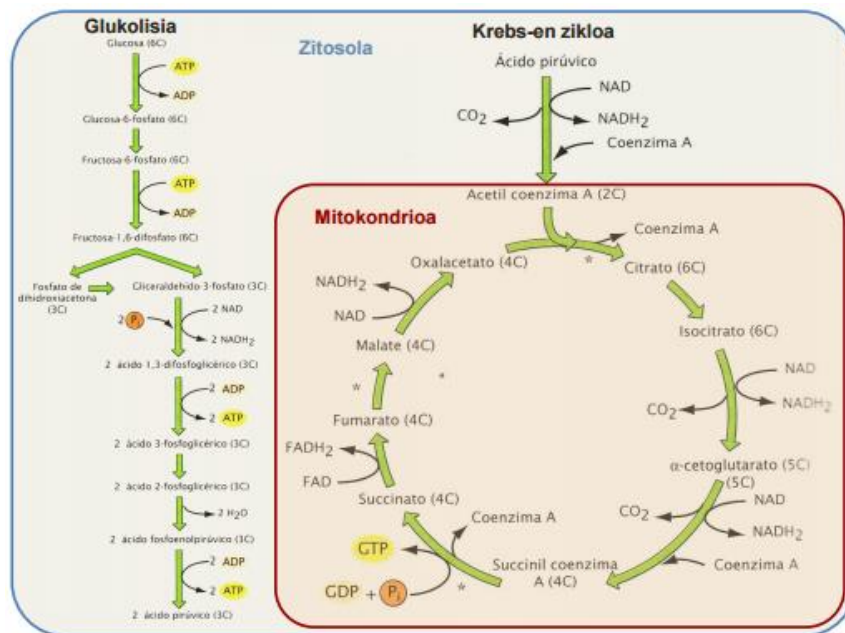


17.Gaia: ingurune-hipoxia eta -anoxia. Oxigeno-gertutasunak aktibitate metabolikoan duen eragina. Anaerobioen hartzidura bidezidorrak. Oxigeno-zorra eta defizita.

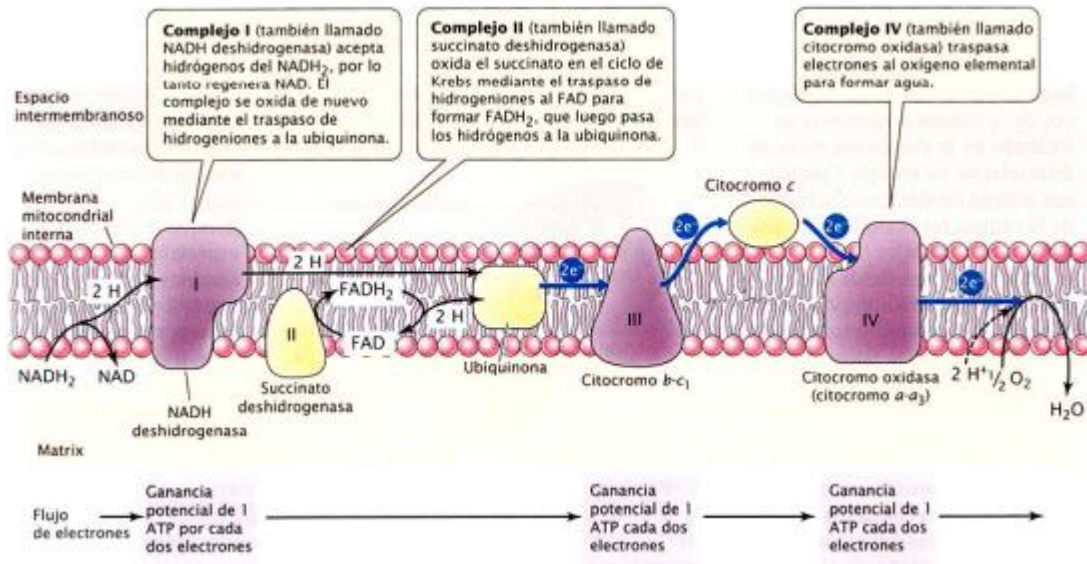
Oxigeno kontsumoa ingurune aldaketen arabera konstante mantentzeko kapazitatearen arabera, animaliak oxi-eraentzaileak edo oxi-komunztagarriak izan daitezke. Odola barneratzen dugun oxigenoa zelulen arnasketarako bideratzen da, elektroio garraio katean ATPa sortzeko. Energia hau ondoren, animalia bizi funtzioak betetzeko erabiliko da. Animaliek normalean bide aerobikoak erabiltzen dituzte energia eskuratzeko, anaerobikoak baino efizienteagoak baitira, baina zenbait egoeratan animalia batzuek bide anaerobikoetara jotzea beharrezkoa dute. Zenbaitek, ingurune oxigeno eskuragarriaren maila oso baxua denean edo modu ez eskuragarrian dagoenean jotzen dute bide hauetara tasa metabolikoa mantentzeko, honi **ingurumen hipoxia** deritzo. Beste batzuek, aldiz, tasa metabolikoa handitu egin behar izaten dute aktibitate bat burutzerako orduan. Azken hauek behar duten energia bide aerobikoetatik eskuratu ezin dutenean pasatzen dira bide anaerobikoetara, hau **hipoxia funtzionala** izango da.



