

1. GAIA. Landareen fisiologia. Kontzeptua. Beste zientziekiko harremana

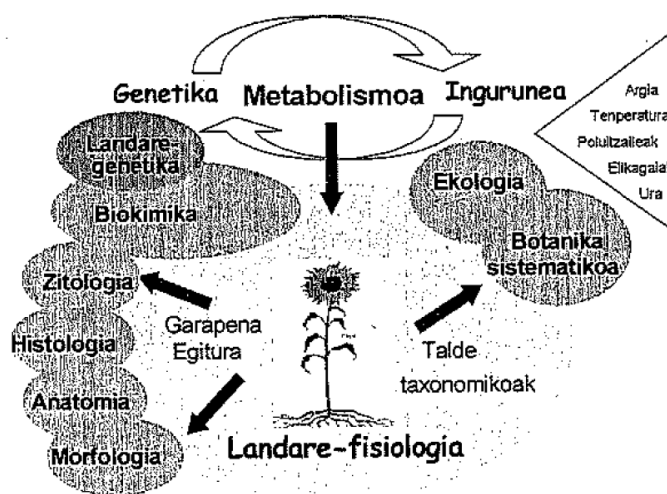
Landareen fisiologia landareen funtzioak eta prozesuak aztertzen dituen zientzia da. Garapen funtzio guztiak aztertzen ditu, hazten denetik hil arte. Gainera, landareak maila molekular batetik hasita ekosistema oso batera arte azter dezake.

Landareen fisiologiaren objektua ez da beti landarea bera izaten. Izan ere, beste erreinuetako organismo ezberdinek ere landareekin harremanak izaten dituzte eta beraz, landareak ulertzeko horiek ere ikertzen dira. Beste batzuetan, landareen metabolismoa ulertzeko aztertzen dituzte bestelako organismoak.

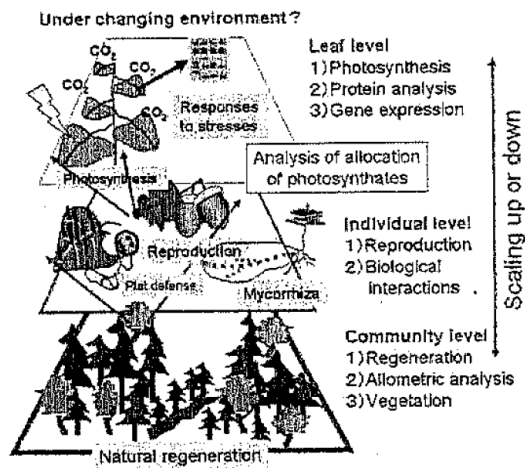
Esaterako prokariotoen barnean zianobakterioak eta rhizobium aztertzen dituzte. Lehenak fotosintesi oxigenikoa burutzen du goi mailako landareen moduan eta bigarrena, N_2 finkatzen duen bakterio bat da, landareekin sinbiosian bizi dena. Eukarioto zelulabakarrak ere fotosintesia ikertzeko erabiliak dira. Zelulabakarrak izanik likido medioan oso erraz eta azkar haz daitezke eta gainera maneiatzeko errazak dira. Hauen artean Chlorella (honekin Calvin zikloa ikertu zuten) eta Clamydosomas (honekin fotosintesi oxigenikoa ikertu zuten) daude. Hauen gain eukarioto zelulanitz fotosintetizatzaileak (algak, friofitoak eta landare baskularrak, pteridofitoak + espermatofitoak) ere aztertzen dira. Azkenik, onddoak ditugu, zeintzuk beti landare fisiologoek ikertu izan dituzten, metabolismoari dagokionez animaliangandik gertuago egon arren, morfofisiologikoki eta metodologikoki landareen antza dutelako. Izan ere, nahiz eta heterotrofoak izan ere, lurzorutik nutrienteak xurgatzen dituzte landareek bezala eta gainera, lurzoruan egoten dira mugitu gabe. Onddoen morfologia botanikak aztertu izan du eta fisiologia berriz, landare fisiologiak.

Normalean zientzien arloak ez daude guztiz finkatuta. Landareen garapena ulertzeko bi muga hartzen dira kontuan, mutur batean genetika eta bestean ingurumena (beste organismoak edo inguruko faktore fisikoak) daude. Landareak beraz, geneek ahalbideratzen dutena dira baina inguruko faktoreen arabera gene espresioa ezberdina izango da eta hau metabolismoaren bidez adierazten dute. Metabolismoa landareetan oso inportantea da, mugitu ezin direnez, beraien tresna bakarra delako ingurumeneko aldaketei aurre egiteko. Hala, dauden lekuko baldintzei eusteko, bestelako faktoreez defendatzeko prozesu metabolikoak garatzen dituzte.

Ingurumena bai eta ingurumenaren alorra ikertzeaz ekofisiologia arduratzen da. Zientzia honek gehiago sakontzen du kanpoko faktoreek landareen oinarriko fisiologian duten eraginean.

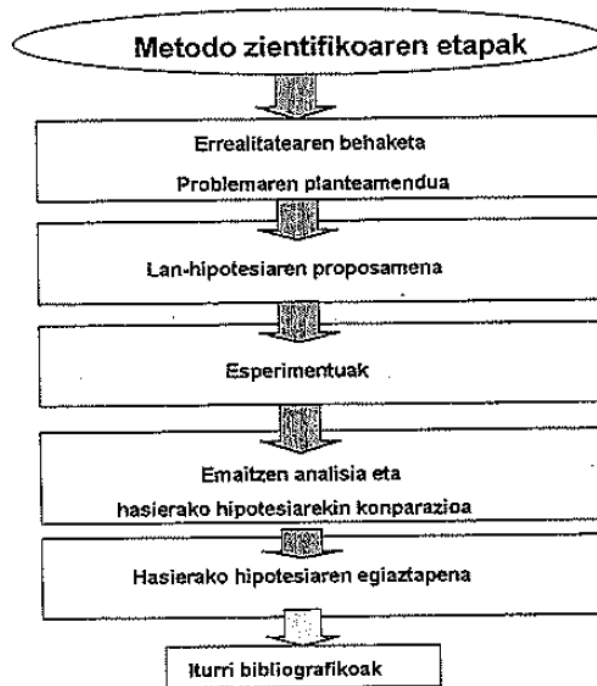


Beste zientziekin alderatuz nahiko zientzia berria da landare fisiologia. Beti egon da askoz interes gehiago medikuntzan landareekin alderatuz. Arlo hau nekazaritzari esker garatu da gehienbat, izan ere, interes ekonomikoek garrantzia handia izaten dute eta baita landareetan ere. Landare fisiologian bi interes nagusia daude. Lehen nekazaritzan, elikagai eta produkzioa aldetik eta bigarrena, bestelako interes ekologikoak dira.



Irudi honetan orain arte esandakoa eskematikoki ikus daiteke. Esaterako maila zelular batean ikertu daiteke fotosintesia, proteinen analisia edota gene espresioa ere. Horretarako elektroforesi bat egin daiteke. Organismo mailan ere ekoizpena eta interakzioa biologikoak azter daitezke. Azkenik, ekosistema mailaraino jo dezakegu landare guztiak batera eginik beraien harremanak aztertzeko.

Landare fisiologiaren ezagumendua lortu da metodo zientifikoaren bidez. Ondorengo eskeman ikus daiteke prozesua.



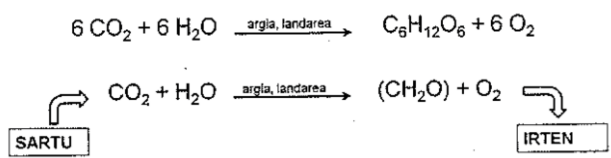
3 GAIA. Fotosintesia. Argipeko fasea eta “ilunpeko” fasea. Hill erreakzioa.

HISTORIA:

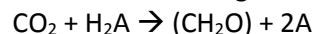
1771 Joseph Priestley: Landareek oxigenoa ekoizten dutela adierazi zuen. Hori frogatzeko hurrengo saiakerak egin zituen: kristalezko kanpaia itxi baten barnean landare bat eta kandela bat sartu zituen edo arratoi bat eta landarea. Kandelak eta arratoiak, landarearekin zeudenean bakarrik baino denbora gehiago irauten zuten bizirik (edo piztuta), beraz, landareak inguruneari O₂ ematen ziola ondorioztatu zuen.

1779 Jan Ingenhousz: Fotosintesiaren prozesuan argia, CO₂ eta H₂O parte hartzen dute eta materia organikoa (karbohidratoak) eta O₂ produktu bezala ekoizten dira.

1804 Theodore de Saussure: Fotosintesiaren ekuazio orokorra proposatu zuen:



1920ko hamarkada Van Niel: Fotosintesiaren mekanismoa ulertzen saiatu zen: fotosintesia oinarrian erredox prozesu bat zela proposatu zuen. Van Niel-ek landareekin lan egin beharrean *Chromatium vinosum* bakterio fotosintetikoak aztertu zituen. Bakterio hauek ez dute O₂ ekoizten fotosintesi prozesuan eta H₂O ordez azido organikoa edo sufrea erabiltzen dute.

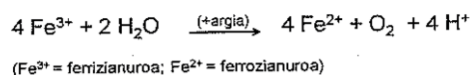


A= Sufrea edo Azido organikoa
H₂A= adibidez H₂S

lkerketa hauetatik ondorioztatu zuen organismo batzuetan H₂S jotatzen zuela erreduzitzaile moduan eta beste batzuetan H₂O. Soilik azken hauetan ekoizten zen O₂.

1937 Robert Hill: Topatu zuen zenbait produktu artifizialek CO₂-ren lekua har dezaketela erreakzioan oxidatzaile gisa (burdinaren gatzak,...) eta, modu honetan ere, ferrosoaz aparte, O₂ ekoizten zen. Beraz, O₂-ren ekoizpena CO₂-ren erredukzioa gertatu gabe eman daiteke, beraz, frogatu zuen landareen fotosintesian ekoiztutako O₂ H₂O-tik ekoiztua zela.

Isolatutako kloroplastoetako tilakoideetan:



Hill erreakzioa:



Argipeko erreakzioak: Tilakoideetan. ATP + NADPH ekoiztu
 “Ilunpeko” erreakzioak: Estromari. CO₂, NO₃⁻, SO₄⁼ erreduzitu

Horretan oinarrituz Hill-en erreakzioa deritzona idatzi zuen, uraren hidrolisiarena hain zuzen, zeinetan produktu modura oxigenoa lortzen den.

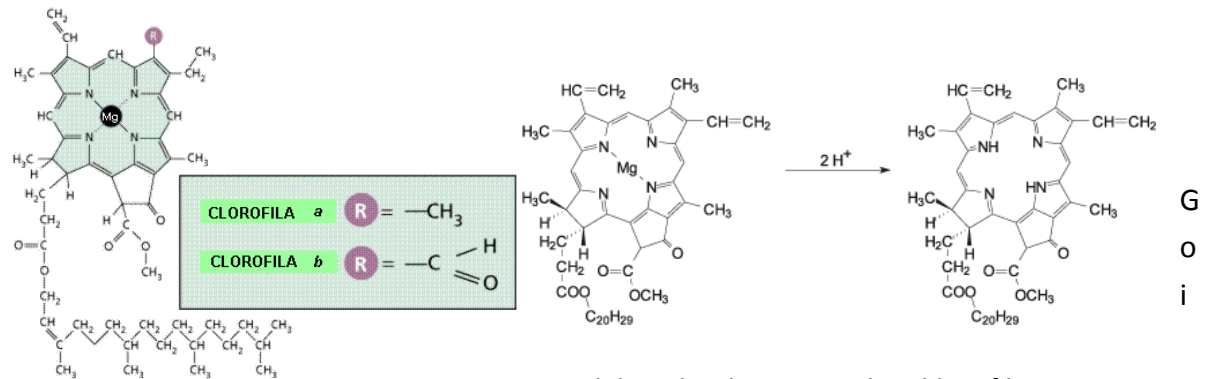
Fotosintesi prozesuan ematen dioren errakzioak bi taldetan banatu ziren ondoren:

- **Argipeko faseko erreakzioak:** fotosintesiaren 1.fase bezala ere ezagutzen da eta tilakoideetan ematen da. Erreakzio hauetan argi energia erabiltzen da ATP eta NADPHa lortu ahal izateko.
- **“Ilunpeko” erreakzioak:** fotosintesiaren 2. Fase modura ere ezagutzen da eta estroman ematen da. NADPHa CO₂aren erredukzioarako erabiltzen da kasu gehienetan. Hala ere, beste zenbaitetan NO₃⁻ eta SO₄²⁻ -ren erredukzioarako erabil daiteke . (Ilunpeko fasea deritzon arren ez da zertan ilunpean eman behar, argiarekiko menpekotasunik ez duela adierazi nahi da)

5. Gaia. Pigmentu fotosintetizatzaileak: klorofilak, karotenoideak eta fikobilinak.

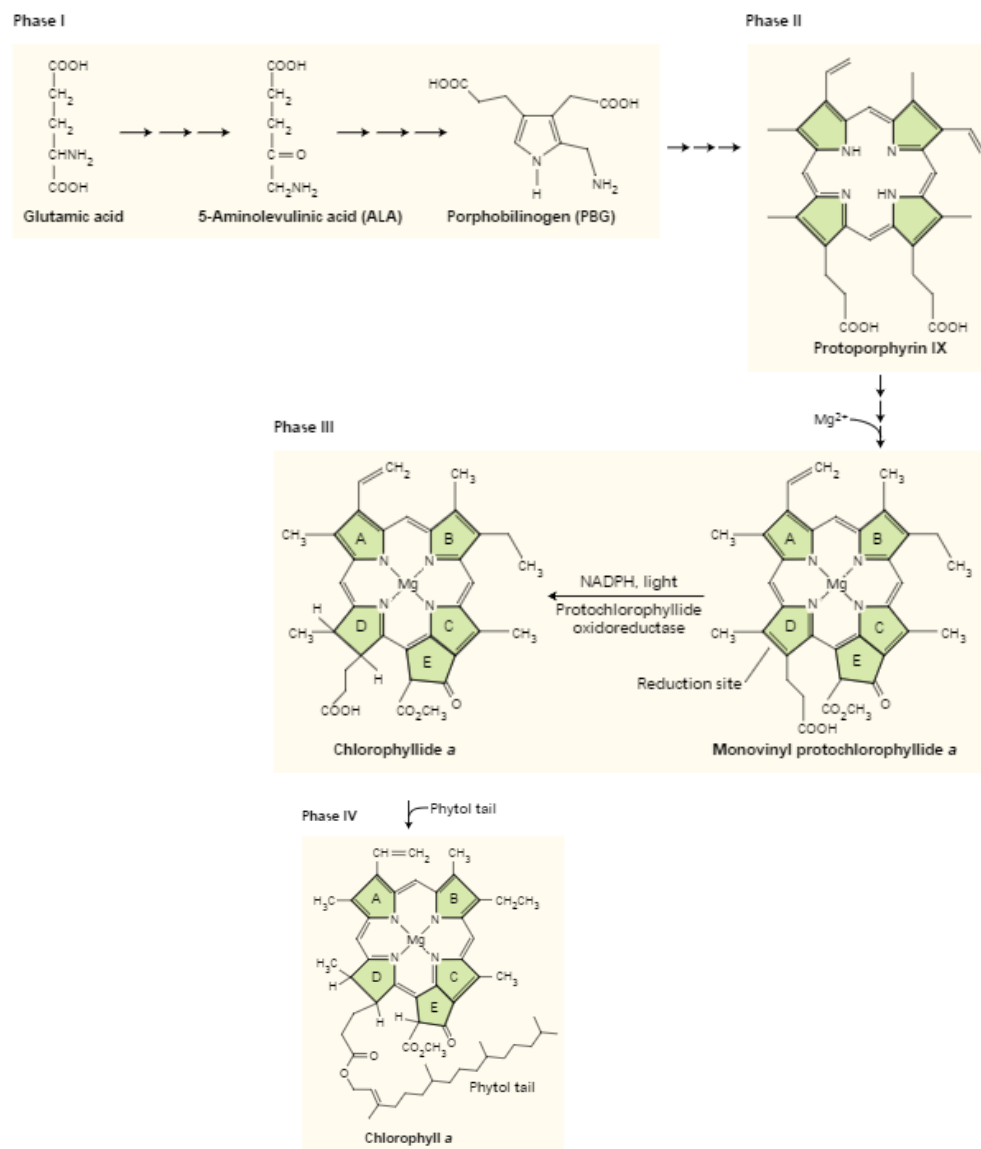
Orokorrean pigmentu guztiak lipidoen familiakoak dira, hau da, kate karbonatu luzeak dituzte eta hidrofoboak dira. Horregatik, hauek disolbatzeko disolbatzaile-organikoak erabili behar dira.

Klorofilak: egitura kimikoari dagokionez, tetrapirrol eraztun bat eta fitol buztan bat dituzte. Burua hain hidrofoboa ez bada ere, buztana oso hidrofobikoa izan ohi da. Tetrapirrol eraztun hori talde kromoforoa izango da, hots, lotura bikoitz konjokatuak dituenek, kolorea emango duena. Eraztunaren erdian, magnesio atomo bat dago. Horregatik, landareetzako beharrezko mantenugai bat da magnesioa. Magnesioaren ordean, hidrogeno atomo bat jarri gero, feofitina molekula sortzen da. Feofitina jada ez da berdea baina fluoreszentzia du, lotura bikoitz konjokatuaren egitura mantentzen baitu.



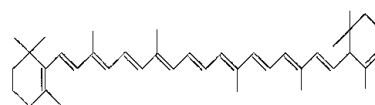
mailako landareetan bi klorofila mota bereizten dira: A klorofilak metilo talde bat du, B klorofilak aldiz, CHO. Kopuruari dagokionez, B klorofilak gutxiago dira (klorofila molekulen heren bat inguru). Alga batzuetan ere, C klorofilak badaude.

Klorofilaren sintesia plastoetan gertatzen da. Azido glutamikotik abiatuta sortzen da, protoporfirina sortu, magnesioa gehitu eta argiaren menpeko erreakzio batean erreduzitu egiten da. Gehitzen zaio. Horrela, klorofilida sortzen da (argia xurgatuko duten klorofila zatia) eta ondoren, fitol buztana gehitzen zaio.

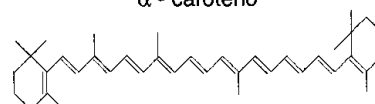


Karotenoideak: Bi mota nagusi daude: karotenoak eta xantofilak.

Karotenoak hidrokarbono hutsak dira, eta xantofilek oxigenoren bat dute (hidroxiloren bat, ...). Karotenoen artean, landareetan nagusienak beta-karotenoak dira. 40 karbono dituzte eta isoprenoideetatik eratorriak dira. Bi hexagono dituzten molekularen muturretan. Katean lotura-bikoitz konjokatuak dituzte, pigmentua izateko ezaugarri garrantzitsua dena.



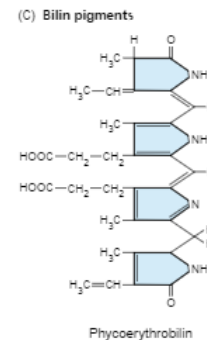
α - caroteno



β - caroteno

Xantofilen artean, ezagunenak luteina, biolaxantina, zeaxantina eta neoxantina dira.

Bilina pigmentuak: ez dira goi-mailako landareetan agertzen. Fikobilinen artean, bi mota nagusi bereizten dira: eritrobilina eta zianobilina. Tetrapirrol lineal bat dute, baina modu kobalente batean lotzen dira bilina proteinei. Eritrobilina alga gorrietan agertzen da (argi gorria ez, beste guztiak xurgatuko ditu) horregatik hitzaren eritro aurrizkia. Zianobilina aldiz, zianobakterioetan ageri da. Argi gorria xurgatuko du honek.



Irudian, 2 zenbakiak A klorofilaren xurgapen-espektroa adierazten da. Bi maximo ditu. 3 zenbakiak B klorofilaren xurgapen-espektroa ageri da. Xurgapen maximoa aldatu egiten da, B klorofilaren xurgapena: maiztasun handiagoko argia xurgatze du A klorofilarekin alderatuz.

Karotenoideak gorriak, naranjak edo horiak dira.

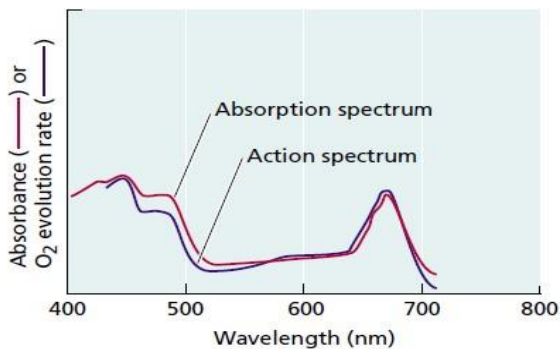
Karotenoideek babes funtzioa ere izan dezakete, landare-zelulak batez ere kalte-oxidatibotik babesteko. Izan ere, karotenoideek klorofila tripletearen energia hartu eta beraiek triplete egoerara pasa daitezke. Triplete egoeran dagoen karotenoideak energia bero moduan askatuko du ondoren. Hau horrela, karotenoideak kenduz gero, organismo fotosintetizatzaileak ez dira aurrera aterako (babes funtziorik ez dutelako).

Goi- mailako landareetan A eta B klorofilak egongo dira, baita karotenoideak ere.

* Algak espezie desberdinetan sailkatzeko karotenoide mota behatzen da.

Fotosintesia ondo ezagutzeko ekintza-espektroen erabilera derrigorrezkoa izan da. *Ekintza espektroak* sistema biologiko batek argiarekiko ematen duen erantzunaren magnitudea erakusten du. Batzuetan ekintza-espektro batek argiak eragindako fenomenoaren sortailea den pigmentua determina dezake. *Xurgapen-espektroa* lortzeko erabiltzen den pigmentua, ekintza baten erantzuna sortzen duen pigmentu bera izatekotan ekintza-espektroak eta xurgapen espektroak *bat egingo dute*. Irudian oxigenoaren eboluzioaren ekintza-espektroa eta kloroplastoen xurgapen-espektroa bat datoz, horrek esan nahi du klorofilen argi xurgapenak oxigenoaren eboluzioan parte hartu duela. 450 eta 550nm-ko tartean (karotenoideen xurgapen-eremuan) desberdintasunak aztertzen dira. Desberdintasun horiek karotenoideen eta klorofilen arteko energia transferentzia klorofila-klorofila energia

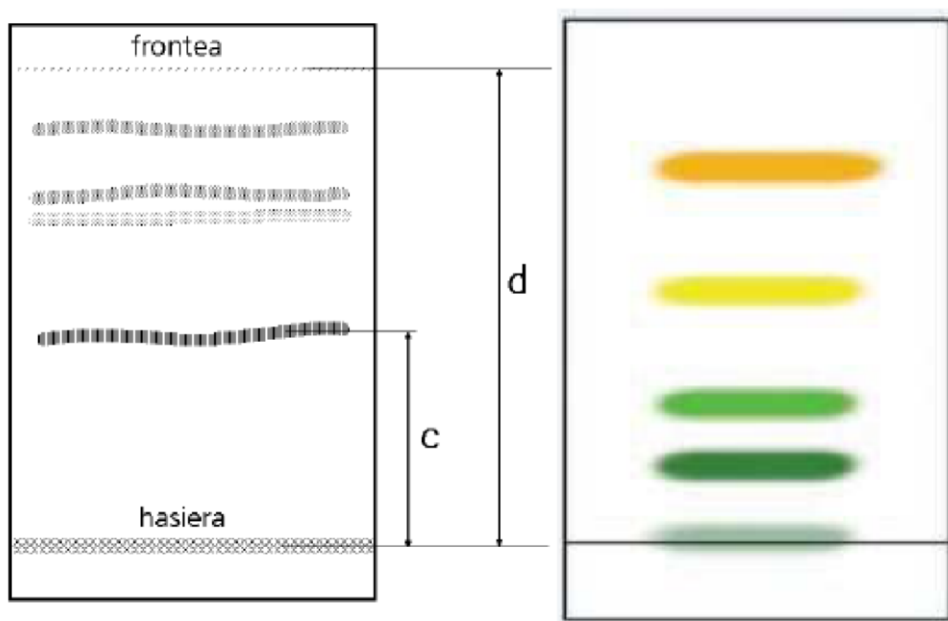
transferentzia bezain ona ez dela azaltzen dute, hau da, karotenoideek eraginkortasun txikiagoz transmititzen dute energia (energia zati bat bero gisa askatzen dute).



Ekintza-espektroaren eta xurgapen- espektroaren konparazioa. Klorofilaren xurgapena vs oxigenoaren eboluzioa.

Esan bezala, izaki fotosintetiko baten kloroplastoetan hainbat pigmentu agertzen dira. Horiek bereizteko hainbat teknika ezagutzen dira, horien artean, **geruza fineko kromatografia (TLC)**.

Teknika honetan beirazko plaka bat fase egonkor modura erabilitako materialaz (Silika gela adibidez) estali eta lehortu egiten da. Ondoren, aztertu behar den estraktuaren marra zuzen bat geruza horren gainean ipintzen da eta plaka behealdean disolbatzaile-kantitate txikia duen ontzi batean sartzen da. Disolbatzailea plakaren behealdearekin kontaktuan egoteagatik kapilaritatez igotzen da eta berarekin batera laginaren konposatu desberdinak abiadura desberdinetara garraiatuko ditu. Abiadura desberdin hauek fase egonkorraren eta konposatuen arteko elkarrekintzek eragiten dituzte baita disolbatzailearen polaritateak ere. Esaterako, fase mugikorra oso apolarra bada konposatu apolarren abiadura handia izango da eta frontetik hurbil garraiatuko dira. Konposatu polarrenak, aldiz, hasieran geratuko dira. Beraz, irudian hidrofobikoenak karotenoideak direla ikus daiteke. Barioak pigmentuek



migratutako distantzia adierazten du eta modu honetan kalkula daiteke:

$$R_f = c / d$$

c= hasiera eta pigmentuaren arteko distantzia.

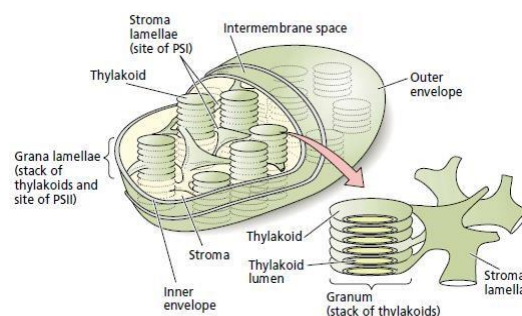
d= hasiera eta frontearen arteko distantzia.

Hiztegia:

- *Pigmentua*: landareen prozesu fisiologikoetan parte hartzen duten molekula koloredunak.
- *Espektroa*: goranzko edo beheranzko magnitude-ordenan antolatutako propietateen banaketa, eta bereziki, uhin- edo partikula-erradiazio konplexu batean parte hartzen duten uhin-luzera, masa edo energia desberdineko erradiazioen banaketa; banaketa hori irudikatzen duen euskarria.

6. GAIA: FOTOSINTESIRAKO APARATUA

Eukarioto fotosintetikoetan fotosintesia kloroplastoetan ematen da. Kloroplastoek bi mintz dituzte, eta tilakoide deritzon hirugarren mintz-sistema. Kloroplastoen ezaugarriak garrantzitsu eta bereizgarriena *tilakoideen presentzia* da. Tilakoideak barne-mintzen sistema oso garatuaz daude osatuak. Tilakoideen mintzean klorofilazezalako pigmentu fotokitzikagarriak daude non fotosintesiaren argipeko faseko erreakzioak gertatzen diren. Karbonoaren erredukzioarako erreakzioak, berriz, estroman gertatzen dira. Tilakoide gehienak euren artean estuki loturik daude. Itsatsita dauden mintz hauei *grana-tilakoide* deritze (bata bestearen gainean kokatutako zaku zapalak) eta itsatsirik ez daudenei *estroma-tilakoide* (granak elkarrekin konektatzen). Tilakoideetako barrunbeari lumena deritzo. Kloroplastoen mintza bikoitza da eta horretan zehar garraio metaboliko ugari gertatzen dira.



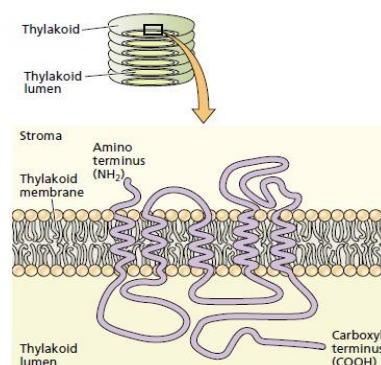
Horrez gain, euren DNA, RNA eta erribosoma propioak dituzte kloroplastoek. Kloroplastoetan dauden proteina asko kloroplastoan emandako transkripzio eta itzulpen prozesuen bidez sintetizatu dira. Beste batzuk DNA nuklearrak kodetarik eta zitoplasmako erribosometan sintetizatuak daude. Adibidez, errubiskoaren azpiunitate handia kloroplastoan dago kodifikaturik, baina txikia nukleoan. Bestalde, plastozianina nukleoan dago kodifikaturik nahiz eta lumenean lan egin.

Fotosintesirako nahitaezkoak diren proteina ugari tilakoideen mintzean sintetizatzen dira. Kasu askotan, tilakoideen mintza zeharkatuz estomarekin zein tilakoideen barne-medioarekin

(*lumena*) jartzen dira kontaktuan. Proteina hauei mintz proteina-integralak deritze.

Hauek aminoazido hidrofobikoen proportzio handia dute eta, beraz, egonkorragoak dira mintzaren zati hidrokarbonatuan.

Erreakzio-guneak, antena pigmentu-konplexuak eta elektroien garraiorako entzima gehienak mintz-proteina integralak dira. Horrela, antena konplexuetan zeharreko energia transferentziak eta erreakzio-guneetan ematen diren elektroien transferentzia modu eraginkor batean ematen dira. Klorofilak



eta beste pigmentuak proteinekin ez-kobalenteki baina oso espezifikoki loturik agertzen dira.

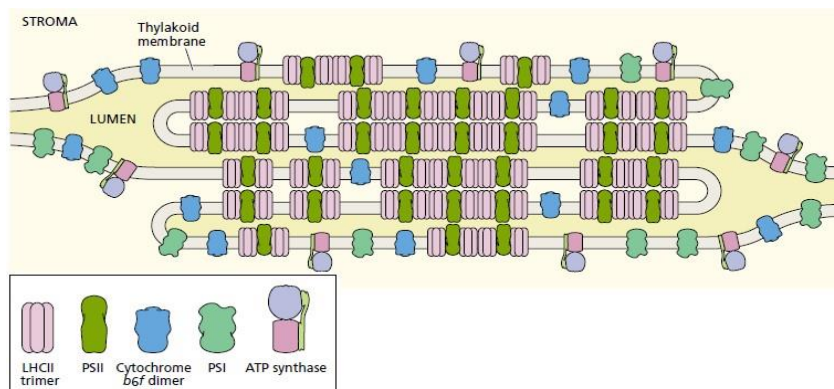
FOTOSISTEMAK

Fotosistemak egitura funtzionalak dira, bi osagai dituztenak: antena eta erreakzio-guneak.

- Antenek klorofila eta karotenoide asko dituzte, 200-300 inguru. Hala ere, pigmentu kopurua aldakorra da inguruaren baitan, esaterako ilunpean aurkitzen den landare batek pigmentu kopuru handiagoa izango du. Antenari esker, argia xurgatu eta energia erreakzio-gunerantz bideratzen da.
- Erreakzio-gunea klorofila molekula bakarrez osatuta dago (goi-mailako landareetan α klorofila, horregatik α klorofila fotosintesarako pigmentu primarioa dela esaten da). Klorofila molekula hau kitzikatu eta elektroiti bat askatzen da. Elektroiti hau feofitinak jasoko du, eta horrela elektroiti-garraioa hasten da.

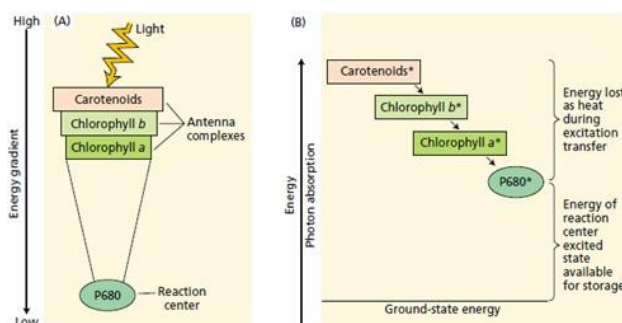
Tilakoidearen mintzean I eta II fotosistemak (PSI eta PSII hain zuzen) espazioan banandurik daude. **PSIIerreakzio-gunea** eta hari asoziatutako klorofila antenak eta elektroiti-garraiorako proteinak, grana-tilakoideetan daude kokaturik. **PSIerreakzio-gunea** eta hari asoziatutako pigmentuen antenak eta elektroiti-garraiorako proteinak, baita ATParen sintesia burutzen duten entzimak ere, estroma-tilakoideetan eta grana-tilakoideen ertzeetan.

$b_6 f$ zitokromo-konplexua (bi fotosistemak konektatzen dituen elektroiti-garraio-katean parte hartzen duena) estroma- eta grana-tilakoideen artean modu uniforme batean dago zabaldurik. Hortaz, *fotosintesian parte hartzen duten bi prozesu fotokimikoak espazioan banandurik daude*. Banaketa honek bi fotosistemen arteko elektroiti-garraioa burutzen duten elektroiti-garraiatzaile batzuk grana-eremutik estroma-eremura igarotzea dakar. Ez dago oso argi zein den banaketaren funtzioa edo zeregina baina uste da bi fotosistemen arteko energiaren banaketaren efizientzia handiagotu egiten duela. Ez da beharrezkoa biak kontaktuan egotea, horren ordez, plastokinona elektroiti-garraiatzaile solugarriak daude bien artean. PSII-an bi ur molekulen oxidazioak lau elektroiti, lau protoi eta O_2 molekula bat ematen ditu. Protoi hauek estromara pasatzen dira eta bertan ATPa sintetizatzen da.



Antena konplexuek xurgatutako energia erreazio-guneetara bideratzen dute.

(A) egoera kitzikatu pigmentuen energia handitu egiten da erreazio-gunetik aldentzean. Hau da, erreazio-gunetik gertu dauden pigmentuek energia gutxiago dute urrunago daudenak baino. Ordena beti berdina izango da; lehenengo karotenoideak, ondoren b klorofila eta azkenik a klorofila.



Energiagradiente honek kitzikapenaren transferentzia erreazio-gunerantz hurbildu ahala faboragarria izatea eragiten du eta, kontrako noranzkoan ezinezkoa (erresonantzia ez da itzulgarria). Efektu honek efizienteagoa bilakatzen du kitzikapenaren desplazamendua erreazio-gunerantz.

Pigmentu molekula bakoitzarekin 1-2 fotoik egiten dute talka segundoko. Antzena sisteman pigmentuen arteko energia transferentzia ematen da erresonantzia bidez (erresonantzia oso eraginkorra, %97, oso energia gutxi galtzen da). Hain zuzen ere, klorofila molekula bat kitzikatu ondoren, hau egoera basalera itzultzean, ondoko klorofilara energia transmititzen da, azkenik erreazio-guneko a klorofilara iritsi eta elektroi-garraioa martxan jarriko delarik. Segundoko 10^{-12} aldiz gertatzen da hau. Hala ere, erreazio metabolikoen abiadura baxuagoa da (ehundaka erreazio segundoko).

Beraz, antena-sisteman pigmentu asko daudenez, abiadura azkarragoa da (bertan pigmentu bakarra egongo balitz, segundoko elektroi bakar bat askatuko litzateke).

(B) energiaren parte bat bero moduan askatzen da; zenbat eta baldintza optimoagoak izan, orduan eta zati txikiagoa galtzen da. Kitzikapenaren kanalizazioa antena sistematik erreazio-gunerantz. P680-k elektroi bat askatzen du eta hori alboko molekulara (feofitinarra) doa. *b klorofilak* argi urdina xurgatzen du eta *a klorofilak*

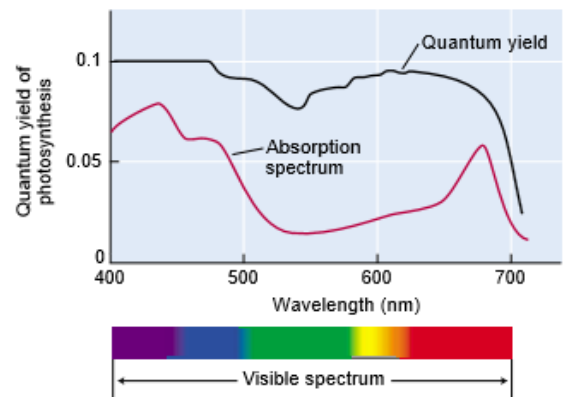
gorria. Erreakzioa soilik aurrerantz gerta daiteke, erreakzio-gunerantz, *b klorofilak* zurgatzen duen energia *a klorofilak* zurgatzen duena baino handiagoa delako.

Fotosistemari dagokionez, LHC (light harvesting complexes) oinarriko proteina basea da non klorofilak ez kobalentez lotuko diren eta Core antena, erreakzio guneari oso lotuta dagoen antenaren gunea da, oso harreman estua dago haien artean.

Emmersonen esperimentuak

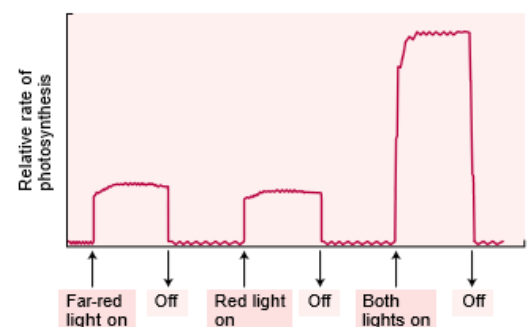
Emersonen bi esperimentu bereizgarri egin zituen, eta hauek oinarria izan ziren goi landareetan fotosintesian parte hartzen duten bi fotosistema daudela jakiteko.

Lehenengo esperimentuan, alde batetik landare baten xurgapen espektroa (gorria) neurtu zuen, hau da, landareak uhin luzera desberdinetan argiaren zer nolako xurgapena ematen zuen. Xurgapen espektroa begiratzen badugu, ikusten da batez ere argi gorria eta urdina asko xurgatzen dela, eta berdea nahiko gutxi. Bestalde, fotosintesiaren eraginkortasuna edo kuantu-efektua neurtu zuen (beltza), hau da, xurgatutako fotoi batetik zenbat erabiltzen den CO₂ erreduzitzeko. Hau aztertzean kuantu ekoizpena argi mota desberdinetan nahiko egonkorra zela ikusi zuen, beraz, fotoi guztiek efizientzia berdina dute. Azkenik, deigarria da 700nm-ko argiarekin (gorri urruna deritzo) kuantu ekoizpena bat batean jaisten dela. **Gorriaren jausiaren efektua** da. Hau ikusita ondoriozta daiteke 700nm baino uhin luzera handiagoa duen argiak efizientzia txikiagoa duela.



Bi ezaugarri hauek neurtuta, argi mota bakoitzarekin lortzen zen oxigeno ekoizpena edo CO₂-aren finkapena kalkulatu ahal izan zuen, 10 fotiorekin oxigeno molekula bat hain zuzen ere.

Bigarren esperimentuan fotosintesi tasa neurtzen da. Argi gorri urruna piztuta, fotosintesi maila bat neurtzen da, eta argi gorria (680nm-takoa) piztuta, fotosintesi maila handiagoa. Bi argiak batera piztuta, ordea, **aberaste efektua** gertatzen da, hau da, fotosintesi tasa individualen batura baino askoz handiagoa da.



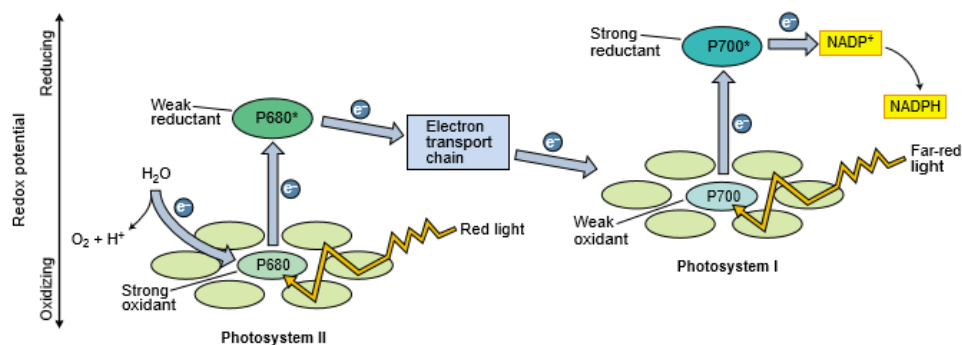
Bi esperimentu hauen azalpena bi fotosistema (I eta II fotosistemak) daudela da. II fotosistemako a klorofilak 680nm-tako argia xurgatzen du maximo bezala eta I fotosistemak ordea, 700nm-takoa. Bi fotosistemek bata besteari atzetik funtzionatzen dute, izan ere, II fotosistema kitzikatzean (P680) ahalmen erreduzitzailea du, eta elektroioak pasatzen joaten dira I fotosistemara iritsi arte (P700). Azken

honetako erreazio guneko klorofila kitzikatzean, elektroiak pasatzen joaten dira NADP⁺-ra iritsi eta NADPH sortu arte.

Hau guztia gertatuta, II fotosistemako klorofila elektroirik gabe gelditu da, eta hori uraren hidrolisi erreaziotik berreskuratzen du.

II fotosistemak (P680) oso ongi xurgatzen du 680nm-tako argia, baina gorri urruneko argirik ia ez du xurgatzen. I fotosistemak, aldiz, 700nm-tako argia oso ongi xurgatzen du, baina 680nm-tako argia ere onar dezake. Beraz, 700nm-tako argia baldin badago bakarrik, I fotosistema egongo da soilik lanean, baina 680nm-takoarekin biek funtzionatuko dute, horrela fotosintesiaren eraginkortasuna handiagoa izango delarik.

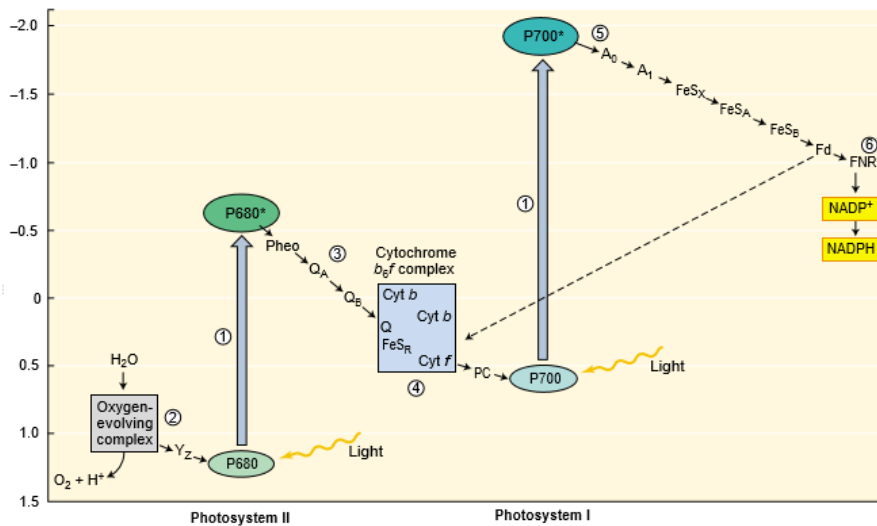
Bestalde, ura elektroiei emaile bezala harremanetan dago II fotosistemarekin, hau da, ura II fotosistemaren elektroiei emalea da. Normalean bi fotosistemek seriean funtzionatuko dute, baina gerta daiteke ura beharrean elektroiei emalea ferredoxina izatea, esaterako, eta I fotosistemak bakarrik lan egitea modu ziklikoan. Kasu honetan, ATPa ekoiztuko da, baina ezin izango da NADPH-rik lortu, eta fotosintesiaren



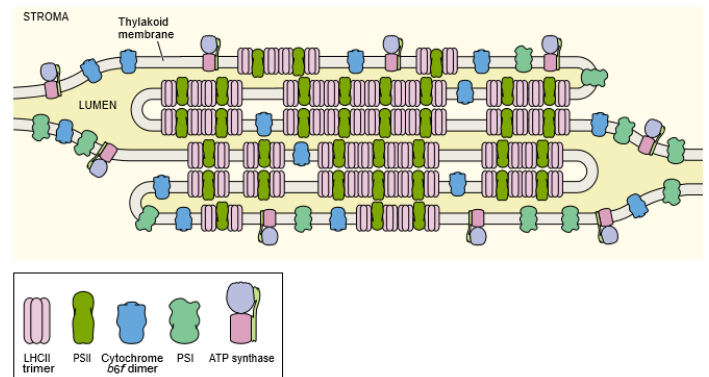
eraginkortasuna txikia izango da. Gainera prozesua NADPH erreserbak agortu arte gerta daiteke bakarrik.

Bi fotosistemez gain, badaude beste konplexu proteiko handiak ere, b₆f_zitokromoa adibidez. Konplexu honek bi fotosistemak konektatzen ditu eta bitartekari lanean arituko da. Beste konplexu bat oxigenoa (H₂O-tik lortua) askatzen duena da, eta II fotosistemarekin lotuta dago. ATP sintetasa ere garrantzitsua da energia ATP moduan lortzeko.

Lehen aipatutako ferredoxina izeneko molekular, elektroiei ematea izan daitekeenak, b₆f zitokromoari pasako dio elektroia, zikloak eginez, eta horrela I fotosistema bakarrik egon daiteke.



Bi fotosistemek seriean lan egin arren, fisikoki konplexuak desberdin banatuta daude. Ikusi da II fotosistema kontzentratuagoa dagoela granaren tilakoideetan, eta I fotosistema orokorrean estromarekin kontaktuan dauden tilakoide mintzean aurkitzen da batez ere. Beraz, I eta II fotosistemak fisikoki bananduta daude. Horrez gain, estekiometrikoki ez da bi fotosistemen kopuru bera aurkitzen. Orokorrean II fotosistema gehiago agertzen dela ikusi da, 1.5 aldiz gehiago gutxi gorabehera.



