

# FOTOSYNTTEESI



## KIRJOITTAJAT

Päivi Sarvikas

Marjaana Suorsa

Eevi Rintamäki

Elina Vapaavuori

Eva-Mari Aro

Esa Tyystjärvi

TOIMITTAJA Päivi Sarvikas

KUVITTAJAT Anna Lepistö ja Päivi Sarvikas







# FOTOSYNTeesi

## KIRJOITAJAT

Päivi Sarvikas  
Marjaana Suorsa  
Eevi Rintamäki  
Elina Vapaavuori  
Eva-Mari-Aro  
Esa Tyystjärvi

## TOIMITTAJA JA TAITTAJA

Päivi Sarvikas

## KUVITTAJAT

Anna Lepistö  
Päivi Sarvikas



KIRJOITTAJAT: Päivi Sarvikas, Marjaana Suorsa, Eevi Rintamäki, Elina Vapaavuori, Eva-Mari Aro, Esa Tyystjärvi  
TOIMITTAJA: Päivi Sarvikas  
ULKOASU, KANNET JA TAITTO: Päivi Sarvikas  
KUVITTAJAT: Anna Lepistö ja Päivi Sarvikas

KUVAOIKEUDET • American Society of Plant Physiologists: 5.11 (mikroskooppikuva). • Bob Andersen ja David J. Patterson: 8.5 (Chlorarachniophyta-valokuva). • Eva-Mari Aro: valokuva 2.4. • Wolfgang Bettighofer: 8.5 (ameebat-valokuva). • Botanical Society of America: graafinen piirros 11.1. • Luc Brient (Univ Rennes): 8.5 (Euglenophyta-valokuva). • Dalton Carmel: välilehtikuva sivulla 256. • Ute Frevert: 8.5 (Apicomplexa-valokuva). • Eric B. Guinther (AECOS Inc): 8.5 (punalevät-valokuva). • Hannu Haapala: valokuva 1.4. • Vesa Havurinne: välilehtikuva sivulla 118 sekä valokuvat 1.2, 1.6 ja 11.3. • Seppo Kytöharju: 8.5 (sienet-valokuva). • Steffen Köhler (Centre for Advanced Imaging, Heinrich Heine University, Düsseldorf) ja Jan de Vries (Heinrich Heine University, Düsseldorf): valokuva 8.7. • Ilkka Laitakari (Geologian tutkimuskeskus): valokuva 8.4. • Celeste Leander: 8.5 (Stramenopiles-valokuva). • Anna Lepistö: välilehtikuvat sivuilla 49, 50, 51, 70, 142, 165, 186 ja 240, valokuvat 2.6, 2.7, 7.1, 7.13, 7.14, 8.5 (kasvit-valokuva), 9.3 ja 9.4, graafiset piirrokset 2.3, 3.1, 3.2, 3.3, 3.4, 3.5, 3.6, 3.7, 3.8, 4.1, 4.2, 4.3, 4.4, 4.5, 4.6, 4.7, 4.8, 4.9, 4.10, 4.12, 4.13, 5.1, 5.2, 5.3, 5.4, 5.5, 5.6, 5.8, 5.7, 5.9, 5.10, 5.11, 5.12, 5.15, 6.2, 6.3, 6.4, 6.5, 6.6, 6.7, 6.8, 6.9, 6.10, 6.11, 6.12, 6.13, 6.14, 7.2, 7.3, 7.4, 7.5, 7.6, 7.7, 7.8, 7.10, 7.11, 7.12, 9.1, 9.2, 9.5, 9.6, 9.7, 9.8, 9.9, 9.10, 9.11, 9.12, 9.15, 9.16, 9.17, 10.2, 10.3, 10.6, 10.7 ja 10.8., 10.9. • Cornelius Lütz: valokuva 6.1. • MacMillan Publishers Ltd: graafinen piirros 11.2. • Joe McDonald: välilehtikuva sivulla 218. • NASA: 8.5 (eläimet-valokuva). • Jiri Novak: 8.5 (viherlevät-valokuva). • Eva Nowack: 8.5 (Paulinella-valokuva). • David J. Patterson ja Bob Andersen: 8.5 (Mesostigmatophyta-valokuva). • Michael Plewka: 8.5 (Cryptomonata-valokuva). • Kimmo Ruosteenoja (Ilmatieteen laitos): graafiset piirrokset 9.13 ja 9.14. • Pekka Salmi: valokuva 10.1. • Robyn Sargent: välilehtikuva sivulla 166. • Päivi Sarvikas: kansikuvat, välilehtikuvat sivuilla 10, 13, 14, 33, 34, 69, 95, 96, 117, 141, 185, 217, 239, 255, 263, 264, 279, 280, valokuvat 1.1, 1.3, 1.5, 1.7, 1.8, 1.9, 2.5, 3.9, 4.14, 4.15, 5.13, 5.14 ja 11.6 sekä graafiset piirrokset 2.1, 2.2, 2.4, 2.7, 4.11, 4.12, 8.1, 8.2, 8.3, 8.5 ja 8.6. • Springer Science+Business Media: valokuva 7.9, graafiset piirrokset 11.4 ja 11.5. • Marjaana Suorsa: valokuvat 2.1 ja 7.12. • Aradhna Tripathi (UCLA): graafinen piirros 9.11 (suomennos: Anna Lepistö). • Esa Tyystjärvi: graafinen piirros 3.10. • Dimitar Valev: valokuva 10.5. • Ralf Wagner: 8.5 (Dinoflagellata-valokuva). • Wikipedia Creative Commons -lisenssi: 6.14, 10.4 ja 10.9 (kloridisuolavalokuva). • John Wiley & Sons: graafiset piirrokset 9.15, 9.16, 9.17 (suomennokset: Anna Lepistö). • Jeremy Young (The Natural History Museum, Lontoo): 8.5 (Haptophyta-valokuva).

## 1. Painos

© 2017 Päivi Sarvikas, Marjaana Suorsa, Eevi Rintamäki, Elina Vapaavuori, Eva-Mari Aro, Esa Tyystjärvi, Anna Lepistö

VALMISTAJA: Books on Demand GmbH, Norderstedt, Saksa  
KUSTANTAJA: Books on Demand GmbH, Helsinki, Suomi

ISBN 978 951 568 089 1

TIEDUSTELUT: Esa Tyystjärvi, esatyy@utu.fi

KOPIOINTIEHDOT • Tämä teos on oppikirja. Teos on suojattu tekijänoikeuslailla (404/61). Teoksen tai sen osan valokopioiminen on kielletty ellei valokopiointiin ole hankittu lupaa. Tarkistakaa, mitkä valokopiointi- ja digiluvat ovat kohdallanne voimassa. Lisätietoa luvista ja niiden sisällöstä antaa Kopiosto ry, [www.kopiosto.fi](http://www.kopiosto.fi). Teoksen tai sen osan digitaalinen kopioiminen tai muuntelu on ehdottomasti kielletty.