Irudia17. 1:
glukolisiaren eta
Krebs zikloaren
erreakzio nagusiak

Esan bezala, bide aerobikoak (glukolisia, krebs zikloa eta arnasketa mitokondrial) anaerobikoak baino efizienteagoak dira. Bide aerobiko hauetan zehar glukosa erreduzitu egiten da, glukosa molekula bakoitzetik 38 ATP lortuz, arnasketaren bidez lortzen da energia etekin maximoa. Lehenik, glukosak glikolisiko bidea jarraitzen du, bertan 2 ATP (4 sortu eta 2 gastatu) eta 2 NADH lortzen dira. Glukosa bakoitzetik bi pirubato molekula lortuko dira eta hauetako bakoitza Krebsen zikloan sartzean ATP bat, 4 NADH eta FADH₂ bat lortzen dira (17.1 irudia). Bi prozesu hauetan lortutako NADH eta FADH₂ guztiak arnas katera bideratzen dira hauetatik ATP lortu ahal izateko. NADH-ak arnas kateko lehenengo konplexuan sartuko

direnez, 3 ATP sortuko dira eta FADH₂-ak bigarren konplexuan sartzen direnez, hauetako bakoitzetik 2 ATP lortuko dira (17.2 irudia).



Irudia17. 2: arnas-katea

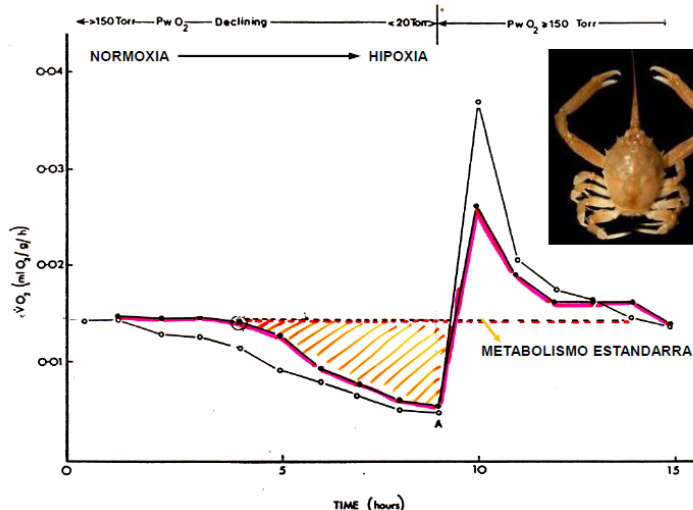
Ondorioz, glukosa bakoitzetik

- 10NADH (2 glukolisitik eta 8 krebs ziklotik) → 30 ATP
- 2FADH → 4 ATP
- Krebs eta glikolisian: 4 ATP

GUZTIRA: 38 ATP

Oxigeno elektroi garraio katean erabiltzen da, azken elektroi hartzaile gisa.