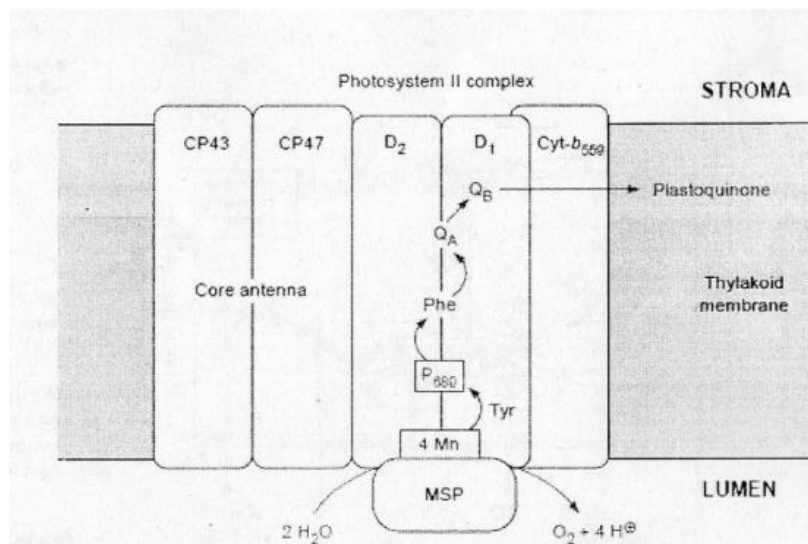
Alde batetik bestera elektroia pasatzeko, b₆f zitokromoak egingo ditu bitartekari lanak, eta ikusi da konplexu hau berdin banatuta dagoela toki guztietan.

Baina konplexu honetaz gain badaude beste garraiatzaileak ere elektroia alde batetik bestera mugitzeko. Hauek molekula txikiak izaten dira, adibidez, plastokinona dugu, II fotosistema eta b₆f zitokromo lotzen dituenak, eta bestetik plastoianina, b₆f zitokromo eta I fotosistema lotzen dituenak. Modu honetan, elektroia konplexu batetik bestera mugituko dira.

II fotosistemaren erreazio gunea

2 proteina integral nagusi daude, D1 eta D2 izenekoak, eta bakoitzari modu ez kobalentean garraiatzaile batzuk lotuta daude. Elektroia garraioa lumen aldetik, mintza zeharkatuz, estroma aldera ematen da. Hori dela eta, lumenaren aldeari alde elektroiei-

emailea ere esaten zaio eta estroma aldeari alde elektroihartzailea. P680-tik elektroiak feofitinarara pasatzen dira. Feofitina klorofila bezalako molekula bat da, baina eraztunean magnesioa izan beharrean hidrogenoa du. Garraiatzaile hau D1 proteinari lotuta dago. Feofitinak elektroiak Q_A ri pasako dizkio, eta honek Q_B ri. Azken bi hauek plastokinonak dira, eta II fotosistematik askatu eta b_6 zitokromoa ezagutzen dute. Molekula berdina dira, baina toki desberdinetan kokatuta daude. Q_B estroma aldera dago kokatuta, alde elektroihartzailean.

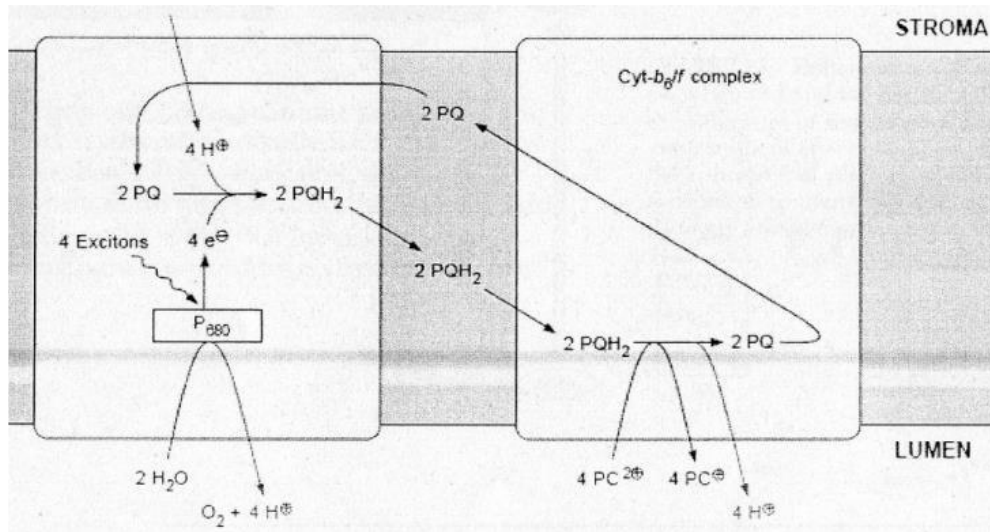


P680-k elektroia galtzean, uretatik berreskuratuko du, eta horretarako uraren hidrolisi konplexua behar da. Bi ur molekuletatik oxigeno molekula bat eta 4 proton askatuko dira, 4 elektroirekin batera (azken hauek klorofilara joango dira). Konplexu hau 3 polipeptido estrintsekoz osatua dago eta uraren hidrolisia gertatzeko behar beharrezkoak du manganesoaren presentzia. 4 manganeso atomo ditu, balentzia ezberdinak izan ditzaketenak. Hau da, erredukzio mailaren arabera konplexu hori maila proteiko ezberdinetan egon daiteke. Argiari esker, manganesoaren egoera aldatuz joango da elektroiak askatzen doan heinean. Horrez gain, Cl^- eta Ca^{2+} kofaktoreak ere behar ditu.

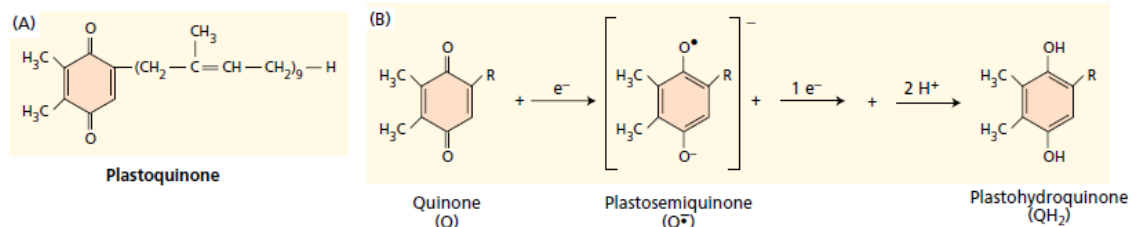
Lehen aipatu bezala, II.fotosistemako erreakzioaren azken elektroihartzaileak plastokinonak dira. Erreakzioan bi plastokinona molekulek hartzen dute parte eta hauek bakoitzak 2 elektroihartzen ditu. Molekula hauek bi helburu nagusi dituzte: proton-gradientearen eraketa eta elektroigarraioa bideratzea.

Plastokinona molekula bakoitzak bi elektroihartzearekin batera, 4 proton barneratzen dira eta hidrokina (PGH_2) molekula bihurtzen dira. Molekula hidrofobikoak direnez, mintzean erraz mugitu daitezke hurrengo konplexu aurkitu arte. Kasu honetan b_6 zitokromo konplexuari pasako dizkio elektroiak. Plastokinona oxidatzean, aurretik barneratutako protoniak askatuko ditu mintzaren kontrako aldera: lumenera. Horrez

gain, uraren hidrolisi prozesuan ere protoiak ponpatzen dira lumen aldera, bertako protoi kontzentrazioa handituz eta gradientea sortuz.



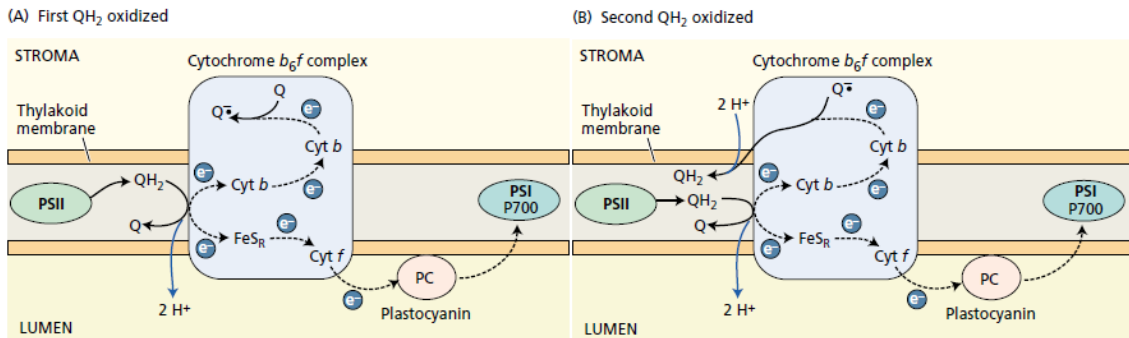
Esan bezala, garraioan parte hartzen duten plastokinonen egitura ezberdinak daude: A egoera izango da ohikoena, elektroiak hartzeko aukera duen egoera. Plastokinonaren egoera oxidatuak elektroia bat bereganatzean semikinona izeneko bitartekaria lortuko da eta azkenik forma erreduzituena edo hidrokina lortuko da. Plastokinona eraztun aromatiko eta isopreno kate batez dago osatuta. Eraztunak elektroiak hartzeko aukera emango dio.



II.fotosistemako erreaktioetik hidrokina erreduzitua askatuko da eta bi elektroia pasako dizkio *b₆f* zitokromo konplexuari, eta 2 protoi askatuko ditu lumenean. Konplexuan 4 molekula garraiatzaile aurki ditzakegu: *b*-motako bi zitokromo, *c*-motako zitokromo bat (*c* zitokromoa edo *f* zitokromoa) eta burdin eta sufredun (FeS_R) garraiatzaile bat.

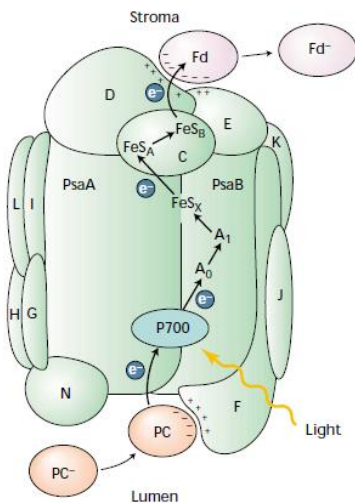
Kinonak emandako bi elektroietako bat FeS_R garraiatzailetik *c* zitokromora eta azkenik lumenean kokatuta dagoen plastozianina molekulari pasako dio. Azken hau izango da molekula disolbagarria eta mugikorra izanik, lumenetik elektroia garraiatuko du I.fotosistemaraino. Plastozianinak, plastokinonak ez bezala elektroia bakarrik garraiatu dezakete. Kinonaren beste elektroia, ordea, bi *b* zitokromo molekulatik pasa ondoren, bertan dagoen beste plastokinona bati pasako dio. Zitokromoek elektroia bakarrik garraiatzen dutenez eta kinonek, aldiz, bi, azken hau semikinona izeneko egoeran geratuko da, berriz prozesua burutu eta bigarren elektroia bat iritsi arte. Hau gertatzean

hidrokinona bezala geratuko da. Horrela, bi elektroi pasako dira II fotosistemara eta beste bi hidrokinona berri bat egiteko erabiliko dira.



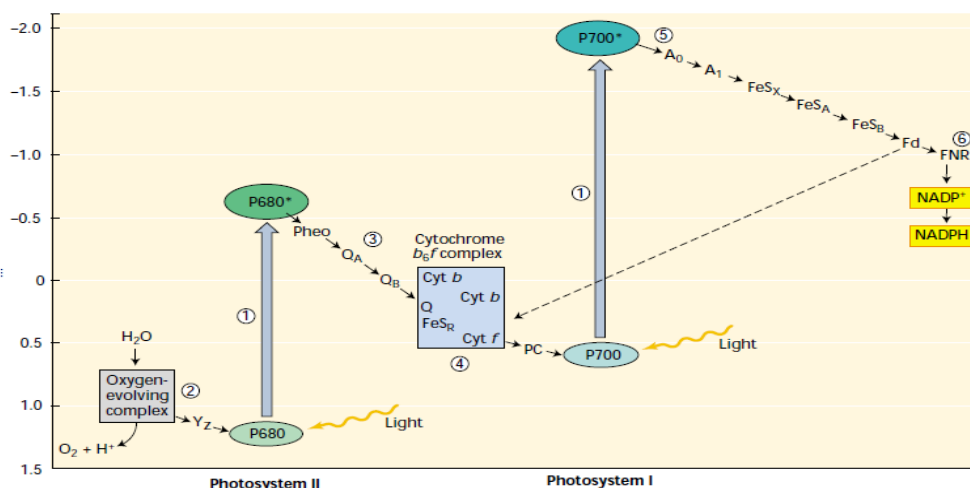
I fotosistemaren erreakzio guinea

Konplexu hau PsaA eta PsaB izeneko bi proteina integralez osatzen da. Hemen ere, argiaren bidez P700 klorofila kitzikatu eta elektroi bat askatuko du pausu bakoitzean.

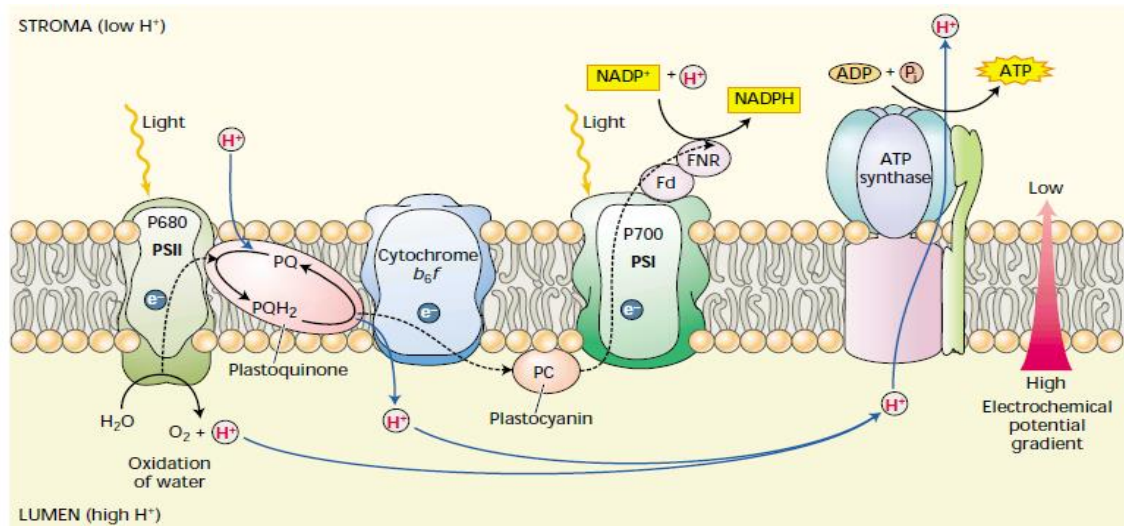


Galdutako elektroi hori plastoianinarendik jasota berreskuratuko du. Konplexu honetan 5 elektroi garraiatzaile bitartekari daude, baina azkenean elektroia ferredoxina proteina disolbagarriak jasoko du. Proteinan integratuta dagoen elektroi garraiatzaileetarikoz batzuk ferredoxinak dira, baina hauei ferredoxina lotuak deritze. Estroma aldekoari aldiz, ferredoxina disolbatua deritzo. Hau burdin eta sufredun konplexua da, estroman kokatuta dagoena. Kasu honetan, elektroi garraioaren zentzua PSII-ren aurkakoa da. Izan ere, PSI-en lumenetik estromarako garraioa bideratzen da. Azkenik, ahalmen erreduzitzailea (NADPH) lortzeko, elektroiak NADP-ari pasako zaizkio, ferredoxina-NADP erreduktasa konplexuari esker.

Orokorrean, prozesu hau burutzen bada ere, zenbaitetan ferredoxinak bitartekari moduan joka dezake ahalmen erreduzitzailea lortu ordez beste erreakzio batzuk burutzeko, adibidez fotosintesi ziklikoaren kasuan. Egoera honetan, elektroiak berriz ere b_6f zitokromora iritsiko dira.



Hau da, I fotosistematik ferredoxina disolbagarriak elektroiak jasotzen ditu, eta proteina disolbagarria denez mugitzeko askatasuna dauka. Beraz, baldintza berezietan honek NADP⁺ erreduzitu beharrean, elektroiak transferitzen dizkio b₆f zitokromoari horrela elektroien garraio zikloa berriz eratuz. Prozesu horretan gainera H⁺ ak sartzen dira lumen aldera, horrela protoi gradientea eratuz eta beraz ATP gehiago eratzeko aukera emanez. Aldiz, ahalmen erreduzitzailea gutxitzen da, hau da, NADPH gutxiago eratuko dira. Prozesu honi **elektroien garraio ziklikoa** deritzo. Besteari aldiz, **elektroien garraio ez-ziklikoa**.



Landareen gune batzuek ez dute II fotosistemarik, beraz, uraren hidrolisirik ez denez emango, ezin izango dute O₂-rik eratu.

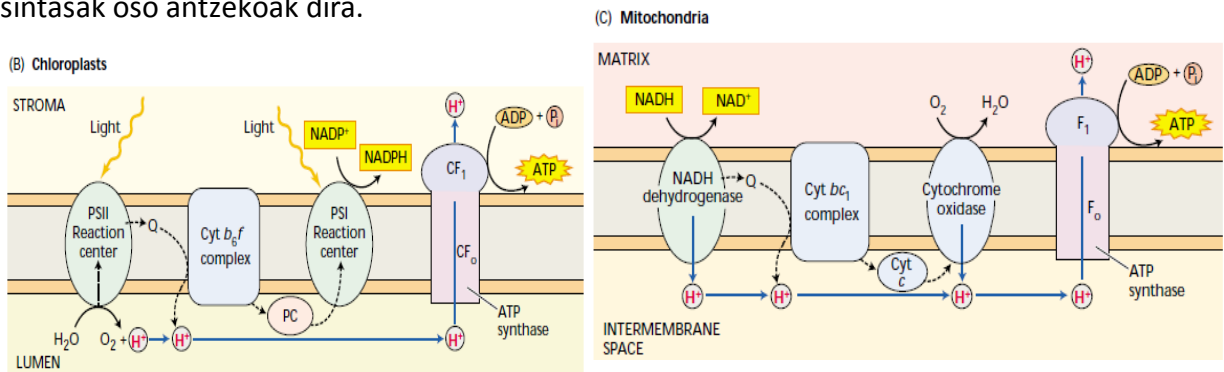
Azkenik, elektroien garraioaren bidez eratutako protoi gradientearen indarra erabiltzen da ATP eratzeko ATP sintasa konplexuaren bidez, estromaren aldean dagoena. Horregatik, esaten da ATP sintesia elektroien garraioarekin akoplatuta dagoela, elektroien garraio bidez eratzen delako protoi gradientea eta ondorioz ATP sintesia. Oso garrantzitsua da tilakoideen mintza protoiekiko iragazgaitza izatea, protoi gradientea eratu ahal izateko. Badaude konposatu batzuk, desakoplatzaileak deritzenak, ionoforoak esaterako, mintza zultzeko ahalmena daukatenak, eta protoi gradientea guztiz ezabatzen dute, ondorioz ezin izango da ATPrik eratu.

Kloroplasto eta mitokondrioen arteko desberdintasunak

Kloroplastoen kasuan, H₂O-ren oxidazioa ematen da O₂ askatuz, eta azkenik NADP⁺en erredukzioa gertatzen da NADPH + H⁺-ra. Kasu honetan erredukzio potentziala, positiboetik negatiboenera doa, eta horregatik, argiaren energia beharrezkoa da prozesua bideratzeko.

Mitokondrioetan aldiz, justu kontrakoa gertatzen da, NADH-ren oxidazioa NAD⁺-ra eta O₂-ren erredukzioa H₂O-ra. Hemen aldiz, erredukzio potentziala negatiboetik positiboenera doa, beraz prozesua espontaneoki gertatzen da.

Bietan eratzen da ATP, baina izen desberdinak erabiltzen dira ATParen eraketa deskribatzeko batean eta bestean. Kloroplastoen kasuan, fotofosforilazioa deritzo, argiaren energia erabiltzen baita hori lortzeko. Mitokondrioenean aldiz, fosforilazio oxidatiboa, izan ere, prozesua ematen da hasieran NADH oxidatzen delako. Bietan ATP sintasak oso antzekoak dira.



Herbizidak

Herbizida ezberdinak daude, eta horietako batzuk elektroien garraioa blokeatzen dute, esaterako, DCMU eta paraquat.

DCMU-ren kasuan, II fotosistemaren D1 proteinan kokatzen da, eta Q_B rekin konpetitzen du lotura lekurako. Hau da, DCMU-k lotura lekua kendu diezaioke eta elektroia hartu. Baina kasu honetan, DCMU elektroiarekin geratzen da, izan ere, erredox potentzial oso positiboa du. Elektroia berak hartzen duenez, honen garraioa oztopatzen du.

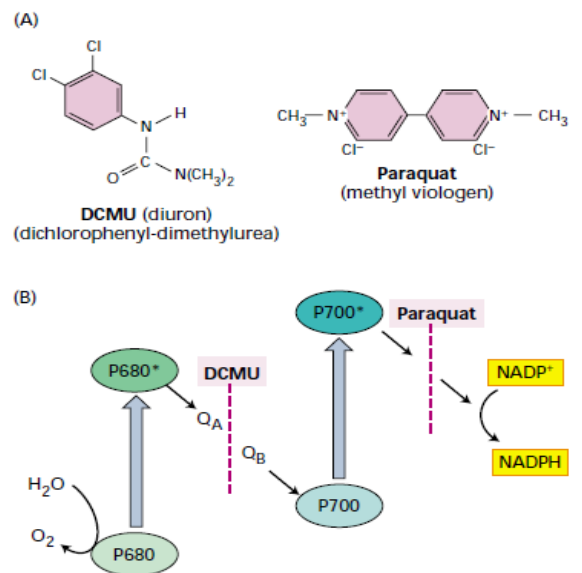
Paraquaten kasuan aldiz, I fotosistemako ferredoxina lotutik hartzen ditu elektroiak,

ondoren O₂-ri pasatuz O₂^{-•} (superoxido) eratzeko. Superoxidoa oso kaltegarria da kloroplastoen osagai askorentzako, batez ere lipidoentzako.

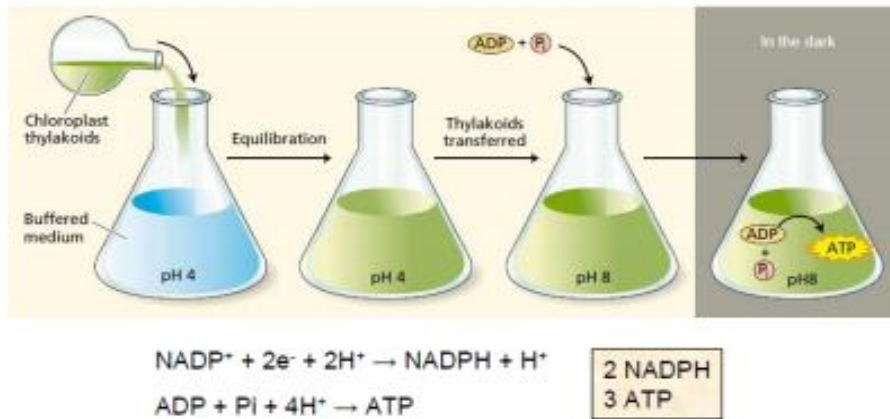
Kasu bietan ez da NADPH-rik ia eratuko, elektroien garraioa blokeatzen baitute.

Teoria kimiosmotikoa kloroplastoetan

Jagendorfekek egindako esperimentuaren bidez frogatu zuten ATP ekoizteko mekanismo kimiosmotikoak dituztela landareek. Ikertzaileek kloroplastoen tilakoide batzuk isolatu zituzten, eta pH=4an zegoen disoluzio batetan jarri zituzten. Kloroplasto hauek pH hortara ekilibratu ziren. Ondoren tilakoide hauek pH=8an zegoen disoluzio batetara transferitu zituzten, eta ADP eta P_i gehitu zuten soluziora. Hau, ilunetan jarri zuten eta azkenik ikusi zuten ATPa eratzen zela. Honela, ikusi zen, eragindako pH aldaketa nahikoa zela protoi gradiente bat eratzeko (kloroplastoen barnean protoi



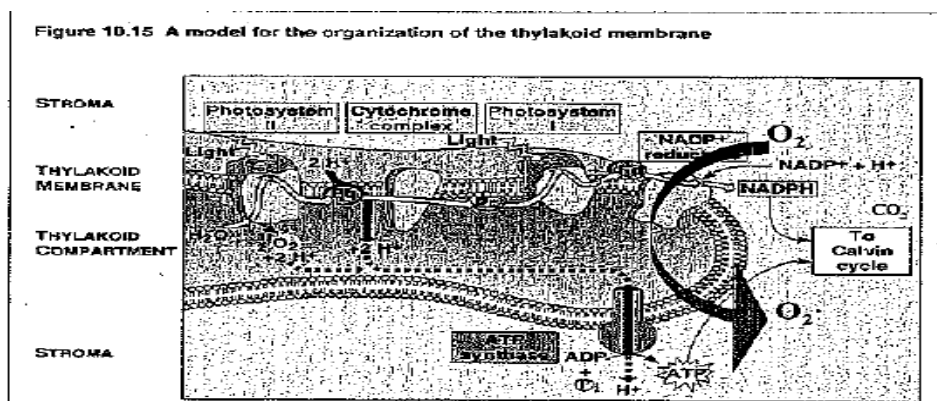
kontzentrazioa handiagoa delako), argirik gabe, eta horrela ATPa eratzeko. Honela egiaztatu zen Mitchell-en teoria kimiosmotikoa, hau da, mintz batean eratzen den potentzial elektrokimikoa ATPa eratzeko nahiko energia eskaini dezakeela.



Klasean aipatutako gauza batzuk (ez dut uste azterketan sartzen denik)

Gerta daiteke estres egoeran, zelulen estomak itxita egotea, eta beraz estrometara ez sartzea CO₂. Hori dela eta ezin izango da Calvin zikloa gertatu eta NADPH metatu egingo da. Gainera, eguzkia baldin badago, orduan elektroio garraio katean elektroioak ferredoxinari pasatzean, honek NADP⁺-ri pasatu beharrean, oxigenoari emango dizkio elektroioak, horrela superoxidoa eratuz, zeina oso kaltegarria den mintzean dauden lipidoentzako batez ere.

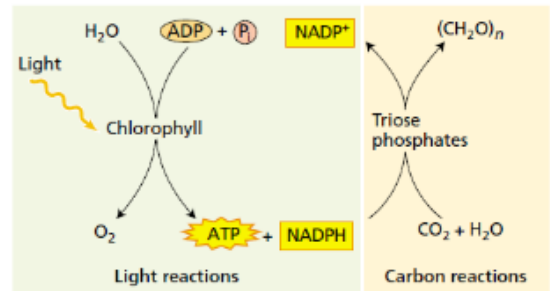
Hala ere, babes mekanismo ezberdinak dituzte landareek kasu hauei aurre egiteko,



esaterako antioxidatzaileak (askorbatoa adb), superoxido dismutasa, I eta II fotosistemak desakoplatzea, eguzkitik hartutako energia bero bezala disipatzea etab.

7.GAIA. KARBONO DIOXIDOAREN FINKAPENA

Fotosintesiaren argipeko fasean NADPH eta ATP produzitzen dira eta O_2 erreduzitzen da. Ilunpeko (ez du nahi esan ilunpean gertatu behar dela) fasean, berriz, Calvin-Benson zikloa (C3 zikloa) emango da kloroplastoen estroman. Ziklo honetan CO_2 finkatzen da 5 karbonoko molekula bat karboxilatuz, errubiskoaren bidez. Karboxilazioaren ondoren, erredukzioa emango da, non lehen sortutako NADPH eta ATP erabiliko diren. Azkenik, berreskurapen fase bat egongo da non hasierako substratua lortuko den berriz eta ATP asko gastatuko den.



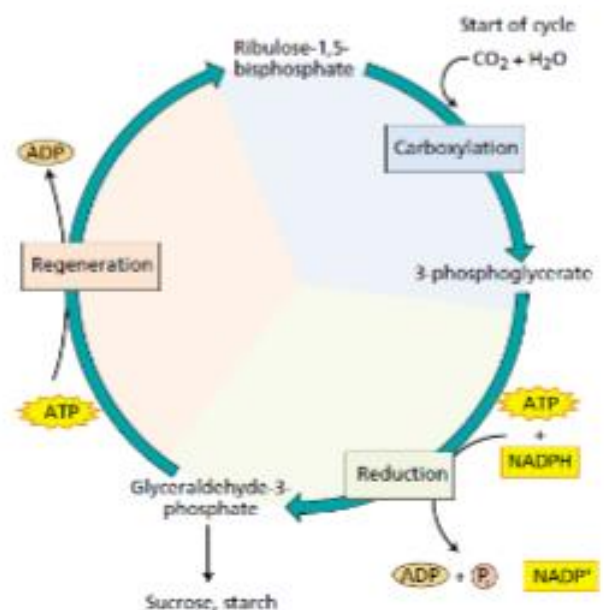
Fotosintesiaren argipeko erreakzio eta karbono erreakzioen eskemak.

Calvin-ek *Chlorella* algarekin lan egiten zuen. Alga hau zelulabakarra da, erraz lan egin daiteke berarekin eta goi mailako landareen oso antzekoa. C14-az markatutako CO aplikatzen zioten, denbora desberdinetan. Etanolarekin tratatzen zuten konposatu erradioaktiboaren sorrera ekiditeko eta kromatografia tridimentsionala egiten zuten zelularen osagaiekin. Helburua zen ikustea zein konposatutan agertzen zen markatutako karbonoa. Gero eta denbora gehiago egon, orduan eta konposatu gehiagotan agertzen zen. Denbora laburtzen ikusi zuten 5 segundotan C14 agertzen zen konposatu nagusia fosfoglizeratoa zela. Beraz, ondorioztatu zuten hori zela CO_2 -ren finkapenaren lehenengo konposatua. Pentsatu zuten errubiskoaren substratua 2 karbonokoa izango zela, baina gero ikusi zuten 5C-koa zela eta bitartekari ezegonkor bat sortzen zela. 3 erribulosa-rekin 15 karbono izango genituzke eta triosa bat lortuko genuke. $6CO_2$ -ekin bi triosa lortuko genituzke eta hortik hexosa bat (glukosa).

Bereziki mesofiloko zeluletan gertatuko dira erreakzioak eta erreakzio guzti horiek gertatzeko garrantzitsuak dira landareetako estomak. Hosto barruan mesofiloko zelulaz gain aire guneak daude, non CO_2 eta ura egongo diren. Estomen bidez CO_2 -ren sarrera kontrolatuko da, CO_2 gradiente baten alde sartuko delarik, kanpoko CO_2 kontzentrazio handiagoa delako. Horrekin batera, estoma irekitzean ura irtengo da eta landareak sartzen den CO_2 eta galtzen den ura kontrolatu behar ditu.

Calvin zikloan hiru fase emango dira:

1. Karboxilazioa: 5 karbonoko molekula bat karboxilatuz 3 karbonoko bi molekula lortuko dira. 5C-ko molekula erribulosa-1,5-bifosfatoa izango da eta karboxilazioa inguruko CO_2 molekularen bidez emango da. Lortuko diren 3C-ko bi molekulak fosfoglizeratoa izango dira.



2. Erredukzioa: argipeko fasean lortutako ATP eta NADH erabiliko dira 3-fosfoglizeratoa erreduzitu eta glizeraldehido-3-fosfatoa lortzeko.
3. Birsorkuntza: glizeraldehido-3-fosfatotik erribulosa-1,5-bifosfatoa berreskuratuko da.
1. Karboxilazioa:

Substratua erribulosa-1,5-bifosfatoa izango da (5C) eta errubiskoak katalizatuko du erreakzioa. Erreakzioan, batetik, karboxilazioa gertatuko da zeinaren ondorioz oso gutxi irauten duen bitartekari bat sortuko den (6C). Ondoren, hidrolisia gertatuko da eta horren ondorioz 3C-ko bi molekula sortuko dira (3-fosfoglizerato).

Errubiskoa munduko entzima ugariena kontsideratzen da eta hostoetako proteina solugarrien %40-a da, hau da, landareetako proteina nagusia. Bere molaritatea bere substratua den CO₂-rena baino handiagoa da (500 aldiz) eta nitrogenoa metatzeko modu gisa ere kontsideratzen da. 8 azpiunitate handi (L: large) eta 8 txiki ditu (S: small). Azpiunitate handiak kloroplastoko DNA-k kodifikatzen ditu eta txikiak nukleoan daude kodifikatuta. Azken hauek zitoplasmako erribosometan sintetizatu, kloroplastora sartu eta bertan azpiunitate handiarekin lotzen dira. L (large, zati handia) zatiak karboxilasa eta oxigenasa aktibitateak ditu, hau da, leku katalitikoaren unitate handian dago eta unitate txikia eboluzioan zehar agertu da erreakzioa eraginkorrago izateko, konformazioan lagunduz. Bakterioetan agertzen den errubiskoa L2 (bi azpiunitate handi), L4 (lau handi) edo L8 (8 handi) izan daiteke.

2. Erredukzio fasea:

3-fosfoglizerato ATP bat kontsumituz 1,3-bifosfoglizerato bihurtzen da. Ondoren, NADPH erabilia aldehido bihurtzen da, fosfato bat galduz. Glizeraldehidoa dihidroxiazetona fosfato bihurtzeko isomerasa baten bidez.

Estekiomentria kontuan hartuz, 3 CO₂ molekulatik hasita triosa bat lor daiteke.

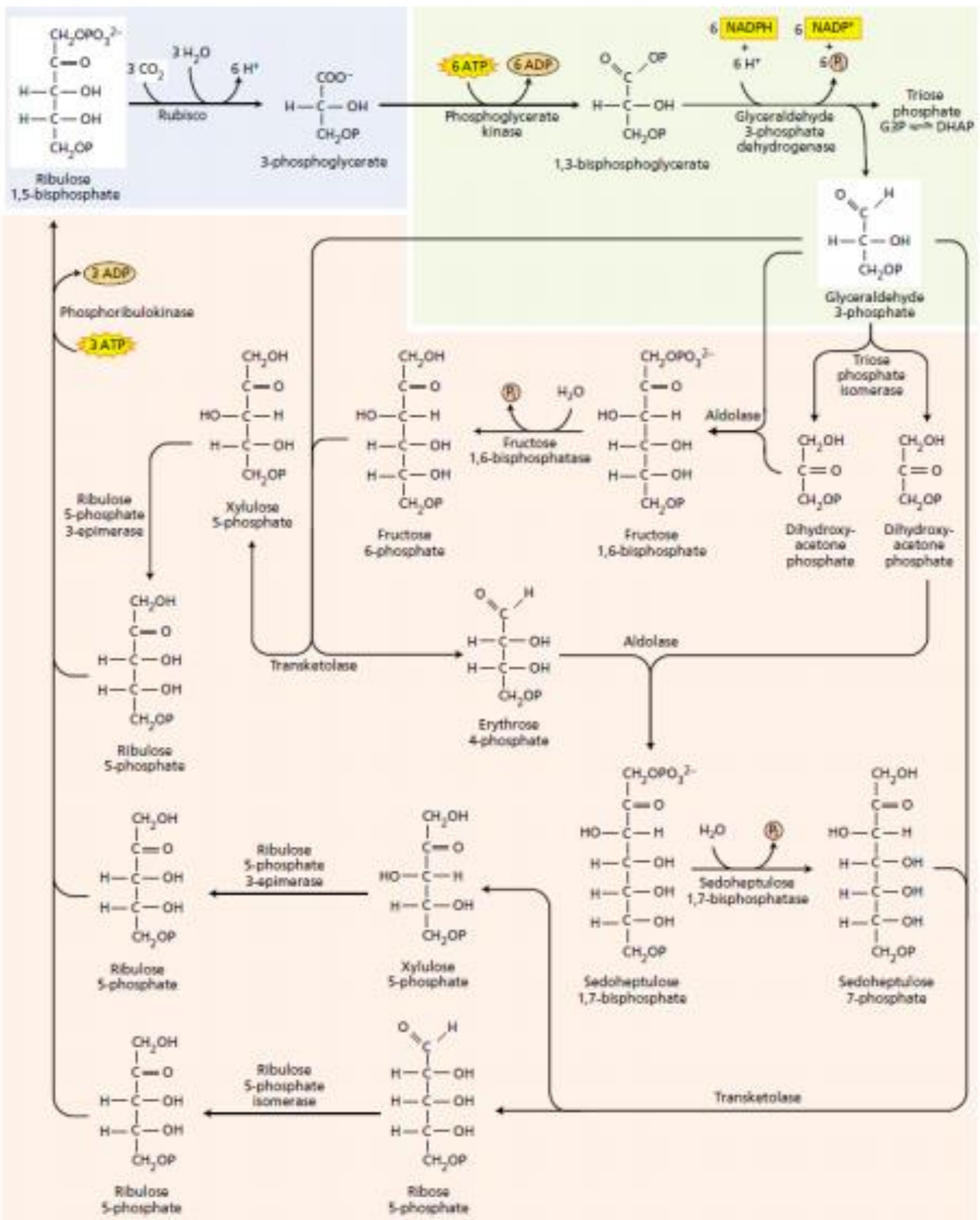
CO₂-ren karbonoa naturan egon daitekeen karbonorik oxidatuena da (+4). 3-fosfoglizerato molekularen karbonoa erreduzituago agertzen da (+3), are gehiago erreduzitzen da erredukzio prozesuaren ondorioz (+1). Orokorrean, Calvin zikloaren lehenengo erreakzioen helburua atmosferako karbonoaren erredukzioa da, konposatu organikoaren finkapena errazteko. Taulan Calvin zikloaren erreakzio guztiak zerrendatuta agertzen dira, baita horiek katalizatzen duten entzimak adierazita ere. CO₂ molekula bat finkatzeko argipeko fasean lortutako 3 ATP eta 2 NADPH molekula beharrezkoak dira (balantzea).

Reactions of the Calvin cycle	
Enzyme	Reaction
1. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase	6 Ribulose-1,5-bisphosphate + 6 CO ₂ + 6 H ₂ O → 12 (3-phosphoglycerate) + 12 H ⁺
2. 3-Phosphoglycerate kinase	12 (3-Phosphoglycerate) + 12 ATP → 12 (1,3-bisphosphoglycerate) + 12 ADP
3. NADP:glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase	12 (1,3-Bisphosphoglycerate) + 12 NADPH + 12 H ⁺ → 12 glyceraldehyde-3-phosphate + 12 NADP ⁺ + 12 P _i
4. Triose phosphate isomerase	5 Glyceraldehyde-3-phosphate → 5 dihydroxyacetone-3-phosphate
5. Aldolase	3 Glyceraldehyde-3-phosphate + 3 dihydroxyacetone-3-phosphate → 3 fructose-1,6-bisphosphate
6. Fructose-1,6-bisphosphatase	3 Fructose-1,6-bisphosphate + 3 H ₂ O → 3 fructose-6-phosphate + 3 P _i
7. Transketolase	2 Fructose-6-phosphate + 2 glyceraldehyde-3-phosphate → 2 erythrose-4-phosphate + 2 xylulose-5-phosphate
8. Aldolase	2 Erythrose-4-phosphate + 2 dihydroxyacetone-3-phosphate → 2 sedoheptulose-1,7-bisphosphate
9. Sedoheptulose-1,7-bisphosphatase	2 Sedoheptulose-1,7-bisphosphate + 2 H ₂ O → 2 sedoheptulose-7-phosphate + 2 P _i
10. Transketolase	2 Sedoheptulose-7-phosphate + 2 glyceraldehyde-3-phosphate → 2 ribose-5-phosphate + 2 xylulose-5-phosphate
11a. Ribulose-5-phosphate epimerase	4 Xylulose-5-phosphate → 4 ribulose-5-phosphate
11b. Ribose-5-phosphate isomerase	2 Ribose-5-phosphate → 2 ribulose-5-phosphate
12. Ribulose-5-phosphate kinase	6 Ribulose-5-phosphate + 6 ATP → 6 ribulose-1,5-bisphosphate + 6 ADP + 6 H ⁺
Net: 6 CO₂ + 11 H₂O + 12 NADPH + 18 ATP → Fructose-6-phosphate + 12 NADP⁺ + 6 H⁺ + 18 ADP + 17 P_i	

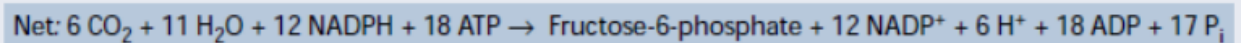
Note: P_i stands for inorganic phosphate.

* 1., 6. eta 9. erreakzioen pH optimoa 8 da, pH horrek estomak irekita mantentzea ahalbidetzen du.

** 3., 6., 9. eta 12. erreakzioetan tierredoxinak ere parte hartzen du.



Calvin zikloa.

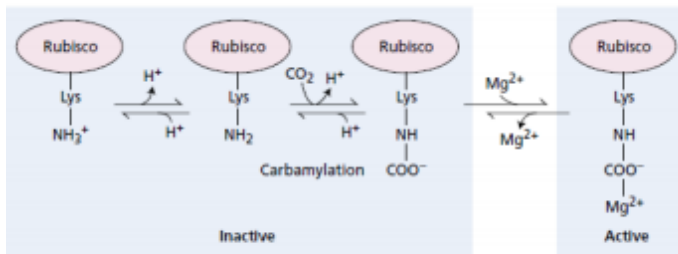


6 erribulosa-1,5-bifosfato molekula 6 CO₂-rekin erreazionatuz 6 karbonoko molekula bat lotuko dugu eta 6 erribulosa-1,5-bifosfato molekulak (5C) berreskuratuko dira.

Clavin-Benson zikloaren errgeulazioa:

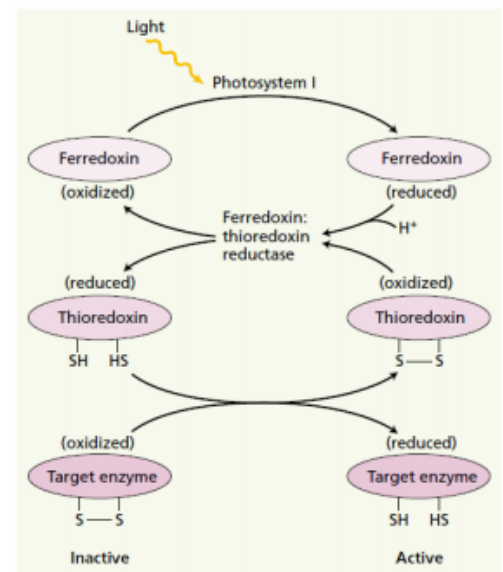
1. Argiaren bidez:

- Nahiz eta calvin zikloa ez den gertatu behar derrigorrez argia dagoenean, argipeko erreazioetan argia egon behar da eta ATP eta NADPH sortzeko. Beraz, Calvin zikloa bera er ehorren menpe dago, ATP eta NADPH horiek behar baitira CO₂ erreduzitzeko.
- Ioiaren kontzentrazioan eragina du argiak:
 - H⁺-en kontzentrazioak eragina du pH-an. Errubiskoaren, fruktosa-1,6-bifosfatoaren eta sedoheptulosa-1,7-bifosfatoaren pH optimoa 8-koa da. Calvinen zikloa estroman gertatzen da eta argia dagoenean pH-a estroman 8 da, protoiak lumenara sartzen baitira, estromako protoi kontzentrazioa jeitsiz eta pH-a igoz.
 - Mg²⁺ lumenetik estromara irteten da, karga konpentsatzeko. Argia dagoenean Mg²⁺ kontzentrazioa handitzen da, H⁺ sartu egiten baita. Errubiskoaren aktibazioan karbamilazioa eman behar da lehenik eta ondoren Mg²⁺ karboxilo taldeari lotuko behar zaio. Errubisko aktibasa entzima batek ere laguntzen du errubisko aktibatzen. Karbamilazioko CO₂-ak ez du zerikusirik Calvin zikloko CO₂-arekin. Errubiskoa %30ean aktibatzen da soilik, errubiskoaktibasa entzimaren presentziaz errubiskoa %100ean aktibatzen da.



Errubiskoaren karbamilazioa.

- Tioerredoxinaren mekanismoa: Zenbait entzimak mekanismo hau behar dute aktibatzeko (NADP:glizeraldehido-3-fosfato deshidrogenasa, fruktosa-1,6-bisfosfatasa, sedoheptulosa-1,7-bisfosfatasa eta erribulosa-5-fosfato kinasa). Entzima horiek bi cisteinaren arteko disulfuro zubiak dute eta inaktibo daude argirik ez dagoenean (-S-S-). Zubi hori erreduzitu behar da (-SH HS-), aktibo bihurtzeko eta hori tioerredoxinaren bidez emango da. Prozesu hau argiaren menpe dago, izan ere, elektroiz guztiak ez dute NADPH-n bukatzen argipeko erreazioan; Ferredoxina I fotosistemaren ondoren erreduzitzen da eta



Tioerredoxinaren mekanismoa.

horrek tierredoxina erreduzituko du. Tierredoxinak itu entzima erreduzituko du, aktibatuz. Beraz, erredukzio hori gertatzeko argia behar da.