# SISÄLLYS

|                          |    |
|--------------------------|----|
| KIRJAN KÄYTTÄJÄLLE ..... | 11 |
|--------------------------|----|

|                        |    |
|------------------------|----|
| LUKU 1. JOHDANTO ..... | 15 |
|------------------------|----|

Johdannossa on katsaus muutamaa aiheeseen, jotka ovat tärkeitä soluissa tapahtuvien biologisten ilmiöiden ymmärtämiselle. Peruskoulun ja lukion oppikirjoissa tarjotaan runsaasti pohjatietoa näistä aiheista, joten katsaus on tarkoitettu tiiviiksi ja lyhyeksi.

|                                                |    |
|------------------------------------------------|----|
| 1.1. Biologisesti merkittäviä makromolekyylejä | 15 |
| 1.1.1. Hiilihydraatit                          | 16 |
| 1.1.2. Lipidit                                 | 16 |
| 1.1.3. Proteiinit                              | 16 |
| 1.1.4. Nukleiinihapot                          | 18 |
| 1.2. Happamuus ja protonigradietti             | 19 |
| 1.3. Geenien ilmeneminen                       | 19 |
| 1.4. Geenien ilmenemisen säätely               | 21 |
| 1.5. Entsyymien toiminnan peruseriaatteita     | 22 |
| 1.6. Runsaenergisest yhdisteet: ATP ja NAD(P)H | 23 |
| 1.6.1. Adenosiinitrifosfaatti eli ATP          | 23 |
| 1.6.2. NAD(P) <sup>+</sup> /NAD(P)H            | 24 |
| 1.7. Geeniteknologia                           | 24 |
| 1.8. Eliökunnan luokittelu                     | 25 |
| 1.9. Kasvikunta                                | 26 |
| 1.10. Kasvien solukotyytit                     | 27 |
| 1.11. Fotosynteesin perusytälö                 | 29 |
| 1.12. Ilmastomuutos                            | 30 |
| Kirjallisuutta                                 | 31 |
| Tietolaatikko 1.1. Autotrofia ja heterotrofia  | 32 |

|                                                |    |
|------------------------------------------------|----|
| LUKU 2. VIHERRHIUKKANEN JA SYANOBAKTEERI ..... | 35 |
|------------------------------------------------|----|

Fotosynteesin ymmärtämiseksi on tärkeää tuntee sen toimintaympäristö. Tässä luvussa esitellään happea tuottavan fotosynteesin näyttämö, viherhiukkanen ja syanobakteeri. Happea tuottava fotosynteesi on kehittynyt nykyisten syanobakteereiden esivanhemmissa, joiden evolutiivisia perillisiä kaikkien vihreiden kasvien ja levien viherhiukkasot ovat. Syanobakteereihin perehtyminen on tärkeää fotosynteesin ymmärtämisen lisäksi myös siitä syystä, että syanobakteereita voidaan hyödyntää bioenergian tuotannossa.

|                                                                                                        |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 2.1. Viherhiukkanen fotosynteesin perusrakenteena                                                      | 35 |
| 2.1.1. Levien ja kasvien fotosynteesireaktiot toimivat syanobakteerista kehittyneissä viherhiukkasissa | 35 |
| 2.1.2. Viherhiukkanen on soluelin                                                                      | 35 |
| 2.1.3. Viherhiukkanen koostuu kolmesta kalvostosta ja kahdesta liukoisesta tilasta                     | 36 |
| 2.1.4. Viherhiukkanen on osittain itsenäinen ja lisääntyy jakautumalla                                 | 38 |
| 2.1.5. Viherhiukkasen biogeneesi                                                                       | 39 |
| 2.1.6. Proteiinien kulku viherhiukkaseen                                                               | 39 |
| 2.2. Syanobakteeri – happea tuottava fotosynteettinen esitumallinen                                    | 41 |
| 2.2.1. Syanobakteereilla on pitkä historia                                                             | 41 |
| 2.2.2. Syanobakteerit jaetaan viiteen alaryhmään                                                       | 41 |
| 2.2.3. Typen yhteyttäminen                                                                             | 42 |
| 2.2.4. Syanobakteerit ovat sopeutuneet hyvin erilaisiin ympäristöoloihin                               | 44 |
| 2.2.5. Symbioosi syanobakteerien ja muiden eliöiden välillä                                            | 45 |
| 2.2.6. Syanobakteerimyrkyt                                                                             | 46 |
| 2.2.7. Syanobakteerien yhteyttävät kalvot                                                              | 47 |
| Kirjallisuutta                                                                                         | 48 |

### LUKU 3. FOTOSYNTESISIN FYSIKAALINEN PERUSTA .....51

Fotosynteesi tarvitsee toimiakseen valoenergiaa. Fotosynteesin ymmärtämiseksi on siis perehdyttävä fotosynteesin fysikaaliseen perustaan – valon ja aineen väliseen vuorovaikutukseen. Tässä luvussa kerrotaan, mitä valoenergia on, millä tavalla klorofyllipigmentit saavat kerättyä valoenergiaa ja mitä valoenergian avulla virittyneiden klorofyllipigmenttien viritysenenergialle tapahtuu. Osa pigmenttien keräämästä valoenergiasta muuttuu hukkalämmöksi.

|                                                                         |    |
|-------------------------------------------------------------------------|----|
| 3.1. Valo ja aine                                                       | 51 |
| 3.1.1. Sähkömagneettinen säteily                                        | 51 |
| 3.1.2. Fotonin energia                                                  | 53 |
| 3.1.3. Valon ja aineen vuorovaikutus                                    | 54 |
| 3.2. Fotosynteesipigmentit                                              | 55 |
| 3.2.1. Virittyneet tilat ja konjugoituneet kaksoissidosjärjestelmät     | 55 |
| 3.2.2. Klorofyllityypit                                                 | 55 |
| 3.2.3. Klorofyllin virittyminen                                         | 56 |
| 3.2.4. Proteiinin vaikutus pigmentin absorptio-ominaisuuksiin           | 57 |
| 3.2.5. Karotenoidit                                                     | 57 |
| 3.2.6. Fykobiliinit                                                     | 58 |
| 3.3. Viritysenenergian siirtyminen ja viritystilän purkautuminen        | 58 |
| 3.3.1. Viritystilän purkautumisreitit                                   | 58 |
| 3.3.2. Viritysenenergian siirtyminen pigmenttimolekyyliltä toiselle     | 58 |
| 3.3.3. Viritysenenergian purkautuminen fluoresenssisäteilynä ja lämpönä | 60 |
| 3.3.4. Systemien välinen siirtymä                                       | 61 |
| 3.3.5. Valokemiallinen reaktio viritystilän purkajana                   | 62 |
| 3.4. Fotosynteesi auringonvalon energian hyödyntäjänä                   | 62 |
| 3.4.1. Auringonvalon laatu ja määrä                                     | 62 |
| 3.4.2. Valomuunnin muuntaa valoenergiaa kemialliseen muotoon            | 64 |
| 3.4.3. Kvanttisaanto ja hyötysuhde                                      | 64 |
| Kirjallisuutta                                                          | 65 |
| Tietolaatikko 3.1. Energia biokemiallisissa reaktioissa                 | 66 |
| Tietolaatikko 3.2. Valon mittaaminen                                    | 68 |

