än C3 vid höga temperaturer och ljusstyrkor. Men nackdelen för C4-växter är att det krävs extra energi, förmedlad av ATP, för att först binda koldioxiden till C3-molekylen och få en C4-förening. I starkt ljus är dock extra ATP-bildning inte något stort problem.

Utbyggnad av Calvincykeln – CAM

'AM: typ av fotosyntes där kol-
ioxiden tas in på natten, byggs
ı i syror, och sedan utnyttjas på
agen för att bilda kolhydrater i
ɔtosyntesen. Hos fetbladsväxter, i
ɔrra miljöer.

Det finns ytterligare en variant av fotosyntes som är relativt vanlig – *CAM*. CAM är en förkortning av "Crassulacean Acid Metabolism", alltså "syra-ämnesomsättning på fetbladsväxternas sätt". Växter i extremt torra miljöer har inte en uppdelning av fotosyntesaktiviteter i olika celler, utan växlar istället mellan natt och dag. På natten, när det är svalare, tar växterna in koldioxid och binder till syror med fyra kolatomer. På dagen kan klyvöppningarna vara stängda, med små vattenförluster som följd. Då frigörs koldioxid från syramolekylerna och byggs in i Calvincykeln.

Räknat i koldioxid per gram bladvävnad och timme är CAM den minst effektiva fotosyntesen, medan C4 är den mest effektiva. CAM-fotosyntesen har utvecklats i extrema miljöer där CAM-växter har en konkurrensfördel. De skulle däremot inte kunna hävda sig i konkurrens med vare sig C3- eller C4-växter i dessas naturliga miljöer. Några svenska CAM-växter är olika arter av släktet *Sedum*, fetknoppar. De lever ofta på berghällar, som blir helt torra under varma perioder på sommaren.

Gul fetknopp är en svensk växt med CAM-fotosyntes. Fetknoppen kan växa i mycket karga och torra miljöer som det här faktiskt är, trots havet i bakgrunden.

På senare tid har fetknoppar, släktet Sedum, börjat användas som takbeläggning, så kallade Sedum-tak. Sådana tak har flera fördelar. De ger bättre ljud- och värmeisolering och gör att vatten rinner av långsammare, så det blir mindre risk för översvämning vid häftiga regnskurar.

NYCKELHÅL:

Andra aspekter på fotosyntes och klimat

I områden med tydliga skillnader mellan årstiderna, som i Sverige, kan fotosyntesen inte ske med samma effektivitet hela året – här blir den årstidsbunden. För att fotosyntesen ska bli effektiv krävs en kombination av lagom temperatur, god ljustillgång och god tillgång på vatten.

Tidiga vårblommor

I lövskogar brukar olika örter på marken blomma tidigt, innan trädens löv spricker ut. Vitsippor, exempelvis, klarar av det mesta av årets aktiviteter, med blomning och fotosyntes för energireserver till nästa år, på några månader under våren och försommaren. De blommande örterna har ofta ett ganska grunt rotsystem, och kan ta upp vatten även om marken på större djup fortfarande är frusen. När trädens blad slår ut blir det mörkt nere på marken, så under högsommaren ser man inte så många blommande växter på marken i en lövskog.

Lövfällande träd

Träden kan inte slå ut sina blad med en gång när vårsolen börjar värma, eftersom marken fortfarande kan vara frusen, och det då kan vara svårt att ta upp tillräckligt med vatten. Fram på höstkanten gör sig träden av med bladen, innan marken fryser igen.

Barrträd

Många barrträd, bland annat tall och gran, är gröna hela året. Så länge marken är frusen klarar de ändå inte att utföra fotosyntes. Eftersom vintern är en torrperiod innebär öppna klyvöppningar ytterligare vattenförlust. Av det skälet *härdas* barrträd under hösten, det vill säga när dagarna blir kortare så stängs klyvöppningarna "för säsongen". Den här härdningen finns kvar till ganska långt fram på våren – alltså är det så att dagarna måste bli rejält långa innan träden återigen öppnar klyvöppningarna och drar igång en effektiv fotosyntes.

Mossor, lavar

Lavar är inte växter utan en svamp och en alg i mutualism (se s. 167). I många fall fungerar dock mossor och lavar ganska lika, både när det gäller fotosyntesen och hur härdiga de är mot olika påfrestningar. Till skillnad från andra växter kan mossor (liksom lavar) överleva nästan helt uttorkade, för att snabbt leva upp och sätta igång fotosyntes om de får tillgång till vatten. Viss fotosyntes kan också pågå vid svagt ljus och låg temperatur.

De här skilda anpassningarna gör att olika växter (samt lavar) blir mest konkurrenskraftiga i olika miljöer och vid olika årstider. Det är inte alltid den "stora och starka" som klara sig bäst i kampen för tillvaron. I stället gäller det att ha förmågan att överleva besvärligare miljöförhållanden bättre än konkurrenterna.

Tallen behåller sina gröna barr under vintern, men då måste klyvöppningarna vara stängda. Soliga dagar på vintern borde det gå att genomföra fotosyntes, men det går inte att ta upp vatten från den frusna marken. Om klyvöppningarna då skulle varit öppna skulle tallen ha torkat ut och dött