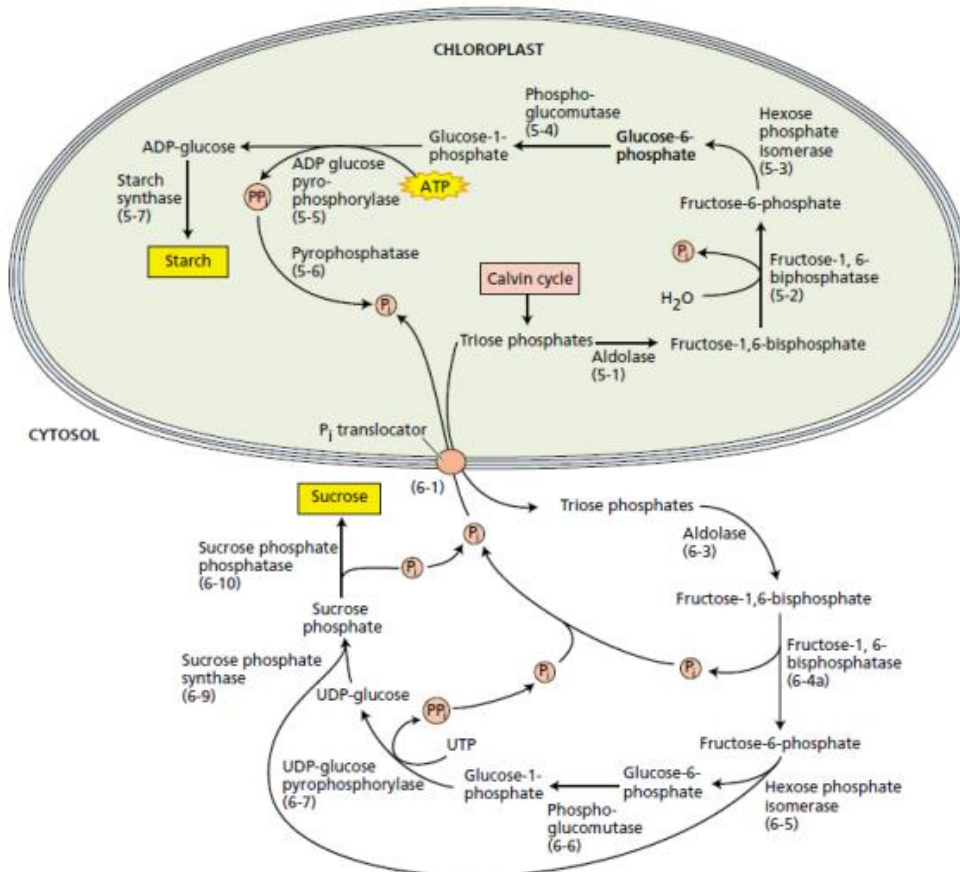
2. Konpratimentalizazioa:

Calvin zikloan agertutako azken triosa fosfata ez da geldituko estroman, zitosolera joango da. Kloroplasto barruan gelditzen bada, almidoia sintetizatuko da, erreserba karbohidrato bezala eta hori granulu zuri bezala ikusiko da. Triosatik hainbat erreakzioen bidez glukosa-1-P lortzen da, ondoren ATP-ren bidez energizatu eta almidoiaren katera gehitzen da.

Eskaria badago beste organuetan, kanpora irteten bada, zitosolean sakarosa sintetizatuko da eta floemaren bidez garraiatuko da, adibidez, sutraietara. Triosa bezala irteten da eta lehenik fruktosa bihurtzen da. Hortik bi bide hartzen dira, fruktosa bezala gelditzea edo glukosa bihurtzea. Glukosa bihurtzen bada, energizatzeko ATP beharrean, UTP erabiltzen da.

Garraiatzaileak triosa fosfata ateratzen du eta fosfata sartzen du estromara, adli berean. Sakarosaren bidean fosfato inorganiko asko sortuko dira eta horrek ahalbidetuko du estromara sartzea eta triosa gehiago ateratzea. Ez badago sakarosaren eskaria, erreakzioak ez lirateke amaieraraino iritsiko eta ez lirateke hainbeste fosfato sortu eta estromara sartuko. Beraz, triosak ere ez lorrateke irtengo.

Almidoia ez du eragiten Calvin zikloaren orekan, baina gerta liteke fotosintesi asko badago eta almidoi gehiegi metatzen bada, granulo asko metatuz eta fotosintesia gera daiteke ez dutelako uzten argia pasatzen.

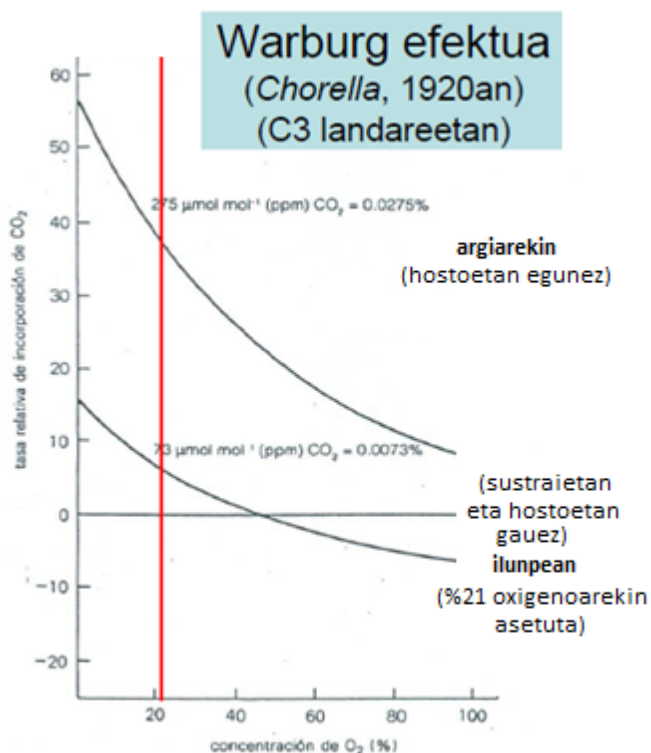


Konpartimentalizazioa.

8. GAIA → FOTOARNASKETA.

(GLIKOLATOAREN BIDEZIDORRA, C2 ZIKLOA)

Warburg efektua



Warburg efektuak oxigenoaren presentzian fotosintesi prozesua inhibiturik dagoela deskribatzen du. Fenomeno hau lehen aldiz 1920. urtean ikusi zuten *Chorella* izeneko organismoan, baina aurrerago C3 landareetan, hau da, goi mailako landareetan ere ematen zela ikusi zuten.

Idea hau jarraian deskribaturiko esperimentuan oinarritzen da, non CO₂ finkapen maila adierazten den oxigeno maila desberdinetan. Esperimendua bi CO₂ kontzentrazio finkotan burutu zen eta ikusten dezakegunez karbono dioxidoaren finkapena eta beraz fotosintesi maila gutxituz doa oxigeno maila handitzen den heinean.

Karbono dioxidoaren finkapena neurtzeko iRGA (InfraRed Gas analyses) izeneko gailua erabiltzen da, zeinak infragorria xurgatzen duten gasak neurtzen dituen. Infragorria xurgatzen duten gas nagusiak karbono dioxidoa, ur lurruna, metanoa (CH₄) eta oxido nitrosoa (N₂O) dira. Gailu hau horrela erabiltzen da:

Pintzen bidez landarea heldu eta hostoetatik igarotako CO₂ maila neurtzen doa; CO₂ maila gutxitzeak esan nahi du hostoa karbono dioxido hori xurgatzen ari dela. Lehenik desagerpen maila neurtzen da eta honi hostoaren azalera zatitzen zaio (unitatea: μmol CO₂ / m² · s). Aparatuak neurtzen duena finkaturiko CO₂ kantitate totala da eta beraz, ez du desberdintzen nondik datorre: arnasketa mitokondrialetik, fotosintesitik. Gure interesekoa fotosintesi garbiari dagokion karbono dioxido finkapena da

Fotosintesi garbia = fotosintesi gordinaren tasa – arnasketa gordinaren tasa

Fotosintesia oxigenoaren presentzian inhibitu baino, arnasketaren aktibazioz bere tasa gutxitzen denaren ideia gailendu zen eta arnasketa horren aktibazioa frogatzeko hainbat esperimendu burutu zituzten.

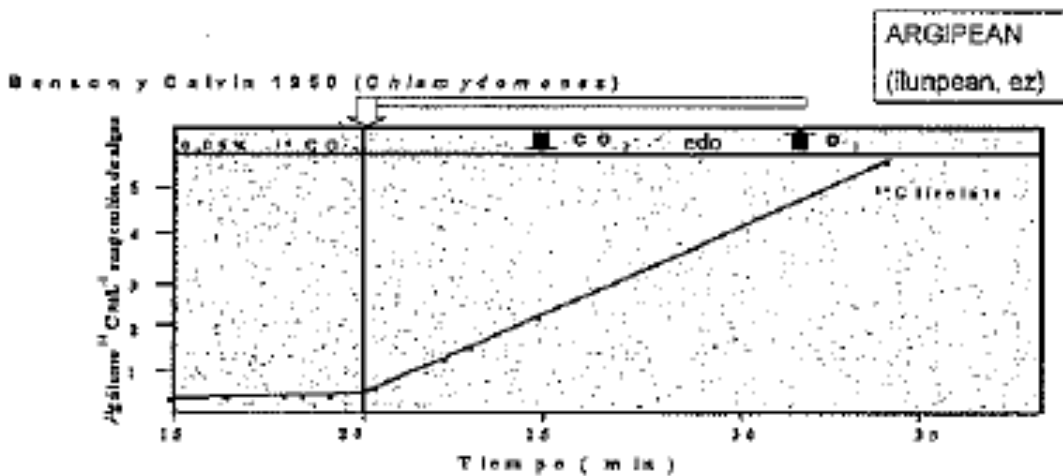
Esperimentuak bi kondizio desberdinetan burutuak izan ziren, batzuk argiaren menpean eta besteak ilunpetan. Argipean egindako esperimenduetako batean landareari DCMU izeneko herbizida gehitu zioten zeinak elektroiz garraioan parte hartzen duen II.fotosistema inhibitzen duen. Hau gehitzean, ez zen Warburg efektua betetzen, hau da, ez zen fotosintesiaren tasa

gutxitzen argia egonda nahiz eta oxigenoa gehitu, ezin baitzen arnasketa eman. Argipean egindako bigarren esperimentuan zianuroa gehitu zuten, zeinak arnasketa mitokondriala inhibitzen duen. Warburg efektua inongo aldaketarik gabe betetzen zela ikusi zuten, hau da, fotosintesi maila gutxitzen ez zela, beraz, fotosintesi tasaren jeitsiera eragingo zuen bestelako arnasketa mota bat (arnasketa mitokondriala ez zena) egon behar zenaren ideia sortu zen.

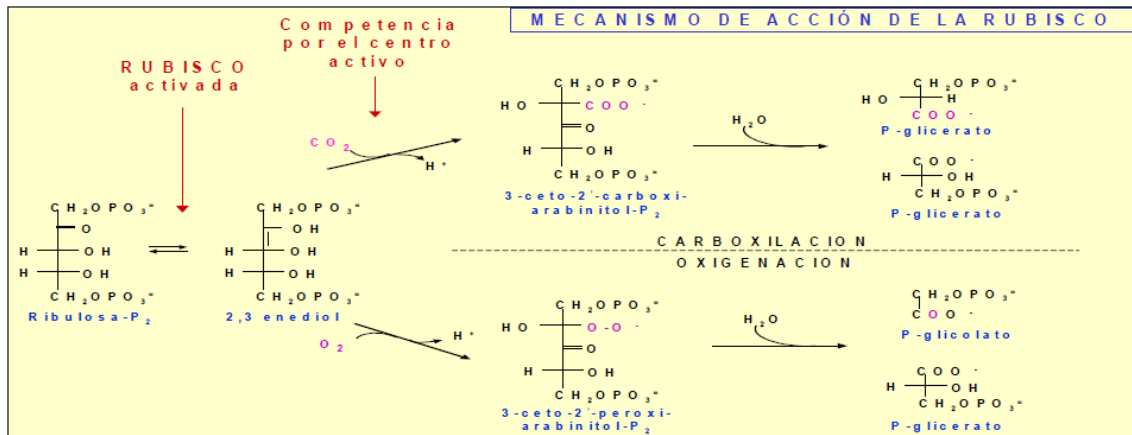
Ilunpean egindako esperimentuan %21 oxigeno gehitu zuten, oxigeno kantitate horrekin mitokondrioetako elektroi garraioa aseturik baitago. Ikusi zen Warburg efektua betetzen ez zela eta horrela, esperimendu guzti hauen emaitzak kontuan hartuta ondorioztatu zuten, oxigenoaren presentziak baino, arnasketaren aktibazioak eragiten zuela fotosintesi tasaren jeitsiera eta arnasketa hori ez zela mitokondriala, baizik eta argiaren presentzian baino ematen ez zen arnasketa mota bat zela.

Calvin eta Bensonen esperimendua

Bi zientzilari hauek, *Chlamydomonas* izeneko organismoan glikolatoa neurtzeko esperimendu bat burutu zuten. Esperimendu horretan denbora tarte batean zenbat glikolatu markatu (CO_2 14 arekin markatua) agertzen zen neurtzen zuten zehazki argipean. Esperimendua puntu batean bitan banatzen zuten, batean CO_2 maila gutxitu eta bestean O_2 maila igotzen zutelarik, baina bietan emaitza berdinak lortu zituzten: glikolatu markatuaren kontzentrazioaren igoera. Honekin ondorioztatu zen errubiskoak bi sustratu dituela, hau da, karbono dioxidoa eta oxigenoa finkatzen dituela argipean.



Bai karbono dioxidoa eta baita oxigenoa ere gune aktibo berean sartzen dira eta beraz, lehia bat ematen da hauen artean. Esperimendu zinetikoen bidez bi sustratuekiko espezifikotasuna neurtu da eta ikusi da karbono dioxido eta oxigenoa kantitate berean jarriz gero 80 aldiz gehiago erabiltzen duela karbono dioxidoa, afinitatea handiagoa baitauka. Beraz, karboxilazioa oxigenazioa baino 80 aldiz gehiago gertatuko da, karboxilazioaren abiadura 3 aldiz handiagoa izango delarik. Bestalde ikusi da karbono dioxido kontzentrazioa 0,0416 aldiz handiagoa dela. Lehian, kasuen %25 ean oxigenazioa eta %75ean karboxilazioa emango da.



Fotoarnasketa

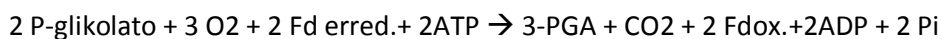
Fotoarnasketa argipean ematen den prozesua da, errubisko entzimaren eta Calvin zikloaren menpekotasuna duena eta bere entzima propioak behar dituena. Helburua calvinen zikloan oxigenazioa gertatu izanagatik eratutako fosfoglikolatoa karboxilazioa eman izan balitz eratuko litzakeen fosfogliceratoan bihurtzea da. Bi fosfoglikolatotik fosfoglicerato bakarra lortzen da, prozesuan hiru organuluk hartzen dutelarik parte.

Kloroplastoetatik 2 molekula glikolato peroxisometara garraiatzen dira, horretarako kloroplastoen mintzean dagoen garraiatzaileez eta peroxisometako poroiez baliatuz. Glikolato oxigenasak glioxilato bihurtuko ditu, ur oxigenatua askatuko delarik oxigeno baten kontsumizioz. Ur oxigenatua berez kaltegarria ez bada ere, molekula kaltegarrietan bilakatu daiteke eta horregatik peroxisometan katalasa izeneko entzima aurkitzen da kantitate handitan, ur oxigenatu hori berriz ere oxigeno bilakatzeko. Bi glikolato izanik bi oxigeno kontsumituko badira ere, oxigeno bakarra berreskuratuko dugu katalasaren bidez, beraz, balantzea egitean oxigeno bakarra kontsumituko da.

Glioxilatoa glizinan bilakatuko da ondoren, aminoazido bat dena. Hori dela eta, nitrogeno emaile bat beharrezkoa izango da transaminazioz nitrogenoa igarotzeko. Glioxilato bakoitzak nitrogenoa iturri desberdinetatik jasoko du, batak glutamatotik eta besteak serinatik, horretarako serina edo glutamato glioxilato amino transferasa entzima beharko delarik.

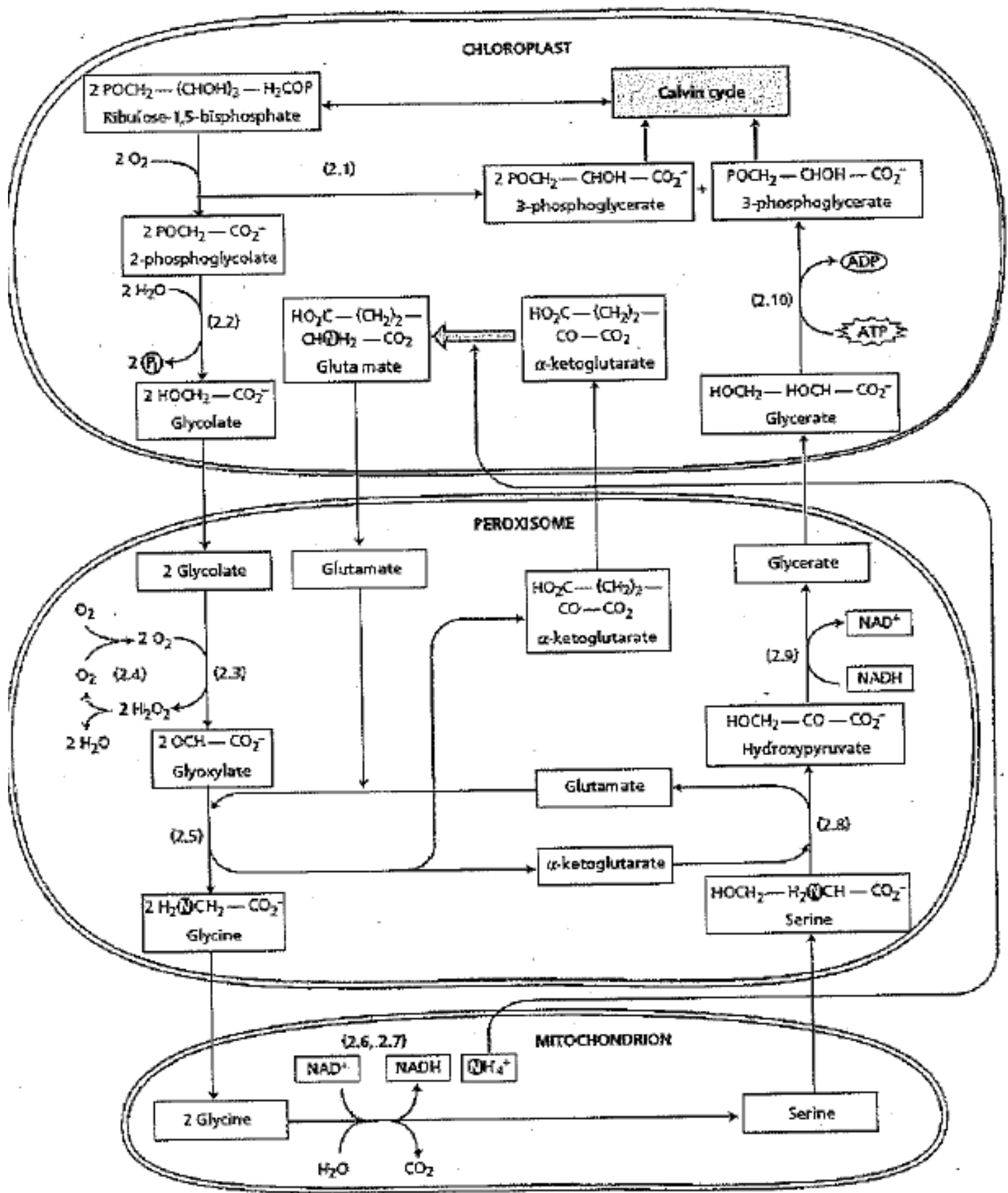
Glizina hau peroxisometatik mitokondrioetara igaroko da eta bertan kopuru handian egongo dira glizina deskarboxilasa eta serina hidroximetiltransferasa. Glizina deskarboxilatu egiten da karbono dioxido bat galduz, arnasketako produktu bat dena. Hau glizerato bilakatuko da eta kloroplastoetara igaroko da, 3 ATP gastatuz 3 fosfogliceratoa lortzeko.

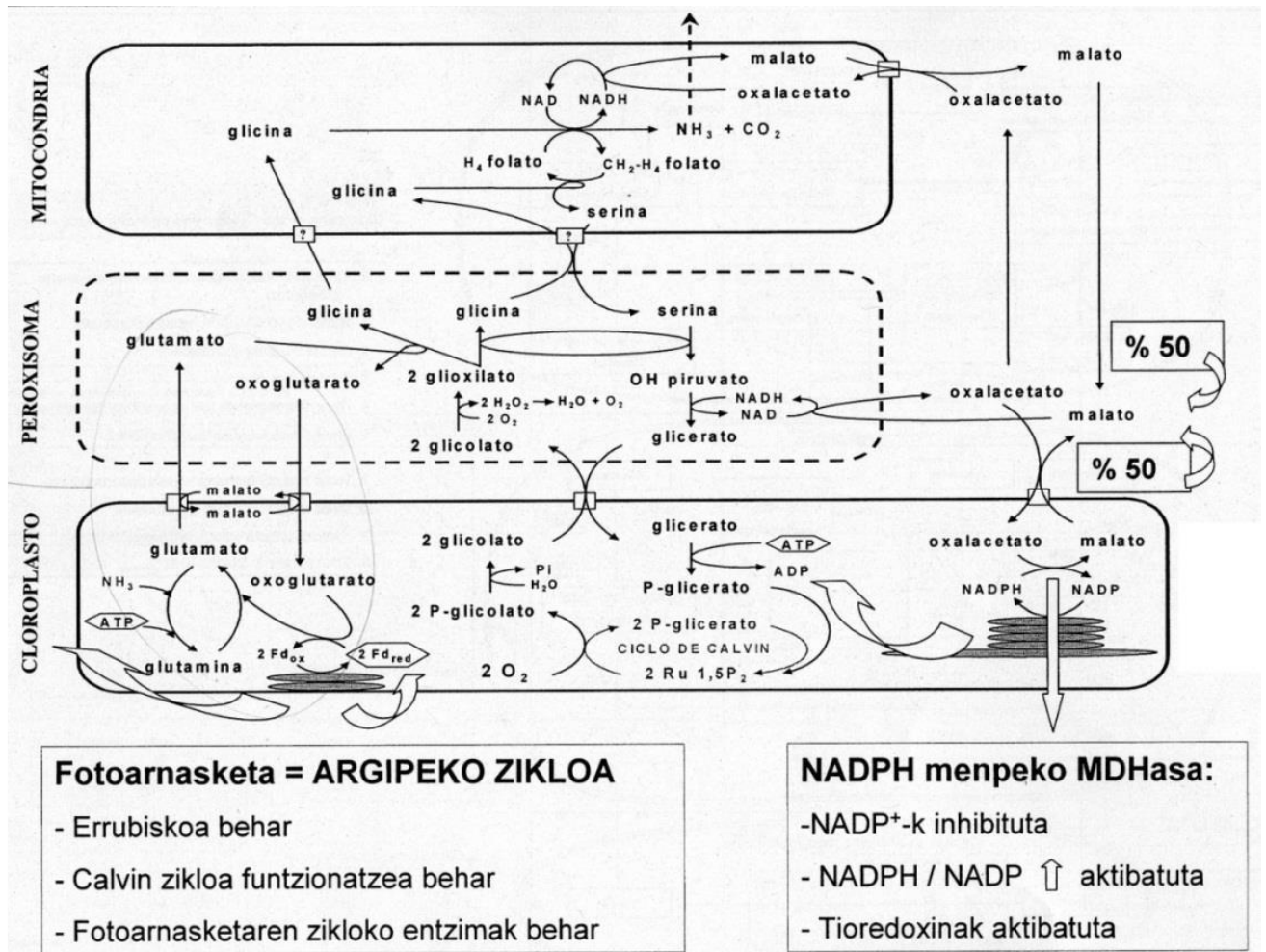
Balantzea:



Nitrogenoaren gaian ikusiko dugun bezala, GS eta GOGAT entzimak beharko dira ferredoxina oxidatzeko.

Prozesuaren amaierarako karbonoaren %75a berreskuratuko dugu, izan ere, 4 karbonotatik 3 berreskuratuko ditugu.





Pentsatzen zen fotoarnasketa energia galera handiak dakarren prozesua baino ez zela baina ikusi da badaudela bi erreakzio gako beharrezkoak direla landareetan. Peroxisometan nahiz eta gantzen beta oxidazioa ematen den, ekoizten den NADH kopurua ez da nahikoa erreakzio hau aurrera eramateko. Hori dela eta, alde batetik mitokondrioetatik NADH gehiago iristen da peroxisometara, malatoari esker, zeina malato deshidrogenasaren bidez oxalazetato bihurtzen den NADH askatuz. Beste alde batetik, kloroplastoetatik ere garraiatzen da malatoa, baina kasu honetan NADPH-a emango du oxalazetatora oxidatzean. NADPH hori kontsumitzeari esker fotosintetik datozen elektroiak kontsumitzen dira.

Temperaturak eragina du errubiskoaren oxigeno zein karbono dioxidoarekiko afinitatean: zenbat eta temperatura handiagoak, orduan eta afinitate handiagoa du oxigenoarekin eta, beraz, orduan eta oxigenaziorako joera handiagoa du. Izan ere, temperaturaren igoerak karbono dioxidoaren kontzentrazioa (oxigenoarekiko, hau da, $[CO_2]/[O_2]$ erlazioa) txikitu egiten du. Beraz, temperaturaren igoerarekin fotoarnasketa-tasa handitu egiten da eta gastu energetikoa altuagoa izango da oraindik.

Gasto energético	
Fosforilación del glicerato	-
Reasimilación del NH ₃	-
Ciclo de Calvin	-
Total	3 ATP + 2 NADPH
25°C → c/o = 3 / 1 → Fijación neta = 2.5 CO₂	
Carboxilación	3 (3 ATP + 2 NADPH) = 9 ATP + 6 NADPH
Oxigenación	1 (3.25 ATP + 2 NADPH) = 3.25 ATP + 2 NADPH
Total	12.25 ATP + 8 NADPH
Por CO ₂ fijado	(12.25 ATP + 8 NADPH) / 2.5 = 4.9 ATP + 3.2 NADPH

¡Síntesis de 15 enzimas y transportadores!

TEMPERATURAREN ERAGINA

Propiedades cinéticas de la RUBISCO:
 $\frac{1}{V_c} = \frac{1}{V_{cmax}} \left(\frac{C_0}{C_0 + K_c} \right) + \frac{1}{V_{o2max}} \left(\frac{O_2}{O_2 + K_o} \right)$

TEMPERATURA → Oxigenación + Carboxilación

Concentraciones de CO₂ y O₂ disueltos:
 $\frac{1}{V_c} = \frac{1}{V_{cmax}} \left(\frac{[CO_2]}{[CO_2] + K_c} \right) - \frac{1}{V_{o2max}} \left(\frac{[O_2]}{[O_2] + K_o} \right) \left(\frac{[CO_2]}{[CO_2] + K_c} \right)^2$

TEMPERATURA → FOTORESPIRACIÓN

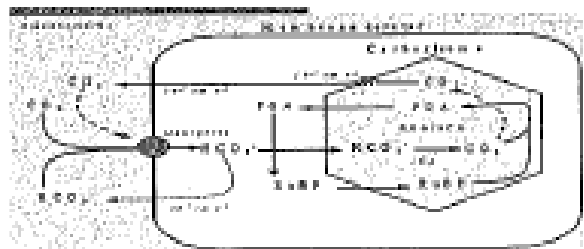
Temperatura (°C)	$[CO_2]$ (µM)	$[O_2]$ (µM)	$\frac{[O_2]}{[CO_2]}$ (µM/µM)	$\frac{[O_2]}{[CO_2]}$ (ppm/ppm)
5	1.424	21.83	0.0423	401.2
15	3.270	15.00	0.0452	319.0
25	5.181	11.60	0.0283	294.6
35	0.982	9.71	0.0244	226.2

Goiko irudietan prozesuak 25°Ctan ematen dira, baina tenperaturak eragin handia dauka, batez ere bi mailatan:

1. Tenperatura igotzean, errubiskoaren propietate zinetikoak aldatuko dira, oxigenazioa gehiago faboratuko da karboxilazioa baino.

2. Tenperatura igotzean, errubiskoaren sustratuaren erlazioa jaitsi egingo da. CO_2 gutxiago egongo da O_2 rekin konparatuz, oxigeno gehiago izango dugu eskuragarri gune aktiboan sartzeko. Hau da, CO_2 ren disolbagarritasun tasa jaitsi egiten da, baita oxigenoarena ere, baina proportzionalki oxigeno gehiago izango du eskuragarri. Honen arrazoa, gasaren disolbagarritasun koefizientea da.

Ingurune urtarretan, karbono dioxidoaren kontzentrazioa oxigenoarekiko askoz txikiagoa da airean baino. Ingurune urtarretan, anhidrasa karbonikoak hartzen du parte. Hau organismo guztietan agertuko da, eta CO_2 eta HCO_3^- en elkartrukea katalizatzeaz arduratuko da, beharren arabera. Bi hauek berdintsuak dira, baina pH altuetan bikarbonato gehiago egongo da.



Landare urtar guztiek CO_2 zelula barrura ponpantzeko mekanismoak garatzen dituzte, behni barruan dagoela, kontzentratzeko. Alga batzuetan pirenoide egitura bat dago, eta barruan errubisko eta anhidrasa karboniko (CA) asko dago. Bikarbonatoa sartzen denean CO_2 bihurtu eta bertatik kanporatzeko, zelula zeharkatzeko arazoak izango ditu. Beraz, CO_2 bertan "metatzeko" mekanismoa izango da, hain zuzen ere errubiskoaren ondoan, oxigenazioa ez hainbeste aldiz gertatzeko.

Zianobakterioetan pirenoidearen paralelo den egitura bat dago. CO_2 bertan sartuta, karboxisoman, ateratzea kostatuko zaio. Mintz plasmatikotik ateratzeko erresistentziarekin konparatuz, handiagoa izango da.

Mutanteak ez dira bideragarriak atmosfera normal batean. CO_2 kontzentrazio altuetan hazten baditugu (adibidez, 2000ppm) oso ondo hazten dira, CO_2 asko dagoenez ez delako oxigenazioa gertatzen. Baina gaur egungo atmosferako CO_2 kontzentrazioan jarriz gero (400ppm), ondo hazten ez direla ikusiko dugu, eta baita hil egiten direla ere, oxigenazioa gertatuko delako.

Estres baldintzetan, lehorre kasuan adibidez, estromak itxiko dituzte landareek. Horrela, ez dute urik galduko, baina ez da CO_2 rik sartuko ezta ere. Zabaltzean, aldiz, CO_2 sartuko da fotosintesia egiteko, baina ura galduko du. Beraz, beharrezkoa izango da bi faktore horien arteko oreka mantentzea. Normalean, garrantzia gehiago ematen zaio urik ez galtzeari, landarea ez deshidratatu eta hiltzeko.

Errubiskoaren gune aktiboan fotoarnasketa ematea posible izango da, O_2 asko egongo delako. Elektroi garraioa saturatua egongo da, eta horrelako egoeretan, garraio horretatik tiratzea komeniko zaigu. Fotoarnasketak laguntza ematen dio landareari, nahiz eta energia gastatu.

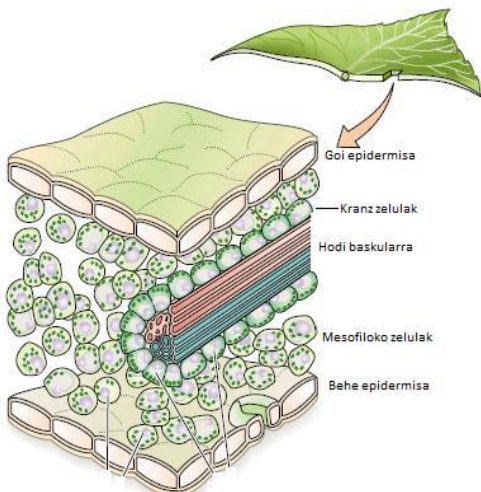
Laburbilduz, oxigenazioa gertatzen bada, fotoarnasketa beharrezkoa da. Baina, *zergatik ematen da oxigenazioa?* Alde batetik, eboluzioan zehar, hasierako atmosferan $[CO_2]/[O_2]$ erlazioa altua zen, hau da, karbono dioxidoaren kontzentrazioa oxigenoarena baino handiagoa zen. Bestalde, fotosintesi oxigenikoa hasi zenean, oxigeno kontzentrazioa igotzen hasi zen, oxigenoaren agerpena ekarri zuen. Kasualitatez, oxigenoak errubiskoaren gune aktiboan ondo enkajatu zuen, eta CO_2 a baino efizienteagoa zenez, eboluzioan zehar CO_2 beharrean, oxigenoa pasa da errubiskoarekin lotzera. Ondorioz, fotoarnasketaren agerpena eta hautespen-presioa oxigenasa jarduera gutxitzea.

Azken honen ondorioz, bakterio fotosintetizataile anaerobioak, zianobakterioak eta landare baskular lehortarrak agertu ziren. Hirurek Sc/o handiak dituzte, 12-15, 40-50 eta 80, urrenez urren. Bestetik, estres baldintzetan fotoarnasketaren funtzio babestzailea onuragarria izan zen. Izan ere, garraio elektriko fotosintetikoa mantentzea ahalbidetuz, oxigeno aktibatua formak agertzea eta aparatua fotosintetikoaren fotooxidazioa ekiditen ditu.

9. Gaia: CO_2 mekanismo kontzentratzailea I: C4 landareak

Landare askok ez dute fotoarnasketa burutzen edo oso gutxitan egiten dute. Landare mota hauek errubisko arruntak dituzte eta burutzen dituzten CO_2 metatzeko mekanismoak direla eta, ez dute fotoarnasketarik egiten. Gai honetan eta hurrengoan mekanismo hauei buruz hitz egingo da, C4 landareen eta CAM landareen mekanismoak hain zuzen. Mekanismo hauek angiospermoetan aurkitu ziren. C4 metabolismodun landareak klima beroetan bizi ohi dira; CAM landareak, aldiz, basamortuetako landareak dira.

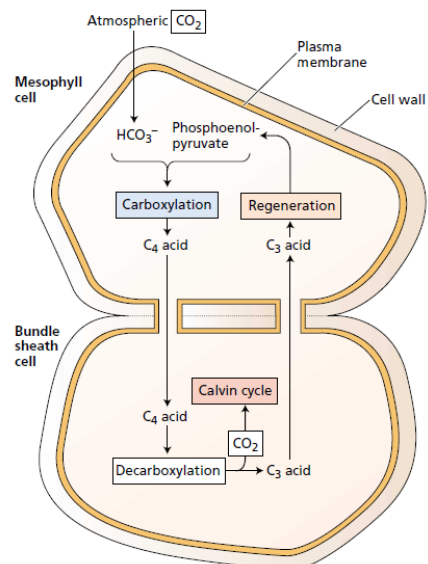
C3 landareak, abantailak dituzte tenperatura baxuetan ($< 25^\circ C$), C4 landareak, ordea, tenperatura altuetan ($> 30^\circ C$) eta argi-intentsitate altuekin. Izan ere, C3 landareek tenperatura baxuetan fotoarnasketa tasa baxua izan ohi dute eta C4 landareek CO_2 ponpatzeko 2 ATP gehiagoko gastua dutenez, balantze energetikoa faboragarria da C3 landareen alde. Baina, tenperatura altuetan C3 landareek fotoarnasketa tasa altuagoa dute eta ondorioz gastua C4 landarena baino handiagoa da kasu honetan.



C4 landareen hostoa ezberdina da landare arruntan (C3) hostoekiko. Bala baskularra inguratzen zelula geruza bat egongo da, (Kranz zelulak) kloroplasto ugaridun zelulak dira (granarik ez da behatu hauetan, FSII ez da agertzen beraz), pareta lodikoak. Plasmodesmo ugari dituzte eta mesofiloko zeluletatik 3-4 zelularteko distantzia mantentzen dute. Suberina handiko pareta izango dute, CO_2 hori ez askatzeko balioko diona.

C4 metabolismoa 16 landare-familetan aurkitu da, monokotiledoneoetan eta dikotiledoneo modernoetan, batez ere, ondorengo espezie batzuetan: Gramineoak (monok.), Ziperazeoak (monok.) eta Kenopodiazeoetan (dikot.). C4 metabolismoak ez du aitzindari bakarra, bat baino gehiago ditu, paraleloki eboluzionatu dutenak hiru bide ezberdinetatik modu independentean.

Markaje bat erabiliz ($^{14}CO_2$), C4 molekuletan malato eta aspartatoa ageri zela ikusi zuten Hawaiiiko eta Sobiet Batasuneko bi ikerketa taldeek, bakoitzak landare bat aztertuz: azukre-kanabera eta artoa urrenez urren. Landare horien hostoak eguzkitan eta $^{14}CO_2$ -ren presentziaz pare bat segundoz utziz, markaturiko karbonoa aspartato eta malato molekuletan agertu zen. 1966an, beraz, Hatch eta Slackek (Australia) azukre-kanaberan C4 zikloa edo C4 landareen fotosintesiaren karbono zikloa aurkitu zuten.



C4 zikloa lau pausutan ematen da. CO_2 estomatik sartzen da eta mesofiloko zelulara HCO_3^- moduan sartzen da, pH-agatik kontzentrazio handiengan baitago.

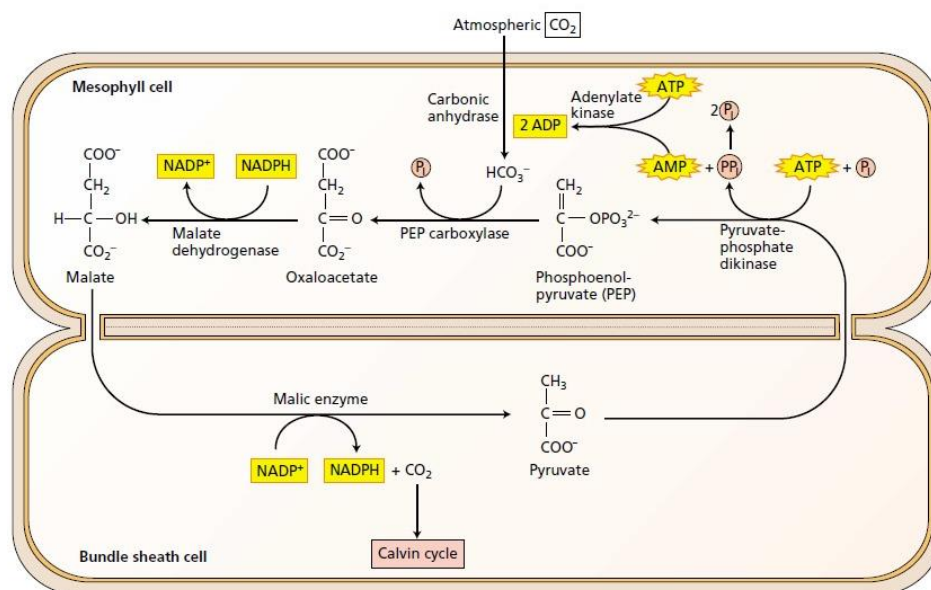
PEP karboxilasari esker, bikarbonatoa zuzenean finkatuko da PEP-rekin, C4 molekula (malatoa edo aspartatoa) sortuz. Kasu honetan ez da errubiskoaren bidez finkatuko, hau ez baita entzima erregulatzailerik nagusia izango. Molekula horren garraioa gertatuko da ondoren mesofilo zelulatik Kranz zelulara.

Entzima batek C4 molekularen deskarboxilazioa eragingo du CO_2 eta C3 molekula sortuz, eta oraingoan errubiskoa egongo da.

Lortutako CO_2 Calvin zikloan sartuko da, eta soberakina gisa geratutako den C3 molekula mesofiloko zelulara garraiatuko da.

Berezitasun batzuk hartu behar dira kontuan ziklo honetan:

- Zelulan $[HCO_3^-]/[CO_2] = 8$ da.
- Mesofiloan pirubatu kinasa eta PEP karboxilasa entzimak daude, azkenak, substratu gisa HCO_3^- duelarik eta oxigenazio jarduerarik ez duelarik.
- Zorroan entzima malikoa, Calvin zikloko entzimak eta fotoarnasketarako entzimak daude.
- Errubiskoak CO_2 substratu gisa erabiltzen du eta CO_2 -rekin saturatu egiten da, CO_2 kontzentrazioa oso altua baita gune honetan. C4 landareen errubiskoaren aktibitatea emendatzen da ureztatzearekin batera, nahiz eta ingurune lehorretara bizitzeko gai izan. Nitrogenoaren asimilazioa derrigorrezkoa da CO_2 finkatzeko. Errubiskoak V_{max} -an funtzionatzen du (C3 landareetan %20-30an).
- Granarik ez dagoenez, II.fotosistema ez da agertzen esan den bezala gaiaren hasieran. Horrek adierazten du ez dela uraren fotolisia emango eta beraz, ez da oxigenoa askatuko.
- Balantzea: CO_2 (mesofiloan) + 2ATP \rightarrow CO_2 (zorroan) + 2ADP + 2Pi. CO_2 molekula bat finkatzeko, beraz, 5 ATP eta 2 NADPH behar dira.

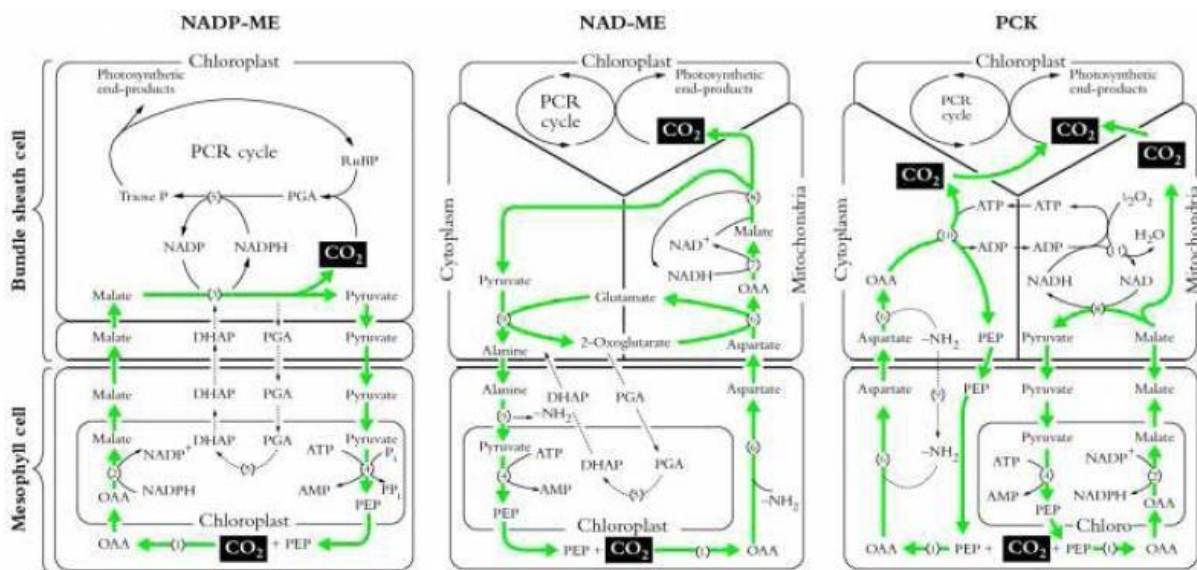


C4 zikloaren eskema, aurrekoa baino zehatzagoa eta banaketa espaziala adierazten duena.

C4 landareetan lau entzima gako daude, malato deshidrogenasa, PEP karboxilasa, pirubato-fosfato dikinasa eta malato deshidrogenasa. Hauek printzipioz zelula guztietan daude, baina zelula mota batzuetan kopuru altuan espresatzen dira. Aipatzekoa da entzimak espazioan banaturik daudela; banaketa espaziala dago. Mesofiloan, PEP karboxilasa eta pirubato kinasa daude; zorroan, berriz, entzima malikoa, Calvin zikloko entzimak eta fotoarnasketako entzimak daude.

Irudia gehien ezagutzen den azpitaldearen eredua da, artoa edota azukre kanaberarena hain zuzen ere. Erreakzioan, malato garraiatzen da mesofilo zelulatik zorroko zelulara eta azken honetan entzima malikoa aurkitzen denez, malatoa deskarboxilatu eta CO₂ lortzen da, Calvin zikloan sartzen dena. CO₂-z gain pirubatoa ere sortzen da. Ondoren, PEP bihurtzen da eta honetarako ATP bat behar da, AMP bihurtzeko. AMP hau berreskuratzeko beste ATP baten gastua dago eta 2 ADP lortzen dira. (Beraz, guztira 2 ATP kontsumitzen dira).

Balantze orokorrean, NADP-ri dagokionez nulua da, hasieran NADP molekula bat erabiltzen da, baina gero berreskuratu; bestetik, 2ATP gastatzen dira. Honetaz gain, CO₂ molekula bat finkatzeko 2 NADPH eta 5ATP gastatzen dira, azken horri dagokionez, 2 ATP CO₂ ponpatzeko erabiltzen dira eta 3 ATP Calvin ziklorako behar dira.



CO₂ Calvin ziklora sartzeko bide ezberdinak.

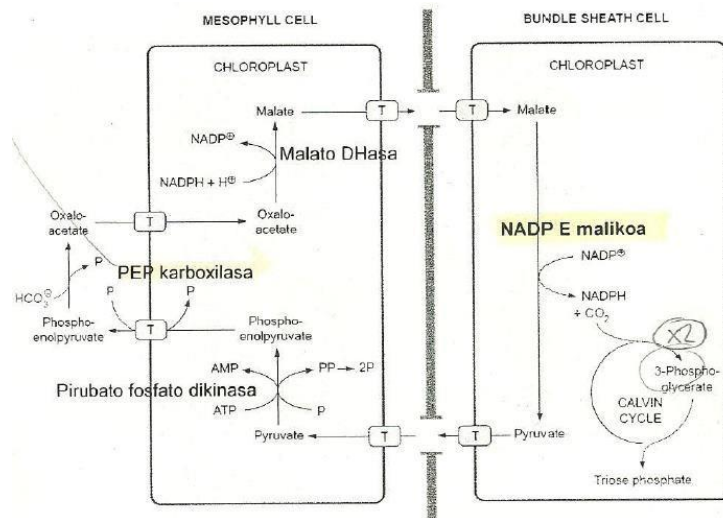
Irudian hiru familia ezberdinetako metabolismo ezberdinak daude, zeintzuk entzima deskarboxilatzailearen arabera sailkatzen diren eta zeinetan garraiatzeko C4 molekula mota ezberdinak dauden. Hala ere, badaude erdibideko metabolismo batzuk baina hauek dira nagusiak.

Azaldu den bezala, bikarbonatoaren finkapenean sortzen diren C4 molekula ezberdin bi daude: malatoa eta aspartatoa. Hauek bide ezberdinetatik igaroko dute CO₂ atmosferikoa Calvin ziklora eramateko. CO₂ eramaileak diren C4 molekulen deskarboxilaziorako gakoak diren hiru

entzima aurkitzen dira bide honetan: *NADP entzima malikoa*, *NAD entzima malikoa* eta *PEP karboxikinasa*.