### LUKU 4. FOTOSYNTESISIN VALOREAKTIOT .....71

Viritysenergia tallentuu kemialliseen muotoon fotosynteesin valoreaktioissa, joissa toimii neljä suurta proteiini-kompleksia: valoreaktio II -kompleksi, sytokromi  $b_6f$  -kompleksi, valoreaktio I -kompleksi sekä ATP-syntaasi. Valoreaktiot tuottavat runsasenergiisiä yhdisteitä, NADPH:ta ja ATP:tä. Valoreaktioiden toiminnan sivutuotteenä vapautuu myös happea.

|                                                                     |    |
|---------------------------------------------------------------------|----|
| 4.1. Kasvien valoa keräävät antennit                                | 73 |
| 4.1.1. Fotosynteesin valoreseptorit                                 | 73 |
| 4.1.2. Ulompi valoa keräävä antenni                                 | 73 |
| 4.1.3. Sisempi valoa keräävä antenni                                | 75 |
| 4.2. Valoreaktio II -kompleksi (PSII)                               | 75 |
| 4.2.1. PSII-reaktiokeskuksen rakenne                                | 75 |
| 4.2.2. PSII:n elektroninsiirtoreaktiot                              | 76 |
| 4.2.3. Happea vapauttavan kompleksin rakenne                        | 78 |
| 4.2.4. Mangaanit hapettuvat ja pelkistyvät OEC:n toimiessa          | 78 |
| 4.2.5. Varausten rekombinoituminen                                  | 80 |
| 4.3. Sytokromi $b_6f$ -kompleksi                                    | 80 |
| 4.4. Valoreaktio I -kompleksi (PSI)                                 | 81 |
| 4.5. ATP-syntaasi                                                   | 83 |
| 4.6. NDH-kompleksi ja terminaalioksideasi (PTOX)                    | 83 |
| 4.7. Lateraalinen heterogenia                                       | 84 |
| 4.8. Syanobakteerien fotosynteesin valoreaktioiden erityispiirteitä | 85 |
| 4.9. Vaihtoehtoisia elektroninsiirtoreittejä                        | 86 |
| 4.9.1. Elektronien, protonien, ATP:n ja NADPH:n stokiometria        | 86 |
| 4.9.2. Syklinen elektroninsiirto                                    | 87 |
| 4.9.3. Happi tai vety elektroninvastaanottajana                     | 87 |
| 4.10. Proteiini-kompleksien biogeneesi                              | 88 |
| 4.10.1. Valoreaktio II -kompleksin biogeneesi                       | 88 |
| 4.10.2. Valoreaktio I -kompleksin biogeneesi                        | 89 |
| 4.10.3. Muiden tylakoidikalvon proteiini-kompleksien biogeneesi     | 89 |
| Kirjallisuutta                                                      | 90 |
| Tietolaatikko 4.1. Fotosynteesin stokiometria                       | 91 |
| Tietolaatikko 4.2. Fotosynteesiproteiinien nimeäminen               | 92 |
| Tietolaatikko 4.3. Fotosynteesin valoreaktioiden aikavakioita       | 94 |

## **LUKU 5. HIILIDIOKSIDIN YHTEYTTÄMINEN .....97**

Kemialliseen muotoon tallentunutta energiaa kuluu fotosynteesin hiilensidontareaktioissa eli Calvin-Benson-kierrossa, jossa epäorgaanisesta hiilidioksidista muodostuu orgaanisia yhdisteitä (trioosifosfaatteja) solun aineenvaihdunnan tarpeisiin. Calvin-Benson-kiertoa katalysoivat useat eri entsyymit, joista tunnetuin ja tutkituin on rubisco. Tässä luvussa esitellään myös fotorespiraatio-reaktiosarja, joka vähentää hiilensidontan tehokkuutta nykyisen ilmakehän hiilidioksidipitoisuudessa, sekä hiilidioksidin konsentroidintimekanismeja, jotka ovat kehittyneet evoluution saatossa kohottamaan hiilidioksidipitoisuutta Calvin-Benson-kierron toimintaympäristössä.

|                                                                                                   |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 5.1. Hiilidioksidin otto kasvin lehteen                                                           | 97  |
| 5.2. Calvin-Benson-kierto                                                                         | 99  |
| 5.2.1. Hiilidioksidin yhteyttäminen                                                               | 99  |
| 5.2.2. 3-fosfoglyseraatin pelkistyminen eli runsasenergiesten hiilihydraattien valmistus          | 102 |
| 5.2.3. Kierron lähtöaineen regeneraatio                                                           | 102 |
| 5.3. Calvin-Benson-kierron säätely                                                                | 103 |
| 5.3.1. Rubiscon valoaktivoitumismekanismi                                                         | 104 |
| 5.3.2. Calvin-Benson-kierron entsyymien ferredoksiini-tiredoksiini-välitteinen valoaktivoituminen | 105 |
| 5.4. Fotorespiraatio                                                                              | 106 |
| 5.5. Hiilidioksidin konsentroidintimekanismit                                                     | 107 |
| 5.5.1. Hiilidioksidin konsentroidintimekanismeihin johtanut evoluutio                             | 107 |
| 5.5.2. C <sub>4</sub> -fotosynteesi                                                               | 108 |
| 5.5.3. CAM-fotosynteesi                                                                           | 111 |
| 5.5.4. Fotosynteesi vedessä                                                                       | 112 |
| 5.5.5. Syanobakteerien, levien ja vesikasvien hiilidioksidin konsentroidintimekanismit            | 113 |
| Kirjallisuutta                                                                                    | 115 |
| Tietolaatikko 5.1. Fotosynteesin maksimikapasiteetti                                              | 116 |

## **LUKU 6. VIHERRHIUKKANEN SOLUSSA .....119**

Fotosynteesin hiilensidontareaktioissa muodostuneista trioosifosfaateista valmistuu soluissa sakkaroosia, josta viherhiukkaset voivat valmistaa varastoituvaa tärkkelystä. Sokeriaineenvaihdunnan lisäksi viherhiukkaset osallistuvat myös muihin biosynteesireaktioihin, jotka ovat tärkeitä solujen toiminnalle. Tässä luvussa tutustutaan näihin aineenvaihduntareaktioihin, viherhiukkasen ja tuman väliseen viestinvälitykseen eli signaalinsiirtoreitteihin sekä siihen, millä tavalla aineet kulkevat viherhiukkasen kaksoiskalvon läpi.