Oxigenorik ez badago, ez dago elektroiak jasoko dituen hartzailerik. Oxigenorik gabe ez denez elektroi garraio katea aktibatzen, NADH erreduzituek ez dute elektroirik askatzen eta ez da energiari sortzen. Horregatik, oxigeno faltan, beste bide metaboliko (kataboliko) batzuk aktibatzen dira.

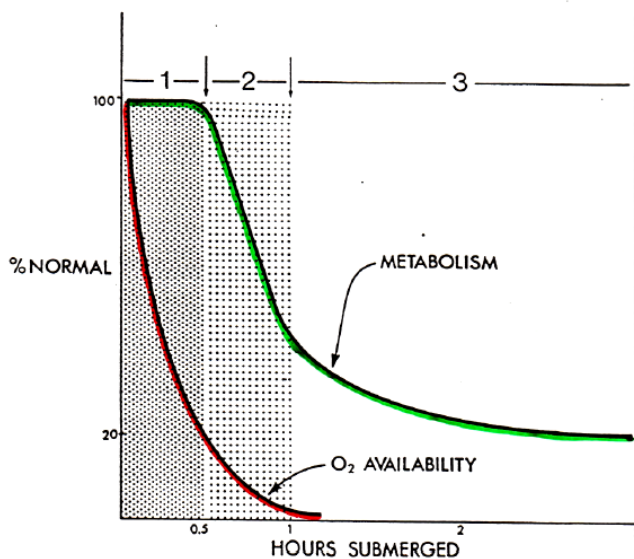


Irudia17. 3: Hipoxiaren aurreko *Corystes cassivelaunus* oxigeno kontsumoaren aldaketa. A puntuan normoxia egoera berreskuratzen da.

0.999998 torricelli = 1 mmHg.

Corystes cassivelaunus espezieari Normoxia egoeran egotetik (150 mmHg), pixkanaka oxigenoa mediotik kendu zen 20 mmHgtara heldu arte, eta animaliaren oxigeno kontsumoa neurtu zen. Lehenengo 5 ordutan, animaliak martxan jartzen ditu dituen oxi-eraenketa mekanismoak oxigeno kontsumoa mantentzeko. Helduko da momentu bat non ezin izango dion gehiago eutsi oxigeno kontsumo horri, eta oxigeno kontsumoa murriztu egiten du, tasa metabolikoa konstante mantenduz. Laranjaz ageri den tarte horretan, bide anaerobikoak erabiltzen ditu. Kasu honetan, ingurumen hipoxia dago, animaliak ez dauka oxigeno eskuragarrik.

Ondoren, ingurunea normoxiara bueltatzen da. Hasiera batean oxigeno kontsumoa izugarri emendatzen da, balio normaletatik gora, baina gero normalizatu eta hasierako egoerara bueltatzen da. Kontsumo igoera hori horrela azal daiteke: hipoxia egoeran, animaliak bere oxigeno erreserbak agortzen ditu, pigmentuekin doan oxigeno guztia erabiliz, esaterako, eta horregatik normoxia egoera berriz bete behar ditu erreserbak. Honez gain, hartziduran sorturiko hainbat metabolito degradatu ahal izateko, oxigeno eskari handia beharrezkoa da eta bi arrazoi hauengatik agertzen da goranzko joera grafikoan.