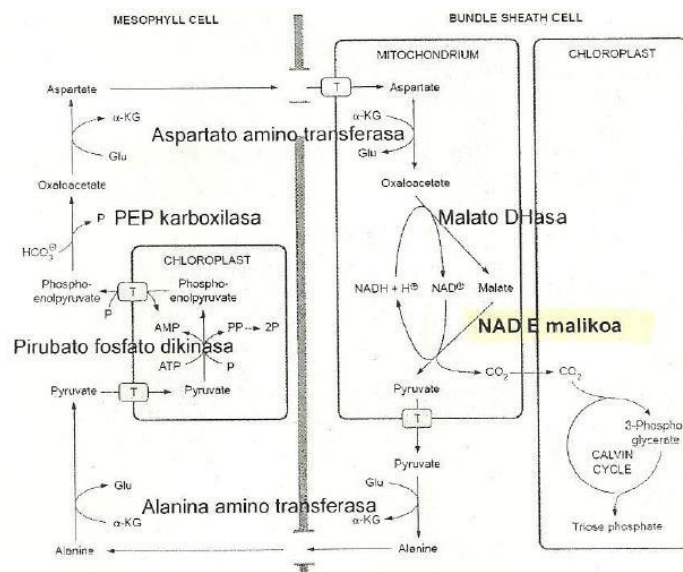
Lehenengo kasuan, *NADP entzima malikoa* kloroplastoan agertzen da eta *C4* molekula eramailea malatoa izango da (artoa, azukre-kanabera eta basartoa esaterako). Bigarren kasuan, *NAD entzima malikoa* mitokondrioan egiten du lan eta kasu honetan *C4* molekula aspartatoa izango da (*Panicum miliaceum*). Azkenengoan, *PEP karboxikinasa* zitoplasman dago eta *C4* molekula ere aspartatoa izango da (*P. manicum*).

➤ **NADP ENTZIMA MALIKOA**



NADP menpeko entzima maliko mota bat da kasu honetako entzima deskarboxilatzailea. Eredu guztietan *PEP* zitoplasman dago. Malato DHase mesofiloko kloroplastoan dago, eta malatoa, sortu ostean, zorroko zelulara pasako da. Bertan *NADP* entzima malikoaren bidez pirubatora deskarboxilatuko da, CO_2 askatuz. CO_2 hori Calvin zikloan sartuko da eta pirubatoa berriro mesofiloko zelulara bueltatuko da.

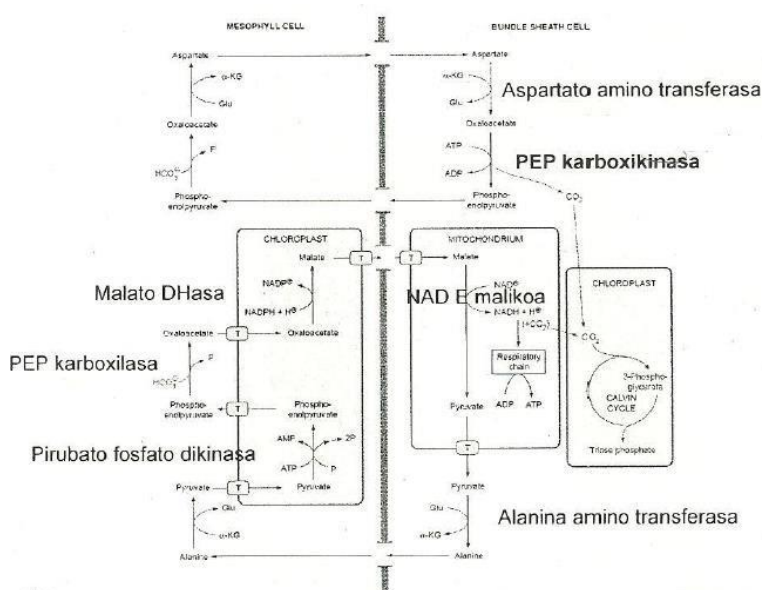
➤ **NAD ENTZIMA MALIKOA**



Eredu honen berezitasuna transaminazioa da, oxalazetatotik aspartatoa lortzen da alegia, zeina mesofiloko zelulatik atera eta zorroko zelulara joaten den. Bertan beste transaminazio baten bidez, berriro oxalazetatoa lortzen da. Gainera pirubatoa ere beste transaminazioa batez alanina bilakatu eta zorroko zelulatik ateratzen da, mesofilo zelulan berriro pirubatoa berreskuratuzeko.

Transaminazioetan glutamatoak edo alanina eta zetoglutaratoak ziklo bat burutzen dute.

➤ *PEP KARBOXIKINASA*



Modu hau sinpleagoa da. Oxalazetatotik, PEP deskarboxikinasa bidez, fosfoenolpirubato (PEP) lortzen da. Erreakzio horretan CO₂ askatzen da eta hau kloroplastora sartuko da Calvin zikloa burutzeko.

PEP karboxikinasak zikloari izena ematen dio, baina horretaz gain, aurreko prozesu berdina ere gertatzen da aldi berean.

C4 landareek CO₂ kontzentratzeko erabilitako metabolismoa dela eta, bi ezaugarri betetzen dituzte: ur erabilpenaren eraginkortasun handia batetik, eta nitrogeno erabilpenaren eraginkortasun handia bestetik.

Ur erabilpenaren eraginkortasuna definizioz CO₂ mol bat finkatzeko erabili (galdu) behar den ur kantitatea da eta fotosintesi sarrera galtzen den ur kantitatearekin zatituz kalkulatzen da. Ezaugarri honek C4 landareak klima bero eta lehorretan bizitzea ahalbidetzen du. Lehorreak direneko kasuetan ur erabilera egokia izateko erresistentzia mekanikoa sortzen dute, estomak itxiz. Horrela, ez da CO₂ sartuko zelulara, baina halere bikarbonato kopurua handia izaten jarraituko du, errubiskoaren karboxilazio tasa handia mantenduz, CO₂ finkapen tasa altua mantentzeko nahikoa izango dena. Ur hornidura egokia den kasuetan, ez da erresistentziarik sortuko eta ondorioz, are produkzio tasa altuagoak lortuko dira.

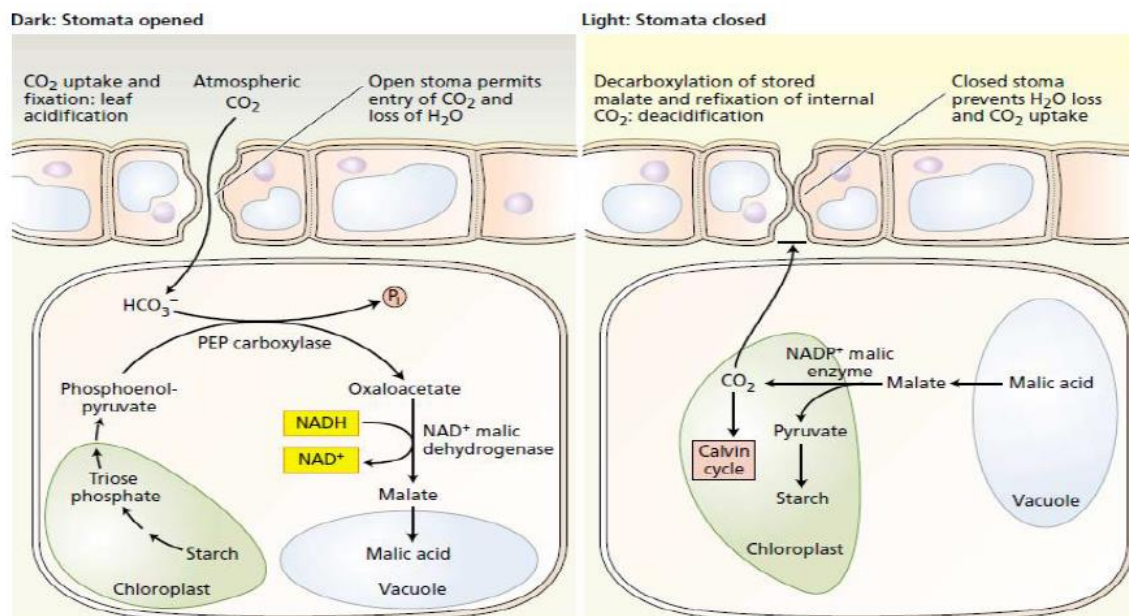
Errubisko entzima sintetizatzeko nitrogenu asko behar izaten da, eta beraz energia gastu handia dakar. C3 landareetan errubiskoak ez du bere abiadura maximoan lan egiten; C4 landareetan, ordea, bai. Hori dela eta, nitrogenoaren finkapena oso eraginkorra dela esaten da, finkatutako nitrogenu mol bakoitzeko karbono mol asko finkatuko direlako, nitrogenoaren erabilera (eta honen gastua) konpentsatuz.

10. GAIA. CO₂ mekanismo kontzentratzailea II: CAM metabolismoa

CAM metabolismoa azken finean C₄ metabolismo mota bat da eta izenak zera esan nahi du: *Crassulacean Acid Metabolism*. Izen hori hartu arren, metabolismo mota hau ez da soilik *Crassulaceae* familian ematen. Izan ere, beste 26 landare familiatan ere aurkitu da: kaktazeoak (kaktusak), krasulazeoak, euforbiazeoak, kukurbitazeoak, orkidiazeoak, liliazeoak, etab.

CAM metabolismoa duten landareak mamitsuak dira orokorrean. Azalera-bolumen proportzio txikia dute, hau da, azalera txikia dute euren bolumenarekin alderatuz. Hauek oso lurralde lehorretan bizitzen dira, basamortuetan kasu, eta beraz hauen helburu nagusia ura ez galtzea eta ahalik eta hoberen erabiltzea da, horretarako estomak soilik gauetz irekitzen dituzte, gainontzeko landareen bestela. Hala transpirazioagatiko ur galerak ekiditen dira, gauean temperatura baxuagoa izan ohi da eta. Orokorrean, CAM landare batek finkatutako CO₂ bakoitzeko 50-100g ur galtzen ditu, C₄ landare batek 250-300g eta C₃ landare batek 400-500g, beraz ur kantitate baxua da beste landareekin (C₄ eta C₃) alderatuta.

C₄ landareetan ez bezala, zelula mota bakarra dago, oso bakuolo handia duen mesofiloa, eta beraz ez da banaketa espazialik egiten. Horren ordean, denborazko banaketa egiten da: gauetz, estomak irekitzen dira, ondorioz CO₂ sartzen da zelulara eta bertan finkatzen da (PEP karboxilasak horretan parte hartuko du, *karboxilazioa*); eta egunez, estomak itxiko dira uraren galera ekiditeko, eta gauetz finkatutako CO₂ deskarboxilatu egingo da, Calvin zikloan berriro finkatzeko (kloroplastoan gertatzen da, *deskarboxilazioa*).



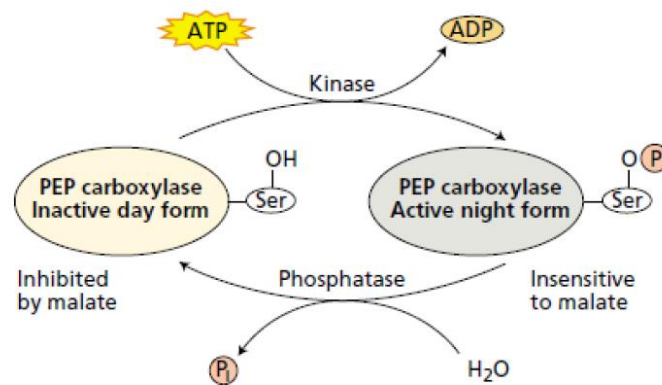
Irudian ikusi daitekeen moduan, estomak gauetz irekitzen dira eta orduan difusioz CO₂ zelulara sartuko da gero bikarbonato bihurtzeko. Bikarbonatoa PEP-rekin oxalazetato bilakatuko da PEP karboxilasari esker. Oxalazetato lortzeko erabilitako fosfoenolpirubatoa (PEP) aurreko egunean erreserba moduan egon den almidoia erabiltzen da. Oxalazetato hori malatora eraldatuko da malato deshidrogenasari esker eta behin malato lortuta, bakuoloan sartu eta bertan metatuko

da azido maliko eran, hau erreserba izango delarik. Azido maliko asko metatzen denez, zelulak azidifikatu egiten dira eta ondorioz zapore garratza izan ohi dute landare mota hauek.

Egunez, estomak itxita mantentzen dira ur-galera eta CO₂-ren birxurgapena ekiditeko. Hala azido malikoa deskarboxilatzen joango da kloroplastoetan, NADP entzima malikoari esker. Deskarboxilazioan askatutako CO₂ zelula barnean geratuko da eta Calvin zikloan sartu eta karbono finkapena burutuko da. Malatotik eratorritako pirubatoa almidoi moduan metatzen da kloroplastoan.

Beraz, CAM metabolismoa eta C₄ metabolismoa bera da, desberdintasun bakarra malatoa zelula batetik bestera pasa beharrean bakuoloan metatzen dela da. Malatoa bakuolora sartzeko ATP molekula baten gastua dago. Izan ere malatoa azido maliko moduan metatzen da eta horretarako bi protoi (H⁺) ponpatu behar dira ATPasa baten bitartez. Gainontzekoaren energia gastua C₄ landareena bezalakoa da. Beraz, balantze totala 3 ATP (3 ATP horietatik bi CO₂ metatzeko erabiltzen dira eta bestea malatoa ponpatzeko) + Calvin zikloan gastatutakoa da; guztira 6 ATP eta 2 NADPH.

CAM metabolismoko entzimak zelula berean daude, beraz, erregulaturik egon behar dute mekanismo ezberdinen arabera errubiskoa egunez eta PEP karboxilasa gauez funtzionatzeko. C₄ landareetan azken hau egunez aktibo dago eta, aldiz, CAM landareetan, gauez. Bere aktibitatea fosforilazio baten bidez erregulatuta dago irudian ikusi daitekeen moduan.



Egunez inaktibo egongo da, desfosforilatuta. Gauez, ordea, serina batean fosforilatu eta aktibatu egingo da. Hau da, forma fosforilatuan aktibatuta egongo da eta desfosforilatuan inaktibo. Horrez gain, entzima desfosforilatuaren konformazioa dela eta, malatoak inhibitzaile gisa jokatzeko du. Hala, egunez malatoa bakuolotik askatzen joango da eta ondorioz, PEP karboxilasa inhibituko du. Entzima fosforilatuak ez du malatoarekiko sentikortasunik eta hortaz ez da inhibituko nahiz eta malatoa egon. Fosforilazioa PEP karboxikinasak katalizatzen du eta ATP gastua suposatzen du.

11. Gaia: CO₂-ren asimilazio fotosintetikoaren erregulazioa

Fotosintesiaren bidezko CO₂-ren asimilazioan hiru faktorek eragiten dute batik bat: argiaren intentsitatea, CO₂ kontzentrazioa eta temperatura.

ARGIA

Argi intentsitatea neurtzeko gehien erabiltzen den unitatea **PAR** (Photosynthetic Active Radiation) da eta aparatuen bidez zuzenean neur daiteke.

$$PAR = W/m^2 = J/m^2s$$

Argi fotoien fluxua neurtzeko erabiltzen den beste unitate bat **PPF** (Photosynthetic Photon Flux) da.

$$PPF = \mu\text{mol}/m^2s$$

Argiaren intentsitateak fotosintesian eragiten du. Eguzki argitik 1,3 kW.m⁻² ailegaten da Lurrera eta hortatik gehiena ez da xurgatzen. Bukaeran, soilik %5 erabiltzen da karbonoa asimilatzeko, bestea bidetik galtzen da. Landareek xurgatzen dituzten uhin luzerak gorria eta urdina dira batez ere, berdea isladatuz. Argi urdinak maiztasun hadiagoa duenez, energia gehiago ematen du gorriak baino. Argi guztien batazbestekoa egiten da. Azken finean, fotosintetiko etekinari dagokionez, argi urdinak eta gorriak efektu berdina dute. Izan ere, klorofila kitzikatzean argi urdinak klorofila gehiago kitzikatzen badu ere, kitzikatutako klorofila hori atgi gorriak kitzikatutako klorofilaren maila berera jaitsiko da, azkar, bibrazioen bidez.

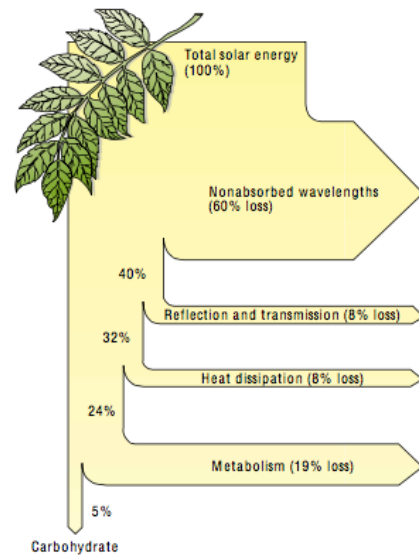
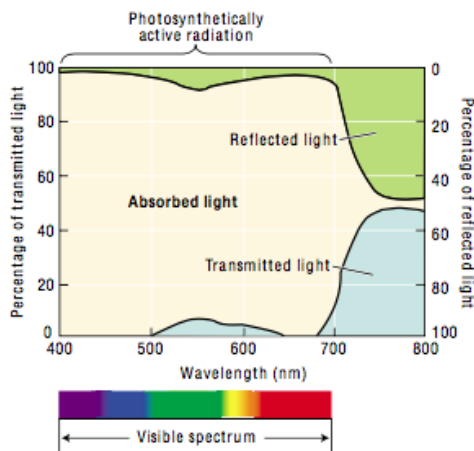
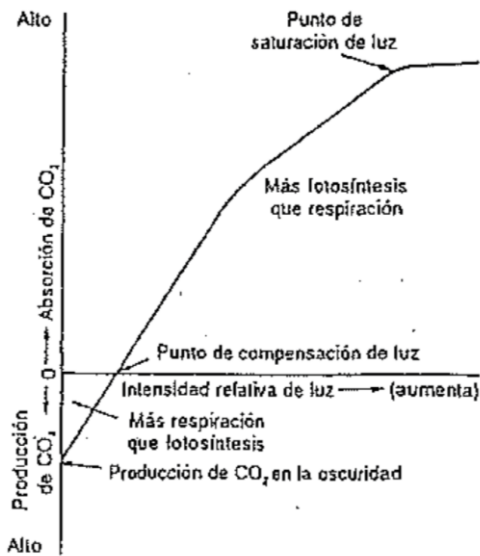


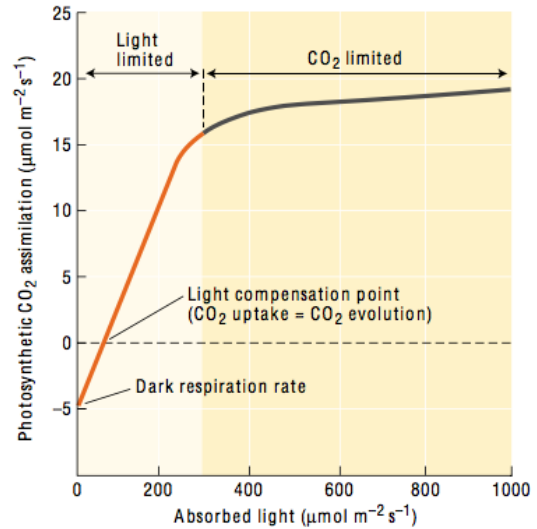
FIGURE 9.2 Conversion of solar energy into carbohydrates by a leaf. Of the total incident energy, only 5% is converted into carbohydrates.

CO₂ asimilazioaren efektibitatea neurtzeko, fotosintesi tasa neurtzen da IRGA aparatuen bidez, 8.gaian azaldu bezala.

Hurrengo grafiketan, CO₂-ren asimilazioa irudikatzen da argi intentsitatearekiko:



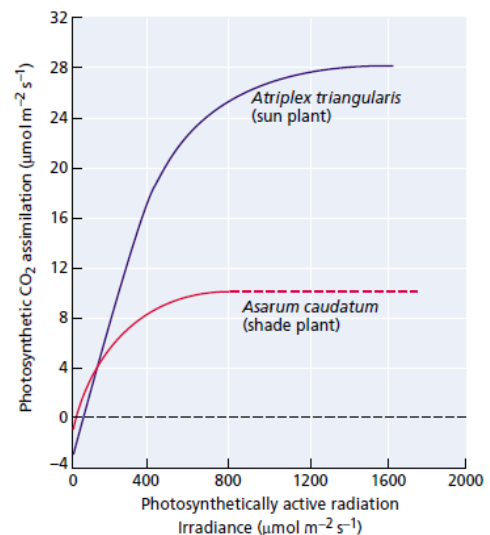
Efecto de la intensidad de luz en la actividad fotosintética de plantas.



Grafika hauetan, hainbat puntu aipatzekoak dira:

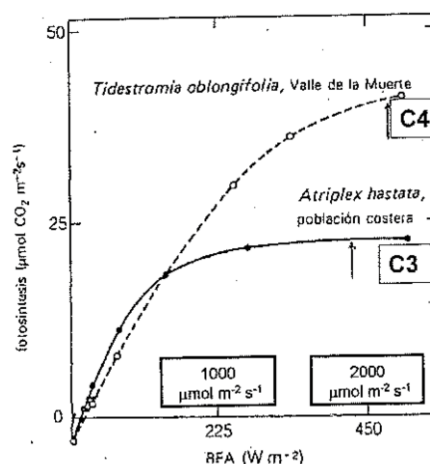
- **Saturazio puntua:** puntu honetatik aurrera, nahiz eta argi gehio eman, ez da fotosintesi tasa altuagoa lortuko. 2º grafiketan ikusten denez, RubisCoren ekintzak ere CO₂ bidezko saturazio puntua ezartzen du.
- **Konpentsazio puntua:** Ilunpean landareak CO₂ galtzen du arnasketa bidez. Honek, grafiketan CO₂ produkzio tasa negatiboa izatea eragiten du. Argipean fotosintesiaren ondorioz gauean galdutako CO₂a berreskuratzen deneko puntua da konpentsazio puntua. Hau da, CO₂ren askapena eta finkapena berdinak direnean. Landarea bideragarria izateko konpentsazio puntutik gora egoteko gai izan behar da.

Konpentsazio-puntua espeziearen eta hazkuntza baldintzen arabera da. Ezberdintasunik nabariena eguzkitan landatu diren landareen (10-20 mol/m²s) eta gerizpean bizi diren landareen (1-5 mmol/m²s) artean dago. Itzal landareek hosto finak dituzte, izan ere, argi gutxiago jasotzen dutenez, ez dute biomasa gehiegi behar fotosintesia egiteko. Hosto meheak izanda, mitokondrio gutxiago dituzte eta arnasketa tasa baxuagoa dute gainerako landareekin konparatuz. Horri esker, konpentsazio puntu baxuagoa dute. Gerizpeko landareak, gainera, argi gutxiarekin bizitzera ohituta daudenez, errezago iristen dira saturazio puntura.



C3 eta C4 landareak konparatuz gero desberdintasunak agertzen dira baita. C3 landareen saturazio-puntua ($1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) C4 landareena ($2000 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) baino baxuagoa da.

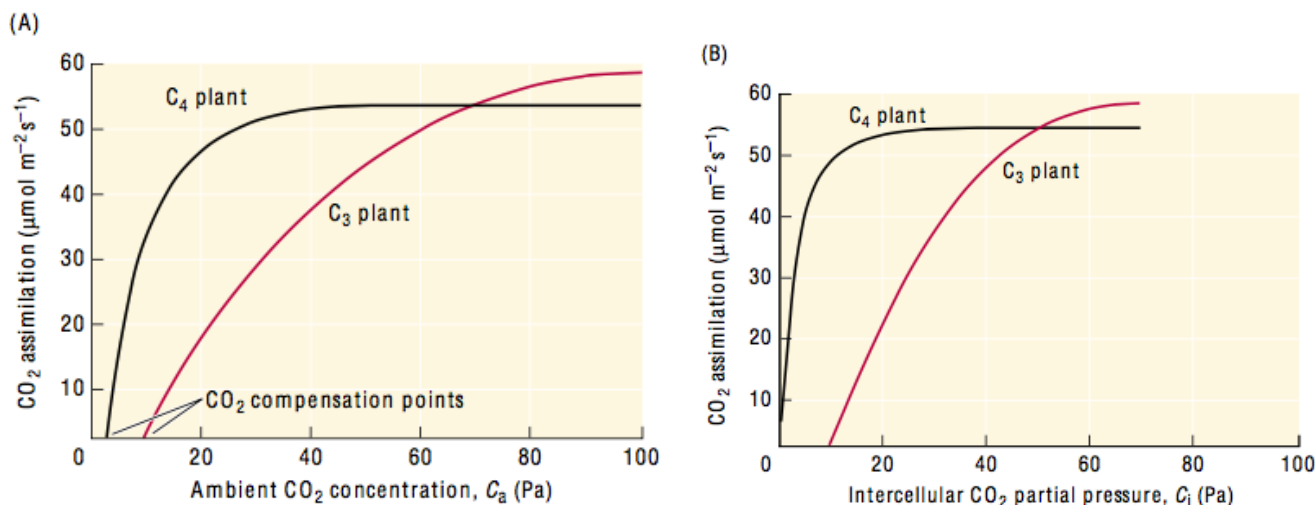
Lurrean, itsasmailan, $2000 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ -ko argi intentsitatea egon daiteke udako egun argitsu batean. Maila horretan C3-ak askoz lehenago saturatu dira baina C4 landareak eguzki altuko lekuetan kokatzen direnez eta fotosintesi oso eraginkorra dutenez ia inoz ez dira saturatzen.



CO₂-REN ERAGINA

CO₂-ren eragina aztertzeko, argi intentsitate bat finkatu eta CO₂ kontzentrazio desberdinak ematen zaizkio landareari.

Grafika batean CO₂ asimilazioa behatzen da ingurunekeo CO₂ kontzentrazioarekiko. Bestean, CO₂ asimilazioa hostoko gune interzelularreko CO₂ presio partzialarekiko



Gune interzelularreko [CO₂] baxua denean fotosintesia mugatuta dago eta oreka negatiboa eraten da arnasketan askatutako eta fotosintesian finkatutako CO₂ artean. CO₂-ren konpentzazio-puntuak fontosintesiaren eta arnasketaren oreka puntua adierazten du, CO₂ fluxu netoa 0 izanda.

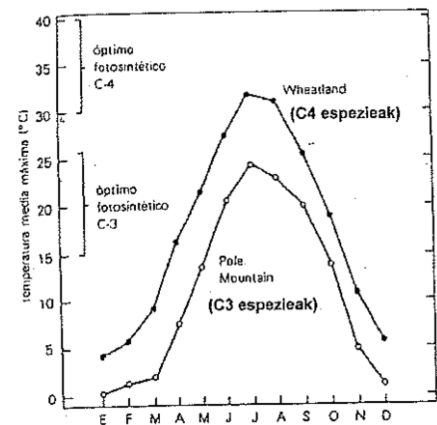
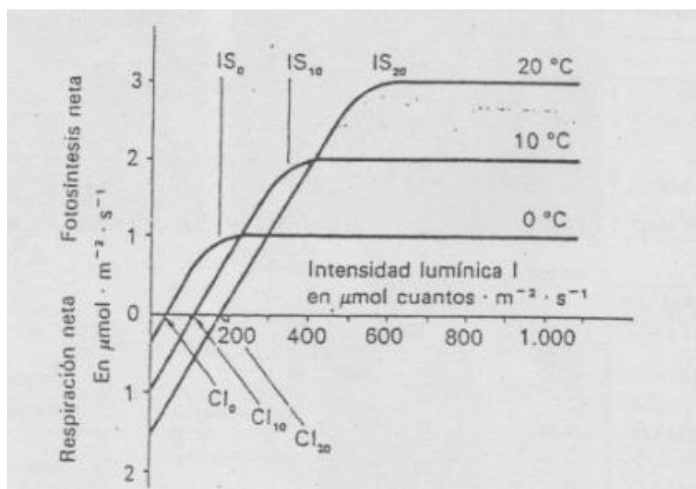
- ✧ **C3 landareak:** [CO₂] igotzean, fotosintesi tasa igotzen da. Gogoratu errubisco entziman O₂ eta CO₂ lehiari dabilatzala eta kontzentrazioa igotzeak CO₂ faboratuko du.
- ✧ **C4 landareak:** barne kontzentrazioa dagoeneko altua denez, errubiskoa jada saturatua dago eta oso azkar lortzen da CO₂ saturazio puntua.

Negutegi efektuarekin aurreikusten da CO₂ atmosferikoa igotzen jarratuz gero C3 landareak faboratuko direla C4 landareen aurrean eta hauen lurraldeak okupatuko dituztela.

Praktikan, normalean ez da CO₂ bidez erregulatzen fotosintesia. Soilik negutegi batzuetan injektatzen da CO₂a aldiro landarea hobetzeko baina prozesu garestia da

TENPERATURA

T igotzerakoan prozesu biologiko guztiak piztuko dira, erreakzioak arinduz. Arnasketa, Krebs,... arinago joango dira. Beraz, T igotzen den heinean, arnasketan CO₂ gehio galduko da eta argi gehio beharko da konpentsazio puntura iristeko eta CO₂ berreskuratzeko. Saturazio puntua ere, beranduago helduko da T igo heinean.



Fotosintesiaren saturazio-kurbak temperatura ezberdinetan.

Adibide moduan, AEB-ko bi larre aztertu ziren. Batean (1470m) C4 landareak zeuden, bestean (2600m), C3 landareak. C3 espezien tenperatura optimoa (20-25°C) C4 landareena (35-40°C) baino 15°C baxuagoa da. T jakin batetik aurrera kaltegarria izan daiteke landarerako: prot desnaturalizazioa, mintzen egitura, fotoarnasketaren galerak igotzea...

Tabla 12-4 Algunas características fotosintéticas de tres grandes grupos de plantas

Características	C-3	C-4	CAM
Anatomía de la hoja	Sin una vaina del haz bien definida para células fotosintéticas	Vaina del haz bien organizada, rica en organelos	Por lo común sin células en palizada, con grandes vacuolas en células del mesófilo
Enzima carbonizante	Rubisco	PEP carboxilada, después rubisco	Oscuridad: PEP carboxilasa Luz: sobre todo rubisco
Requerimiento energético teórico (CO ₂ : ATP; NADPH)	1:3:2	1:5:2	1:6.5:2
Tasa de transpiración (H ₂ O/ incremento en el peso seco)	450-850	250-350	10-125
Proporción de clorofilas a a b en la hoja	2.8 ± 0.4	3.9 ± 0.6	2.5-3.0
Se requiere NA ⁺ como micronutriento	No	Si	Si
Punto de compensación de CO ₂ (μmol de CO ₂ por mol)	30-70	0-10	0-5 en la oscuridad
¿La fotosíntesis se inhibe con O ₂ al 21%?	Si	No	Si
¿Hay fotoinhibición detectable?	Si	Sólo en la vaina del haz	Deteciable al caer la tarde
Temperatura óptima para la fotosíntesis	15-25°C	30-47°C	≈ 35°C
Producción de materia seca (toneladas/hectáreas/año)	22 ± 0.3	38 ± 17	Baja y muy variable
Máximo registrado*	34-39	50-54	

Landareak pisu lehorreko
1g inabazteko zenbat ur
galtzen duen
transpirazioan
CAM landareek guboi
galtzen dute

12. Gaia: Arnasketa. Glikolia eta hartidura. Azido trikarboxilikoaren bidea.

Landareek, animalia askok bezala glikoliasaren eta Krebsen zikloaren bitartez lortzen dute energia egoera normaletan. Arnasketak biltzen ditu bi bidezidor hauek.

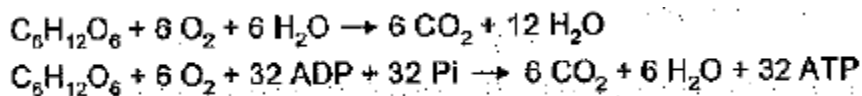
ARNASKETA (Aerobioa)

Arnasketaren lehen pausua glikolia da. Honek bi hasiera puntu izan ditzake landareetan:

1. Almidoia: plastoetan dago erreserba moduan
2. Sakarosa: zitolean aurkitzen da

Glikoliasaren erreazio nagusiak zitolean ematen dira. Hala ere, almidoitik hasiz gero, hau plastoetan pilatuta aurkitzen denez, glikoliasaren hasiera bertan ematen dela esan genezake.

Hasierako molekula zein den arabera, arnasketaren balantze energetikoa apur bat aldatzen da. Glukosatik hasita:



Sakarosatik hasita (landareetan era honetan egon ohi dira azukreak):

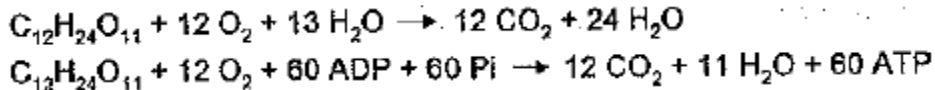
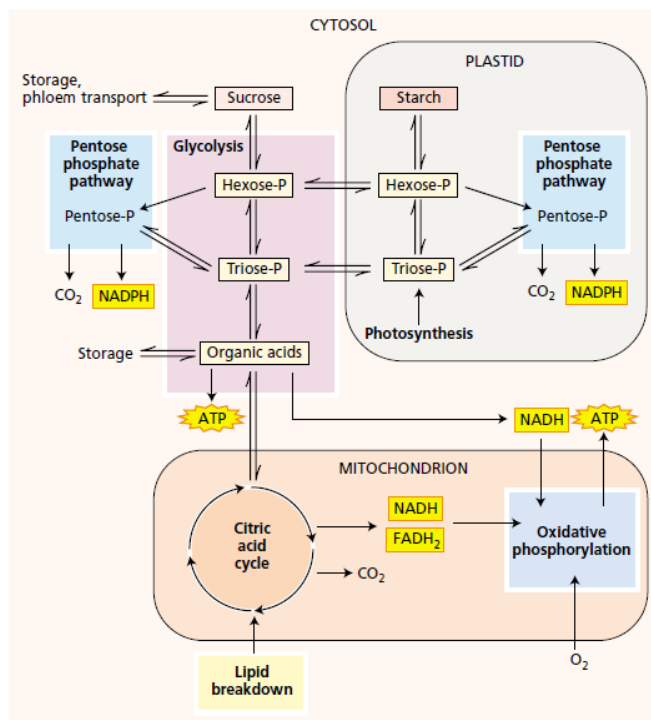
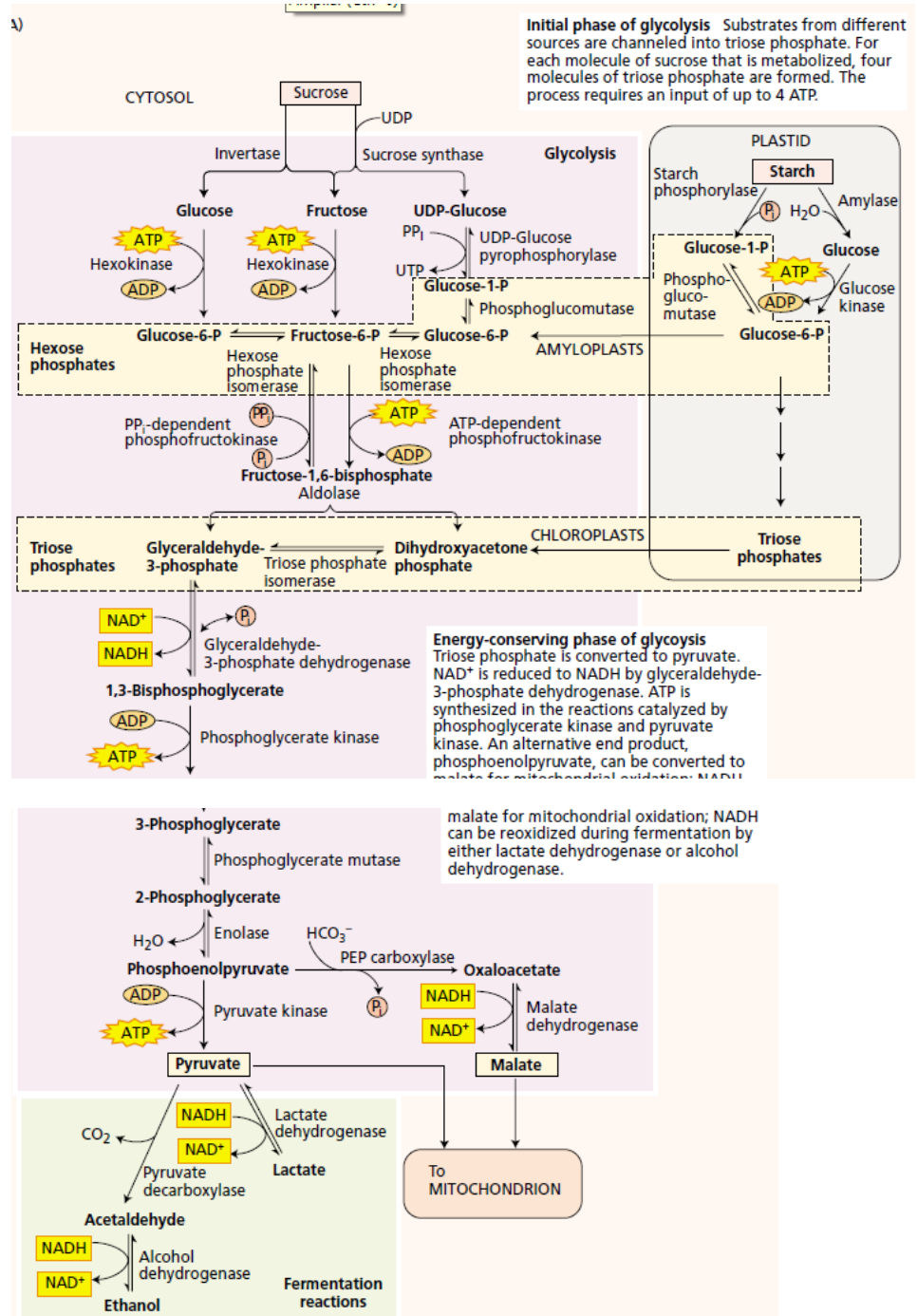


FIGURE 11.1 Overview of respiration. Substrates for respiration are generated by other cellular processes and enter the respiratory pathways. Glycolysis and the pentose phosphate pathways in the cytosol and plastid convert sugars to organic acids, via hexose phosphates and triose phosphates, generating NADH or NADPH and ATP. The organic acids are oxidized in the mitochondrial citric acid cycle, and the NADH and FADH₂ produced provide the energy for ATP synthesis by the electron transport chain and ATP synthase in oxidative phosphorylation. In gluconeogenesis, carbon from lipid breakdown is broken down in the glyoxysomes, metabolized in the citric acid cycle, and then used to synthesize sugars in the cytosol by reverse glycolysis.



Arnasketaren azken helburua ez da zertan glukosaren guztizko oxidazioa ematea, izan ere, bitartekari asko lor daitezke prozesu honen bidez. Landareetan sakarosa gehiago aurkitzen da glukosa baino. Sakarosaren hidrolisia eman behar da glikolisia hasteko, eta erreakzioan ATP bat gastatzen denez, ez da glukosatik beste energia lortzen, baina diferentzia oso txikia da.

GLIKOLISIA eta HARTZIDURA



Irudian glikolisia eta hartzidura bereiz daitezke.

Sakarosaren hidrolisia ematen da fruktosa eta glukosa lortuz produktu modura eta hauetatik abiatuz emango da oxidazioa. Bi molekula hauen aktibazioa eman behar da, hau da, fosfato molekula bat gehitu behar zaie, eta horretarako energia gastua egongo da. Bi produktuak

isomeroak direnez, berdin dio bata edo bestea lortu isomerasen bidez kontrakoa lortzeko gai izango baita landarea.

Fruktosa 1, 6 bisfosfato bitartekaria lortzen den arte ATParen kontsumoa ematen da. Ondoren, energia sortuko da, Calvinen zikloko "kontrako" erreakzioak emango direlarik. Pirubatoraino iritsiko gara, erreakzio gakoa ondorengoa izango delarik: pirubato kinasak katalizatuko duena. Ondoren, pirubatoa mitokondrioan sartuko da Krebs zikloa eman dadin. Glikolisia batetik, eta Krebsen zikloan bestetik ATP molekulak eta ahalmen erruduzitzailea lortuko dira, energia modura ulertuko ditugunak.

Pirubatoaren mitokondrioetarako sarrera oxigenoa dagoen egoeretan baino ez da emango. Oxigenorik ez badago, hartxidura emango da. Landareetan lurzorua urez beteta dagoenean (uholedeetan) ematen da hartxidura, sustraiek burutuko dutelarik batez ere. Kasu hauetan oxigenoari sustraietara difusioz iristea kostatu egingo zaio. Sustraiek oxigeno asko kontsumitzen dute normalean, eta beraz, egoera hauetan bereganatzen duten oxigenoa ez da nahikoa izango haien beharrak asetzeko. Horren aurrean, eta landarea aurrera atera dadin tenporalki hartxidura burutzeko gaitasuna daukate.

Oxigeno gabeko egoeran hartxidura ezinbestekoa da NADH birziklapena eman dadin. Izan ere, oxigenoa dagoen egoeran hau elektroio garraio katean emango da, eta honek ez du funtzionatuko oxigenori kgabe. NADHaren birziklapenak NAD⁺en agerpena bultzatuko du eta glikolisiak martxan jarraituko du. Hartxidura mota bi bereizten dira, bi produktu ezberdin lortzen direlarik: laktatoa eta etanola. Laktatoa kaltegarria izan daiteke kontzentrazio handietan landareetan, beraz askotan etanolarentz bideratuta egon ohi dira hartxidurak.

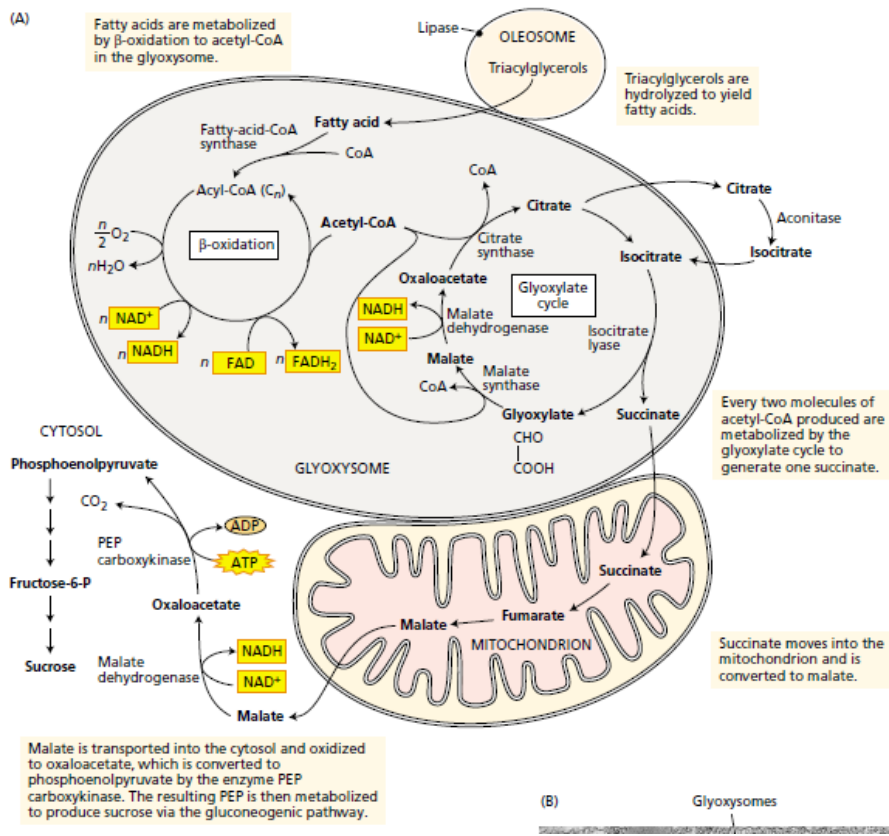
Glikolisia hutsa bada pirubatoan amaitzen da eta 2ATP (4-2) eta 2 NADH sortzen dira. Hartxiduraren balantzea aztertuz gero, 2 ATP baino ez dira sortuko, NADHaren kontsumoa ematen delako birziklapenerako. Hartxiduratik glukosa baten energiaren %4a baino ez da erabiltzen.

GLUKONEOGENESIA

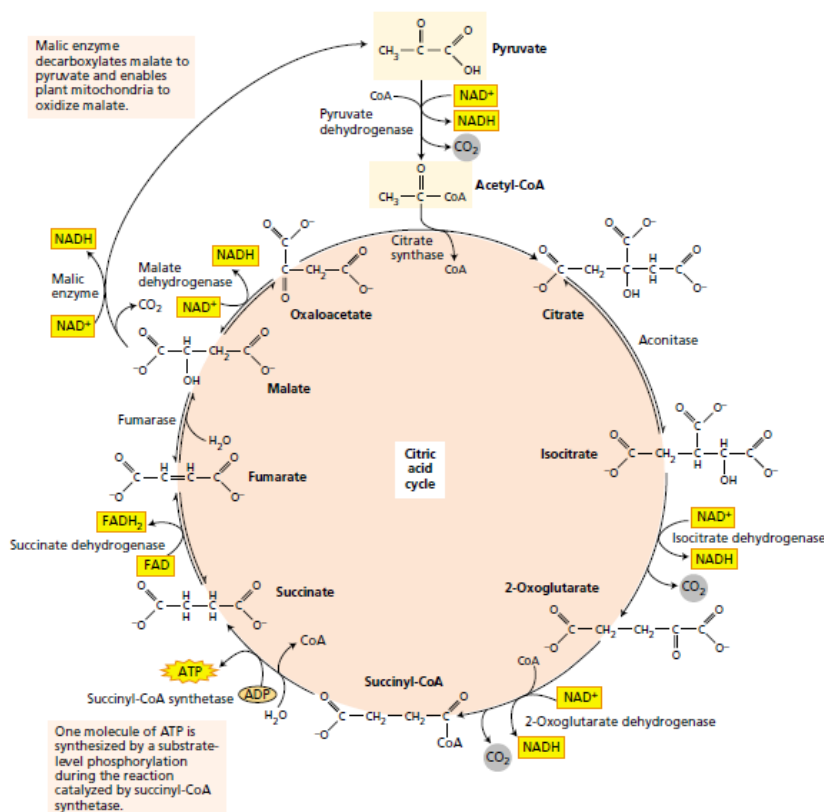
Glikolisiaren kontrako norabidean **glukoneogenesisia** egongo da. Entzima gako batzuk egongo dira : Fruktosa-1,6-bisfosfatasa (animalia zein landarretan) eta pirofosfatoa behar duen fosfofruktokinasa (landareetan soilik). Pirubato fosfato dikinasak ere aurkako bideko pausu garrantzitsua katalizatzen du, pirubatoa fosfoenolpirubatora bihurtuz.

Noiz ematen da glukoneogenesisia landareetan?