|                                                        |     |
|--------------------------------------------------------|-----|
| 6.1. Viherhiukkasen ympäristö                          | 119 |
| 6.2. Aineiden kulku kalvojen läpi                      | 120 |
| 6.2.1. Viherhiukkasen kaksoiskalvon kuljetusmekanismit | 120 |
| 6.3. Sokeriaineenvaihdunta                             | 122 |
| 6.3.1. Sakkaroosin ja tärkkelyksen synteesi            | 122 |
| 6.3.2. Tärkkelyksen ja glukoosin hajoaminen            | 124 |
| 6.4. Lipidiaineenvaihdunta                             | 125 |
| 6.4.1. Viherhiukkasen kalvojen lipidit                 | 125 |
| 6.4.2. Rasvahappojen ja lipidien synteesi              | 126 |
| 6.5. Typpiaineenvaihdunta                              | 128 |
| 6.5.1. Nitraatin pelkistyminen                         | 128 |
| 6.5.2. Aminotyyppien muodostuminen                     | 129 |
| 6.6. Rikkiaineenvaihdunta                              | 130 |
| 6.7. Muita biosynteesireittejä                         | 131 |
| 6.7.1. Aromattiset aminohapot ja fenolit               | 131 |
| 6.7.2. Terpeenit                                       | 132 |
| 6.7.3. Klorofylli                                      | 134 |
| 6.7.4. Pyrimidiinit ja puriinit                        | 136 |
| 6.8. Viherhiukkasen ja tuman välinen vuorovaikutus     | 136 |
| Tietolaatikko 6.1. Lipidikaksoiskalvot                 | 138 |
| Kirjallisuutta                                         | 140 |



## LUKU 7. FOTOSYNTESISITUTKIMUKSEN MENETELMIÄ ..... 143

Fotosynteesin valoreaktioiden ja hiilensidontareaktioiden aktiivisuutta tutkitaan usein kaasujenvaihtomittausten avulla. Valoreaktioiden toiminnan tutkimisessa käytetään lisäksi optisia mittausten menetelmiä – painopisteenä tässä luvussa ovat erityisesti optisiin mittausten menetelmiin lukeutuvat fluoresenssimittaukset. Fotosynteesiin liittyvien proteiinien ja nukleiinihappojen tutkimuksessa hyödynnetään erilaisia solu-, molekyyli- ja systeemibiologian tutkimusmenetelmiä. Usein tutkimusta tehdään erityisen hyvin tunnetuilla lajeilla, mallilajeilla, joista on esimerkiksi erilaisia mutanttilinjoja saatavilla.

|                                                               |     |
|---------------------------------------------------------------|-----|
| 7.1. Kaasujenvaihtomittaukset                                 | 143 |
| 7.1.1. Happi                                                  | 143 |
| 7.1.2. Hiilidioksidi                                          | 144 |
| 7.2. Elektroninsiirtoreaktioiden mittaaminen                  | 148 |
| 7.2.1. PSII:n elektroninsiirtoreaktioiden mittaaminen         | 148 |
| 7.2.2. PSI:n elektroninsiirtoreaktioiden mittaaminen          | 149 |
| 7.2.3. Koko elektroninsiirtoketjun mittaaminen                | 149 |
| 7.3. Absorbanssispektroskopia ja aktiospektrit                | 150 |
| 7.4. PSII:n optiset mittausten menetelmät                     | 150 |
| 7.4.1. Fluoresenssispektrit                                   | 150 |
| 7.4.2. Fluoresenssi ja valokemiallinen reaktio                | 152 |
| 7.4.3. Fluoresenssin kvantitatiivinen käsittely               | 152 |
| 7.4.4. Fluoresenssin kuvantaminen                             | 156 |
| 7.4.5. Viritystilän eliniän mittaaminen                       | 156 |
| 7.4.6. Termoluminesenssi ja viivästynyt luminesenssi          | 157 |
| 7.5. PSI:n optinen mittausten menetelmä                       | 158 |
| 7.6. Magneettinen spektroskopia                               | 158 |
| 7.7. Isotoopit fotosynteesitutkimuksessa                      | 159 |
| 7.8. Rakennetutkimuksen menetelmät                            | 159 |
| 7.9. Solu- ja molekyylibiologiset menetelmät                  | 159 |
| 7.10. Mallilajit, mutantit ja systeemibiologian menetelmät    | 161 |
| Kirjallisuutta                                                | 163 |
| Tietolaatikko 7.1. Viherhiukkaset bioteknologisina "tehtaina" | 164 |

## LUKU 8. FOTOSYNTESISIN EVOLUUTIO ..... 167

Eliöpopulaation geenivarannossa tapahtuu sukupolvien myötä muutoksia. Tässä luvussa perehdytään maapallon esihistoriaan ja fotosynteesin evoluutioon. Luvussa tarkastellaan joidenkin bakteerien happea tuottamattoman fotosynteesin erityispiirteitä ja tutustutaan tarkemmin myös endosymbioosiin, joka on johtanut levien ja kasvien kehittymiseen.

|                                                                                |     |
|--------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 8.1. Maan esihistoria ja elämän synty                                          | 167 |
| 8.2. Happea tuottava ja happea tuottamaton fotosynteesi                        | 168 |
| 8.2.1. Kemosynteesi                                                            | 168 |
| 8.2.2. Fotosynteesin kaksi lajia                                               | 169 |
| 8.2.3. Tyypin II reaktiokeskus                                                 | 170 |
| 8.2.4. Tyypin I reaktiokeskus                                                  | 170 |
| 8.3. Fotosynteesin rakenteiden evoluutio geenitiedon perusteella               | 172 |
| 8.4. Maapallon historia todistaa happea tuottavan fotosynteesin kehittymisestä | 174 |
| 8.5. Levien ja kasvien kehittyminen                                            | 176 |
| 8.5.1. Aitotumallisten eli eukaryoottien superryhmät                           | 176 |
| 8.5.2. Primaarinen endosymbioosi                                               | 177 |
| 8.5.3. Plantae-superryhmä                                                      | 179 |
| 8.5.4. Chromalveolata-superryhmän levät                                        | 180 |
| 8.5.5. Rhizaria- ja Excavata-superryhmien levät                                | 181 |
| 8.5.6. Sekundaarinen ja tertiäärinen endosymbioosi                             | 181 |
| 8.5.7. Meneillään olevia endosymbioositapahtumia                               | 181 |
| 8.6. Kasvien kehittyminen                                                      | 182 |
| 8.6.1. Ilmarakojen kehittyminen mahdollisti fotosynteesin kuivalla maalla      | 182 |
| 8.6.2. C <sub>4</sub> - ja CAM-fotosynteesin evoluutio                         | 183 |
| 8.6.3. C <sub>4</sub> -fotosynteesin evoluutio                                 | 183 |
| 8.6.4. CAM-fotosynteesin evoluutio                                             | 184 |
| Kirjallisuutta                                                                 | 184 |