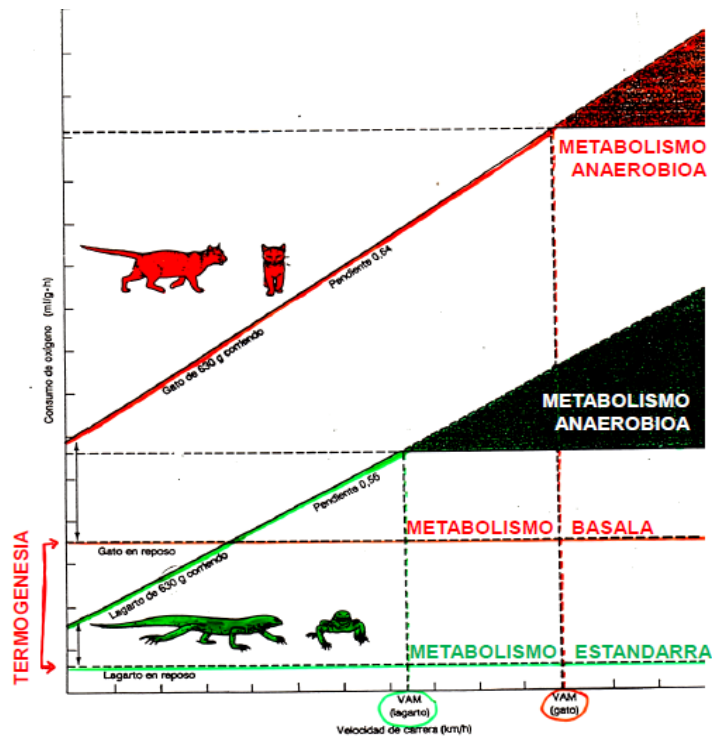


Irudia17. 4: Dortoka batetan, urperatzearen ondorioz oxigeno gertutasuna murrizten da, eta horrekin erlazionatuta tasa metabolikoaren beherapena gertatzen da.

Ingurumen hipoxia: ingurunean oxigeno gutxi dagoenean presio partzialaren jaitsierarengatik edo animaliak inguruneko oxigenoa eskuratu ezin duenean (animalia lurtarrak uretan esaterako) ematen da.

Adibidea (17.4 irudia): itsas-dortoka uretan sartzen denean, inguruneko oxigeno eskuragarritasuna asko jaisten da, baina berak oxigeno erreserbak erabiliko ditu lehenengo ordu erdian zehar, tasa metabolikoa konstante mantenduz. Bigarren ordu erdian, animaliak bide anaerobikoak erabiliko ditu energia lortzeko, metabolismoa jaitsiz. Denbora hori pasa ondoren, animaliak ez ditu bide anaerobikoak gehiago erabiliko energetikoki garestia delako, eta beraz, tasa metabolikoa asko jaitsiko du, metabolismo basalera arte.

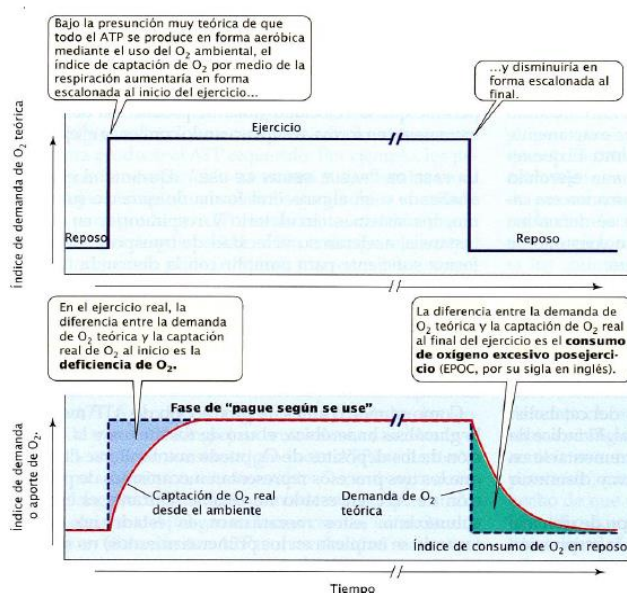
Hala ere, gogoratu behar da bide anaerobikoak martxan jartzea oso bide garestia dela energetikoki, glukosa bakarretik lortzen den energia kantitatea askoz baxuagoa delako.