- Hozitzea ematen denean. Hazian erreserba produktu bezala lipidoak dituzte gehienetan, eta hauek azukre bihurtu behar dira energia lortzeko eta haztea emateko. Momentu honetan glukoneogenesisiaren bidezidorra oso garrantzitsua da (zikloa ez da jakin behar). Lipidoen oxidazioa ematen da lehendabizi eta horren bidez azetilkoentzima a sortzen da. Hau glioxilatoaren zikloan sartuko da, (glioxisoman) sukzinato modura irtengo da, ondoren krebs bidez malato bihurtuko delarik. Hau mitokondriotik atera eta OA bihurtuko da → fosfoenolpirubato → sakarosa.



AZIDO ZITRIKOAREN ZIKLOA. KREBS.



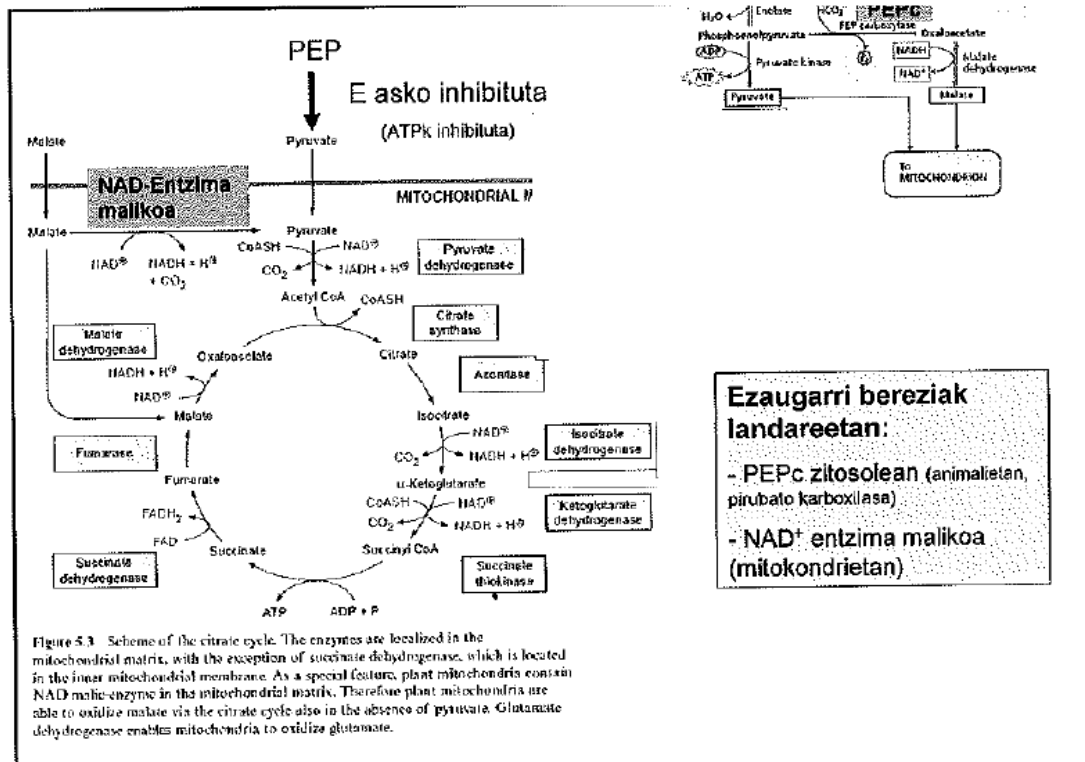
Pirubatotik hasiko da zikloa, eta mitokonrioaren matrizean emango da ziklo osoa, entzima batek katalizatutako erreakzioa izan ezik : sukzinato deshidrogenasa entzima mitokondrioaren mintzean txertatuta dago.

BALANTZEA (PIRUBATOTIK):
3 CO₂, 1 ATP, 4NADH, 1 FADH₂

Gogoratu behar da Krebsen helburua ez dela beti energia lortzea. Beste zenbaitetan bitartekarien sintesira bideratuta dago bidezidor hau. Hau gauzatu ahal izateko, landareek zenbait berezitasun dituzte: fosfoenolpirubato karboxilasa zitosolean dago eta NAD⁺ entzima malikoa mitokondrioetan.

Demagun energia asko duela landare batek, honek fosfoenolpirubatotik pirubatorako erreakzioa oztopatu egingo du, ATPak produktua izanik inhibitu egiten duelako erreakzioa (horrenbestez, printzipioz azido zitrikoaren zikloa ez da emango). Hala ere, ezinbestekoa da KREBSen zikloa gauzatzea, izan ere, besteak beste nitrogenoaren finkapenerako alfa-zetoglutaratoa ezinbestekoa baita (alfa zetoglutaratotik glutamatoa lortzen da, GS-GOGAT entzima sistemaren bidez) → bitartekarien sintesia gauzatu behar da. PEPc eta NAD⁺ entzima malikoaren bidez oztopatutako erreakzioa saltatzea lortzen da, eta beraz, krebsen zikloa emango da bitartekarien sintesirako.

Bi entzima hauek kontzentrazio handiagoan daude C4 landareetan, eta bi zelula moten atean banatuta daude. Hala ere, landare mota guztietan agertzen dira.



13. GAIA: Elektroien garraio-katea. Ordezko oxidasaren bidezidorra. Pentosa fosfatoen bidezidorra.

ELEKTROIEN GARRAIO KATEA

Elektroien garraio katean 4 konplexu nagusi ezberdintzen dira, eta krebsetik datozen NADHen oxidazioa ematen da energia lortzeko batetik eta NADHaren birziklapena emateko bestetik.

Prozesua honakoa da eskematikoki adierazita, geziek elektroin mugimendua adierazten dutelarik: NADH → ubikinona (NAD⁺ bezala geldituko da); mugikorra da → cyt b/c1: 3. konplexua → c zitokromoa mugitzen doa → cyta/a3

Ereazioak aztertuz, ondoriozta daiteke prozesua fotosintesiaren guztiz kontrakoa dela. Izan ere, NADH elektroia ematea izango da eta O₂ elektroia hartzailea ura sortuko delarik.

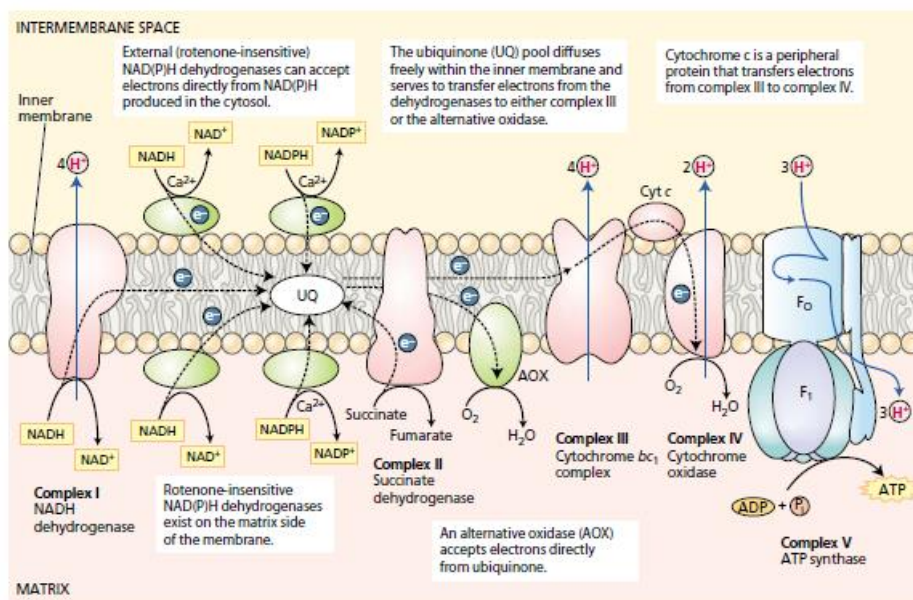
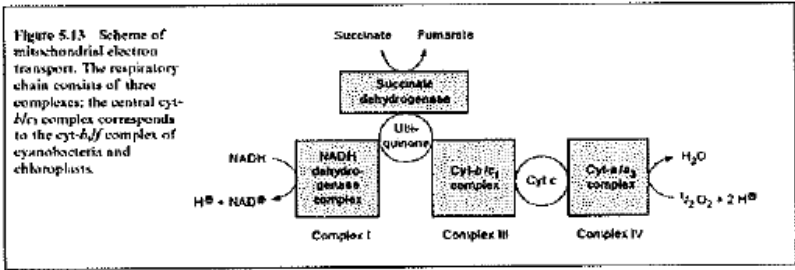


FIGURE 11.8 Organization of the electron transport chain and ATP synthesis in the inner membrane of plant mitochondria. In addition to the five standard protein complexes found in nearly all other mitochondria, the electron transport chain of plant mitochondria contains five additional enzymes marked in green. None of these additional

enzymes pumps protons. Specific inhibitors, rotenone for complex I, antimycin for complex III, cyanide for complex IV, and salicylhydroxamic acid (SHAM) for the alternative oxidase, are important tools to investigate the electron transport chain of plant mitochondria.

Elektroi garraio katearen inguruko lkerketarako oso garrantzitsua izan da konplexuen inhibitzaileak aurkitzea, prozesuaren funtzionamendua ulertzea ahalbidetu dutelako. Inhibitzaileen bidez ikusi izan da adibidez nola badauden ordezko konplexu batzuk zeintzuk konplexu printzipalen funtzioa gauza dezaketen. Horiei esker, konplexu nagusi horien inhibizioa ematen bada ere, landareek elektroien garraio katea nolabait gauzatzen jarrai dezakete.

Alternatiba horien artean daude zenbait NADH konplexu zeintzuk mintz arteko gunean agertzen diren. Azken zitokromo oxidasaren alternatiba bat ere agertzen da landareetan. Oxidasa alternatibo honek zuzenean ubikinonatik zuzenean hartze ditu elektroiak eta oxigenoari ematen dizkio ura sortuz. Normalean erabiltzen den zitokromo oxidasa ez bezala, ez da zianuroarekiko sentikorra.



13. gaia

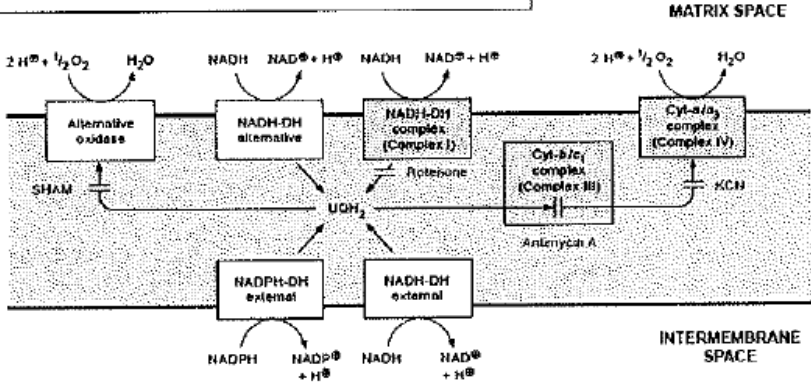


Figure 5.21 Besides the rotenone-sensitive NADH dehydrogenase (NADH DH), there are further dehydrogenases that transfer electrons to ubiquinone without accompanying proton transport. There also exists an alternative NADPH dehydrogenase that is directed to the matrix side, not shown here. An alternative oxidase enables the oxidation of ubiquinolone (UQH₂). This pathway is insensitive to the inhibitors antimycin A and KCN, but it is inhibited by salicylhydroxamate (SHAM).

Gehienetan, elektroir garraio katea ATP sintasarekin uztartuta edo akoplatuta dago. Katean zehar dauden konplexu ezberdinek protoiak ponpatuko dituzte mintz arteko espaziora, protoien gradientea eratuko delarik, eta ATP sintasaren bidez gradiente hori ATP bihurtuko da. Kalkulatu da, NADH bakoiteko 3 ATPren sintesia ematen dela. Elektroiak NADPHtik badatoz, hau aurrerago sartzen da elektroir garraio katean, eta beraz ATP gutxiago lortzen dira. NADH alternatiboarekin ere kasu berdina ematen da, eta beraz ATP gutxiago sintetizatzen da bi kasu horietan ohiko egoerarekin alderatuz. Hau landareek energia nahikoa dutenean baliagarria izan daiteke, zeinetan elektroien garraio katea NADHaren birziklapenerako egiten den (eta ez energia sortzeko)

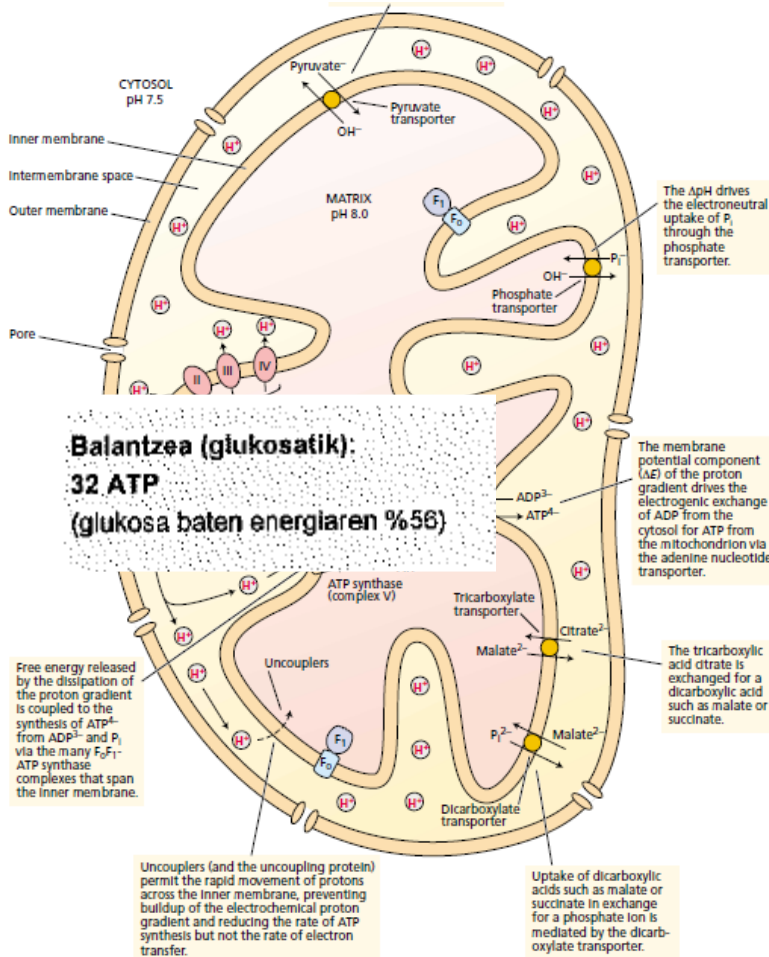
Ordezko oxidasaren kasuan, aurrerago agertzen da ubikinonatik hartzen dituelako zuzenean elektroiak, eta beraz ez dago ATP sintesiarekin uztartuta. Pentsatzen da beroaren sintesiarekin erlazionatuta dagoela (energia oso altuko egoeretan baliagarria izan daiteke askatzeko soberan dagoena). Badaude landaren batzuk zeintzuk termogenikoak bezala ezagutzen diren. Araceae familiakoak dira adibidez, loraketa momentuan tenperatura igotzen dutenak. Kasu hauetan ikusi izan da ordezko oxidasak piztu egiten direla. Helburua izango da loraketa momentua usaina hobeto lurruntzea eta beraz, intsektuak gehiago erakartzea.

Aurrean aipatutako konplexu guztietaz gain, proteina desakoplatzaileak ere badaude, ATP sintasatik pasatu gabe protoiak matrizerara bueltatzea eragiten dutenak.

Ondorioa: Landareek malgutasun oso handia dute elektroi garraio katean.

BALANTZE ENERGETIKOA

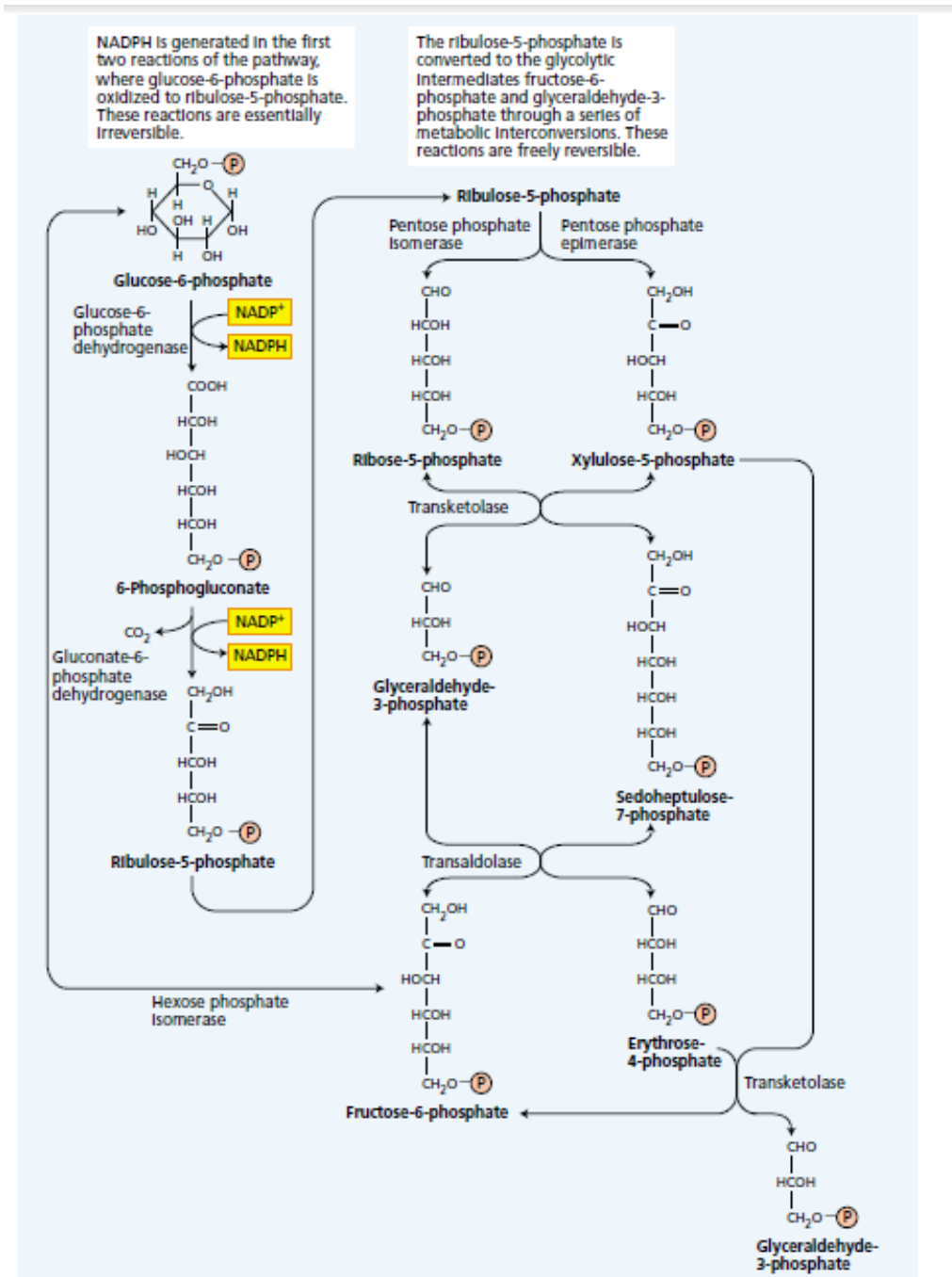
Elektroi garraio katea glikolisiarenarekin alderatuz gero, askoz eraginkorragoa da.



PENTOSA FOSFATOEN BIDEA

Bide honen bidez ere glukosaren oxidazioa ematen da. NADPHen ekoizpena ematen da bidezidor honen bidez. Erribulosa5-fosfatoa lortzen da oxidazioaren bidez, eta gero honen eraldaketa ematen da glikolisiko bitartekari diren molekuletako bat bihurtzen den arte (glizeraldehido 3 fosfato adb).

Aurreko gaitan



Calvin-Benson zikloan kontrako erreakzioak emango dira. Glizeraldehido 3 fosfatetik hasita erribulosa 5-fosfatora joango da. Horregatik, Calvin zikloari pentosa fosfatoen bide erreduktorea deritzo. Pentosa fosfatoen bidea eta baita Calvin-Benson zikloa plastoetan ematen dira. Gauz pentosena ematen da eta egunez Calvin-Benson.

Pentosa fosfatoen bidea garrantzitsua da NADPH sortu eta hau lipidoen sintesirako beharko delako.

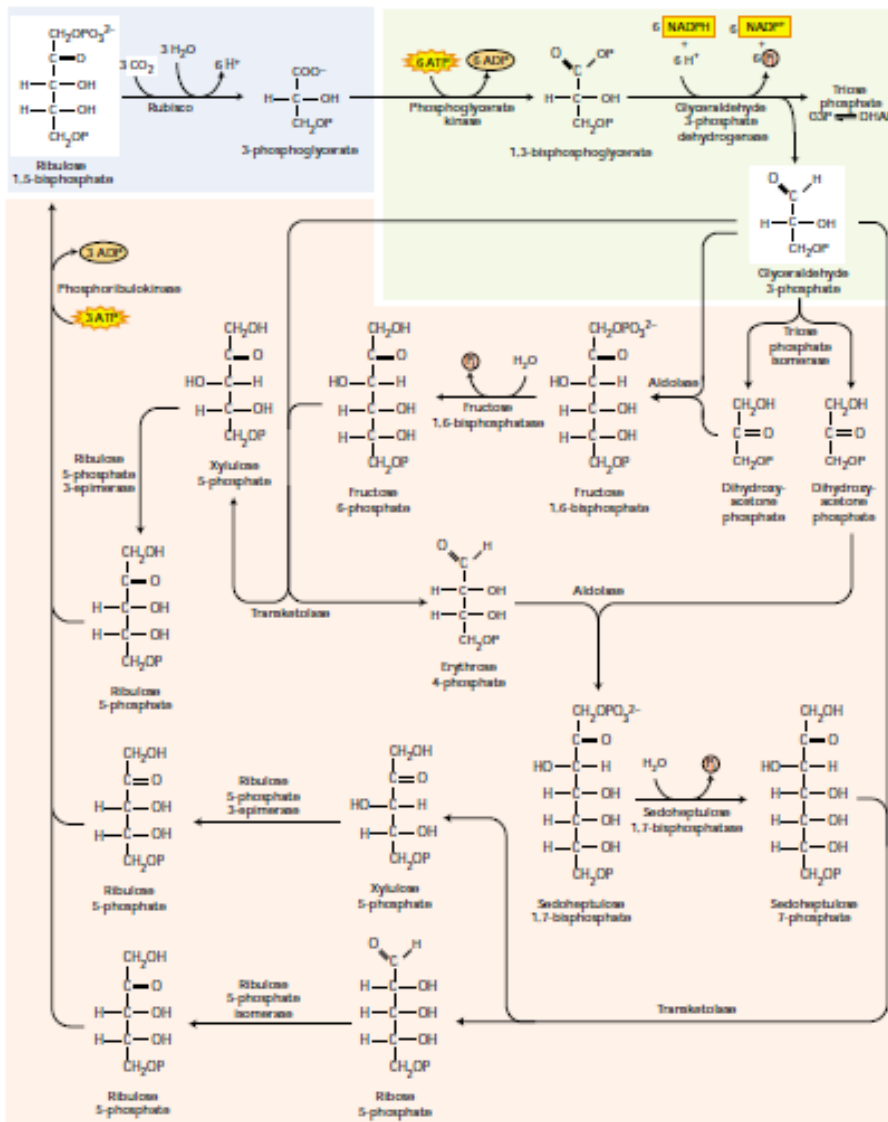


FIGURE 8.3 The Calvin cycle. The carboxylation of three molecules of ribulose-1,5-bisphosphate leads to the net synthesis of one molecule of glyceraldehyde-3-phosphate and the regeneration of the three molecules of starting material. This process starts and ends with three molecules of ribulose-1,5-bisphosphate, reflecting the cyclic nature of the pathway.

Pentosa fosfatoen bideari esker, zenbati bitartekari lortzen dira, erribosa 5-fosfato molekularak, ondoren nukleotidoak sortzeko; eritrosa 4-fosfatoak...

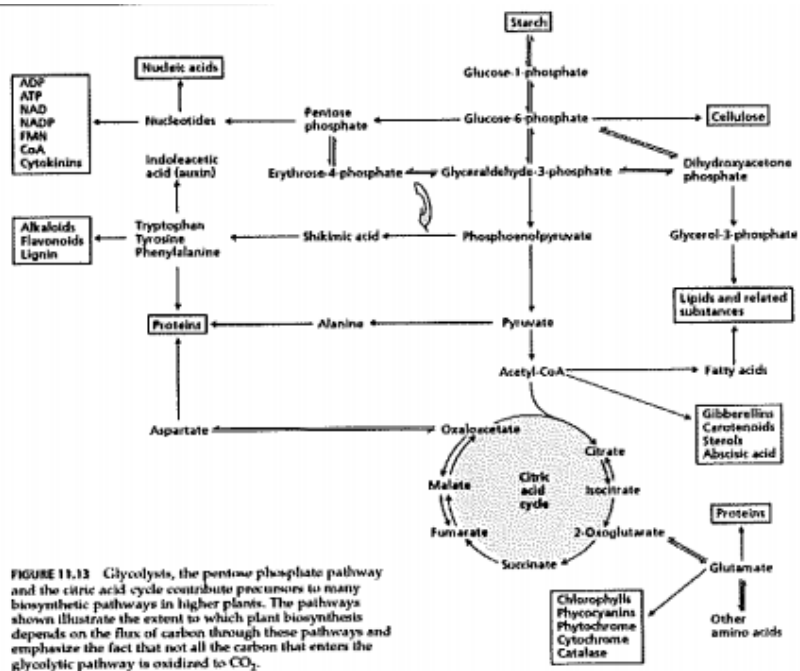
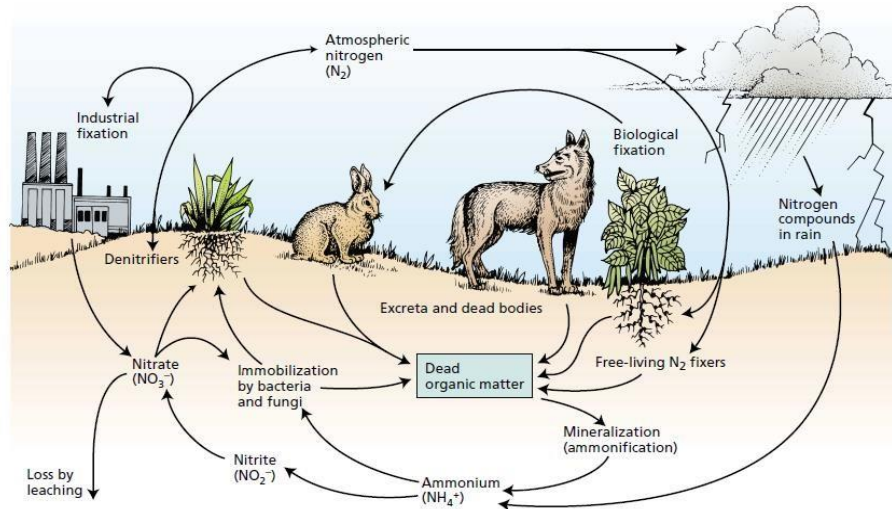


FIGURE 11.13 Glycolysis, the pentose phosphate pathway and the citric acid cycle contribute precursors to many biosynthetic pathways in higher plants. The pathways shown illustrate the extent to which plant biosynthesis depends on the flux of carbon through these pathways and emphasize the fact that not all the carbon that enters the glycolytic pathway is oxidized to CO₂.

Helburua ez da beti sakarosa guttiz oxidatzea izaten. Askotan glikolisi, Krebs zikloa... bitartekari desberdinak lortzeko burutzen dira. Horietatik abiatuta bide metaboliko askori ematen zaie hasiera. Lipidoak, proteinak, isoprenoideak, terpenoideak... sintetizatu daitezke. Glutamatotik abiatuta sortuko dira klorofila, zitokromo et beste entzima ugari. Tirosina, fenilalanina eta triptofanotik abiatuta ekoitziko dira konposatu fenolikoak ...

14. GAIA. MANTENUGAI EZ-ORGANIKOEN ASIMILAZIOA:

NITRATOA, AMONIOA, SULFATOA



Nitrogenoari dagokionez, atmosferako nitrogeno gehiena N_2 moduan dago (%78). Landareentzat eskuragarri egoteko, industrialki finkatu behar da, ongarririk lortuz; euri urarekin nitrato modura lurzorura iritsi... Behin lurzorura iritsi dela, landareek amonio edo nitratoa finkatuko dute. Zenbait animalik landareak jaten dituztenez, horiek ere nitrogenoa barneratuko dute.

Animalia edo landareak hiltzen direnean, proteinen degradazioa emango da pixkanaka eta aminoazidoen amida taldea amonio moduan askatuko da (materia ez-organikoa). Lurzoruko amonio hau nitrito edo nitrato bihurtuko dute lurreko bakterio nitrifikatzaileek.

Lurzoruan agertzen den amonio gehiena nitrato bihurtzen da oso azkar. Beraz, lurzoruan nitrogenoa gehienbat nitrato modura agertuko da. Nitrito kontzentrazioa aldiz, oso eskasa da lurzoruan. Hala ere, lurzorua urez beteta dagoen kasuetan, nitratoa baino amonio gehiago izango da, baita pH baxuko inguruneetan ere. Hain zuzen ere, bakterio nitrifikatzaileek ezin dituzte baldintza horietan beraien funtzioak bete.

Landareek behin nitratoa xurgatu dutela, amoniora erreduzitzen dute. Nitratoa xurgatu ahal izateko, mintzean proteina garraiatzaile batzuk dituzte, **HATS** (afinitate altuko nitrato garraiatzaileak) eta **LATS** (afinitate baxuko nitrato garraiatzaileak). Nitratoak proteina garraiatzaile hauen adierazpena indutzen du. Baina nitratoa barneratzeak energia gastua dakar (ATP gastua).

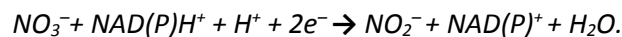
Behin barruan dagoela bi aukera daude: nitrato asko badago, erreduzitu baino lehen bakuoloan metatu daiteke edo nitratoa erreduzitzea. Landare zelulen bakuoloan nitrato asko metatzen bada, eta guk landare hori jaten badugu, nitratoa nitrito bihurtu daiteke eta gizakietan eragin kaltegarria izan, minbizia eragin esaterako.

Nitratoaren erredukzioan 2 entzimek hartzen dute parte: **nitrato erreduktasak** eta **nitrito erreduktasak**

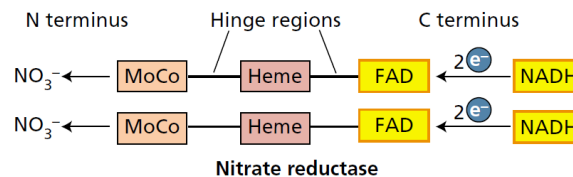
NITRATOAREN ASIMILAZIOA

Atmosferan nitrogenoa egoteak nitrato erreduktasaren sintesia eta nitratoa bera zelulara sartzea eragiten du. Nitratoa sustraietatik sartzen da landareetan. Horretarako, sustraiaren mintzean afinitate desberdineko garraiatzaileak daude (aurrez aipaturiko **HATS** eta **LATS**). Behin landare-zelulan dagoela, bakuoloetan sartzen da, bertan metatzeko, edo zitosolean geratzen da, asimilatzen. Nitratoaren asimilazioan bi entzima gako daude: *nitrato erreduktasa* eta *nitrito erreduktasa*.

- **Nitrato erreduktasa** entzimak gidatutako erreakzioa ondorengoa da

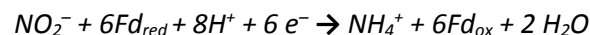


Nitrato erreduktasa entzima landare zelulen zitosolean dago. Elektroi-garraio txiki moduko bat gertatzen da. Dimeroa da eta entzima horren osagaiak MoCo (molibdenoa-kobalto konplexua, ezinbestekoa), hemo taldeko molekula eta FAD dira. Nitratoa, argia eta glukosa (beste karbohidratoak bezala) nitrato erreduktasaren adierazpena indusitzen dute. Itzulpen osteko eraldaketak ere izan ditzake, adibidez, serina bat fosforilatuz geor, entzima inaktibatu egingo da. Amonioa eta glutamina (beste aa-en artean), aldiz, prozesu hau inhibitzen dute. Oro har, eskualde epelean bizi diren landareak nitratoaren asimilazioa beharrezkoa dute, eskualde tropikal edo subtropikalakaleko landareekin konparatuz.

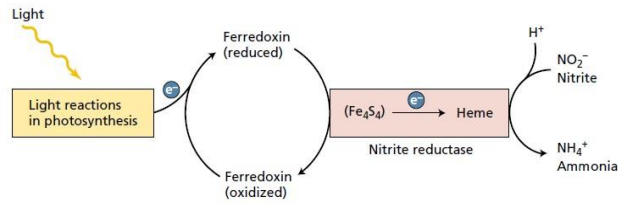


Nitratoa berez ez da toxikoa baina jatean nitrito bilakatu eta nitrosamina bihurtu ondoren minbizia sortarazten du. Horregatik, garrantzitsua da jakitea erosten diren barazkien bakuoletan nitratoa dagoen jakitea.

- **Nitrito erreduktasa** entzimak gidatutako erreakzioa ondorengoa da

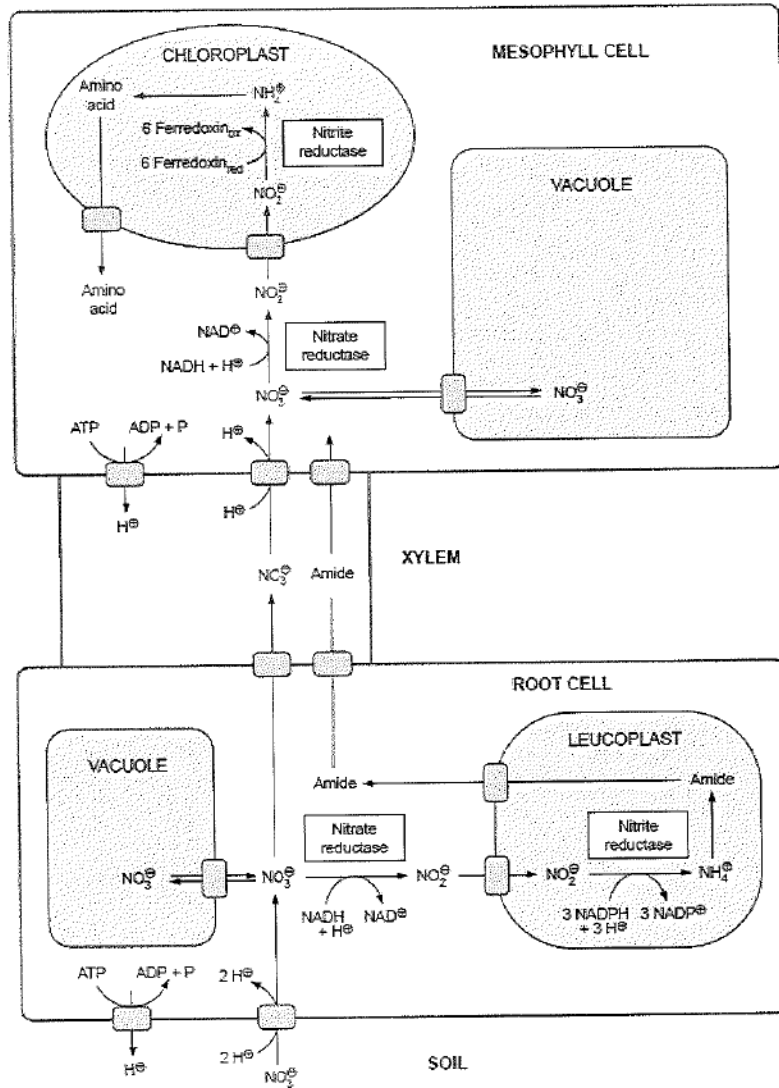


Nitrito erreduktasa plastidioetan dago. Horregatik, lehenengo erreakzioan lortutako produktua plastidoetara sartu behar da, bertan erredukzioa gertatzeko. Erreakzio honetan, elektroiei emalea ferredoxina da. Elektroien garraioa fotosintetikoak ez du zertan NADPHan bukatu behar, zenbait kasutan ferredoxina izan daiteke azken elektroien hartzailea. Hori dela eta, ferredoxina erreduzitua zenbait erreakziotan elektroiei emalea izan daiteke (erreakzio honetan adibidez). Argiaren energia erabiltzen denez (ferredoxina), kontzeptualki fotosintesia dela esan daiteke.



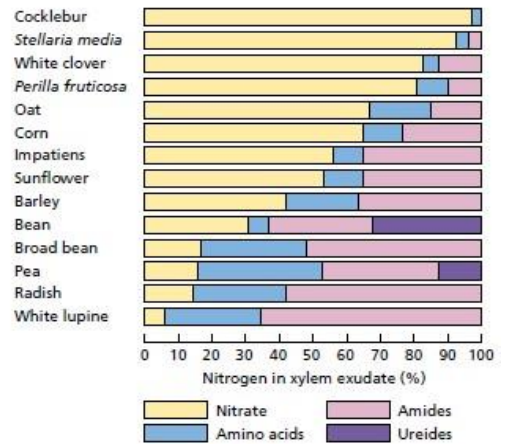
Ferredoxinaren oxidazioz nitritoa amonio bihurtzen da (elektroien transferentzia gertatuko da). Sustrietatik hostoetarako garraioa xileman zehar egingo da. Organo bakoitzak mintzean garraiatzaileak ditu. Hauetan **ATP** gastua behar da konposatuak garraiatu ahal izateko.

Nitrito erreduktasaren katalizazioa kloroplastoetan edo leukoplastoetan gerta daiteke



Esperimentu batean landare espezie ezberdinen xilemako lagin bat hartu da eta bertako elementuak neurtu dira. Irudian bertan lortutako emaitzak agertzen dira. Nitrato kontzentrazio handia badago, hostoetako nitrato erreduktasa kopurua sustraietan baino handiagoa da.

Landare espezie batzuek nitratoaren finkapena hostoetan burutuko dute, beste batzuk aldiz, sustraietan. Espezie batetik bestera, nitrato erreduktasaren adierazpena aldatu egingo da organo batetik bestera.



* Amidak glutamina eta asparragina dira. Aminoazido hauek bi amino talde dituzte.

Beraz prozesua honela emango da: Nitratoa sartzeko energia behar da, bakuoloan metatu daiteke, nitratoa plastoan sartzen da, sustraien kasuan leukoplastoetan. NADPHa pentosa fosfatoen bidetik lortuko da eta bertatik ferredoxina lortuko da, kasu horretan elektroiak ez dira argitik lortzen, pentosa fosfatoen bidetik baizik. Amonioa lortuko da eta amidoazioa sintetizatzen erabiliko da.

Baina espeziearen arabera, nitratoa hostoetara joan daiteke. Hostoetako kloroplastoetan sartuko da. Kasu horretan, elektroiak argitik etorriko dira.

AMONIOAREN ASIMILAZIOA

Amonioa nitrato erreduktasak katalizatutako erreakzioaren ondorioz ere ager daiteke. Hau asimilatzen hiru entzima beharrezkoak dira: *sintetasak (GS/GOGAT)*, *glutamato deshidrogenasa (GDH)* eta *transaminasak*. Amonioa fotoarnasketatik, nitratoaren erredukzioetik, nitrogeno molekularren finkapenetik edota proteinen degradazioetik ere etor daiteke.

- **Sintetasak**

1. Glutamina sintetasak (GS)

Amonioa glutamatoarekin konbinatzen du glutamina ekoiztuz. Glutamina sintetasa entzimak finkatzen du amonioa. Glutamina sintetasak amonioarekiko duen afinitatea glutamato deshidrogenasak duena baino altuagoa da. Gainera, nitrogeno erreaktiboarekin markatutako lehenengo aminoazidoa glutamina da. Erreakzioak ATP molekula baten hidrolisia beharrezkoa du. Landareek bi motako GS entzimak daude. Bata, GS1, zitosolean dago; eta bestea (GS2), kloroplastoetan. Amonioarekiko duen afinitatea handiagoa GOGAT-ekin alderatuz.

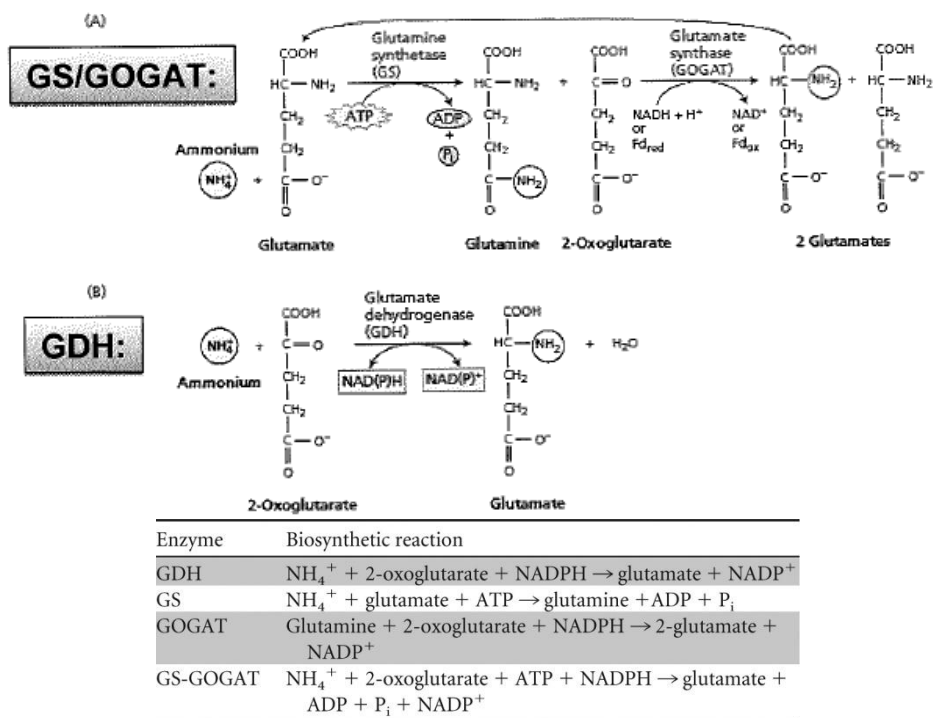
2. Glutamato sintetasa (GOGAT)

Transaminasa bat da eta glutaminaren amino taldea oxoglutaratora transferitzen du, bi glutamato molekula lortuz. Landareetan bi GOGAT isoentzima daude, horietako batek NADH-tik elektroiak eskuratzen ditu (sustraietako plastidioetan) eta, besteak, ferredoxinatik (hostoetako kloroplastoetan). Fotoarnasketan askatutako amonioa berfinkatuko du.

Amonioaren asimilazio bidezidorra GS/GOGAT bidezidorra da. Zalantza dago GDHak estres egoera batean amonioa finkatzen duen. Egoera arruntetan erreakzioa kontrako noranzkoan ematen da, hau da, aminoazidoa desaminatu egiten da normalean karbohidratoak lortzeko.

- **Glutamato deshidrogenasak (GDH)**

Itzulgarria den erreakzio bat katalizatuko du. Amonioa eta oxoglutarato erreakzionatzen dute glutamato lortzeko erreakzioa hain zuzen ere. K_m (substratuarekiko duen optimitatea) oso altua duen molekula da. Beraz, afinitate baxua izango du, substratu asko beharko baitu bere abiadura maximoaren erdira heltzeko.



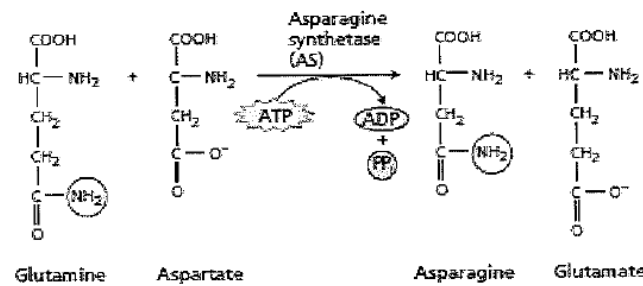
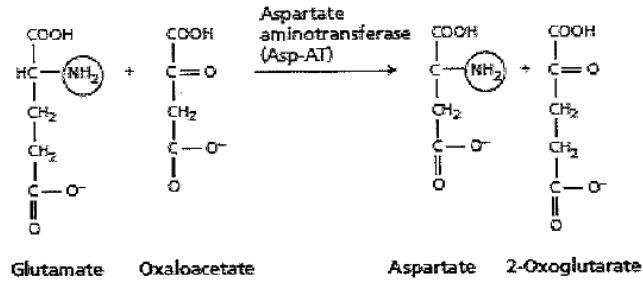
GDH edo GS/GOGAT bidez lortzen den emaitza berdina da.

- **Transaminasek**

Amonio molekulak transferitzen dituzte metabolito batetik bestera. Gainontzeko aminoazido guztiak transaminazio bidez sortuko dira.

Asparragina eta glutamatoa amida molekula izango dira. Landareak nitrogenoa garraiatzeko erabiltzen dituzte 2 amino talde dituztelako. Nolabait, modu organiko batean garraiatzen dira amidan bitartez, karbono gastua murriztuz. Amida beste aminoazido bat sortzeko gai da, bi amino talde izateagatik. Fotoarnasketan lortzen diren aminoazidoak glizina eta serina dira batez ere.

Transaminazioak organulu desberdinetan eman daitezke: mitokondrioan, kloroplastoetan, zitosolean...