## **LUKU 9. FOTOSYNTESI JA MUUTTUVAT YMPÄRISTÖOLOSUHTEET ..... 187**

Kasvien kasvuun ja tuottavuuteen vaikuttavat monet eri ympäristötekijät. Tässä luvussa tutustutaan erityisesti fotosynteesin toiminnan kannalta tärkeimpiin ympäristömuuttujiin – valoon ja hiilidioksidipitoisuuteen. Lisäksi perehdytään ilmastomuutokseen ja sen fotosynteesille asettamiin haasteisiin.

|                                                                             |     |
|-----------------------------------------------------------------------------|-----|
| 9.1. Valo                                                                   | 187 |
| 9.1.1. Soluliman valoreseptorit ovat tärkeitä kasvin kehitykselle           | 187 |
| 9.1.2. Fotosynteesi ja valo                                                 | 188 |
| 9.1.3. Kasvien hitaat valosopeutumis-mekanismit                             | 190 |
| 9.1.4. Fotosynteesin induktio                                               | 192 |
| 9.1.5. Reaktiiviset happiyhdisteet ja kasvin puolustautuminen niitä vastaan | 192 |
| 9.1.6. Viritysenergian ei-valokemiallinen vaimeneminen ja ksantofyllisykli  | 194 |
| 9.1.7. Fotoinhibitio ja PSII:n korjauskierto                                | 195 |
| 9.1.8. Tilasiirtymät                                                        | 199 |
| 9.2. Muut ympäristötekijät                                                  | 200 |
| 9.2.1. Lämpötila                                                            | 200 |
| 9.2.2. Kuivuus ja suolaisuus                                                | 201 |
| 9.2.3. Raskasmetallit                                                       | 202 |
| 9.2.4. Ravinteet                                                            | 202 |
| 9.3. Fotosynteesi ja ilmastomuutos                                          | 204 |
| 9.3.1. Käynnissä oleva ilmastomuutos                                        | 204 |
| 9.3.2. Kasvihuonekaasut                                                     | 205 |
| 9.3.3. Globaalit hiilidioksidipäästöt, päästölähteet ja nielut              | 207 |
| 9.3.4. Päästö- ja pitoisuusskenaariot                                       | 208 |
| 9.3.5. Ennusteet ilmaston muuttumisesta                                     | 210 |
| 9.4. Fotosynteesin sopeutuminen muuttuviin ilmasto-oloihin                  | 210 |
| 9.4.1. Korkea hiilidioksidipitoisuus vähentää ilmarakoa                     | 210 |
| 9.4.2. Sopeutuminen nousevaan hiilidioksidipitoisuuteen                     | 211 |
| 9.4.3. Sopeutuminen muuttuviin lämpötiloihin                                | 212 |
| 9.4.4. Ilmastomuutoksen vaikutukset kasvuun                                 | 213 |

|                                                                   |     |
|-------------------------------------------------------------------|-----|
| 9.4.5. Ilmastomuutoksen alueelliset vaikutukset                   | 214 |
| 9.4.6. Alailmakehän otsonin vaikutukset fotosynteesiin ja kasvuun | 214 |
| Kirjallisuutta                                                    | 216 |

## **LUKU 10. FOTOSYNTESI IHMISEN PALVELUKSESSA ..... 219**

Auringonvalon muuttuminen fotosynteesissä kemialliseksi energiaksi on kaikkien bioenergiamuotojen perusta. Fotosynteesin hyödyntämistä koskeva tutkimus keskittyy tällä hetkellä vahvasti bioenergian tuotantoon, erityisesti biovedyn tuotannon ja keinotekoisien fotosynteesin kehittämiseen.

|                                                              |     |
|--------------------------------------------------------------|-----|
| 10.1. Fotosynteesi ja sato maa- ja metsätaloudessa           | 219 |
| 10.1.1. Fotosynteesin ja sadon määrän suhde                  | 219 |
| 10.1.2. Mitä fotosynteesissä voidaan parantaa?               | 221 |
| 10.2. Bioenergian tuotto                                     | 223 |
| 10.2.1. Biomassa ja biokaasu                                 | 223 |
| 10.2.2. Etanoli ja biodiesel                                 | 224 |
| 10.2.3. Levät ja syanobakteerit biopolttoaineiden lähteinä   | 225 |
| 10.2.4. Levien kasvatusmenetelmiä                            | 226 |
| 10.2.5. Biovedyn tuotto                                      | 229 |
| 10.2.6. Bioteknologisia keinoja biovedyn tuoton lisäämiseksi | 232 |
| 10.3. Keinotekoinen fotosynteesi                             | 233 |
| Kirjallisuutta                                               | 235 |
| Tietolaatikko 10.1. Fotosynteesin hyötysuhde                 | 236 |

## LUKU 11. KATSAUS FOTOSYNTeesi- TUTKIMUKSEN HISTORIAAN .....241

Tässä luvussa esitellään keskeisiä fotosynteesialan tutkijoita ja tutkimustuloksia ja kerrotaan pääpiirteittäin, miten nykyiseen käsitykseen fotosynteesistä on päädytty.

|                                                                                                |            |
|------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 11.1. Fotosynteesin vuosisadat                                                                 | 241        |
| 11.2. Flogiston, happi ja hiilidioksidi                                                        | 243        |
| 11.3. Syanobakteerin ja viherhiukkasen tarina                                                  | 243        |
| 11.4. Neljä vai kahdeksan fotonia?                                                             | 244        |
| 11.5. Miten kaksi valoreaktiokompleksia löydettiin                                             | 245        |
| 11.6. Klorofyllin fluoresenssi – jo 80 vuotta pimeässä huoneessa                               | 247        |
| 11.7. Happielektrodi – fotosynteesi-<br>tutkijan vikuroiva työhevonen                          | 249        |
| 11.8. Hiilidioksidin yhteytys ja rubisco:<br>alussa olivat isotooppi, täplät ja Calvin         | 249        |
| 11.9. Fotoinhibitio – valo voi olla haitaksikin                                                | 252        |
| 11.10. Fotosynteesikoneiston proteiinien<br>ja proteiinikompleksien tutkimus<br>Kirjallisuutta | 253<br>254 |

## LUKU 12. LYHENTEET .....257

Tässä luvussa ovat yleisimmät kirjassa käytetyt lyhenteet aakkosjärjestyksessä suomen ja englannin kielellä, yleisimmät kaavoissa käytetyt symbolit sekä yleisimmät tekstissä mainitut molekyylikaavat ja mittayksiköt.