Irudia17. 5: tamaina bereko katu eta musker baten arteko, lasterketan zehar gertatutako oxigeno kontsumoaren konparaketa. Metabolismo aerobio maximora iristean bide anaerobikoetara jo behar dute.

Hipoxia funtzionala: energia eskaria igotzen denean eta bide aerobikoaren bidez eskari hau asetu ezin daitekenean bide anaerobikoetara pasatzean datza.

Adibidea (17.5 irudia): bi animalia hauek korrika egiten jarri ziren gutxinaka lasterketa abiadura handituz, abiadurak gora egin ahala tasa metabolikoak gora egin zuen bi kasuetan. Bide anaerobikoetatik energia lortzeko lasterketa abiadura maximo bat egongo da. Puntu horretatik aurrera, animaliek bide anaerobikoak erabili behar dituzte energia lortu ahal izateko (egoera honetan hipoxia funtzionala ematen da). Lasterketa aldi hori amaitzean, oxigeno kontsumoa igo egingo da, aurretik aipatutako oxigeno erreserben berreskurapenerako eta sortu diren produktu toxikoak (az. laktikoa adibidez) oxidatu eta kanporatzeko.



Irudia17. 6: Oxigeno defizita eta zorra adierazten duen irudia.

Anaerobiosi funtzionalaren beste adibide bat:

Ariketa bat hasten dugunean, gure energia eskaria bat-batean igotzen da (ez da graduala), ondorioz, oxigeno eskaria ere bat-batean emendatzen da. Igoera honi aurre egiteko, animaliek mekanismo desberdinak garatu dituzte, hala nola, maiztasun kardiakoa igotzea edo arnas maiztasun eta sakontasuna igotzea. Mekanismo hauek, energia eskaria ez bezala, gradualki ematen dira, eta honen ondorioz, tarte batean animaliak oxigeno gabezia bat edukiko du (daukan oxigenoa baino gehiago kontsumitzen ari baita). Honen aurrean, bi aukera daude oxigeno eskaria betetzeko: alde batetik, oxigeno erreserbak erabili daitezke, eta bestetik, bide anaerobikoak erabil daitezke.

Aktibitatea bukatzen denean, energia eskaria bat-batean murriztuko da baina, berriz ere, aurretik martxan jarri diren mekanismoen jaitiera graduala izango da, atsedendiko egoeraraino. Momentu honetan, behar baino oxigeno gehiegi lortzen da. Hau oxigeno biltegiak betetzeko edo bide anaerobikoen ondorioz sortutako metabolito sekundarioak deuseztatzeke erabiltzen da.

Beraz, ariketa hasi deneko oxigeno falta, aktibitatea bukatzen deneko gehiegizko oxigenoarekin konpentsatzen da. Oxigeno diferentzia honi **oxigeno zorra edo defizit** deritzo.

Taula 17. 1: Metabolismo anaerobikorako bidezidorrak eta beraien ezaugarriak.

Bide mota	Substratua	Azken produktua	Energia-ekoizpenaren efizientzia	Energia ekoizpena
Laktatoaren bidea	Karbohidratoak	Laktatoa	Baxua	Altua
Opinen bidea	Karbohidrato eta aminoazidoak	Oktopina, strombina, alanopina	Baxua	Ertaina
Glukosa-sukzinato bidea	Karbohidratoak	Laktatoa, alanina, glutamatoa, malatoa, sukzinato azetatoa, propionatoa	Ertaina	Baxua
Aspartato-sukzinato bidea	Karbohidrato eta aspartatoa	Alanina eta sukzinatoa	Ertaina	Baxua