Transaminazioak

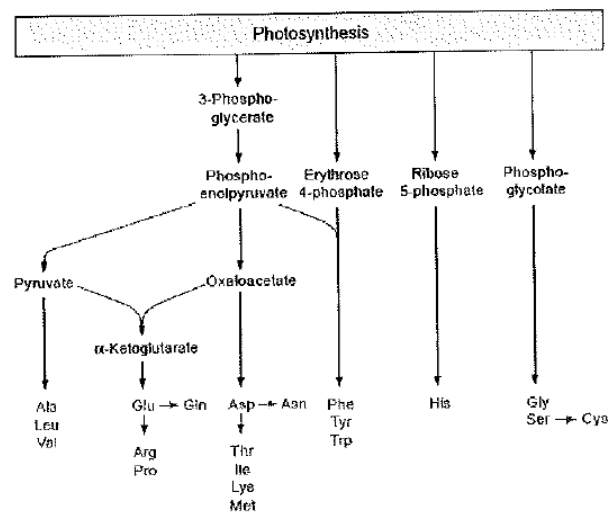
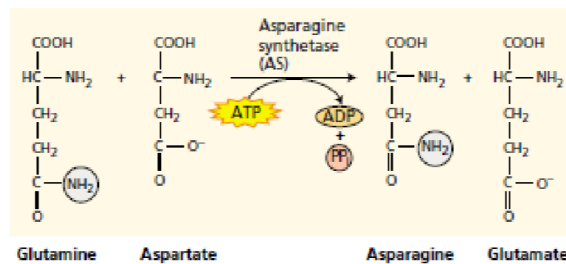
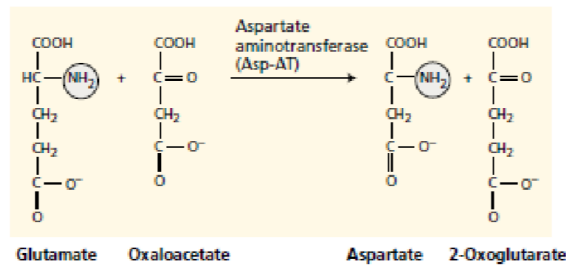
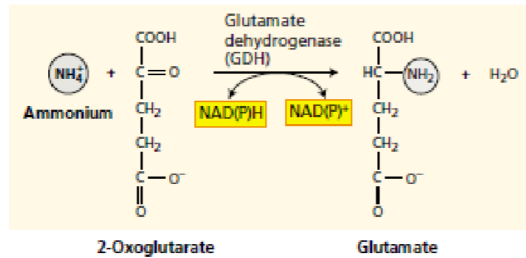
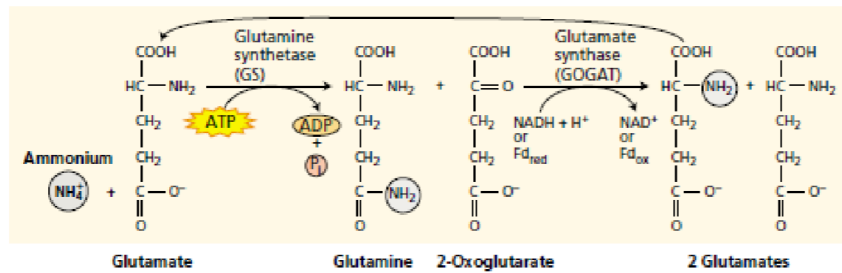


Figure 10.10 Origin of carbon skeletons for various amino acids

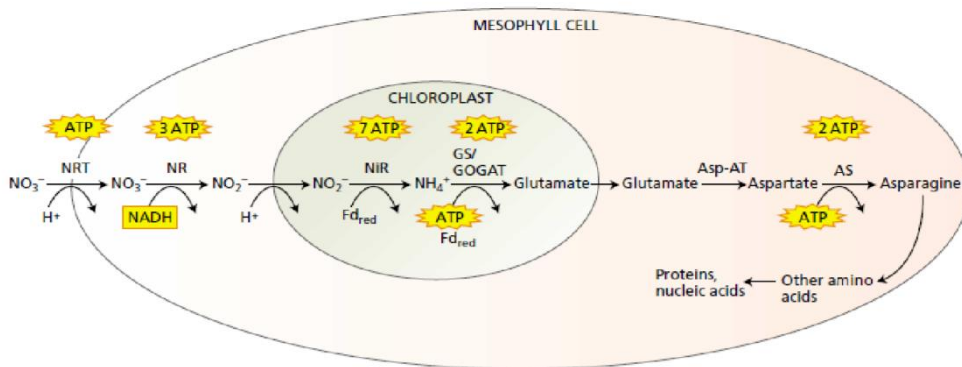
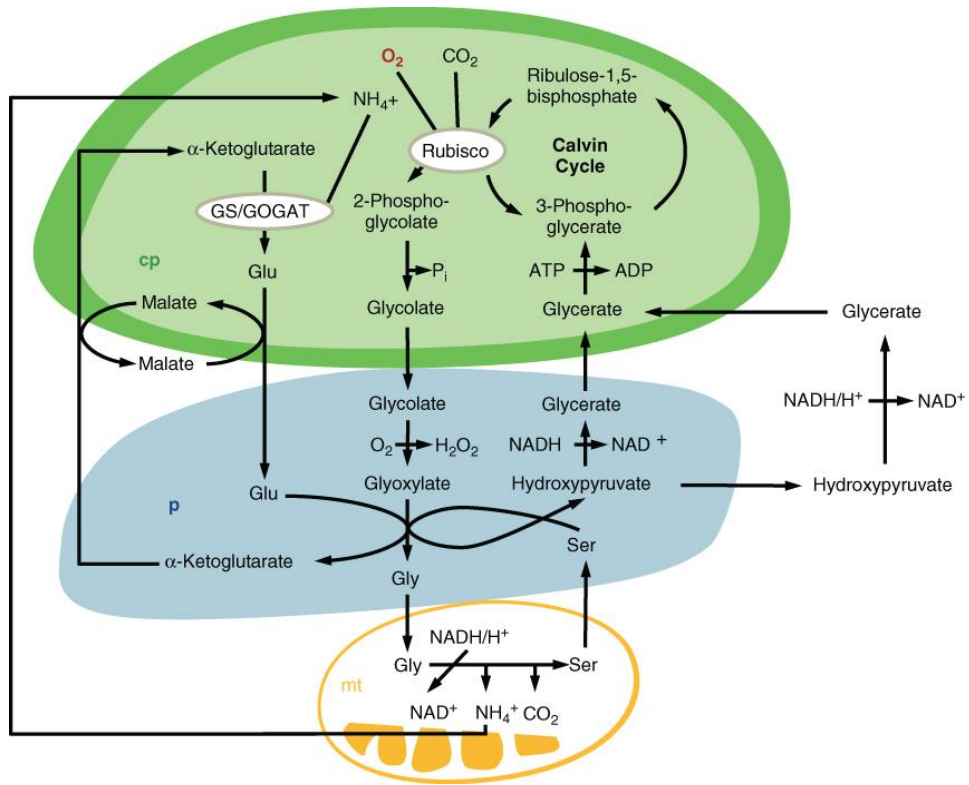


Amonioaren asimilaziorako entzimak eta katalizatutako erreakzioak.

Nitrogenoaren fotoarnasketa-zikloa:

Amonio iturri handi bat fotoarnasketa izan daiteke, bertan glizina bat desaminatzen baita. Mitokondrioko amonio hau kloroplastoetara garraiatzen da eta bertan GS/GOGAT bidez berrasimilatzen da. Batzuetan fotoarnasketatik datorren amonio kopurua sustraietatik datorrena baino altuagoa izaten da.

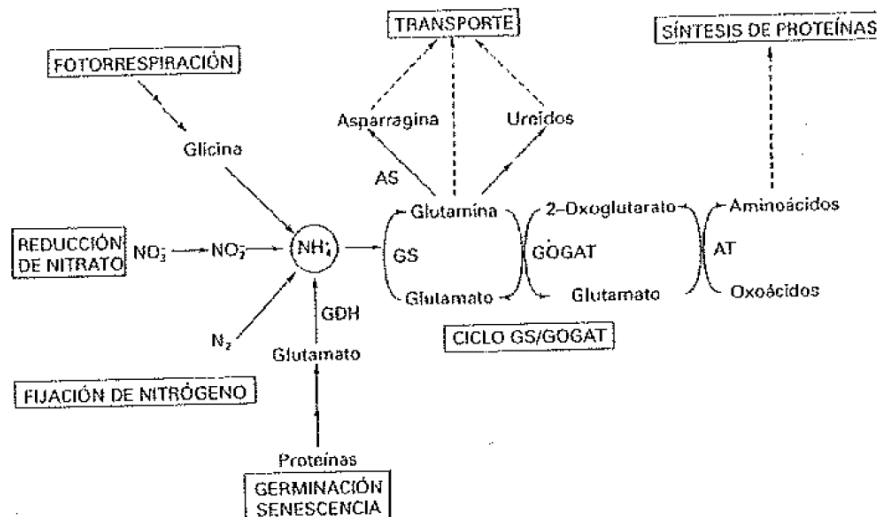
Nitratoa bera izango da bere barnekataren estimulatzailea, zenbat eta nitrato kontzentrazio handiagoa izan gehiago induzituko da bere barneraketa.



Nitrogenoaren asimilazioaren eskema landare baten hostoan

Landare ehunetan amoniao eratzeko dauden prozesu metabolikoak, asimilazioa eta garraroia

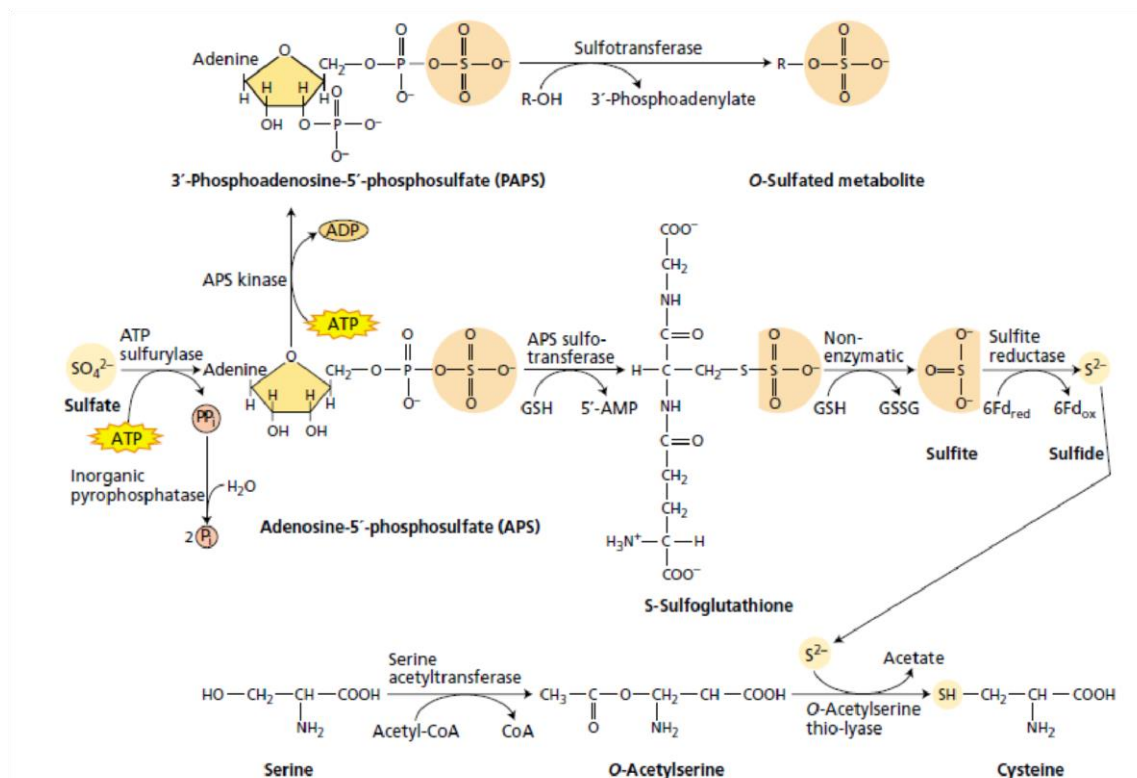
Nitrogenoaren asimilazioak energia gastu altua du.



SUFREAREN ASIMILAZIOA

Sufrea izaki bizidunetan agertzen den konposaturik aldakorrena da. Proteinetan agertzen diren disulfuro zubiek funtzio eta erregulazio-eginkizun garrantzitsuak betetzen dituzte. Entzima eta koentzima askoren gune katalitikoan sufrea agertzen da. Landareetan dagoen sufre gehiena sulfato eran dago. Sulfatoaren asimilaziorako ezinbestekoa da sulfatoa zisteinara erreduzitzea. Sulfatoa konposatu oso egonkora da eta aktibatu behar da (ATP-ren hidrolisia) edozein erreakzio baino lehen.

Paralelotasun altua dago amonioaren asimilazioa eta sulfatoaren asimilazioaren artean.

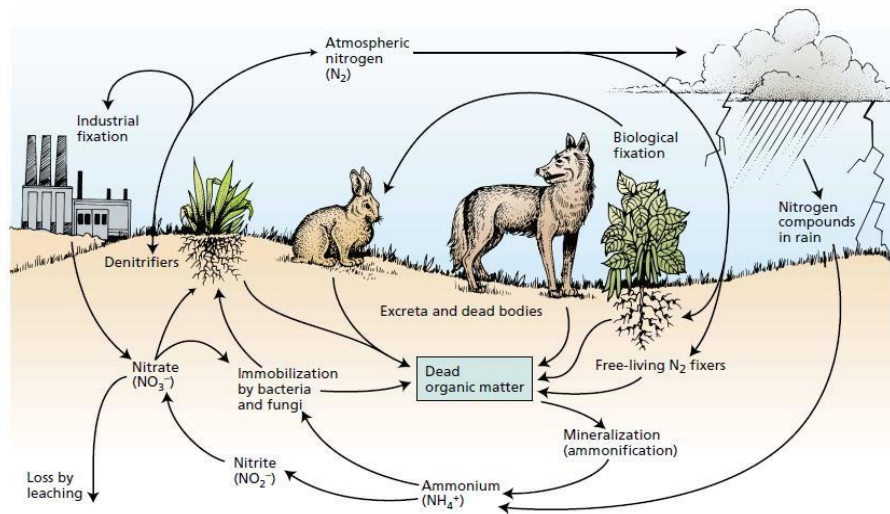


Sufrearen asimilaziorako beharrezkoak diren erreakzioak.

Sufrearen asimilazioa, batik bat, hostoetan gertatzen da. Erredukzioak sufrearen oxidazio zenbakia aldatzea eragiten du ($\text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{SO}_3^{2-} \rightarrow \text{S}^{2-} \rightarrow$ zisteina) 6tik -4ra, 10 elektroien mugimendua behartuz. Glutathionea, ferredoxina, NADPH edo O-azetilserinak elektroien emate gisa arituko dira bidezidorraren puntu ezberdinetan eskeman ikusten den moduan. Hostoak, orokorrean, sustraiak baino aktiboagoak dira sufrearen asimilaziora dagokionez, fotosintesian ferredoxina erreduzitua eta fotoarnasketan O-azetilserinaren ekoizpena bultzatzen duen serina sintetizatzen direlako. Asimilatutakoa floeman zehar garraiatua izango da proteinen sintesia gertatuko diren puntuetara (sustraiak eta fruituak esaterako).

15. GAIA: NITROGENOAREN FINKAPEN SINBIOTIKOA

Landare-zelulan dauden konposatu biokimiko asko konposatu nitrogenodunak dira. Karbonoaz gain, landareen konposatu garrantzitsua **nitrogenoa** da. Biosferan nitrogenoa forma ezberdinetan agertzen da. Atmosferan nitrogeno molekularra (N_2) kantitate handietan dago (bolumenaren %78a). Nitrogeno hau, kantitate handietan egonda ere, izaki bizidunentzat ez dago eskuragarri. Nitrogenoa eskuragarri izateko amoniako (NH_3) edo nitrato (NO_3^-) eran egon behar da.



Nitrogenoaren zikloa.

Nitrogeno molekularren finkapenerako hiru mekanismo daude: finkapen industriala, ekaitzen eta tximisten bidezko finkapena edo finkapen naturala eta finkapen biologikoa.

- **Finkapen industriala** Haber-Bosch finkapena moduan ere ezagutzen da. Honetan nitrogenoa errektore batean sartzen da ($300^{\circ}C$ eta 200atm -tan) behar den amoniakoa lortzeko. Bertatik jada ongarri ezberdinak lortzen dira.
- **Finkapen naturala** oso gutxitan gertatzen da, %10ean gutxi gorabehera. Tximisten energia erabiliz euriarekin batera nitrogenoa N_2 bezala lurrean finkatzen da.
- **Finkapen biologikoa** da garrantzitsua, hemen mikroorganismoak landareekin sinbiosian daude.

Modu askean bizi diren mikroorganismoen finkapena eta sinbiosian bizi direnek burutzen dutena bereizten dira. Oxigenoaren presentzia ezingo da nitrogenoaren finkapena eman. Hau dela eta nitrogenasa entzima duten bakterio mota ezberdinak aurkituko ditugu:

Azkenik, bakterio aerobikoek egitura bereziak beharko dituzte: noduluak.

- Bakterio anaerobikoek oxigenorik erabiltzen ez dutenez, ez dute arazorik izango nitrogenoa finkatzeko.
- Aukerazko aerobioak normalean aerobiosian biziko dira baina ingurune anoxigeniko batean nitrogenoa finkatzeko gai dira.
- Zianobakterioak: batzuetan inguru urtsuan bizi dira non oxigeno kontzentrazio baxua den. Hori dela eta zuzenean finkatu dezakete nitrogenoa.
- Bakterio aerobioak: arnasketa tasa altuak dituzte, eta horregatik oxigeno asko kontsumitzen dute. Hori dela eta, egitura bereziak beharko dituzte nitrogenoa finkatzeko: noduluak.

TABLE 12.2
Examples of organisms that can carry out nitrogen fixation

Symbiotic nitrogen fixation	
Host plant	N-fixing symbionts
Leguminous: legumes, <i>Parasponia</i>	<i>Azorhizobium</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Photorhizobium</i> , <i>Rhizobium</i> , <i>Sinorhizobium</i>
Actinorhizal: alder (tree), <i>Ceanothus</i> (shrub), <i>Casuarina</i> (tree), <i>Datisca</i> (shrub)	<i>Frankia</i>
<i>Gunnera</i>	<i>Nostoc</i>
<i>Azolla</i> (water fern)	<i>Anabaena</i>
Sugarcane	<i>Acetobacter</i>
Free-living nitrogen fixation	
Type	N-fixing genera
Cyanobacteria (blue-green algae)	<i>Anabaena</i> , <i>Calothrix</i> , <i>Nostoc</i>
Other bacteria	
Aerobic	<i>Azospirillum</i> , <i>Azotobacter</i> , <i>Beijerinckia</i> , <i>Dexia</i>
Facultative	<i>Bacillus</i> , <i>Klebsiella</i>
Anaerobic	
Nonphotosynthetic	<i>Clostridium</i> , <i>Methanococcus</i> (archaeobacterium)
Photosynthetic	<i>Chromatium</i> , <i>Rhodospirillum</i>

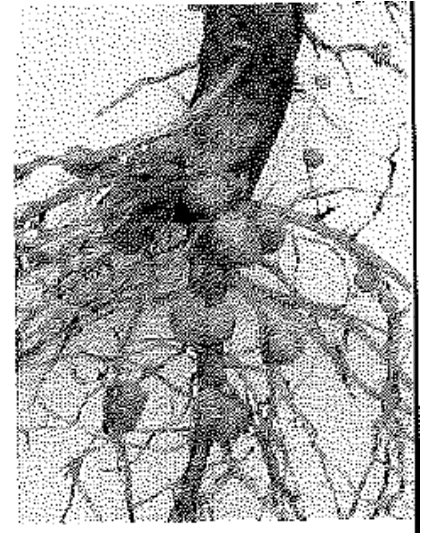
Taula honetako leguminosoek *Rhizobium* familiarekin sinbiosian bizi ohi dira eta *Azolla* organismoa zianobakterioekin sinbiosian dagoen eta arroz-soroetan oso garrantzitsua den iratze urtarra da. Hau oso garrantzitsua izan daiteke, izan ere, nitrogenoaren finkapena garrantzi handiko prozesua da, eta batzutan ez dago dirurik nitrogeno ongarriak erosteko. Beraz, ongarri hauek erosi beharrean mikroorganismoen bidez egiten da finkapena.

Beste sinbiosi bat *Acetobacter*-ena da azukre kanaberekin. Kasu honetan mikroorganismoa sustraietatik sartu eta zelulen arteko gunera pasatuko da. Mikroorganismoak nitrogenoa finkatuko du, eta mikroorganismoak landaretik azukreak hartuko ditu.

Horrez gain bakterio aerobiko batzuk aurki ditzakegu. Hauek, esan bezala, finkapena oxigeno gutxiko noduluetan egingo dute. Alga batzuetan, egoera aerobioetan, heterozisto izeneko egitura agertzen da. Hauek pareta lodiko egiturak dira eta oxigenoa ez sartzeko hesi modura lan egiten dute. Honi esker, barneko gunea oxigeno kontzentrazio baxukoa izatea lortu daiteke. Heterozisto hauetan ez da II.fotosistematik agertzen. Fotosistema hau ur hidrilosiaren konplexuari lotuta dagoenez, oxigeno ekoiztea ekidingo da.

TABLE 12.3 Associations between host plants and rhizobia	
Plant host	Rhizobial symbiont
<i>Parasponia</i> (a nonlegume, formerly called <i>Trema</i>)	<i>Bradyrhizobium</i> spp.
Soybean (<i>Glycine max</i>)	<i>Bradyrhizobium japonicum</i> (slow-growing type); <i>Sinorhizobium fredii</i> (fast-growing type)
Alfalfa (<i>Medicago sativa</i>)	<i>Sinorhizobium melloti</i>
<i>Sesbania</i> (aquatic)	<i>Azorhizobium</i> (forms both root and stem nodules; the stems have adventitious roots)
Bean (<i>Phaseolus</i>)	<i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>phaseoli</i> ; <i>Rhizobium tropici</i> ; <i>Rhizobium etli</i>
Clover (<i>Trifolium</i>)	<i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>trifolii</i>
Pea (<i>Pisum sativum</i>)	<i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>viciae</i>
<i>Aeschynomene</i> (aquatic)	<i>Photorhizobium</i> (photosynthetically active rhizobia that form stem nodules, probably associated with adventitious roots)

Esan bezala, leguminosok mikroorganismo batzuekin sinbiosian bizi dira. *Rhizobium* generoko bakterioak, esaterako, sinbiosian egoten dira legumisosa generoko landareekin. *Rhizobium* espezie bakoitzak afinitate bat izaten du landare espezie batekin. Egoera normalean landareek ezin dutenez nitrogenorik finkatu, sinbiosi honetan baliatuko dira bakterioek finkatutakoa jasotzeko. Mikroorganismoekin sinbiosian egiten duten landareen sustraietan **nodulu** izeneko egiturak daude. Eratzen diren nodulu hauek begi bistaz ikus daitezkeen eta tumore itxurako egitura berriak dira.



NODULUEN ERAKETA:

Eredu honek *Rizobium* bakterio baten infekzioa zela ematen den (landare baterako sarrera) azaltzen du.

(A) Bakterioak inguru askean bizi dira eta hauek **kimiotaxiaren** bidez erakartzen dira. Landareen sustraietan flabonoideak ekoizten dira *Rhizobium*-ak erakartzeko. Hauek *Rhizobium*-aren gene batzuen adierazpena aktibatuko dute (NOD geneak) eta hauen bidez, bakterioek seinaleak bidaliko dizkiote landareari.

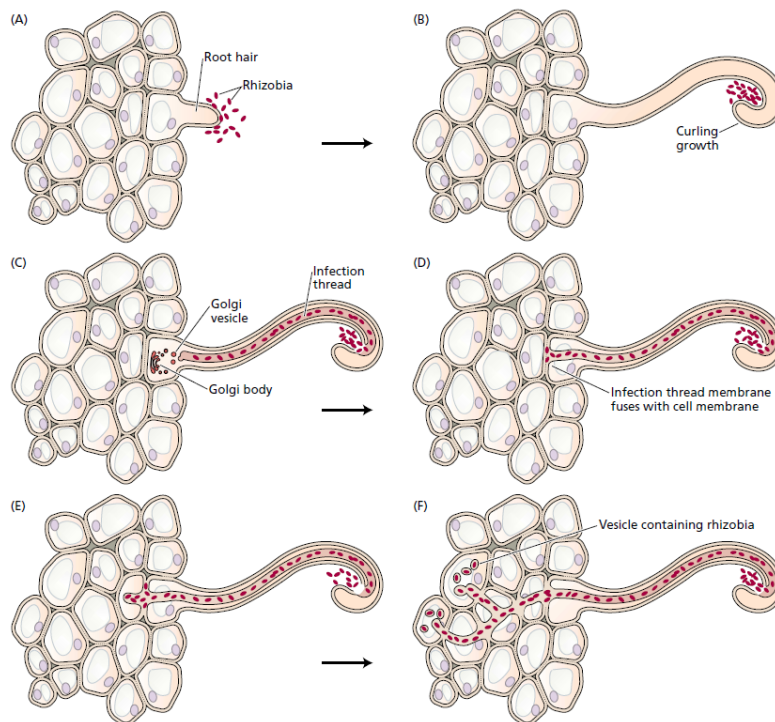
(B) Seinale hauek landareen beste molekula batzuen aktibazioa eragingo du eta landarearen sustrai zelulak zatitzen hasten dira. Hauek sustrai ilearen eraketa indutzen dute. Sustrai horren kiribiltzea oso ondo ikus daiteke mikroskopioan. Bakterioak kiribiltze horren barruan metatuko dira.

(C) Bakterioek sustraiaren pareta zelularra degradatzeko substantziak dituzte bakterioak landare barrura sartzen lagunduko dutenak. Pareta degradatzean mintz plasmaticoaren barnerako inbaginazio bat gertatzen da eta *Rhizobiumak* beratetik sartzen dira. Landarearen barnean egon arren, bakterioek kanpoko medio batean egoten jarraitzen dute. Horrelako egiturari infekzio-ildo esaten zaio.

(D) Hurrengo fase batean, mintzak topo egiten du landarearen beste zelulekin eta bakterioak zelulen arteko gunera pasatzen dira.

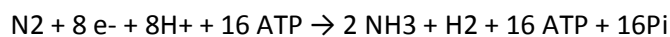
(E) Infekzio-haria adarkatzen hasten dira zelula ezberdinak zeharkatuz.

(F) Azkenik infekzioa geldituko da eta azkeneko zeluletan besikula moduko batzuk eratzen dira: sinbiosomak. Egitura hauen barruan 2-8 bakterio egon daitezke. Bakterioa geldi dagoenean Y forma hartzen du eta bakterioide izena hartzen du. Izan ere hauen barnean egon eta bero bakterioiek ezingo dute berriz ere modu aske batean bizi. Sinbiosomaren mintzari mintz peribakteroidala deritzo.



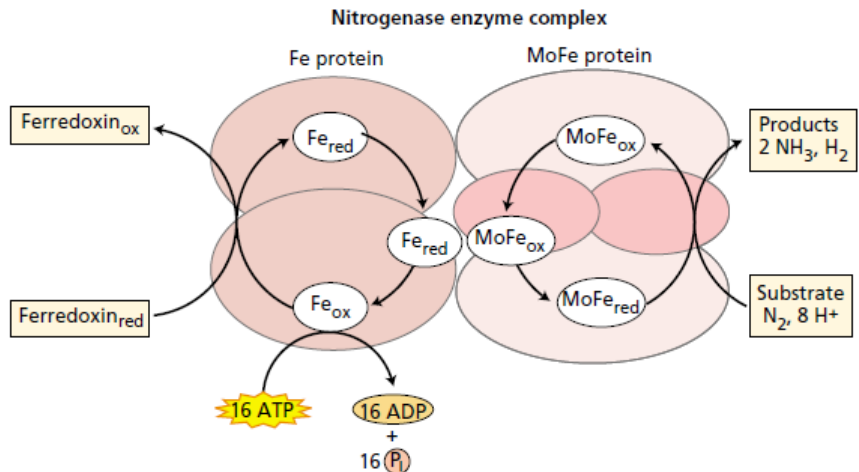
Morfologiari dagokionez, nodulu borobilak eta zilindrikoak daude. Nodulu zilindrikoetan bizi diren bakterioek hazkuntza nahiko arina izan ohi dute. Etengabe hazten jarraitzen duten noduluei hauei hazkunde zehaztu gabeko noduluak deitzen zaie. Bestalde, nodulu borobilek hazkunde motela izaten dute eta hazkunde zehaztuko noduluak izan ohi dira. Hauek tamaina bat lortzen dutenean ez dira gehiago hazten. Azken hauek jatorri tropikalekoak dira.

Esan bezala, nitrogenoa finkatzen duten bakterioek nitrogenasa entzima dute. ATP asko gastatu behar da. Burutuko duten erreakzioa honakoa izango da:



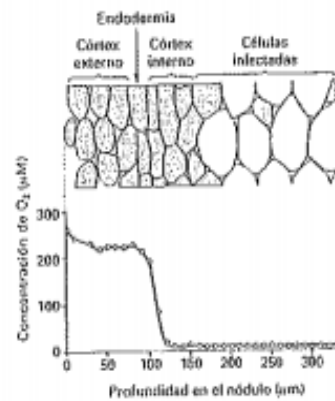
Nitrogenasa konplexuaren entziman bi azpiunitate bereitzen dira: Fe proteina eta MoFe proteina. Fe proteina egitura txikiena da eta bi azpiunitate identikoetan bana daiteke. MoFe egiturak lau azpiunitate ditu. Ikusi da molibdenoa ezinbestekoa dela erreakzioa gertatu ahal izateko, izan ere nitrogenasak kofaktore gisa behar du.

Erreakzio honetan elektroio emalea ferredoxina bakteroidal erreduzitua izango da, ondoren oxidatu egingo dena. Honek Fe proteinari emango dizkio elektroioak. ATPa hidrolizatuz MoFe proteina erreduzituko da eta honek ondoren N₂-arekin erreakzionatuko du, amonioara erreduzituz. Erreakzio honekin batera bi protoi hidrogenora erreduzitzen dira hidrogenasa entzimari esker.



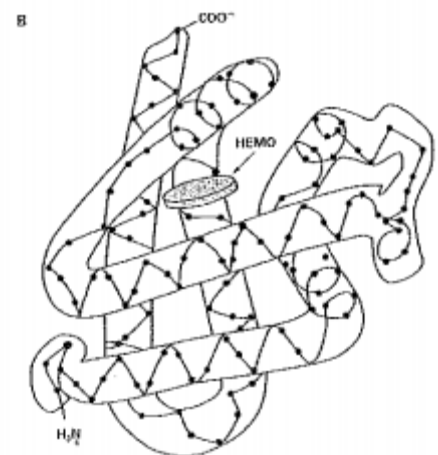
Erreakzio hauek modu itzulezinean ematen dira.

Irudian adierazten da zein den oxigenoaren kontzentrazioa nodulu batean. Noduluan endodermis izeneko geruza bat dago, eta hau hesi moduko bat da zeinak zein substantzia sartuko den eta zein ez erabakitzen duen. Honi esker, kanpoan oxigeno kontzentrazio altua egongo da eta barnean aldiz, gutxi. Modu honetan, egoera anaerobikoa lortzen da nitrogenoaren finkapena emateko, eta hau oxigenoarekin ez inhibitzeko.



Nitrogenoa finkatzeko 16 ATP behar dira, eta bakterioek asko arnastu behar dute ATPa lortzeko. Hala ere, barneko oxigeno kontzentrazioa txikia denez, hau zaila izango da. Arazo hau konpontzeko LEG hemoglobina erabiltzen da. Noduluan oso zehatz kontrolatzen da oxigeno-maila oxigenoa harrapatzen duen **LEG hemoglobinari** esker. Burdina duen proteina gorria da LEG hemoglobina (nodulari kolore gorrikoa emango dio), eta beti agertzen da nodulu osasuntsuetan. Sinbiosian parte hartzen duten espezieek ezin dute hemoglobina berezi hori sintetizatu, baina badirudi bien arteko eragin-trukeen bidez induzitzen dela.

LEG hemoglobina honek hemoglobina arruntak baino afinitate handiagoa du oxigenoarekiko. Bere funtzioa oxigenoa ahalik eta eraginkortasun handienarekin hartzea da. Hau mintz perobakterioidalera pasatuko da, eta bertan bakterioek arnastuko dute. Hau da, dagoen oxigenoa ahalik eta eraginkortasun handienarekin erabili nahi da arnasteko, eta hori hemoglobina



berezi honi esker egin daiteke.

Behin nitrogenoa finkatuta (aminoazido batean sartuta) bi aminoazido nagusi daude garraiatuko dutenak: glutamina eta asparragina. Beraien karbono-nitrogeno erlazioa nitrogenoaren aldekoa da, amidak direnez, karbono gutxi erabiliz nitrogenoa asko garraia dezakete. Glutaminaren C/N erlazioa 5/2-koa da eta asparraginarena 4/2-koa. Hauek landare normal nahiz leguminosoetan agertzen dira. Beste modu bat ureidoen bidez garraiatzea da (azido alantoikoa eta alantoina), leguminoso batzuetan agertzen direnak

Mantenugai ez organikoen asimilazioa: fosfatoa, burdina eta katioiak.

- Katioiak koordinazio konplexuen bidez asimila daitezke. Adibidez, klorofilan magnesioa. Oxigeno edo nitrogenoarekin lotzen dira, ez kobalenteki, baina karga positiboak "konpartituz", modu apur bat deslokalizatuan. Adibidez, kaltzioa azido poligalakturonikoan (pareta zelularreko osagai nagusietako bat, pektinetan agertzen dena).

Lotura elektrostatikoaren bidez ere asimila daitezke, adibidez, potasioa malatoari lotuta edo kaltzio pektatoa (pektina). Kaltzioak lotura koordinatuak nahiz elektrostatikoak egin ditzake.

- Fosfatoaren asimilazioa: bereziki ATP-n sartuko da, hiru modutan gerta daitekeena: fosforilazio oxidatiboa (arnasketa, ATP sintasa erabiliz) , fotofosforilazioa (ATP sintasa bidez fotosintesian) eta substratu mailako fosforilazio bidez.

-Burdina berezia da katioien artean. Forma ferrikoan (Fe^{3+}) edo ferrosoan (Fe^{2+}) egon daiteke. Forma ferrikoan hidroxidoak eratzen dira eta ez dira disolbagarriak, prezipitatu egiten direlarik. Landareak ezin du xurgatu, disolbatuta egon behar baita. Espeziearen arabera 3 modutan egin daiteke asimilazioa:

Aukeretako bat ingurua azidotzea litzateke, protoiak gehituz inguruko mediora. Bestalde, ferrikoa ferrosora erreduzitu daiteke, azken hau disolbagarria baita. Azkenean, kelatoak aska daitezke, adibidez azido malikoa edota azido zitrikoa (trikarboxilikoa). Azken hauen kasuan, konposatu organikoak dira karboxilo asko dituztenak, eta horrek karga negatibo asko ematen dizkie, karga positiboak lotzeko. Askotan EDTA erabiltzen da burdina kelatzeko. Horrela, molekula osoa sartuko da landare barrura, molekula osoa disolbatuko baita.

Behin landare barruan dagoela, burdina metatzeko ferrofina (fitoferrina) proteina erabiltzen da. 24 azpiunitate ditu, esfera bat eratuz eta burdina esfera horren barruan metatzen da, landareak erabili arte. Burdinarekin eratzen den koordinazio konplexu bat hemo taldea da, entzima baten laguntzaz sortzen dena, ferrokelatasa izenekoa

16.GAIA: garapenaren oinarriak: hazkundera, morfogenesia. Garapenaren kontrola

Landareak modu makroskopiko batean aztertuko ditugu, maila ez hain metabolikoan.

Garapena landare baten bizi-ziklo osoan gertatzen diren aldaketa guztien multzoa da. Bi maila daude: hazkundera (tamainan handitzea) eta desberdintzapena.

Hazkundera:

Landare batean hazkundera neurtzeko parametro normalena pisu lehorra da. Landarea labean sartzen da ura galtzeko eta ondoren pisatu egiten da. Pisu freskoa ez da parametro ona, landareak menpekotasun handia baitauka inguruko hezetasunarekiko, ur asko xurgatzen baitute. Ur asko egiten badu asko xurgatuko du eta ez badu egiten euririk denbora gutxian ur asko gal dezake. Salbuespena landareen hotzitzean da: hazi bat hotzitzen hazten denean landaretxoak hasieran gerta daiteke pisu lehorra galtzea, hau da, gero eta gutxiago pisatzea. Izan ere, lehen momentuetan beraien erreserbekin bizitzen hasteagatik gal dezakete pisua. Hori dela eta, pisu lehorra neurtu beharrean luzera neurtzen da.

Zelula mailan hazkuntza kultiboan dauden protoplastoen (paretarik gabeko zelulak, zelulasarekin liserituz) zelula kopurua zenbatuz neur daiteke. Hazkunderaren parametroak zatiketa zelularra (zenbat zelula egongo diren) eta zelula beraren hazkundera izan daitezke, zelularen luzapena.

Zelularen luzapenean, indar bultzatzaile nagusia hanpadura presioa da, osmosian oinarritzen dena. Zelula barruko disoluzioa kontzentratuago egongo da kanpoko baino. Ura sartuko da eta mintz plasmatikoa puztuko da. Pareta zelularren kontra tope egingo du eta, paretan presio bat eragingo duenez, esaten da hanpadura presioa indar bultzatzailea dela. Pareta erresistentzia jartzen ari da. Bi pareta mota daude: primarioa, aldakora eta heredagarria denez zelula haztea ahalbidetuko duena eta pareta sekundarioa, oso zurruna dena eta hazkuntza ekiditen duena. Zelularen hazkundera gertatzeko zelula gaztea izan behar da, pareta zelular primarioa duena. Pareta primarioaren heredagarritasuna honako formularen bidez kalkula daiteke:

$$dV/dt = m (P-Y)$$

P= hanpadura presioa .

Y= hanpadura presioaren atalasea. Mintza ez badago kontaktuan momentu bat egongo da ura sartzean lehenengo aldiz paretarekin kontaktuan jarriko dena, hanpadura presio hori da minimoa (gutxieneko hanpadura presioa).

m= paretaren hedagarritasuna. Landarearen, paretaren konposizioaren eta adinaren arabera da besteak beste.

Landare baten luzapenean hiru zelula gako hartzen dute parte: glukonasa, xiloglukonasa luzatzeko entzima eta expansina. Lehenik, glukonasa hemizelulosa edo xiloglukonasa apurtuko

du. Zelulosa eta hemizelulosak sare bat osatzen dute eta H zubien bidez daude lotuta, eta xiloglukanoa hemizelulosa sintetizatzeko erabiltzen da. Glukanasak harizpia apurtzean, 2. Entzimak xiloglukanoa luzatuko du. Azkenik, hirugarren entzimak (expansina) zelulosa eta hemizelulosaren arteko H zubiak apurtzen ditu. Harizpia luzatu denez, H zubiaren bidezko lotura beste kokapen batean emango da.

Ur gutxi badago, metabolitoen kontzentrazio inguruan handiagoa izango da eta osmosiagatik ura irtengo da. Mintza zimurtu eta landareak zimeldu egingo dira. Ondorioz, landareak ezingo du hazi.

Desberdintzapena:

Landareen garapenean ezaugarri kualitatiboa desberdintzapena edo morfogenesisia da. Desberdintzapena ehun baten espezializazioa izango da. Hasiara batean meristema egongo da, desberdintzatu gabekoa. Zelulak hazi eta desberdintzatu egingo dira, ezaugarri anatomiko eta funtzionalak lortuz, zelula baten forma aldatzean bere funtzioa ere aldatuko baita.

Landare zeluletan desberdintzako zelulak totipotenteak dira, hau da, desberdintzapen prozesua itzulgarria da eta, horrela, zelula desberdintzatuak landare edo organo berriak sortzeko ahalmena dute. Adibidez, zurtoina izan dena meristema izatera itzul daiteke, bertatik landare berri bat sortzeko. In vitro bidez egin daiteke.

Ugalketa begetatiboan ere gerta daiteke. Meristema berriak sortuko dira eta hortik arrotzak edo adbentizioak.

Garapenaren kontrola:

Prozesu guzti hauek hiru kontrol nagusiren arteko elkarrekintzen ondoriozkoak dira: inguruneke kontrola, hormona bidezko kontrola eta kontrol genetikoa.

Inguruneari dagokionez, parametro fisikokimikoek (argia, tenperatura, ura...) eta biologikoak (izurriteak, mikroorganismoak...) eragina izango dute, gene adierazpen aldatuz.

Ekofisiologia izango da erregulazio mota honetaz arduratuko den landareen fisiologiaren atala. Gainera, inguruneke kinadek hormonon jardueran eta geneen adierazpenean eragina izango dute.

17. GAIA- SEINALEEN HARTZEA ETA TRANSDUKZIOA

Biokimikoki hormona bakoitzaren mekanismoa zein den ez dugu sakonduko.

Terminologia:

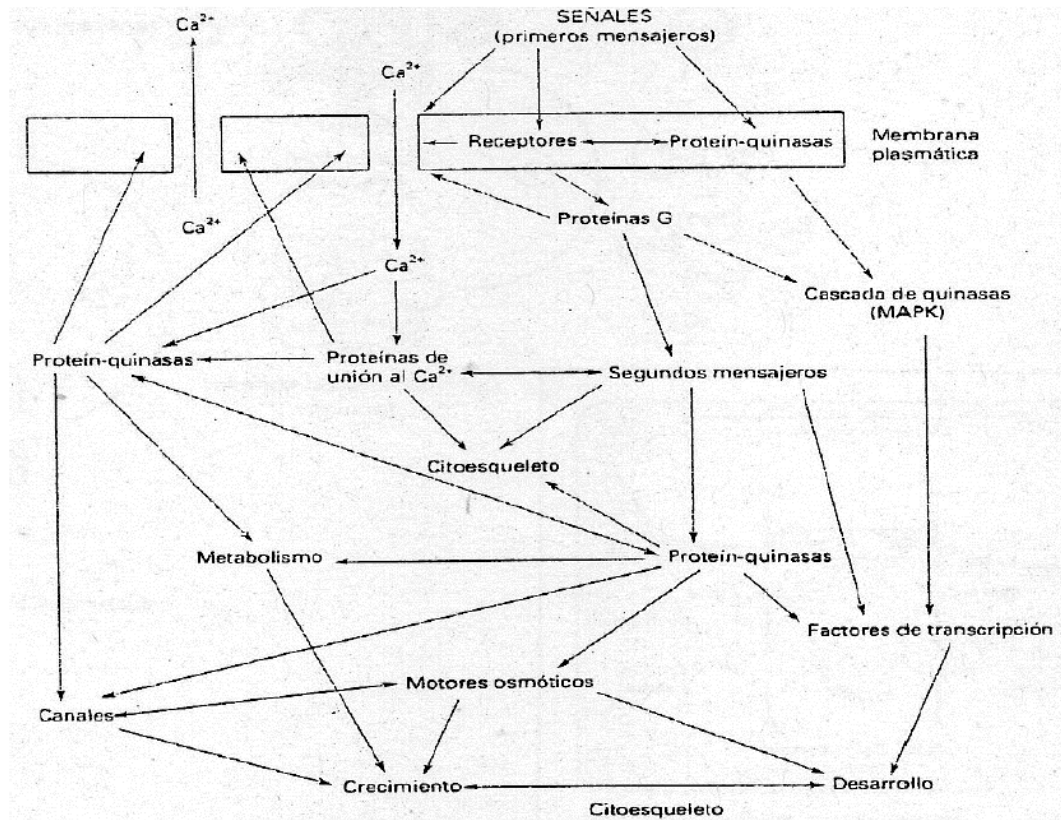
Hormonak, landareen konposatu endogenoak dira, sintetikoki ere ekoitzi daitezkeenak eta hazkundera erregulatu dezaketanak. Landareen hormonei fitohormona deritze.

Fitohormonen ezaugarriak:

Landare eta animalien hormonak desberdinak dira bereziki ezaugarri hauengatik:

- Landareetan organo arruntetan ekoizten dira eta ez guruin berezietan animalietan bezala
- Sintesi lekua eta jardura lekua desberdinak izan arren, gerta daiteke organo berean egotea (luzetarako garraioa)
- Ehun desberdinek sentikortasun desberdina izango dute hormona baten aurrean erantzun desberdinak eman ditzaketelarik, landareek malgutasun handia baitute.

Jardura mekanismoa:



1. Señalearen harrera:

Hormona errezeptore batera lotzen da, mintzean zein zitoplasman (disolbagarria) egon daitekeena. Lotura ematean hartzailearen konformazio aldaketa ematen da, forma eraginkorra lortuko duelarik. Zelula mota desberdinak egonik errezeptore desberdinak

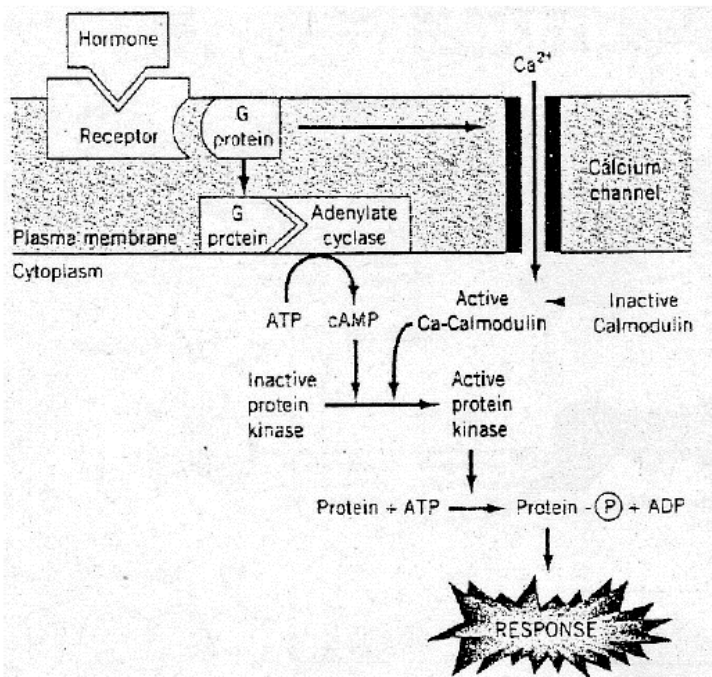
egon daitezke, kopuruari, sentikortasunari edo ondorengo transdukzio bideari dagokionez. Beraz, zelula bakar batek hartzaile mota desberdinak izan ditzake hormona batentzat eta baita hormona baten aurrean ere, hartzaile desberdinek erantzun desberdinak izan ditzakete.

2. Seinalearen transdukzioa:

Mezulari primarioa hormona izango da, eta landare zelulak mezulari kimiko hauetaz baliatuko dira komunikaziorako.

Mintzeko hartzaileen artean, proteina kinasak eta proteina kinasak ez direnak bereizten dira. Proteina kinasen kasuan, ondorengo transdukzio bidea proteina kinasak desberdinen bitartezko fosforilazioen bidez emango da. Aldiz, proteina kinasak ez diren hartzaileen kasuan, transdukzio bidezidorra GTPasa superfamiliako (G proteina) entzima baten aktibazioz hasiko da; GTPasaren azpiunitatea batek GTP finkatu eta beste azpiunitate baten hormona/errezptore konplexuarekin erreakzionatuko du.