## LUKU 13. SANASTO .....265

Sanastossa ovat tekstissä sekä suomen että englannin kielellä mainitut termit. Termit on lisätty myös englanniksi, koska se helpottaa lisätiedon etsimistä kansainvälisistä julkaisuista ja muista lähteistä.

|                |     |
|----------------|-----|
| Englanti-suomi | 265 |
| Suomi-englanti | 272 |

## LUKU 14. HAKEMISTO .....281

Hakemistoon on kerätty kaikki kirjassa esiintyvät hakusanat aakkosjärjestyksessä. Hakemistossa on pyritty välttämään lyhenteiden käyttämistä.



# KIRJAN KÄYTTÄJÄLLE

Fotosynteesi on johdettu kreikan kielen valoa ”*phos*” ja yhdistämistä ”*syntithena?*” tarkoittavista sanoista. Sillä viitataan kasvien ja muutamien muiden omavaraisten tuottajien biosynteesireaktioihin, joissa epäorgaanisista aineista muodostuu valoenergian avulla orgaanisia yhdisteitä. Fotosynteesissä valoenergia siis tallentuu biologisesti käyttökelpoiseen muotoon. Kouluopetuksessa fotosynteesi on usein suomennettu yhteyttämiseksi. Tässä kirjassa käytämme kuitenkin termiä fotosynteesi, koska yhteyttäminen liitetään kirjallisuudessa myös muihin reaktioihin kuin fotosynteesiin.

Aiheena fotosynteesi on hyvin ajankohtainen. Fotosynteesitutkimusta hyödynnetään bioteknologiassa ja sen avulla etsitään kiivaasti uusia ratkaisuja mm. ekologisesti kestäväen energiantuotannon kehittämiseen. Yritämme vastata siihen fotosynteesitiedon tarpeeseen, jonka tämä on aiheuttanut. Uskomme myös, että tästä kirjasta on suurta apua lukiodien ja peruskoulujen biologian opetukseen, sillä oppikirjojen perusteella fotosynteesistä saa helposti puutteellisen tai suorastaan virheellisen kuvan. Kirja on tarkoitettu oppikirjaksi sekä käsikirjaksi opiskelijoille ja opettajille. Siitä voivat hyötyä myös biologian ja muiden luonnontieteiden harrastajat.

Tämä on ensimmäinen suomenkielellä kirjoitettu kirja fotosynteesistä. Olemme pyrkineet käyttämään suomenkielistä termistöä aina kun se on ollut tarkoituksenmukaista. Tieteelliset termit johdetaan pääasiassa kreikan ja latinan kielestä, ja koska fotosynteesitutkimus on hyvin kansainvälistä, monet vieraskielisistä lainasanoista ovat vakiintuneet käyttöön. Emme ole tällöin myöskään lähteneet keksimään uutta sanastoa. Olemme pyrkineet selittämään termit, kun ne tulevat tekstissä vastaan ensimmäistä kertaa. Viittaukset kirjan sisällä kertovat, jos asiasta kerrotaan tarkemmin toisaalla kirjassa.

Pääpaino tässä kirjassa on fotosynteesin molekyyli-tason mekanismeissa. Fotosynteesi on poikkeuksellinen tutkimusala, jonka ymmärtämiseksi tarvitaan taustatietoa paitsi biologian myös biokemian ja biofysiikan ilmiöistä. Olemme sisällyttäneet tähän kirjaan lisätietoa aiheista, joita lukija tarvitsee ymmärtääkseen fotosynteesiä ja solu ympäristöä, jossa fotosynteesireaktiot toimivat. Moniin käsitteisiin ja ilmiöihin, joiden tarkempi tunteminen ei ole välttämätöntä fotosynteesin ymmärtämisen kannalta, viitataan tekstissä vain lyhyesti. Perustietoa fotosynteesiä sivuavista asioista lukija voi etsiä kemian, fysiikan ja biologian oppikirjoista. Syvällisempää lisätietoa kaipaaville olemme laatineet lukukohtaisen kirjallisuusluettelon, joka tarjoaa viitteitä lisälukemistoksi.

Kirja on syntynyt Turun yliopiston biokemian laitoksen molekyylisen kasvibiologian osastolla. Kaikki kirjan tekemiseen osallistuneet työryhmän jäsenet ovat fotosynteesitutkijoita. Kiitämme lämpimästi seuraavia suomalaisia asiantuntijoita, jotka ovat esittäneet arvokkaita korjausehdotuksia käsikirjoitukseen: Eija Juurola, Jaakko Kangasjärvi, Sajjaliisa Kangasjärvi, Jouko Korppi-Tommola, Ari Laaksonen, Kirsi Lehto, Hannu Leino, Paula Mulo, Pirkko Mäenpää, Petter Portin, Marjatta Raudaskoski, Arto Soitamo, Mikko Tikkanen, Taina Tyystjärvi, Timo Vuorisalo. Yleisistä taittotyötä koskevasta neuvoista kiitos Terhi Keräselälle ja valokuvausmahdollisuudesta Turun yliopiston biologian laitoksen kasvitieteelliselle puutarhalle Ruissalossa. Haluamme myös kiittää kaikkia Turun yliopiston fotosynteesiryhmässä toimineita ja vierailleita tutkijoita Suomesta ja maailmalta erinomaisen tutkimusympäristön luomisesta.

Kirjan kirjoittamisen on tehnyt mahdolliseksi Koneen Säätiön rahoitus, josta esitämme lämpimät kiitokset. Kiitämme osallisuudesta taittotyön rahoittamiseen myös Suomen Akatemian Primaarituottajien molekyylibiologian huippuyksikköä.

## KIRJAN SISÄLLÖSTÄ VASTAAVA TYÖRYHMÄ

### FT PÄIVI SARVIKAS

Päivi Sarvikas on kirjan päätoiminen kirjoittaja, toimittaja ja taittaja. Hän on kirjoittanut, muokannut ja täydentänyt kaikkien lukujen asiasisältöä. Alusta alkaen hän on kirjoittanut luvut 1, 2, 4, 6, 11, 12, 13, 14 sekä tietolaatikat 4.2 ja 6.1. Kirjan kuvitustyössä hän vastaa 40 %:sta kirjan valokuvista ja 10 %:sta kirjan graafisista piirroksista. Tutkimustyössään Päivi Sarvikas on perehtynyt erityisesti fotosynteesin fotoinhibitioon.

### DOSENTTI ESA TYYSTJÄRVI

Esa Tyystjärvi on kirjoittanut etenkin lukuja 3, 7, 8, 11 ja 13 sekä tietolaatikkoja 1.1, 4.1, 4.2, 5.1 ja 10.1. Tutkimustyössään Esa Tyystjärvi on perehtynyt erityisesti fotosynteesin fotoinhibitioon, fotosynteesissä tapahtuvaan energiansiirtoon ja elektroninsiirto-reaktioihin.