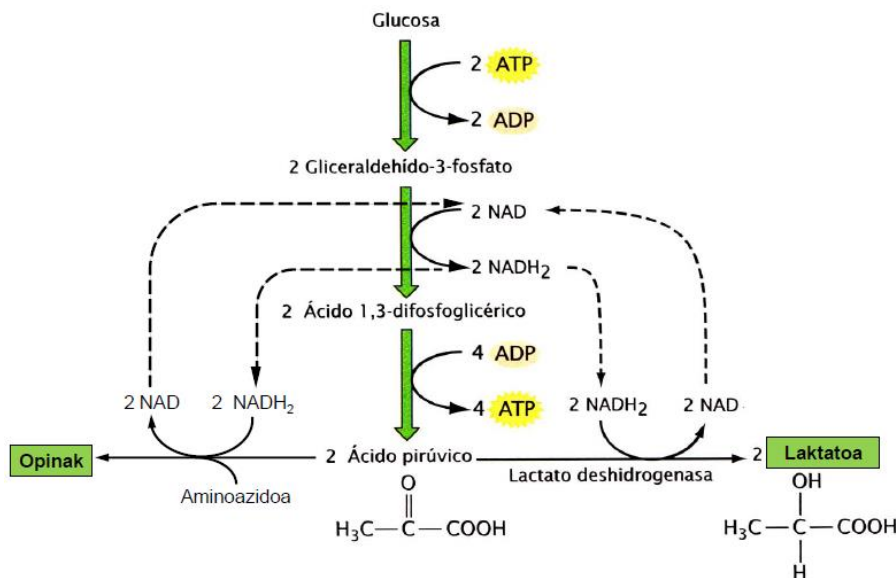
Animalietan bide anaerobiko desberdinak daude. Lau hauek dira ohikoenak: laktatoaren bidea, opinen bidea, glukosa-sukzinato bidea eta aspartato-sukzinato bidea.

Bide guzti hauetan, karbohidratoak dira substratu moduan parte hartzen dutenak, hala ere, aspartatoa eta beste aminoazido batzuk behar izaten dira bide batzuetan. Bide bakoitzean sortuko den azken produktua desberdina izango da. Produktu hau izango da baldintza normaletara itzultzean desagerrarazi beharko den molekula.

Bide anaerobikoen energia ekoizpenetako efizientzia aerobikoena baino baxuagoa izango da, eta hauen artean ere, efizientzian desberdintasunak erakutsiko dituzte. Energia ekoizpena altua, ertaina edo baxua izan daiteke bidearen arabera eta energia ekoizpenean desberdintasunak ere egon daitezke, bakoitzak energia lortzeko duen abiaduran eta ekoizpen denboran hain zuzen ere.

Bide metaboliko laburretan adibidez, energia ekoizpen handia da, energia azkar lortzen delako baina honen efizientzia ez da handia izaten, denbora laburrean ematen delako energiaren ekoizpena. Bide hauek anaerobiosi funtzionalean erabiltzen dira batez ere. Bide luzeagoak energia eskari handia dagoenean erabiltzen dira, izan ere, energia lortzeko behar den denbora handiagoa den arren, hauen efizientzia handiagoa izango da (energia gehiago lortuko da).

Opinen eta laktatoaren bideak:

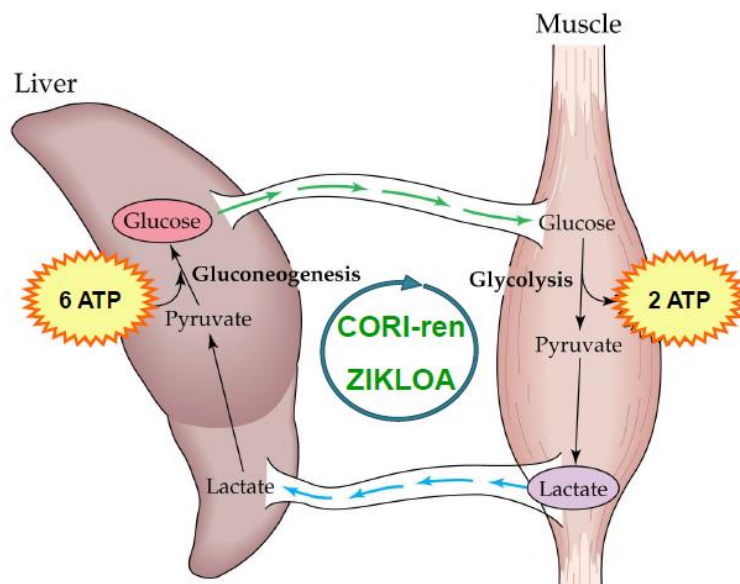


Irudia17. 7: Glukolisi anaerobikoa (opinen eta laktatoaren bideak).