G proteinek mintzetako A,C,D fosfolipasak edo ziklasak aktibatuko edo ioi kanalen irekiera eragin dezakete. Hauek zuzenean euren funtzioa beteko dute edo mezulari sekundarioak aktibatuko dituzte; cAMP (ziklasak eragingo dute bere ekoizpena), cGMP (ziklasak eragingo dute bere ekoizpena), kaltzioa (kaltzio kanalak irekitzean), IP3 (mintzetako fosfolipasen jardueragatik sortua), DAG (fosfolipasa jardueragatik sortua), beste batzuk: azido fosfatidikoa, glutatona, cADPR, erradikal askeak, askorbatoa, H⁺....



G proteinak:

Hormona batuko den errezptorea G proteina bati akoplatuta egongo daiteke eta hau aktibatzean, ziklasa baten aktibazioa edo kaltzio kanal batean irekiera eragingo du.

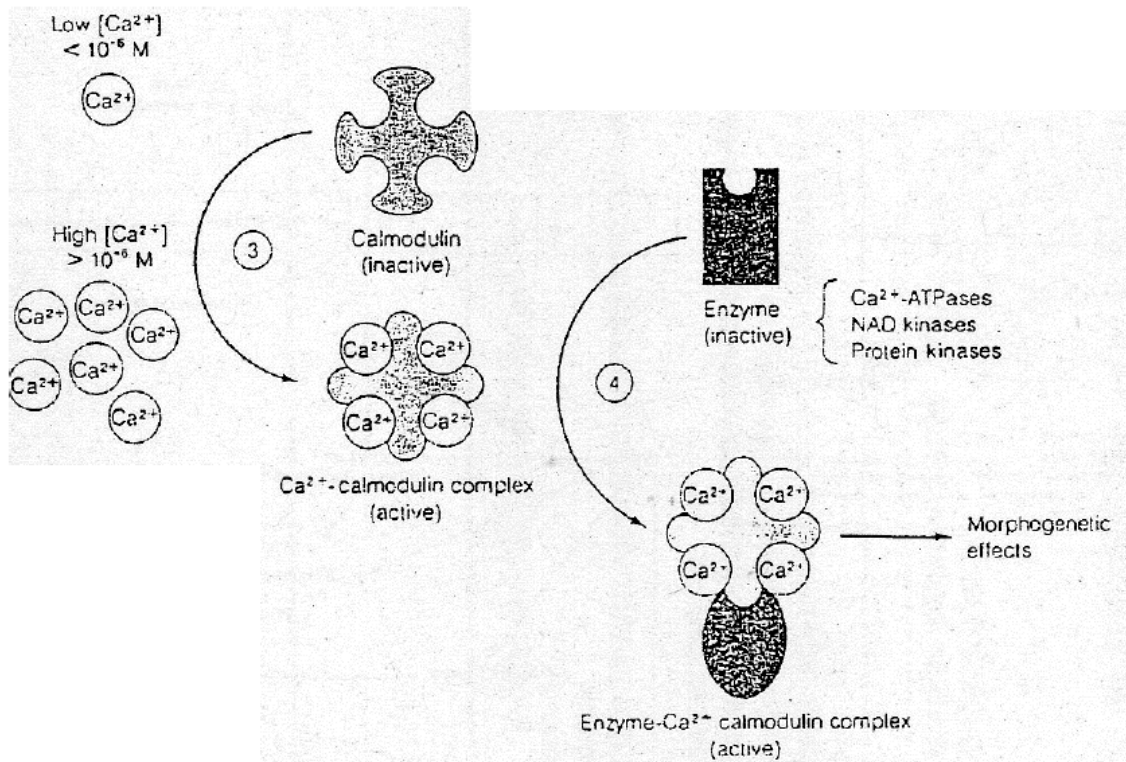
Adenilato ziklasak, AMP ziklikoa ekoiztuko du, proteina kinasen aktibazioa eragingo duena.

Aldiz, kaltzio kanalen irekiera ematen barneratutako kaltzioa kalmodulinarekin lotu daiteke. Eratuko den konplexu aktiboak ere (kaltzio-kalmodulina konplexuak) proteina kinasen aktibazioa eragingo du.

Kalmodulina:

Kaltzioa askotan bakuolo zein erretikulu endoplasmaticoan egon daiteke, eta kanalen irekieraren ondorioz, kaltzioa zitosolera askatuko da mezulari sekundario garrantzitsua izango dena. Kaltzioa kalmodulinarekin elkartzean, kaltzio-kalmodulina konplexua eratuko da, zeina entzima batekin elkartu daitekeen entzimaren aktibazioa eraginez.

Kalmodulinak kaltzioarekin lotzeko gune desberdinak dauzka, beraz, kaltzioaren kontzentrazio handipen apur batekin zitosolean kaltzio- kalmodulina konplexua eratuko da modu aktiboan eta edozein entzima lotzeko seinalea izango da, honen aktibazioa eraginez.



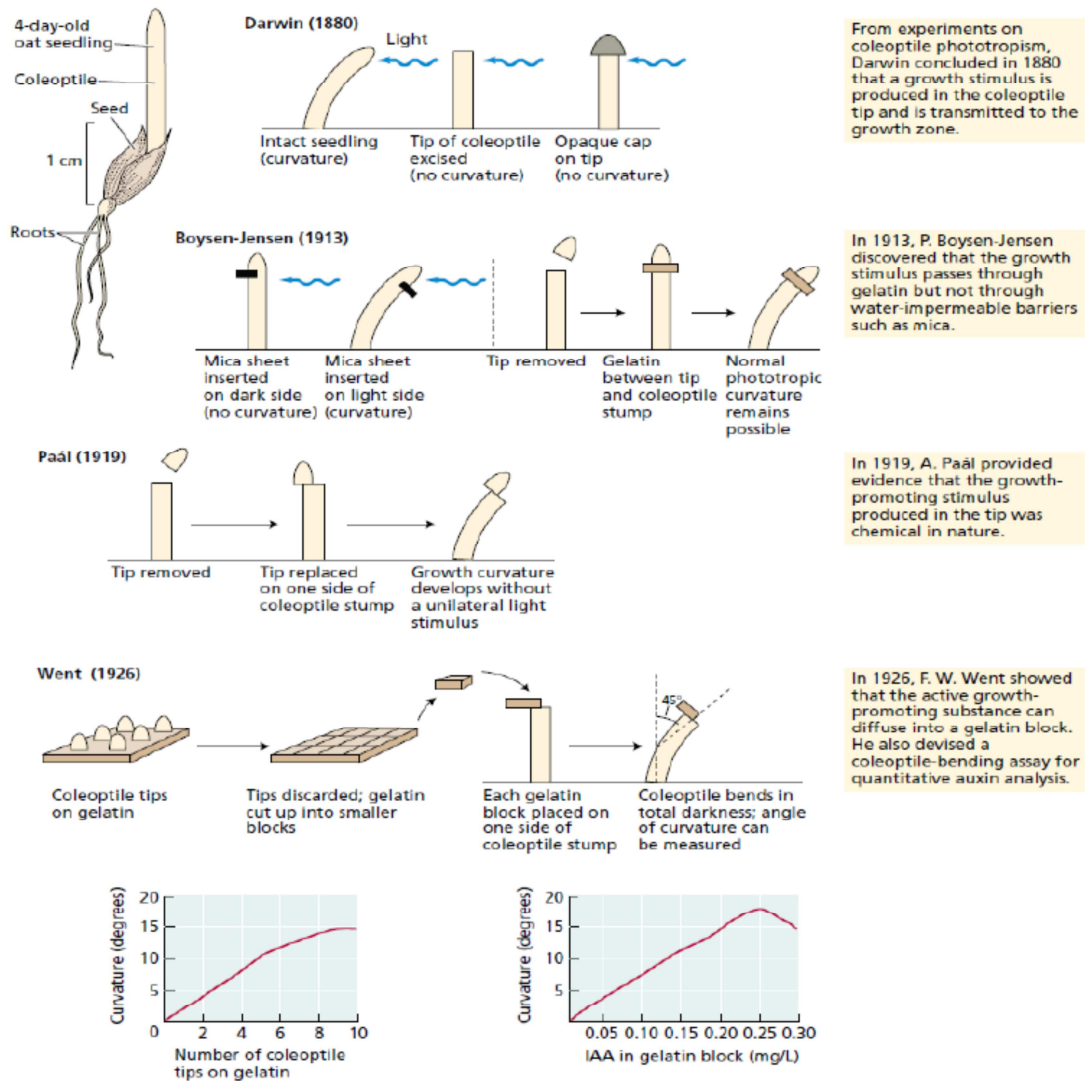
Landaren hormona motak:

Landare hormonei fitohormona deritze eta nagusiak auxina, giberelina, zitokinika, etilenoa (gasa) eta azido abszisikoa izenekoak dira. Hala ere, badaude beste hormona batzuk ere: brasinosteroidak, azido jasmonikoa, azido salizilikoa eta poliaminak esaterako.

Hormona batek prozesu desberdinetan eragin dezake eta prozesu batean hormona desberdinek eragin dezakete. Hormona desberdinen kopuruen arteko zatidura guztiz erabakikorra izango da, hau da, hormonaren arteko orekaren arabera eragina desberdina izan daiteke.

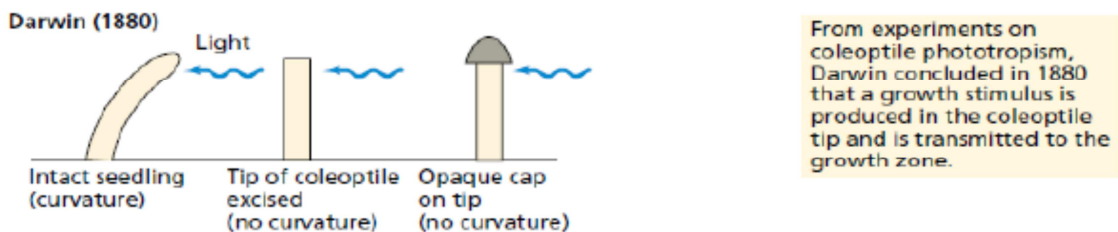
18. gaia- auxinak

Auxinak, giberelina eta zitokininekin batera hazkuntza eta metabolismoaren bultzatzaileak dira. Aldiz besteek aurkako efektua izango dute, hau da inhibitzaileak dira.



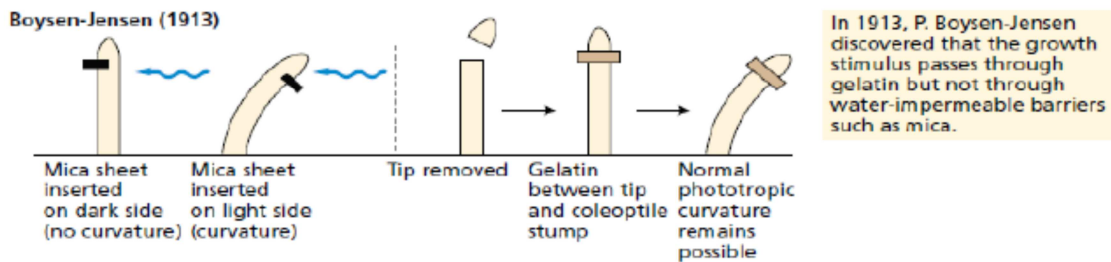
Darwinek 1880an, landareen hazkuntzaren tropismoarekin erlazionaturiko fenomenoen inguruan ikertzen hasi zen, hau da, landareak argirantz zergatik okertzen diren. Horretarako alpistea izeneko landarearen koleoptiloaren erabili zuen. Hau, landarearen lehen hostotxoa babesten duen txano itxurako egitura da (organo babeslea) eta sentikorra da argiarekiko.

Landarea argizatzean koleoptiloa argirantz okertzen dela ikusi zuen Darwinek eta estalki optiko bat jartzean gainean aurkako efektua ematen zela. Ondorioztatu zuen koleoptiloaren muturrean substantzia bat ekoizten dela seinale gisa diharduena landarea argirantz okertzeko.

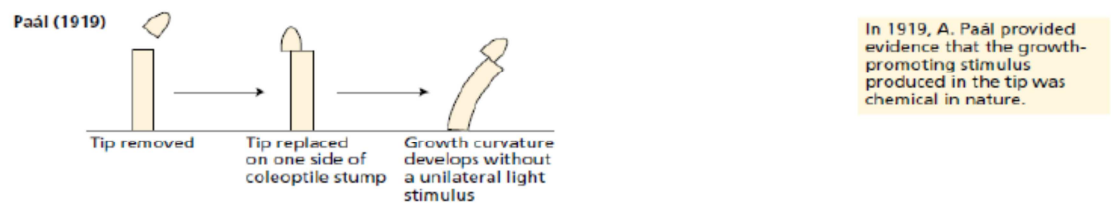


1913an Boysen-Jensesek, mikazko xafla iragazkaitza erabili zuen eta argiak jotzen zuen beste aldean txertatu zuen. Horrela ikusi zuen ez zela okerdurarik ematen. Aldiz, argiak jotzen zuen aldean jartzean mikazko xafla, okerdura antzeman zitekeen. Beraz, substantzia hori berantz joatekotan, argiak jotzean ez duen aldetik jaisten dela ondorioztatu zen.

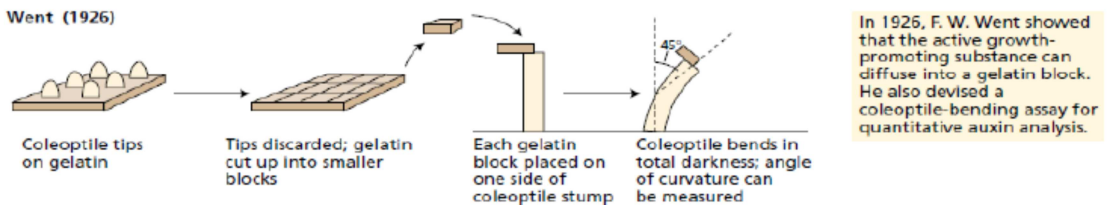
Bestalde, bigarren esperimentu bat ere burutu zuen. Muturra kendu eta gelatina batez ordezkaturik okerdura ematen zela ikusi zuen landarea argizatzean. Horrek frogatu zuen substantzia kimiko bat garraiatzen dela argiaren eraginez okerdura fototropikoa eragiten duena.



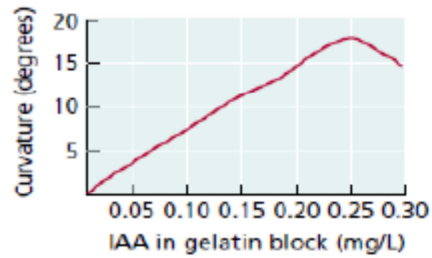
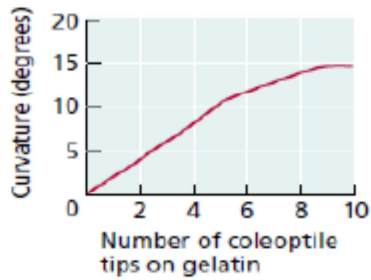
1919an Paál-ek muturrarekin jokatu eta leku desberdinetan jarriz, adibidez, goikaldearen alde batean, okerdura gertatzen zela ikusi zuen, muturra jarri den kontrako aldean, nahiz eta argi estimulurik ez izan. Beraz, substantzia kimikoa berantz garraiatzean, landarea aurkako aldera okertzen dela ondorioztatu zen.



1926an Went-ek, ikerketari amaiera eman zion, koleoptiloetan substantzia motore bat zegoela deskribatu zuenean. Gelatina baten gainean muturrak jarri zituen suposatuz substantzia hori gelatinara transferituko zela. Ondoren muturrean gelatina jarriz, hau da, koleoptiloa gelatinaz ordezkaturik, okerdura ematen zela ikusi zuen. Ondoren kontzentrazio desberdinekin jokatuz, okerduraren angelua ikertzen hasi ziren, substantzia horren kontzentrazioaren arabera edo mutur kopuruaren arabera. Azkenean, substantzia hori isolatu zen eta auxina izena jarri zitzaion.



Gaur egun bioensaio gisa erabiltzen da, auxina kontzentrazioaren arabeko okerdura neurtzeko.



Auxina nagusia AIA da: azido indol-3-azetikoak. Landare guztietan agertzen da (IAA ingelesez). Orokorrean gehien agertzen dena den arren, landare espezieen arabera 4-Cl-AIA edo AIB ere ager daitezke.

Sintetikoki ere lortu izan dira auxinak, herbizida bezala erabil daitezkeenak. Izan ere, gehiegizko hazkundera bultzatzen dute eta horren ondorioz landareek mantengai guztiak kontsumitu eta hil egingo dira.

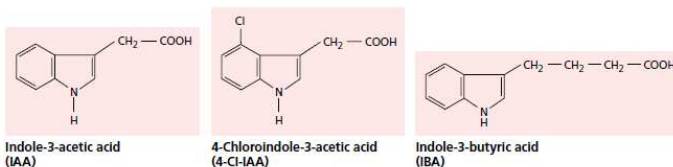


FIGURE 19.3 Structure of three natural auxins. Indole-3-acetic acid (IAA) occurs in all plants, but other related compounds in plants have auxin activity. Peas, for example, contain 4-chloroindole-3-acetic acid. Mustards and corn contain indole-3-butyric acid (IBA).

AUXINA SINTETIKOAK

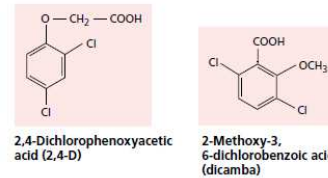
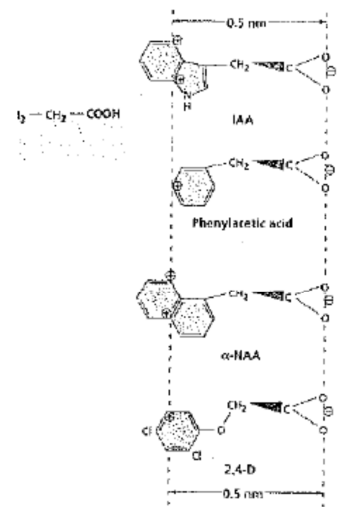
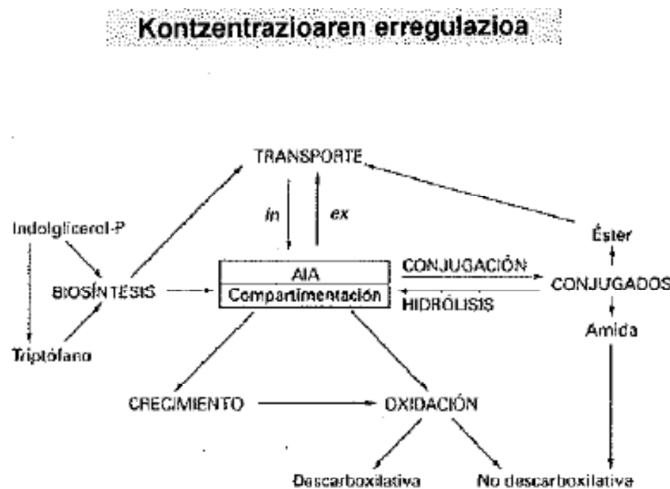


FIGURE 19.4 Structures of two synthetic auxins. Most synthetic auxins are used as herbicides in horticulture and agriculture.

Auxinek haien efektua izateko ezaugarri gako bat izan behar dute: karga positiboaren eta karboxilo muturreko karga negatiboaren artean, 0,5 nm egon behar dira.

Auxinen kontzentrazioaren erregulazioa:



the plant and are very stable. (B) The diplicated forms of IAA, phenylacetic acid, α-NAA, and 2,4-D (in descending order), showing the negative charge on the carboxyl group and the fractional positive charge on the ring, separated by a distance of about 0.5 nm. (B after Farrimond et al. 1978.)

Figura 19-5. Regulación de la concentración de AIA. Los procesos que favorecen la acumulación de AIA en un tejido u órgano son: la biosíntesis *in situ*, el transporte de llegada (importación, *in*) y la hidrólisis de conjugados. Los que favorecen la disminución de la concentración de hormona libre son: la conjugación, la oxidación y el transporte de salida (exportación, *ex*). Tras la actuación de la auxina en el crecimiento, se produce su destrucción. La concentración efectiva de hormona también depende de su adecuada compartimentación en la célula.

1. Biosintesiaren bidez auxinen kontzentrazioa erregula daiteke
2. Garraioaren bidez baldin eta beste ehun batean sintetizatua izan bada auxina (neurri handiago edo txikiagoan garraiatuko da xede den ehunera)
3. Auxinen konjugatuen hidrolisiaren bidez: AIA askotan konjugatu egiten da, hau da, beste molekula batzuekin ezarriko ditu loturak: azukre batekin (monomero edo dimero) edo aminoazidoekin . Lotura hau gertatzen bada karboxiloaren karga negatiboa galdu egingo du eta beraz auxinak forma hauetan daudenean ez dira izango aktiboak. Hau da, konjugatzeko sistemaren bitartez auxina gordekin bezala mantentzeko organo batean eta oso modu azkarrean erabili ahal izango da beharra dagoenean (hidrolizatuz). Auxinen konjugatuak auxinen erreserba modua direla esan daiteke.

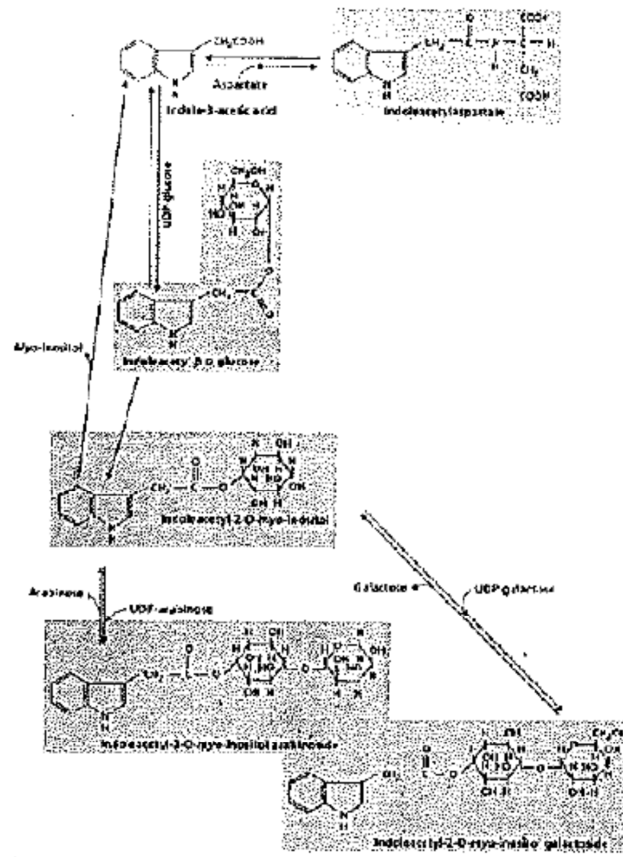


FIGURE 19.15 Structures and biosynthetic pathways of normal auxin. The enzymes

Nola ematen da auxinen degradazioa? Beste ehun batzuetara garraia daitezke ,eta degradazioa eman daiteke zuzenean.

Sintesia: triptofanotik hasita sintetizatzen da (indol talde bat dauka, lehenengo hidrolizatu egingo da eta ondoren azetiko taldea gehituko zaio).

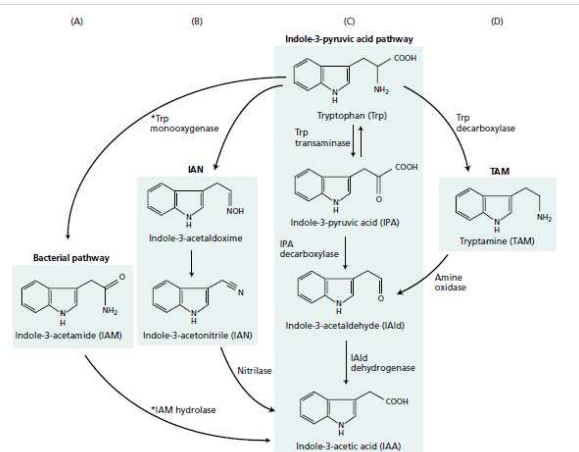
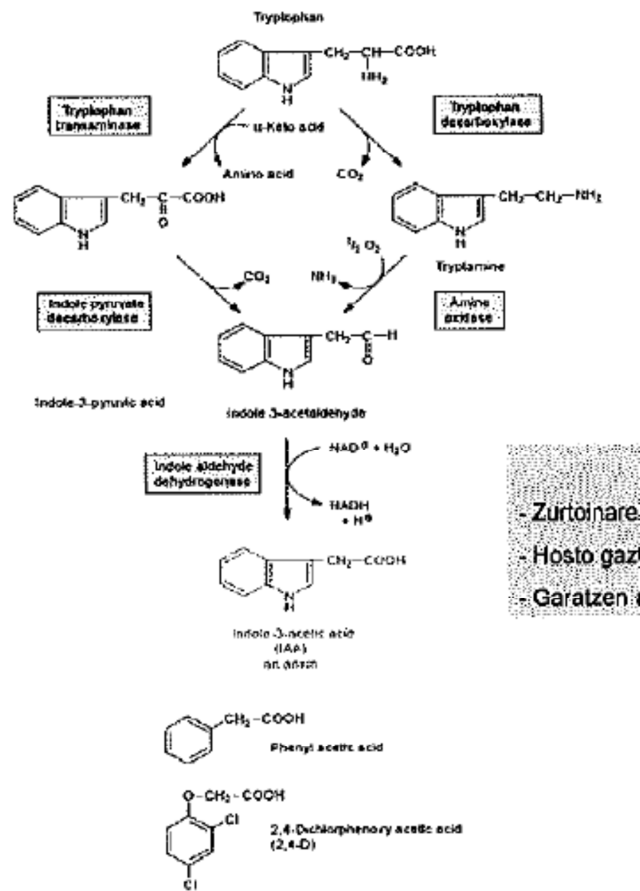


FIGURE 19.6 Tryptophan-dependent pathways of IAA biosynthesis in plants and bacteria. The enzymes that are present only in bacteria are marked with an asterisk. (After Barel 1997.)

Sintesi lekuak: zurtoinaren meristemoa, hosto gazteak eta garatzen ari diren hazi eta fruituak.



- Zurtoinare
 - Hosto gazte
 - Garatzen ari

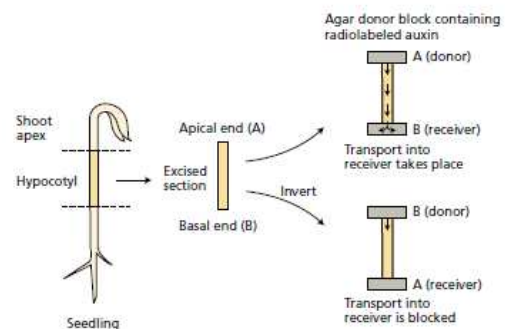
Garraioa

Auxineak GARRAIO POLARRAREN bidez mugitzen dira landarean zehar. Ondorengoak dira garraioaren ezugarriak:

- o Zurtoinean basipetua: basera doa (zurtoinaren beheko alderantz)
- o Sustraian akropetua: sustraiaren puntara doa

Goitik beherako garraioa da!!

Garraio polarra zela ondorioztatzera iristeko hainbat esperimentu egin ziren. Auxina duen gelatina zati bat jartzen badugu (auxina markatuz) zurtoin zati baten goiko aldean eta beste gelatina zati bat jartzen bada azpian (non ez den auxinarik egongo) ikusten da nola ematen den auxinaren goitik beherko garraioa. Auxinarik gabeko gelatina zatia goian jarriz gero, eta auxinaduna aldiz behean, ez da garraiorik emango. Hala ere, zurtoinari buelta emanaz gero, (A: apikala,



behean jarriz eta B: basala goian) ikusten da garraioa behetik gora emango dela. Ondorioa: landareak badauki buelta eman arren zein den bere goiko aldea eta zein bere behekoa eta horrenbestez garraioa beti emango da alde apikaletik alde basalera.

Hipokotiloa: kotiledoien azpiko zatia da.

Garraio polarra ematearen azalpena:

Landareetan badaude ATPasa ponpak daude, ATP gastatu eta protoiak kanporatzen dituztenal. Zitoplasmako pHa gutxi gora behera neutroa, baina mintzen arteko gunean aldiz pHa baxuagoa da (5 ingurukoa) ATPasa horien protoien ponpaketaren ondorioz. pH baxuagoa dela esatean, protoien kontzentrazioa handiagoa dela esaten ari gara, eta hori dela eta AIA-k protonatzeko aukera gehiago izango du. AIA molekula neutro bihurtzen da protonatzean eta honek mintzak zeharkatzeko ahalmena emango dio.

Kargadun forman egongo balitz, permeasen bidez garraiatu beharko litzateke zelulen barnera. Zelulan sartzean desprotonatu egingo da berriro (pHaren eragunez), eta AIA⁻ (karga negatiboa) kanporatzeko garraiatzaileak zelularen alde BASALEAN bakarrik egongo dira. Hau da, AIA⁻-k zelulatik irteteko aukera bakarra zelularen behealdean izango du. (landareari buelta emanez gero garraiatzaileak beste aldean geratuko dira → zelulak polaritatea du, hemen esperimintuen azalpena).

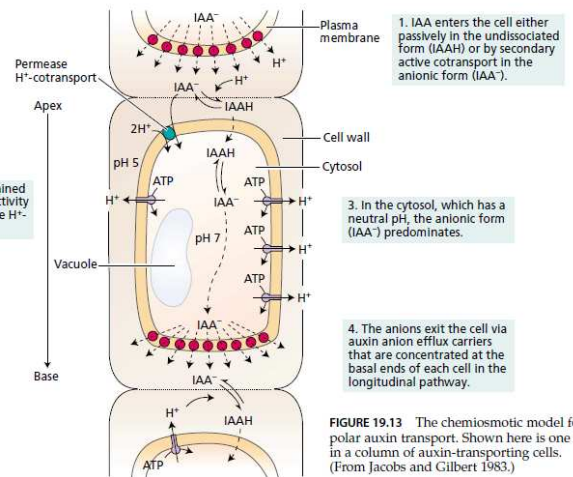


FIGURE 19.13 The chemiosmotic model for polar auxin transport. Shown here is one cell in a column of auxin-transporting cells. (From Jacobs and Gilbert 1983.)

AUXINEN ERAGIN FISIOLGIKOAK:

1. Zurtoinaren luzapena
2. Luzapen zelularra
3. Tropismoak (fototropismoa, grabitropismoa)
4. Dominantzia apikala
5. Errizogenesia (sustraiaren garraioa)
6. Absizioaren inhibizioa
7. Fruituaren garapena

1. Zurtoinaren luzapena

- a. Dosi optimoa dago
- b. Kontzentrazio altuetan inhibizioa → normalean hazkundera bultzatzen duen arren, kontzentrazio optimoaren balioetik gora inhibizioa eragingo du, etilenoaren sintesia indusituz (hazkuntzaren inhibitzaile den hormona)
- c. Organo ezberdinek sentikortasun ezberdina dute: kontzentrazio optimoak ezberdinak izango dira organoz organo. Auxina kontzentrazio berdina organo

batean hazkundera bultzatuko du eta beste batean aldiz hazkuntza inhibituko du.

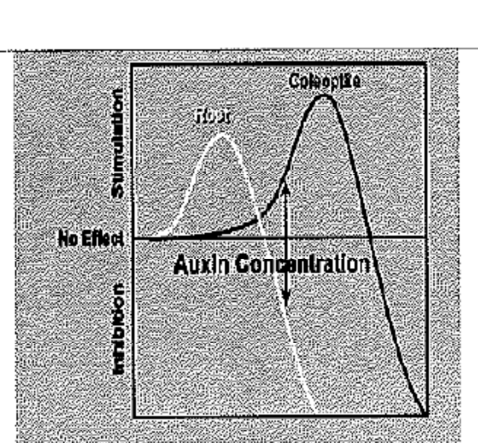
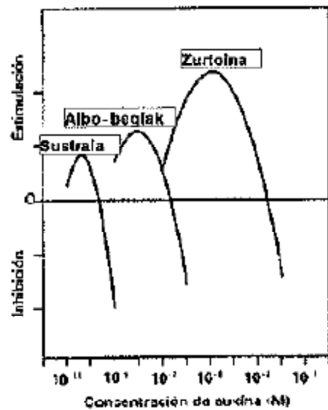


Figura 19-4. Influencia de la concentración de auxina sobre la respuesta de crecimiento (estimulación o inhibición) de raíces, yemas y tallos.

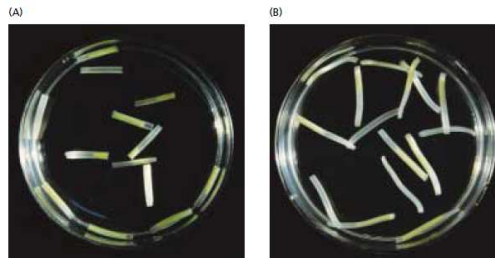


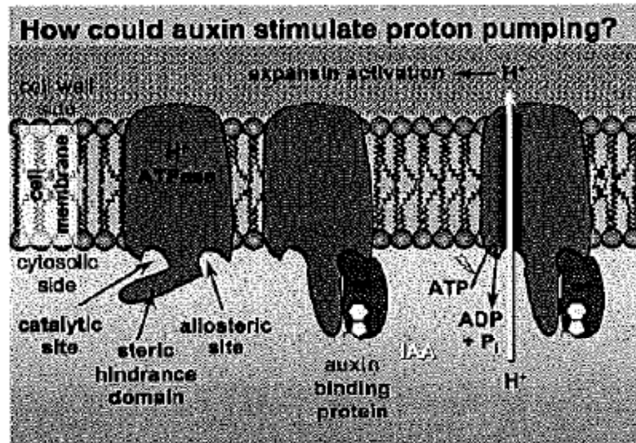
FIGURE 19.2 Auxin stimulates the elongation of oat coleoptile sections. These coleoptile sections were incubated for 18 hours in either water (A) or auxin (B). The yellow tissue inside the translucent coleoptile is the primary leaves. (Photos © M. B. Wilkins.)

Biosaioen bidez auxinaren eragina azter daiteke: A saiodian ura bakarrik, B saiodian ura + auxinak: koleoptiloak luzatu egingo da

2. Luzapen zelularra

- Pareta zelularren biguntzea bultzatzen dute: paretaren hedagarritasun maila jaitsez lortzen dute. pHa jaitzi egingo dute mintz plasmatikoa eta pareta zelularren arteko gunean. Kanpoko pH a jaisten denean mintza biguntzeko entzimak aktibatuko dira: hemizelulosa apurtuko duten entzimak eta **espantsina** batez ere.
- H^+ jariapena induzitzen dute, eta horregatik jaisten da $pH_a \rightarrow pH$ baxuak paretaren apurketarako entzimak aktibatzen ditu (espantsina). H^+ jariapena bi bideren bidez ematen da:
 - H^+ ATPasa aktibatuz: IAA ABP (auxine binding protein) lotuz, eta konplexu honek ATPasa aktibatuz.

- ii. H^+ ATPasaren sintesia induzituz: mezulari sekundarioen bidez, transkripzio faktore baten sintesia \rightarrow genearen transkripzioa induzitu



Activation hypothesis: Auxin binds to an auxin-binding protein (ABP1) located either on the cell surface or in the cytosol. ABP1-IAA then interacts directly with plasma membrane H^+ -ATPase to stimulate proton pumping (step 1). Second messengers, such as calcium or intracellular pH, could also be involved.

Synthesis hypothesis: IAA-induced second messengers activate the expression of genes (step 2) that encode the plasma membrane H^+ -ATPase (step 3). The protein is synthesized on the rough endoplasmic reticulum (step 4) and targeted via the secretory pathway to the plasma membrane (steps 5 and 6). The increase in proton extrusion results from an increase in the number of proton pumps on the membrane.

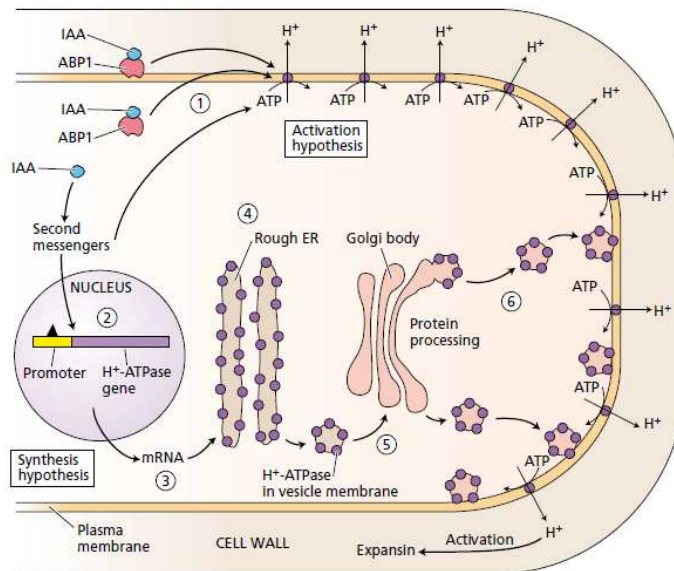
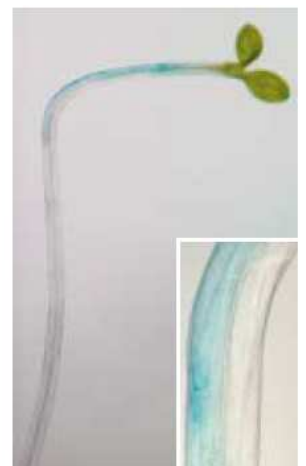


FIGURE 19.25 Current models for IAA-induced H^+ extrusion. In many plants, both of these mechanisms may operate. Regardless of how H^+ pumping is increased, acid-induced wall loosening is thought to be mediated by expansins.

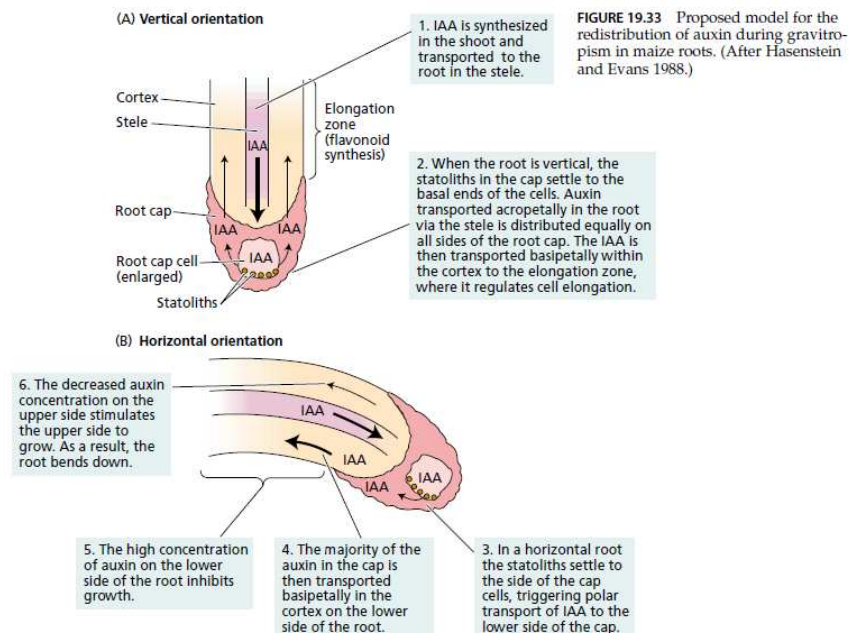
3. Tropismoak (gorantz joarteko joera):

- a. **FOTOTROPISMOA:** (urdinez markatuta dago auxina, ikusten da itzalpeko gunean aurkitzen dela batez ere)
- i. Argiak auxinen kontzentrazio altuagoa induzitzen du ilunpeko alboan. Horren ondorioz, auxinak hazkundera bultzatu eta ukondoak, birak eratzte dira.
 - ii. Argiak auxinen albo-garraioa induzitzen du ilunpeko alderantz, garraio basipetu normala aldatuz.
 - iii. Argiaren errezeptorea: argi urdina xurgatzen duen flaboproteina omen da (proteina kinas).



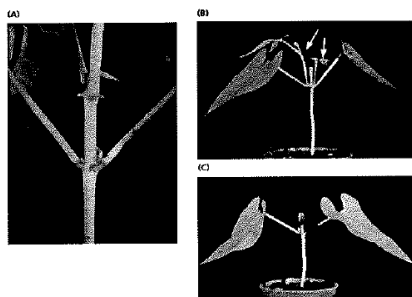
b. **GRABITROPISMOA:**

- i. Sustraietan: positiboa (grabitatearen alde → sustraiak beheruntz hasten dira), zurtoietan: negatiboa (grabitatearen kontra → zurtoinak goruntz hazten dira)
- ii. Auxinak sustraiaren puntara iristean, grabitatea suma dezakeen errezeptorea behar da: amiloplasmoak jardungo dute errezeptore moduan (duten pisuaz baliatzen dira, estatolitoak deitzen zaie). Estatolitoa duten zelulak: estatozistoak deitzen dira. Estatolitoak beraien pisuagatik zelularen beheko paretera jalkiko dira. Horren ondorioz, EEn Ca kanalen zabaltzea eragingo dute. Honek, 2. Mezulari bezala jardungo du eta auxinen garraioa bultzatuko du. Auxinen garraioa martxan jarriz gero, aldeetarantz egingo dute. Orientazio bertikala bada bi aldeetara berdin banatuko da. Aldiz, orientazioa horizontala izanez gero estatolitoa ere alde batera jalkiko da eta auxinak batez ere alde horretarantz askatuko dira. Auxinen kontzentrazioa alde batean beraz bestean baino askoz altuagoa izango da. Kontzentrazio handieneko aldean auxinek hazkundera inhibituko dute, eta kontzentrazio baxueneko aldean (goikoa izango den) emango da soilik hazkundera. Horrenbestez, goiko aldearen azalera handituz joango denez, sustraiaren puntak beherako norabidea hartuko du.



4. dominantzia apikala

Ezaugarri hau landareek gorantz hazteko duten joera da. Auxinen bidez puntako begien hazkundera indutzten da eta alboko begiena inhibititu. Beraz, auxinarik egongo ez balitz hazkunde laterala gehiago emango zen.



(A) Landare normala izango da, meristemoa puntan dute. Albotako hazkuntza (meristemoa) inhibituagoa dago goranzko hazkuntzan baino.

(B) Punta moztuz gero, alboetarantz hazten dira adarrak. Zurtoin nagusian iturri nagusia kenduta, auxina gutxiago joango dira bide horretatik eta gehiago bultzatuko da hazkuntza laterala.

(C) Auxina sintetikoak jarriz muturrean gelatina batean, hazkuntza lateralik ere ez da emango. Beraz, lehen esan bezala, auxina kontzentrazio optimoa alboko hazkuntzan txikiagoa denez, ez da hainbesteko hazkuntza bultzatzen. Zitokinek bultzatuko dute alboko hazkuntza hori.

5. errizogenesisia

Sustrai motak desberdintzen hasten gara hemen. Auxinen kontzentrazio txikia behar duena izango da sustrai nagusia, sekundario edo alboko sustraiaren kontzentrazio optimoa berriz, handiagoa izango da. Albo sustrai hauek naturalak dira, periziklotik sortzen dira eta kortex eta epidermisa bultzatuko dituzte.

Sustrai arrotzek ere kontzentrazio handiak behar dituzte, hauek zurtoinaren organotik ateratzen direnak izango dira, zelula helduetatik eratzen dira, zatitzeko ahalmena berreskuraturik. Landare aldaska izango da adibide angusia.

Landare bat moztu eta lurzoruan jarriz, hazi egiten da. Auxinen korrante nagusia punta sintetizatzean ematen bada, ebaketa azal horretan kontzentrazioa handitu eta hazkuntza bultzatuko da sustrai berriak sortuz (ugalketa begetatiboa). Sustraitzeko disoluzio komertzialetan auxina sintetikoa erabiliko da.

6. abszisioa

Organo baten erorketa izango da, landaretik banatzea, udazkenean adibidez. Absizio geruza bat agertuko da eta hormonen arteko beste elkarrekintza bat emango da. Auxinak absizio geruza horren eraketa inhibitzen saiatuko dira.

7. fruituaren garapena

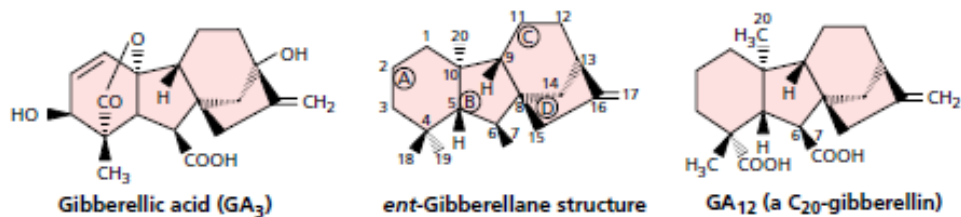
Orokorrean, auxinek bultzatzen dute garapena, baita fruituena ere. Kasu honetan, auxina hauek hazietan ekoitziko dira, eta hauek garatuko dituzte fruituak egoera normalean.

Aplikagarri interesgarri moduan gerta daitekeena partenokarpia da, ernalketarik eman gabe obulategien hazkuntza ematea, hazirik gabeko fruitua. Batzuetan naturan eman daiteke, baina normalean gizakiak auxinen bidez artifizialki bultzatutako prozesua izango da.

19. gaia. Giberelinak

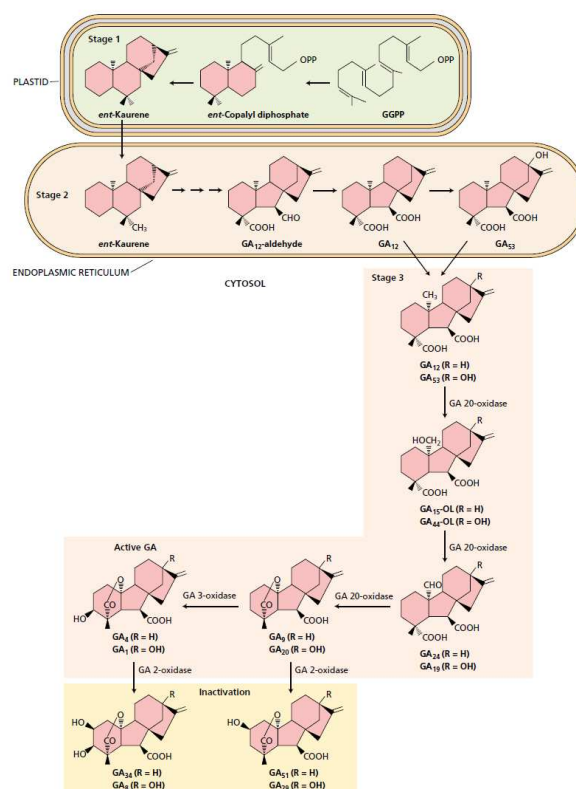
Landareen hazkuntza eta heltze prozesuak hormona mota ezberdinek kontrolatzen dituzte, indibidualki edo elkarrekin lan eginez.