### DOSENTTI MARJAANA SUORSA

Marjaana Suorsa on kirjoittanut etenkin lukuja 9 ja 10 sekä tietolaatikat 7.1. ja 4.3. Tutkimustyössään Marjaana Suorsa on perehtynyt erityisesti valoreaktio II -kompleksin biogeneesiin.

### PROFESSORI EEVI RINTAMÄKI

Eevi Rintamäki on kirjoittanut etenkin lukua 5. Tutkimustyössään Eevi Rintamäki on perehtynyt erityisesti fotosynteesin hiilensidonnaisen mekanismeihin ja fotosynteesissä toimivien proteiinien fosforylaatioon sekä viherhiukkasen redoks-yhdisteiden merkitykseen kasvien soluviestinnässä.

### DOSENTTI ELINA VAPAAVUORI

Elina Vapaavuori on kirjoittanut maa- ja metsätaloutta sekä ympäristönmuutosta koskevat kappaleet luvuista 9 ja 10. Elina Vapaavuori on Metsäntutkimuslaitoksen erikoistutkija, ja hän on perehtynyt tutkimustyössään fotosynteesin, ekofysiologian, ilmastomuutoksen ja puun ominaisuuksien tutkimiseen.

### AKATEMIKKO EVA-MARI ARO

Eva-Mari Aro on ollut kirja-projektin alkuunpanija ja hän on osallistunut luvun 4 kirjoittamiseen. Eva-Mari Aro on tutkinut fotosynteesiä 1970-luvun lopusta lähtien, ja hänen erityisalaansa ovat fotosynteesin valoreaktiot sekä niitä katalysoivat pigmentti-proteiinikompleksit.

### FT ANNA LEPISTÖ

Anna Lepistö on kirjan pääasiallinen kuvittaja. Hän vastaa 50 %:sta kirjan kuvituksesta: 20 %:sta kirjan valokuvista ja 75 %:sta kirjan graafisista piirroksista. Graafiset piirrokset on laadittu kirjoittajien luonnosten perusteella. Tutkimustyössään Anna Lepistö on perehtynyt erityisesti viherhiukkasen redoks-säätelyyn.









# LUKU 1 JOHDANTO

## 1.1 Biologisesti merkittäviä makromolekyyliä

Biomolekyyliyt ovat hiilen yhdisteitä eli ns. orgaanisia yhdisteitä, joihin luetaan muut hiilyhdisteet paitsi hiilihappo ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ), sen anionit bikarbonaatti ( $\text{HCO}_3^-$ ) ja karbonaatti ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) sekä sen anhydridi hiilidioksidi ( $\text{CO}_2$ ). Soluissa esiintyy vain vähän hiilestä ja vedystä koostuvia hiilivetyjä, jotka voidaan jaotella pelkästään hiiliatomien välisiä yksöissidoksia sisältäviin alkaaneihin, kaksoissidoksia sisältäviin alkeeneihin ja kolmoissidoksia sisältäviin alkyneihin. Orgaanisten yhdisteiden rakenne on usein mutkikas, koska hiiliatomit voivat sitoutua toisiinsa sekä ketjuiksi että renkaiksi.

Orgaaniset yhdisteet luokitellaan niiden sisältämien toiminnallisten eli reaktiokykyisten ryhmien (engl. *functional groups*) mukaan, koska orgaanisten yhdisteiden reaktioissa muutoksia tapahtuu tyypillisesti vain molekyylien toiminnallisissa ryhmissä ja samaan ryhmään kuuluvat orgaaniset yhdisteet ovat kemialliselta luonteeltaan samanlaisia. Toiminnallisia ryhmiä ovat esimerkiksi aromaattiset renkaat (fenyyli-ryhmä), alkoholien ja fenolien hydroksyyli-ryhmä ( $-\text{OH}$ ), tiolien sulfhydryyli-ryhmä ( $-\text{SH}$ ), sulfidien alkyylitioryhmä ( $-\text{SR}$ ), karboksyylihapojen karboksyyli-ryhmä ( $-\text{COOH}$ ), esterien esteriryhmä ( $-\text{COOR}$ ) ja amiinien aminoryhmä ( $-\text{NH}_2$ ).

Orgaanisten yhdisteiden reaktioissa aktivaatioenergiat ovat tyypillisesti suuret, joten eliöt tarvitsevat aktivaatioenergiaa alentavia entsyymejä (ks. kappale 1.5 ja tietolaatikko 3.1) bioreaktioiden katalysoittoreiksi. Monet solujen suurimolekyylisten yhdisteiden synteesi- ja hajoamisreaktiot koostuvat entsyymien katalysoimista reaktiosarjoista, joissa edellinen reaktiovaihe on seuraavan vaiheen käynnistymisen edellytys.

### Kemiallinen kaava ja ainemäärä

Kemiallinen kaava ilmoittaa kemiallisen yhdisteen sisältämät atomit ja niiden määrän: molekyylikaava kertoo eri atomien lukumäärän molekyylissä (esimerkiksi  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ), suhdekaava ilmaisee atomien lukumäärien väliset suhteet (esimerkiksi  $(\text{CH}_2\text{O})_n$ ) ja rakennekaava ilmaisee atomien keskinäisen sitoutumisen molekyylissä sekä kertoo yksiselitteisesti mistä yhdisteestä on kyse (ks. esim. kuva 6.3). Molekyylikaavan ja suhteellisten atomimassojen taulukon perusteella voidaan laskea yhdisteen moolimassa  $M$  (g/mol). Ainemäärä  $n$  (mol) saadaan jakamalla yhdisteen massa (g) sen moolimassalla ( $M$ ). Yksi mooli ainetta sisältää aina  $6,022 \times 10^{23}$  kappaletta aineen rakenneosia (atomeja, ioneja tai molekyyliä). Tätä lukuarvoa kutsutaan Avogadron vakioiksi.

Hiilihydraatit, proteiinit, nukleiinihapot ja lipidit ovat biologisesti merkittäviä makromolekyyliä eli suurimolekyyliä orgaanisia yhdisteitä, joiden synteesi kuluttaa ja hajoaminen vapauttaa energiaa. Näitä yhdisteryhmiä ei luokitella toiminnallisten ryhmien mukaan. Makromolekyyliyt koostuvat rakenteellisesti erilaisista yksiköistä, monomeereistä. Makromolekyyliyt hajoavat vain hitaasti elleivät entsyymit katalysoi niiden hajoamista. Biologiset makromolekyyliyt hajoavat usein hydrolyysireaktiossa, jossa hajoavaan yhdisteeseen liittyy vesimolekyyli.