Laktatoaren bidea eta opinen bidea nahiko antzekoak dira, biak glikolisi fasean lortutako pirubatotik abiatzen baitira. Glikolisian lortutako NADH-ak azido pirubikotik laktatoa zein opinak lortzeko birziklatzen da eta ekoiztutako NAD-a berriz glikolisian hartuko du parte (bide aerobikoetan NADH hau arnas katean birziklatzen da). Bi bide hauek oso laburrak izan arren, modu azkarrean emango dute energia (2 ATP). Laktatoa azido pirubikotik abiatuz lortzen da laktato deshidrogenasari esker. Opinak ere azido pirubikotik lortuko dira, azken honi aminoazidoren bat gehituta. Azido pirubikoari lotzen zaion aminoazidoaren arabera, opina desberdinak lortuko dira. Energia eskari altuko egoeratan erabiliko dira, batez ere anaerobiosi funtzionalean.

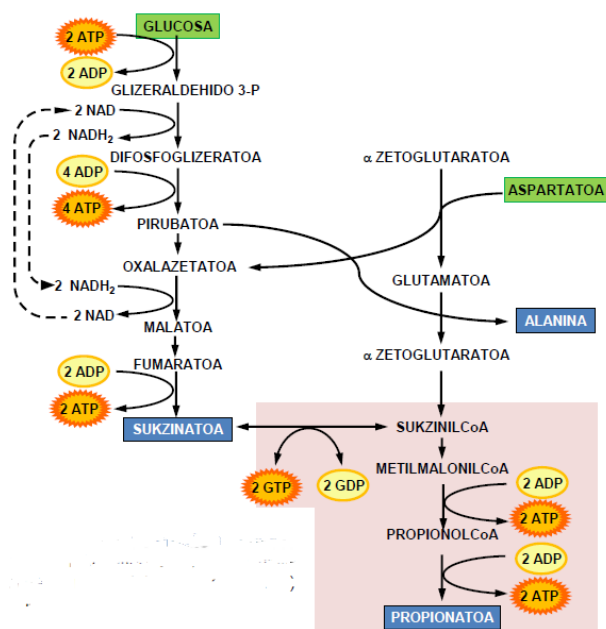
Coriren zikloa:

Energia eskaria oso handia denean, muskuluetan esaterako, glukosa batetik abiatuz laktatoaren bidetik, energia modu azkarrean lortzen da. Ekoizpenaren ondorioz metatutako laktatoa gibelera garraiatzen da bertan oxidatua eta degradatua izateko. Prozesu honen bidez berriro ere pirubatoa lortuko da eta ondoren, glukoneogenesi bidez lortutako glukosa berriro muskuluetara bideratuko da. Bertan gertatzen den energia gastua ordea, lortutakoa baino handiagoa izango da, 6 ATPtakoak. Ondorioz, laktatoaren bidean 2 ATP lortu baina gero glukosa berreskuratzeko 6 ATP behar dugu. Egoera anaerobioetan 2ATP lortu eta normoxiara bueltatzerakoan energia ekoiztu glukosa berriz sintetizatzeke.



Irudia17. 8: Cori-ren zikloaren bitartez glukolisi anaerobikoan sortutako laktatoa glukosa bihurtzen da.

Glukosa-sukzinato eta aspartato-sukzinato bideak:



Irudia17. 9: Glukosa-sukzinato eta aspartato-sukzinato bideak. Animalia anaerobiko fakultatiboetan (platihelminte bizkarroiak, nematodoak, marearteko bibalbioak,...) agertzen den bide metabolikoa.

Aurrekoak baino bide luzeagoak dira eta elkarren artean elkarrekintza erakusten dituzte, batetik bestera pasa daitekeelarik.

Bide luzeak izanik, energia ekoizpena ez da oso altua, hau ez baita modu azkarrean lortzen, baina efizientzia altua izango da, normalean ingurumen anaerobiosian erabiliko direlarik.

Glukosa-sukzinato bidean, glukosatik lortutako pirubatoak sukzinatoaren bidea jarraituko du. Bide honetan glikolisian lortutako 2 ATPetaz gain, sukzinatoraino beste 2 ATP lortuko dira, eta aurrerago, sukzinatetik sukzinil CoAra 2 ATP gastatu arren, propionatorainoko eraldaketan beste 4 ATP lortuko dira, bide honetan lortutako energiaren balantze netoa 6 ATPkoa delarik. Oxalazetatetik malatorako pausuan sortutako NAD-a glukolisian berziklatuko

da. Lehenengo partean glikoisia, baina pirubatoak beste bide bat jarraitzen du oxalazetato emateko. Ekoizpena handiagoa da, eta gainera bide hau animalia askotan bide desberdinak jarrai ditzake, energia kantitate desberdinak lortuz, 4ATP, 6ATP glukosa bakoitzeko.

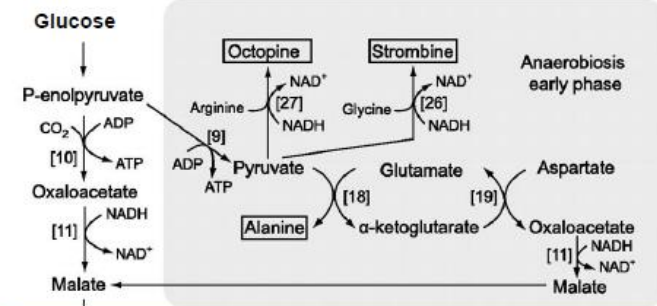
Aspartato-sukzinato bidea neurri handian glukosa-sukzionato bidearekin gainjartzen den arren, bide honen abiapuntua aspartatoa izango da eta ekoizpen netoa 4 ATPkoa izango da.

Muskuiluaren adibidea:

Muskuiluak, mareak direla eta, denbora batez uretatik kanpo geratzen dira, honek bide anaerobikoak erabiltzera behartzen dituelarik (ingurumen anaerobiosia), tarte horretan ez duelako oxigenorik eskuratzen. Uretatik kanpo pasatzen duten denboraren arabera, mekanismo desberdinak erabiltzen dituzte.

- Anaerobiosiaren lehen fasetan opinen bidea martxan jartzen da (etekina ez da oso handia baina tasa metabolikoa mantentzen da). Glukosatik pirubatoa lortu eta erabiltzen diren aminoazidoen arabera, opina desberdinak ekoiztuko dira.
- Anaerobiosia iraunkorra bada, sukzinatoaren bidea erabiltzera pasatuko da, opinen bidetik energia modu azkarrean lortu arren ez delako oso efizientea, glukosaren alferrikako gastua egongo bailitzake. Sukzinatoaren bidean, energia lortzeko denbora gehiago behar den arren, efizienteagoa izango da. Sukzinatoz gain popionato ere ekoiztu dezake. Fase honetara pasatzerakoan tasa metabolikoa minimora murriztuko du, aktibitate estrarik ez egiteko eta energiatik ez gastatzeko berriz uretara bueltatu arte.

Anaerobiosiaren lehen fasea



17.10. Irudia. *Mytilus edulis* molusku bibalbioek aldizkako anaerobiosia pairatzen dute (mareia behean). ATPa eskuratzeko, zitosolean, oxigenoarekiko independenteak diren bide metaboliko ezberdinak erabili ditzakete: opinen bidea, glukosa-sukzinato bidea edota aspartato-sukzinato bidea