### 1.1.1 Hiilihydraatit

Hiilihydraatit ovat hiilestä, hapestä ja vedystä koostuvia yhdisteitä, joiden rakennetta kuvaa suhdekaava  $C_m(H_2O)_n$ . Eliöt saavat energiaa käyttöönsä hajottamalla hiilihydraatteja, mutta eliöt hyödyntävät hiilihydraatteja myös mm. erilaisten yhdisteiden biosynteesireaktiossa ja solujen rakennusaineena. Yksinkertaisista sokeista eli monosakkarideista rakentuvat hiilihydraatit ryhmitellään rakenneyksiköiden lukumäärän mukaan di-, oligo- ja polysakkarideihin sekä koostumuksen mukaan heterosakkarideihin. Monosakkaridit nimitään hiiliatomien määrän mukaan (esimerkiksi 5-hiiliset ovat pentooseja, 6-hiiliset heksooseja). Kun hiiliatomien määrä kasvaa viiteen tai sen yli, monosakkaridi pyrkii muodostamaan rengasrakenteen aldehydi- tai ketoryhmän reagoidessa saman molekyylin hydroksyyli-ryhmän kanssa. Tavallisimpia monosakkarideja ovat

glukoosi (6C), fruktoosi (6C) ja riboosi (5C). Disakkarideista sakkaroosi tunnetaan tavallisena talousoke-  
rina. Glukoosiyksiköistä kovalenttisin glykosidisidoksin koostuvia polysakkarideja ovat mm. kasvien energianlähteekseen varastoima tärkkelys ja kasvien soluseinien rakennusaine, selluloosa (ks. kappale 6.3).

### 1.1.2 Lipidit

Lipidit eli rasva-aineet toimivat soluissa mm. energianlähteinä ja rakennusaineina. Ne eivät edusta rakenteellisesti yhtenäistä ryhmää, mutta niiden osarakenteena on usein avoketjuinen hiilivety ja ne liukenevat hyvin orgaanisiin liuottimiin mutta huonosti veteen. Lipideihin luetaan rasvahapot, mono- ja diglyseridit, varsinaiset rasvat eli triglyseridit, vahat, pooliset lipidit (fosfolipidit ja glykolipidit) sekä liukoisuusominaisuuksiltaan myös steroidit ja terpeenit (esim. klorofyllit). Rasvat eli triglyseridit ovat glyserolin (kolme hydroksyyli-ryhmää sisältävä alkoholi) ja kolmen rasvahapon (yleensä 12-18 hiiltä sisältäviä lineaarisia monokarboksyylihappoja, ks. kappale 6.4.2) estereitä.

Pooliset lipidit ovat yleisimpiä biologisten kalvojen rakennelipidejä (ks. kappale 6.4 ja tietolaatikko 6.1) – esimerkiksi fosfolipideissä kolmehiiliseen glyserolirunkoon on kovalenttisesti sitoutuneena kaksi rasvahappoa (vettähylkivä pää) sekä yksi fosfaattiryhmä (vesihakuinen pää). Rasvahapoista ja lipidiaineenvaihdunnasta kerrotaan tarkemmin kappaleessa 6.4 ja aineiden kulkemisesta kalvojen läpi kappaleessa 6.2.

### 1.1.3 Proteiinit

Proteiinit eli valkuaisaineet ovat perimän koodaamia eli niiden rakennusohjeet on kirjoitettu DNA:han. Proteiini muodostuu yhdestä tai useammasta polypeptidiketjusta, jotka puolestaan rakentuvat aminohapoista. Kaikkien eliöiden proteiinit muodostuvat samoista 20 aminohaposta – vain eri järjestykseen liittyneinä (taulukko 1.1). Aminohapot sitoutuvat toisiinsa aminoryh-

#### Kemialliset sidokset

Kemialliset sidokset ovat aineen rakenneosien välillä esiintyviä vetovoimia. Vahvoihin kemiallisiin sidoksiin kuuluvat kovalenttiset sidokset, ionisidokset ja metallisidokset. Kovalenttiset sidokset ovat epämetallien välisiä yksöis-, kaksois- tai kolmoissidoksia, joissa sidoselektronipari on yhteinen. Ionisidokset ovat anioni-kationi-vuorovaikutuksista syntyviä sidoksia epämetallin ja metallin välillä, ja metallisidokset ovat metalliatomien välisiä vahvoja sidoksia. Heikkoihin kemiallisiin sidoksiin kuuluvat vetysidokset, dipoli-dipoli-sidokset ja van der Waalsin voimat. Vetysidos on happeen, typpeen tai fluoriin sitoutuneen vedyn (-H) sekä hapen, typen tai fluorin vapaan elektroniparin välisestä vahvasta elektrostaattisesta vetovoimasta syntyvä sidos. Dipoli-dipoli-sidokset syntyvät poolisten molekyylien välisistä elektrostaattisista vetovoimista. Van der Waalsin voimat ovat kemiallisista sidostyypeistä heikoimpia. Ne vallitsevat kaikkien molekyylien välillä, kunhan niiden välinen etäisyys on korkeintaan 0,3-0,4 nm. Koska atomien ja molekyylien sisäinen elektronitiheys ei ole vakaa vaan se "lainehtii" satunnaisesti puolelta toiselle, ne polarisoituvat hetkellisesti dipoleiksi. Van der Waalsin voimat ovat tällaisten hetkellisesti muodostuneiden dipolien välisiä elektrostaattisia vetovoimia. Jos aine pysyy koossa pelkästään van der Waalsin voimien varassa, se tuntuu öljymäiseltä tai vahamaiselta. Koordinaatiosidoksia, jotka ovat metallin ja orgaanisen ligandin välisiä vahvuudeltaan vaihtelevia sidoksia, käsitellään kappaleen 3.2.2 pikkutietolaatikossa.



ISBN 9789515680891



**F**otosynteesi on ensimmäinen suomenkielinen tietoteos mekanismista, joka tuottaa ihmiskunnalle ravinnon ja hengitykseen tarvittavan hapen. Myös fossiilisten polttoaineiden sisältämä energia on fotosynteesin sitomaa aurinkoenergiaa. Kirja esittelee syanobakteerit, levät ja kasvit, fotosynteesin evoluution, ilmastomuutoksen vaikutuksen fotosynteesiin, fotosynteesiin pohjautuvan bioenergian tuotannon sekä alan keskeisimmät tutkimusmenetelmät. Fotosynteesi on ajankohtainen aihe, sillä ihmiskunnan tulevaisuus vaatii ekologisesti kestävän energian- ja ruoantuotannon kehittämistä.

**F**otosynteesi on kattava ja ajantasainen tietoteos, jonka kirjoittajat ovat kansainvälisesti tunnettuja fotosynteesitutkimuksen huippunimiä. Kirja sisältää runsaasti värikuvia ja graafisia esityksiä. Kirja on suunnattu korkea-asteen koulutukseen. Se soveltuu myös toisen asteen syventäviin opintoihin sekä käsikirjaksi opettajille ja bioenergiasta kiinnostuneille.