Asian arrozaren gaixotasuna oso ohikoa zen, izugarriko hazkuntza zuten arrozaren landare horiek eta gaixotasuna aztertzen hasi ziren. Onddo batek ekoiztutako konposatu kimiko batek eragina zela ikusi zuten, eta denborarekin, onddo horrek zuten molekula azertu zuten (azido giberelikoa), hazkuntza hori eman ahal izateko. Giberelina izena jarri zioten.



Egitura kimikoaren aldetik 120 inguru daudela ikusi zuten, eta bakoitzari zenbaki bat jarri zioten. Kasu honetan 3 da, lehenago besteren bat isolatu zuten, baina ez zen interesekoa. 20 karbono dituzte, baina batzuetan, bat galdu eta 19koa izan daiteke. Askok ez dute efekturik, ez dira hainbeste efektua dutenak.

Diterpenoak dira, eta organo desberdinetan sintetizatu daitezke, ez dago organo berezirik. Plastidioetan hasten da sintesia, erretikulu endoplasmatikora pasako da, hemen bitartekari asko izango ditu, eta azkenean, aktiboa edo inaktiboa izango da. Bigarren karbonoaren posizioan OH izanik, inaktiboa izango da, zazpigarren karbonoan COOH bat izanik berriz, aktiboa.



Giberelinen jarduera frogatzeko analisiak egin dira eta hiri bide nagusi daudela ikusi da, baina bi dira famatuena.

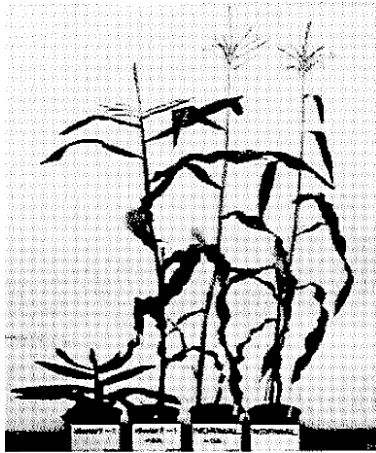
Eragin fisiologikoak

1. Zurtoinaren luzapena

Modu orokorrean esanda, zelularen luzapena (auxinek bezala), eta zatiketa bultzatuko dute.

Hemizelulosa apurtzeko entzima bat sortuko dute, paretaren biguntzea eraginez, eta horrekin espantsinaren sarrera bultzatuko da. Zatiketa zelularrean berriz, ziklo zelularreko ziklinen menpeko proteina kinasen (CDK) espresioa emango da.

Aplikazioaren aldetik, landare nanoak direnak (mutanteak), bi hostoren arteko zatia oso txikia dute. Nanoari giberina gehituz gero, egoera normala berreskuratzen du, zurtoinaren hazkuntza bultzatzen du.



Naturalki espinakan eta azan agertzen da erroseta forma. Fotoperiodoa (zenbat argi dagoen egunean zehar) luzea edo motza izan daiteke eta landareen hau kontrolatzeko mekanismoak dituzte.



Espinaka erroseta forman dago egun laburretan, baina egun luzeetan zurtoinak gora egiten du eta landarea loratzeko prestatua dago. Egoera begetatibo batetik, ugalketa egoera batera pasatzen da. Hau dena fotoperiodoarekin kontrolatua egongo da. Esperimentu honetan, espinaka egun luzetako egoeran dago jarrita eta lehen aipatutakoa ikusi dezakegu.

Egun luzeko espinakari AMO substantzia gehituta (giberelina sintesiaren inhibitzailea), landarea erroseta forman mantendu dela ikusi da. Baldintza berdinetan dagoen beste espinaka landareari azido giberelikoa gehituta, aldiz, landarea haziko da. Honen bidez giberelinak luzapen horren eragile direla ikusi dezakegu.

Azaren kasuan, loraketa egun luzeetan gertatuko da, baina baita hotza bukatzen denean ere. Beraz, egunak luzatzen hasi direla eta hainbesteko hotzik ez dagoela detektatzen du, hau da, negua bukatu dela, eta loratzen hasten da.

Kanpotik ordezkia daitezke faktore horiek giberilina erabiliz, eta landarearen zurtoin luzapena eta loraketa artifizialki eragin.

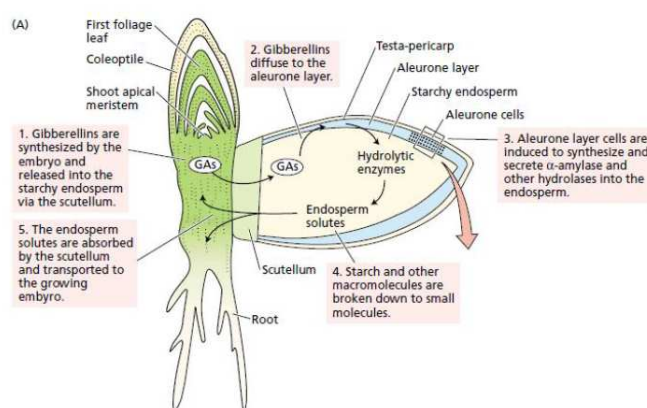
Antigiberelina, hazkunde atzeratzaileak izango dira eta praktikoki loregintzan interesgarriak dira. Lore-sortetan jartzen da, adibidez. Gariaren etzatea ere ekiditen du, garia pisutsua da, eta motaren arabera, hezea dagoenean etzatea eragin dezake, arazo handi bat izanik, beraz hau gehituz, altuera baxuko gariak sortzea eragingo du adibidez. Hobekuntza genetikoaren bidez ere lor daitezke gariaren tamaina txiki hori.

2. Fruituen garapena

Giberelina fruituak handitzeko ere erabiltzen dira, eta partenokarpia bultzatzen du. Partenokarpia ernalketa gabeko fruitu baten garapenari esaten zaio. Bide hau jarraituz sorturiko fruituak ez dute hazirik ezta hezurrik izaten.

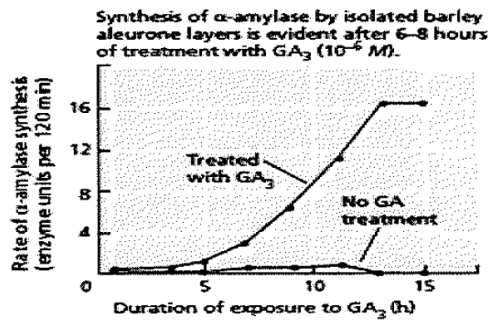
3. Hazien hozitzea

Hirugarren ezaugarri oso famatua, giberelina hazien hozitzea bultzatzen dutela da eta hau, zerealekin demostratu daitezke bereziki. Hozitzearen fasean enbrioia eta endospermoa egongo dira. Enbrioia diploidea da eta endospermoa erreserba modukoa, landareari behar dituen mantenu gaiak emango dizkio. Kanpotik zelula geruza bat du, aleurona geruza, eta barruan almidoiez beterik egongo da.



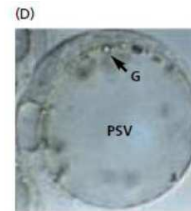
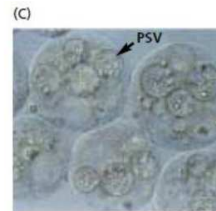
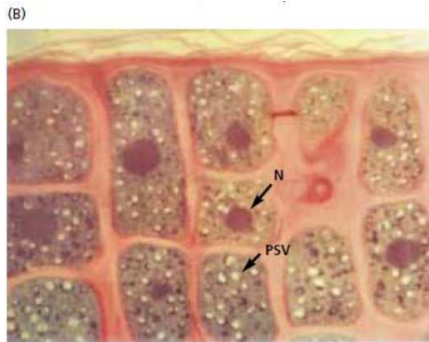
Esperimentu honetan gertatuko dena, enbrioia hazten hasten denean giberelina sortzen hasiko direla izango da, eta aleurona geruzara pasako dira. Hemen, entzima hidrolitiko desberdinen sintesia piztuko da almidoia apurtzeko (amilasa besteak beste), proteasak ere. Endospermoan izango dute aktibitatea eta almidoia hidrolizatuz monomeroekin geratuko gara. Hauek, enbrioia xurgatuko ditu bere hazkuntzarako. Plazenta antzeko ehun bat izango du xurgatzeko. Eta landarea hazten hasiko da.

(A) Enzyme synthesis



Grafikoan, denboraren arabera neurtzen da giberelina exogenoaren eragina.

Azpiko irudiak aurretik aipatutako egiturak dira, handituak. (B) Zelula barruan proteinen besikulak daude erreserba moduan. (C) Protoplasto moduan ikusita, besikulak ikusi daitezke ere, prozesua hasi ez denean txikiak dira eta prest daudenean, proteasen bidez, besikula horiek handitu egingo dira (D).



20. GAIA: Zitokininak

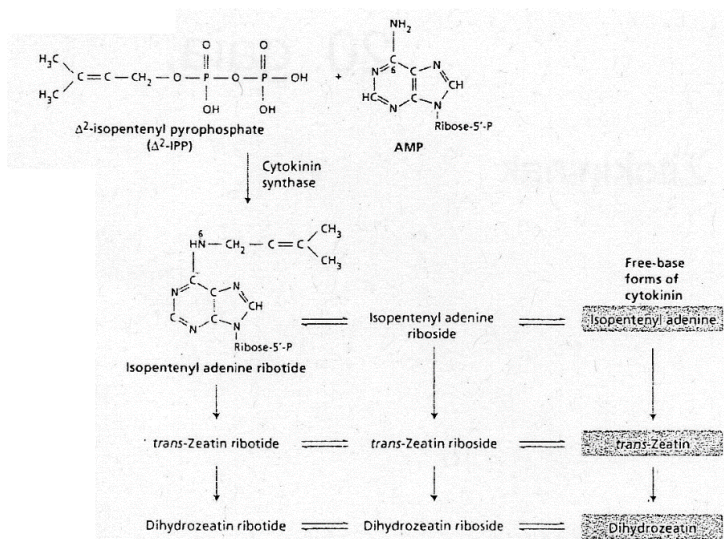
Zitokininen funtzio nagusia zatiketa zelularra bultzatzea da.

Aurkikuntza oso garrantzitsua da. 1956an Skoog ikerlariaren taldea tabakoaren “in vitro” hazkuntzarekin hasi ziren lanean. Landareak hazteko auxinak botatzea beharrezkoa zela ikusi zuten, baina horrekin ez zen nahikoa, beraz gauza desberdinak probatzen joan ziren. . Azkenean, sardinzarraren espermaren DNA autoklabatuan, lehenengo aldiz molekula bat isolatzea lortu zuten, **kinetina**. Hortik aurrera, zitokinina ezberdinak aurkitzen joan dira (lehen zitokinina naturala artoaren hazietatik isolatu zuten, zeatina, 1963an), eta gaur egun, adeninaren eratorriak direla ikusi dute. Asko isoprenoideak izango dira (5 karbonoko molekulak).

Zitokinina isoprenoideak eta aromatikoak bereizten dira:

Zitokinina isoprenoideen sintesi bidean, zitokinina sintasak isoprenoa eta AMP lotzen ditu isopenteniladenina ribotidoa osotuz, eta hemendik zitokinina lortzeko bide ezberdinak daude. Garrantzitsuena, konjugatuak egon daitezkeela da, erribotidoak eta erribosidoak. Bestalde, zitokinina oxidasaren bidez, zitokininen degradazioa burutuko da.

Orokorrean, sustrai meristemoa da sintesirako leku nagusia, baina beste leku batzuetan ere eman daiteke, meristemo guztian. Hozitzen diren hazietan ere sintetiza daitezke.



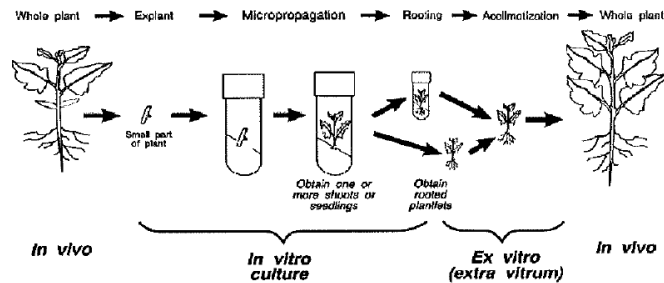
Eragin fisiologikoak:

❖ Zelula zatiketa

Zelula zatiketa bultzatzen du batez ere, eta ziklo zelularreko ziklinen espresioarekin zerikusia dute, baita ziklinen menpeko proteina kinasen erregulazioarekin, mitosia bultzatuz. Auxinekin esaten genuen bezala, zelularen zikloaren faseak bultzatzen dituzte, ziklo zelularra azkartzeko.

❖ Organogenesis

Zelula zatiketarekin batera, organogenesis bultzako dute, landare ehunen hazkuntzan organoen sorrera dakarren diferentziazio prozesua da eta landare zati bat agarrean jarriz, landare berriak lortzea da helburua. Honek funtzionatzeko, hormonak oso garrantzitsuak dira, beraz agarrarekin batera gehituko ditugu. Bitaminak, gatz minerala eta karbono iturri bat gehituta zerbait gehiago behar zuten, beraz auxinak gehitu zituzten, baina momentu batean zitokinak ere behar zirela ikusi zuten. Organogenesis esaterakoan, landare batetik, hormonekin jolastuz, landarearen atal desberdinak bultzatuko dira.

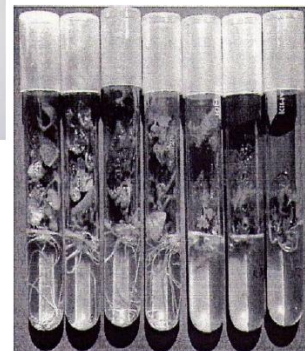


Esplantea (landare zatia) jarrita, auxina edo zitokinina, bietako bat jarri gabe, ez du funtzionatuko, ez da ezer gertatuko. Baina biak gehituta, zelula espezializatutik kailua sortzen da (zelula meristemato multzo bat) eta hemen, espezializaturik gabeko zelulak egongo dira.

Kailua lortzeko, proportzio orekatu bat jarri gero 3/0.2 emango da. Baina gero haztea nahi dugun atalaren arabera, hostoa, zurtoina... zitokinina/auxina proportzioa aldatu beharko da. Sustraia bultza nahi badugu adibidez, auxina asko eta zitokina gutxi jarri beharko dugu. Hostoak hazteko berriz, alderantziz, zitokina gehiago. Proportzioekin jolastu beharko dugu, hazi nahi dugun atalaren arabera.



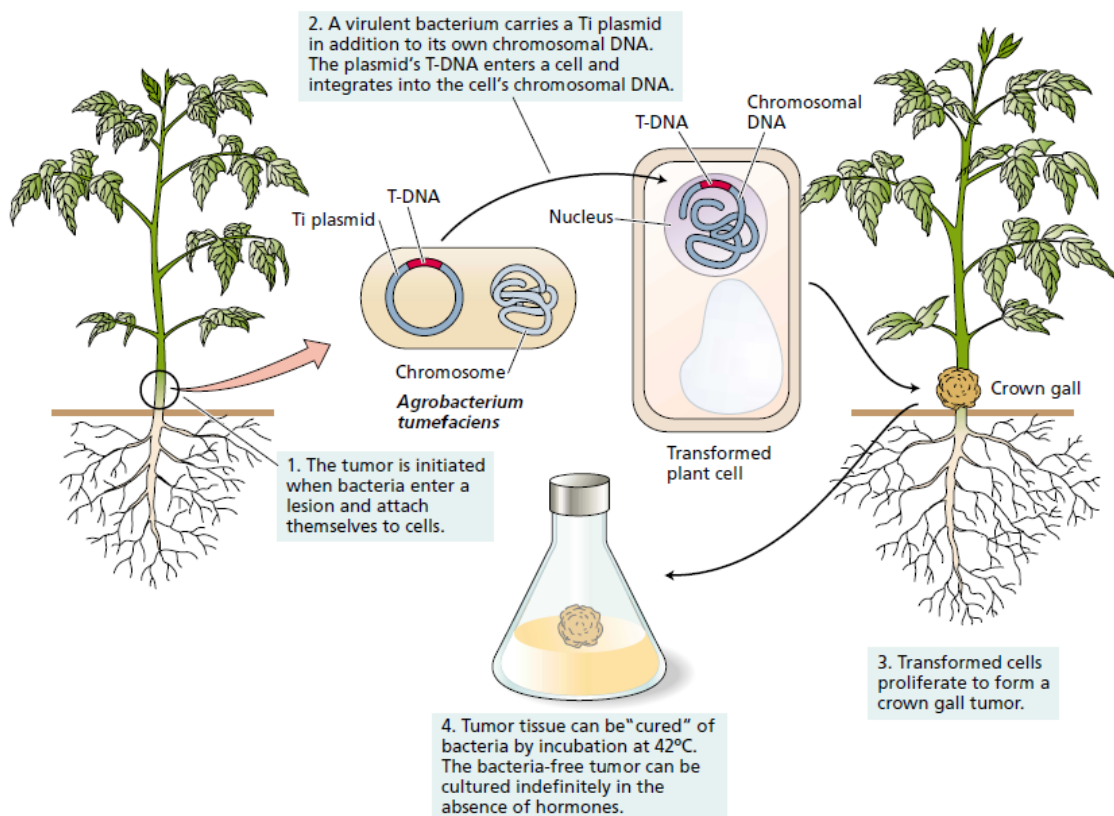
Kailua.



In vitro hazkuntza saiodiak.

○ Tumoreen sorrera (koro-zezidio)

Zitokinina eta auxina ekoizpen desegokia gertatzen denean tumoreak sortu daitezke. Hori da esaterako koro-zezidio tumorearen kasua. *Agrobacterium tumefaciens* bakterioak landareetan tumorea sortzen du. Infekzioa sustraia eta zurtoinaren azpialdearen artean agertzen da. Bakterio honetan Ti izeneko plasmidoa dago zeinean T-DNA eskualdea bereizten den. Ti-k tumore induzitzailea esan nahi du. Eskualde horretan auxinak eta zitokinak sintetizatzen geneak daude. T-DNA hau landare zelularen barrura transferitzen da eta landarearen genoma barruan txertatzen da. Landare genomak zitokinina eta auxinen ekoizpena pizteko promotore bat dago eta hala, landarean auxina eta zitokinaren sintesi masiboa eragiten da. Horren ondorioz, etengabeko hazkuntza gertatzen da (batez ere zitokinek bultzatuta) eta koroa-kuskuilua egitura sortzen da landarearen zurtoinean.



Agrobacterium tumefaciens-ek sortutako tumorea: crown gall.

Tumore kontsidera dezakegu nitrogenoaren finkapenean *Rizobium* eta landarea sinbiosian egotearen ondorioz eratzen den nodulua. Kasu honetan sinbiosia ematen denez, nahiz eta tumore bat izan, landarearentzat onuragarria da. Koro-zezidioaren kasuan, ordea, ez da onuragarria. Egitura hau sustrai eta zutoinaren arteko konexioan sortzen da, eta xilema eta floema ere moztu ditzake.

Esperimentu batzuetan koroa-kuskuilua eratzen duten zelulak isolatu dira eta hauek 42°C-tan jarrita bakterioa (bakterioak zelulen artean egongo dira) hiltzen dela aztertu da, zelulen zatiketa zelular arina aurrera jarraitu arren, eta hortaz, tumorea etengabe egongo da bertan. Bakterio hau ingenieritza genetikoan maiz erabiltzen den lanabesa da, landare batean intereseko geneak txertatzeko. Izan ere, gure bakterioen T-DNA horren ondoan gure intereseko genea jar dezakegu eta hau landare genomari txertatuko denez, bertan gure genea ere itzuliko da.

- *Dominantzia apikala*

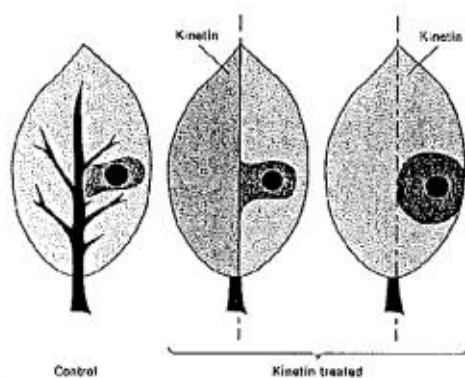
Auxinek landareen puntako nagusitasuna bultzatzen duten bitartean, zitokiniek alboko begien hazkundea bultzatzen dute (puntako nagusitasuna inhibituz). Hori dela eta, puntako nagusitasuna auxina/zitokinina zatiduraren menpekoa da.

Albo adarren bultzatzearekin erlazionatuta naturalki gerta daitezkeen infekzioak daude, onddo, bakterio edo mihuraren bizkarroiek bultzaturikoak. Infekzio horietan onddo, bakterio edo mihuraren bizkarroiek berez ekoitz ditzakete zitokinina eta hala **sorgin erratza** deritzon egitura sortzen dute. Landarearen egitura guztiz aldatzen da, albo adarkadura kontrol gabe hazten hasten baita, zitokininen eraginez.



❖ **Mantenugaien mugimendua**

Ikerketa batzuk mantenugaiak zitokininekin tratatutako (aplikazio manualez) ehunetara mugitzen eta metatzen direla azaldu zuten. Ondorio hauetara ailegatzeko ikerlariek C14 erradiaktiboz markaturiko metabolitoak erabili zituzten (aminoazidoak, azukreak esaterako). Adibidean aminobutiriko aminoazidoa erabiltzen du eta kinetina izeneko zitokinina bat.



Lehenagoan aminoazido erradiaktiboa orban beltzean aplikatu zuten eta ikusi zuten difusioz aplikaturiko puntuaren inguruan barreiatzen joaten zela, bai eta pixkanaka floeman sartu eta bertatik gainontzeko guneeetara garraiatzen dela.

Bigarrenagoan, aminoazidoa aplikatzeaz gain, beste aldean (ezkerrean) kinetina aplikatu zuten. Hala, ikus daiteke metabolitoa kinetina aplikatzen den lekura mugituko dela.

Azkenik, kinetina aminoazidoa aplikaturiko aldean aplikatzen da. Kasu honetan erradiaktibitatea bertan geratzen dela beha daiteke, ez dela beste aldera pasatzen.

Honen bidez, demostratu zen zitokininen efektua metabolito horren erakartzea dela. Orokorrean, beraz, mugimendua bultzatzen dutenez, metabolismoa bultzatzen dutela esan liteke (zatiketa zelularra eta abar).

❖ **Hostoen seneszentzia inhibitu**

Hostoen seneszentzia hostoak zahartzen direla esan nahi du. Zahartzearekin batera metabolismoa jaitsi egiten da eta molekulen degradazioa gertatzen da. Zitokinina kanpotik aplikatuta zahartze prozesu hau atzeratu ahal da. Izan ere seneszentzia naturala aurrera egin ahala zitokininen maila jaisten da. Zitokininek hazkuntza bultzatzen badute, ez dute zahartzea bultzatuko, hau inhibitu baizik.

Seneszentzia prozesuan organuluak degradatzen hasten dira, hiltzeko prestatuz. Hortaz, landareek organo hau galdu aurretik bertako mantenugai guztiak eskuratzen saiatzen dira, organoarekin batera gal ez daitezten.

Aplikazioak

Auxinen aplikazio nagusia den bezala, zitokininak ere mikrougalketa-industrian erabiltzen dira, landareak *in vitro* produzitzeko, alegia. Horretaz gain, puntako nagusitasuna murrizteko erabiltzen dira loregintzan eta fruitu-arboletan. Hala, adarkatuago egongo dira eta lore eta fruitu gehiago haziko dira.

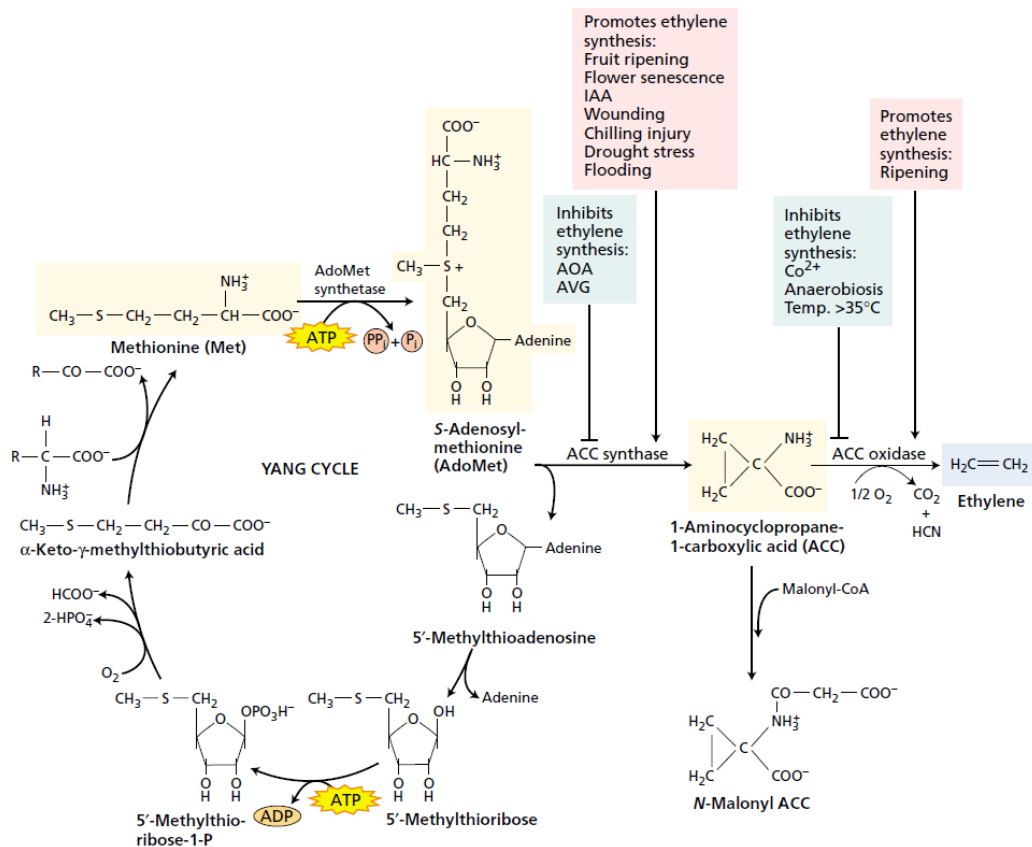
21.GAIA. ETILENOA

Aurreko hiru gaitan landareetan dauden hiru hormona agertu dira: auxinak, giberelinak eta zitokinak. Hauek landareen hazkuntzaz arduratuko dira. Gai honetan eta hurrengoan, beste bi azalduko dira: etilenoa eta azido abszisikoa (ABA). Hauek, landareen heltze prozesuaren hormonak izango dira, orokorrean, hazkuntzaren inhibitzaileak.

Etilenoa hormonaren berezitasuna gasa izatea da eta honen ondorioz ezaugarri berezi batzuk ditu, esaterako difusioa modu ezberdinean ematen da. C_2H_4 ($H_2C=CH_2$) da bere formula, zeina hidrokarburua den, lotura bikoitz duna.

Landareen ia edozein lekutan sintetizatzen da (garraioa difusioz emango da), produkzioa hedapen-fasearen eta ehun motaren arabera izanda. Orokorrean, eskualde meristematikoa dira etileno biosintesi-tasa handiena dutenak. Eragin fisiologikoetan azalduko den moduan, etilenoaren produkzioa absizio eta seneszentzian handituko da. Landarean gertatutako edozein zaurik etilenoaren biosintesia piztuko du, baita tentsio fisiologikoen ere: uholdeak, hozketak, gaixotasunak, temperatura edo lehorteengatik estresa.

Etilenoaren sintesia metionina (Met) aminoazidotik hasten da eta ACC (1-aminoziklopropano-1-azido karboxilikoa) metioninatik etilenorainoko bidean bitartekaria da. Etilenoaren biosintesi prozesuan bi entzima gako ikasi behar dira: ACC sintasa eta ACC oxidasa. ACC sintasaren bidez ACC sortzen da, tirangelu bat dena amino eta karboxilo taldeduna. Ondoren ACC oxidasaren bidez oxidatu eta hortik lortzen da etilenoa. ACC-tik etileno lortzeko oxigenoa behar da. Yang zikloan AdoMet biziklatzen da metionina berriz sortu.



Etilenoaren biosintesi prozesua eta Yang zikloa.

- ACC sintasaren induzitzaileak: heltze prozesua, seneszentzia, auxina kontzentrazio altua (IAA), zauriak, hotza, estres hidrikoa eta uholdeak.
- ACC sintasaren inhibitzaileak: AOA (azido aminooxiazetilikoa) eta AVG (abinoetoxibiniglizina).
- ACC oxidasaren induzitzaileak: heltze prozesua.
- ACC oxidasaren inhibitzaileak: kobalto ioiaren (Co^{2+}), anaerobiosia (ur asko dagoenean) eta 35°C baino tenperatura altuagoa.

Leku bateko etileno aktibatuaren kontzentrazioa bi entzima gakoen bidez kontrolaturik dago, bai eta beste entzima batzuen bidez. Etilenoa gasaenez difusio bidez desager daiteke, hortaz, zailagoa da kontrolatzea eta etinenoaren desagerpena ACC desagerpenaren bidez ere kontrolatzen da. Etilenoa sintetizatu baino lehen, ACC molekula dagoenean, hura degrada edo konjoka daiteke. ACC desaminasak etileno ekoiztu baino lehen ACC desagertzearen eragilea da, hau da, degradazioaz arduratuko da. ACC malonil-CoA-rekin konjokatzea ere posiblea da N-malonil ACC osatuz. Etilenoaren transdukzioaren inhibitzaileak CO_2 (%5-10) eta Ag^+ dira.

ERAGIN FISIOLGIKOAK

- Fruitu klimaterikoen heltzea

Fruitu klimaterikoak esaterako sagarra almidoia metatzen duten fruitu batzuk dira, molekula horren hidrolisiaz heltzean arnasketa-tasaren igoera aurkezten dutenak eta honen ondorioz CO_2 ekoizpena ere igo egiten da. Arnasketa tasaren bat-bateko igoera horri klimaterioa deritzo. Heltze prozesuaren helburua fruitu erakargarriak sortzea da, animaliak erakartzeko eta hauek barneko haziak barraiatzeko. Esaterako, kolore berdea galdu eta kolore gorri-laranja sortzea. Hortaz, klorofilak galdu eta mota ezberdinetako karotenoideak sortuko dira. Bestetik, frutek zapora goxoa izatea ere garrantzitsua da, honetarako almidoia hidrolizatzen da zapora goxoko monosakaridoak lortuz. Fruitu ez-klimaterikoak esaterako mahatsak, ordea, zuzenean monosakaridoak metatzen dituzte.

Grafikoan heltze prozesua klimateriaren arnasketa tasan aztertzen da, CO_2 -ren batz besteko igoera ebidentzia gisa egonda. Etilenoak ACC sintasaren eta ACC oxidasaren sintesia eta jarduera sustatzen ditu (autokatalitikoa da). Horretaz gain, etilenoak alboko fruituetan bere ekoizpena indutzen du. Hau da, heltze prozesuan dauden fruituek etilenoa ekoizten dute eta alboan duten fruituek gauza bera egitera indutzen dute. Gainera, etilenoa alboko fruituan difusioz sartuko da, heltze prozesua horretan ere eraginduz. Izan ere, etilenoa autokatalitikoa da, ACC sintasaren eta ACC oxidasaren sintesia eta jarduera etilenoak berak sustatzen baititu. Hori dela eta, fruitu heldu bat oraindik heldu gabe dagoen fruitu baten ondoan jarriz gero azkenen honen heltzea induzituko da, fruitu helduan ekoiztutako etilenoa difusioz heldugabeko fruitura pasako baita.

Beherako grafikoan, CO₂ ekoizpen-tasa handitu aurretik etileno ekoizpen-tasa handia dagoela ikusten da, beraz, CO₂-ren ekoizpenaren igoera hormona horren ondorioa dela suposatzen dezakegu.

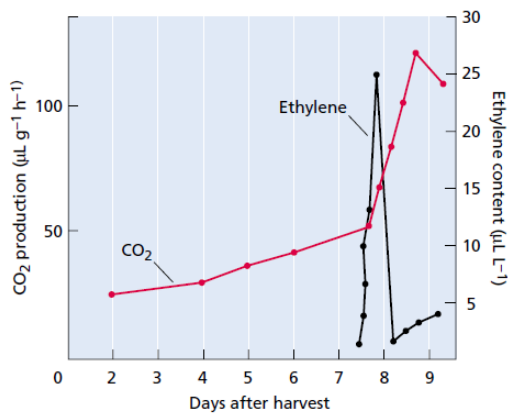


TABLE 22.1
Climacteric and nonclimacteric fruits

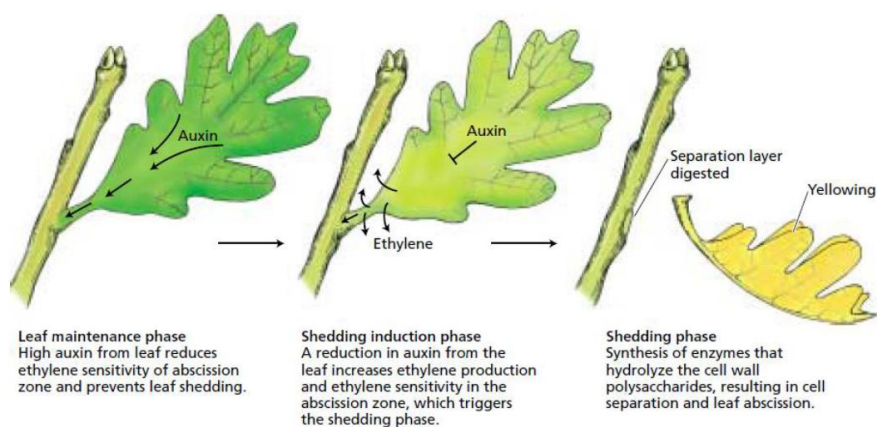
Climacteric	Nonclimacteric
Apple	Bell pepper
Avocado	Cherry
Banana	Citrus
Cantaloupe	Grape
Cherimoya	Pineapple
Fig	Snap bean
Mango	Strawberry
Olive	Watermelon
Peach	
Pear	
Persimmon	
Plum	
Tomato	

Etilenoaren ekoizpena eta arnasketa adierazten duen grafikoan eta fruitu klimateriko eta ez-klimaterikoen zerrenda.

- Abszisia

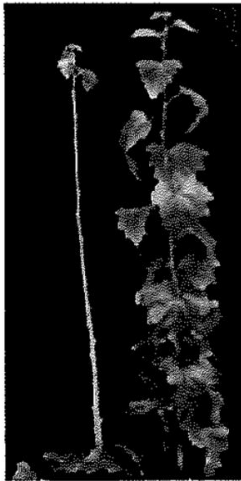
Hostoen, fruituen, loreen eta beste organoen erorketari abszisioa deritzo eta seneszentziarekin batera gertatu ohi da, hau da, abszisioa gertatzeko seneszentzia ere gertatu behar da. Etilenoak, abszisioa (baita seneszentzia ere) bultzatzen du.

Abszisio edo hostoen erorketan hiru fase bereizten dira: Lehenengoan hostoa oraindik hazten ari da, bigarrenengoan hostoak hazteari utziko dio eta horitzen hasiko da, eta hirugarren eta azken fasean, hostoa eroriko da.



Hostoa hazten ari denean auxina ekoiztuko du eta honek hostoaren erortzea inhibituko du, izan ere, auxinak etilenoaren efektua inhibitzen du. Hostoa seneszentzia prozesuaren

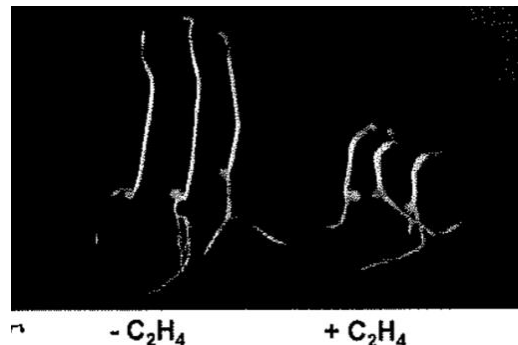
ondorioz, klorofila galtzen joango da eta ondorioz horitzen hasiko da. Honetaz gain, bigarren fase honetan, auxina kopurua gutxituko da ere, eta ondorioz etilenoaren efektuaren inhibizioa murriztuko da. Etilenoak absizio geruzan eragiten du. Absizio geruza hiruzpalau zelulako geruza da eta bertan etilenoak zelulasa eta poligalakturonasa entzimak sintetizatzea bultzatuko du. Lehenak pareta zelularreko pektinak hidrolizatzen ditu eta bigarrenak azido glukorinikoa degradatuko du. Beraz, etilenoak absizioa geruzako zelulen pareta zelularren degradazioa edo ahultzea eragiten du. Ondorioz, zelulak bananduko dira eta azkenean zelulak guztiak banandu direnean, hostoa erori egingo da.



Etilenoaren efektua aztertzeko zenbait esperimentu egin izan dira. Esperimentu batzuetan hostoaren lamina moztu da, pezioloa (zurtointxo) soilik utziz. Honako egoeran, auxinarik ekoiztuko ez denez, laminan ekoizten baita, ez da etilenoaren efektua inhibituko eta ondorioz pezioloa erori egingo da. Aldiz, auxina modu artifizial batean gehitzen badiogu, pezioloa ez da eroriko. Beste esperimentu batean bi landare erabili zituzten, horietako bat etilenoaren hartzaile mutatu zuten (eskuinekoa). Bi landareak etilenoarekin sprayatu zituzten eta batek hostoak galtzen zituela ikusi zuten eta besteak ez. Hostoak galtzen ez zituen landarea mutatu zegoena zen, etilenoaren errezeptoreak ez zituenez ez baitzuen bere efekturik nabaritzen. Hala, frogatu zen etilenoa absizioaren eragilea dela.

- Loditarako hazkundera

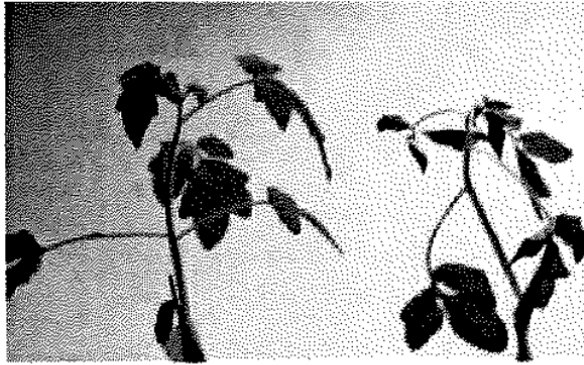
Landareak etilenoarekin sprayatzean ikusi zen ere, etilenoak zurtoin eta sustraietan luzetarako hazkundera inhibitzen duela, eta era berean loditarako hazkundera bultzatzen duela. hala, landare motzago eta lodiagoak lortuko dira.



- Epinastia

Epi-k goiko zatia esan nahi du eta *nastia*-k mugimendua, beraz epinastia goiko zatiaren beheko mugimendua izango da (gorako mugimendua hiponastia izango litzateke).

Kasu honetan, hostoen beheko makurtzeari deritzo epinastia. Hau pezioloaren beheko parteen hazkunderaren inhibizioagatik ematen da. Itxura honetako landareak ikusita (hostoak makurtuta) ura galdu izanagatik zimurtuta dagoela pentsa daiteke, baina printzipioz landareek ez dute ur eskasirik eta malguak dira.



- C₂H₄

+ C₂H₄

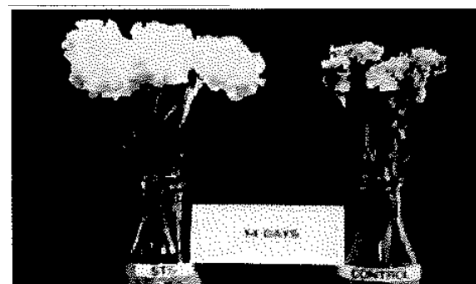
Epinastiaren helburu nagusia, estres egoera batean landarea babestea da. Izan ere, egoeran honetan landarean ezingo ditu elikagaiak xurgatu eta beraz ez du energia nahikorik izango prozesu metabolikoak aurrera eramateko. Ondorioz, eguzkiaren gehiegizko energiak estres oxidatiboa eragin dezake eta landarea kaltetu. Hala, epinastiaren bidez hostoen argiarekiko inklinazioa aldatuz (argiarekiko ahalik eta paraleloan), argi gutxiago xurgatuko dute.

Epinastia eragiten duen kinada istildura izan ohi da. Istildura sustraietan gertatzen den ACC-ren metaketari deritzo. Sustraietan ACC ekoizten da, baina O₂-rik ez dagoenez (anaerobosia) ez da ACC oxidasaren jarduerarik egongo eta beraz ez da etilenoa ekoiztuko eta ACC moduan metatuko da. Metatutako ACC hori xileman zehar hostoetara garraiatuko da eta bertan etilenoa sintetizatuko da. Etilenoak, beraz, pezioloaren beheko partearen hazkuntza inhibituko du, epinastia eraginez.

- Seneszentzia

Seneszentzia hostoen eta loreen zahartze prozesua da, eta lehen aipatu bezala, etilenoak bultzatzen du. Etileno eta azido abszisikoa (hurrengo gaia) seneszentziarekin erlazionatuta daude, eta zitokinina eta auxina, hazkuntza edota gaztetasunarekin.

Eragin hau loreetan ikusi daiteke, adibidez. Loreak STS (zilar tiosulfatoa) tratatuz gero, denbora gehiago mantenduko dira fresko, izan ere zilarra etilenoaren transdukzioaren inhibitzailea da.



+ STS
(zilar tiosulfatoa)

Kontrola

Seneszentziaren kontrola:
Az. abszisikoa + etilenoa vs zitokinina

Honetaz gain, etilenoak landarearen zahartze prozesua indusitzen du estres egoeratan, hala nola, patogenoen aurrean, hotza edo lehortea dagoenean, istildura gertatzen denean eta abar.

- Sustraien eraketa

Alboko sustrai, sustrai arrotz eta sustrai-ileen eraketa etilenoak bultzatuta gertatzen da. Izan ere, etilenoa auxinaren efektuaren bitartekaria omen da, hau indartzen duelarik.

APLIKAZIO INTERESGARRIAK

Etilenoa etefon (az. 2-kloroetil fosfonikoa, etilenoa askatzen du) bezala aplikatzen da landareetan fruituen heltzea (merkatura arin ailegatzea nahi denean) eta lore eta fruituen abszisioa azkartzeko batez ere. Izan ere, fruituak saltzeko berde daudenean biltzea komeni da segituan ez usteltzeko. Hala mantentzen dira ahalik eta denbora gehien, CO₂ kontzentrazio altuetan (%5-10) eta tenperatura baxuan, baldintza hauek fruituak heldu gabe irautea ahalbidetzen baitute, eta merkaturatu baino lehen etilenoarekin tratatu eta hauen heltzea induzitzen da. Era honetan, merkatura iristean itxura polita izango dute. Baina etilenoa gasa denez maneiatzeko zaila izaten da, eta horregatik etefon erabiltzen da, honek etilenoa askatzen baitu, eta gasa ez denez maneiatzeko errazagoa izango da.

Loregintzan etilenoaren agerpena inhibitzeko eta beraz loreen iraupena ziurtatzeko (zimeltzea atzeratzeko azken finean), zilar tiosulfatoa botatzen da.

Aplikazio horietaz gain, ingenieritza genetikoan, esaterako tomatearen heltzea moteltzeko, tomatean ACC sintasa antizentzua (antisense) genea txertatzen da. Hau da, ACC sintasarengenearen kontrako zentzua duen genea txertatuko da. Gene hau transkribatzean lortuko den mRNA ACC sintasa genearen mRNAren kontrakoa izango da eta osagarriak izango direnez batu egingo dira eta ondorioz ezingo da itzulpena gertatu. Hala, ACC sintasa antizentzu genea duen landareak ez du ACC-a sintetizatuko, ondoren etilenoa sortzeko.

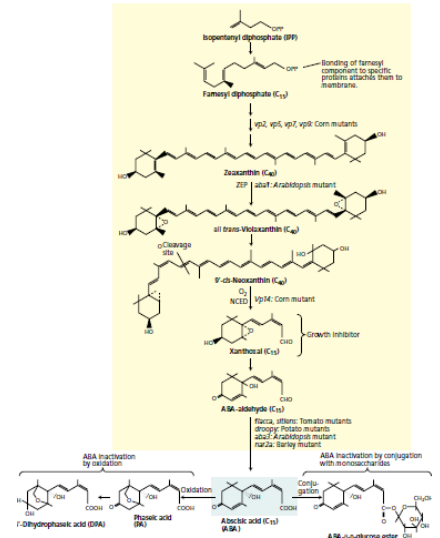
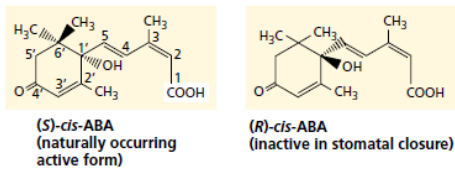
22. GAIA: AZIDO ABSZISIKOA

Abszisiao hostoen, loreen, fruituen edo beste organo baten erorketa da eta hasieran azido abszisikoak eragiten zuela uste zen, hori dela eta jarri zitzaion izen hori. Dena dela, gerora frogatu zen etilenoa zela eragile nagusia nahiz eta azido abszisikoak azkeneko momentua ere parte hartzen duen.

Azido abszisikoa edo ABA landareen garapenen parte hartzen du, heltze prozesuan hain zuzen. Lehortearen hormona bezala ere ezagutzen da.

SINTESIA

Organo guztietan sintetizatzen da, plastodun edozein zeluletan alegia. Jatorri isoprenoidea du, hau da, bere aitzindaria isoprenoide bat da, karotenoideen bidetik (azido mebalonikoaren sintesi bidetik, xantofilatik zehazki) datorrena. ABA sintetizatu ondoren konjokatu, oxidatu edota xilema eta floeman zehar garraiatuko da.



ERAGIN FISIOLGIKOAK

Azido abszisikoaren eragin fisiologiko nagusiak ondorengoak dira:

1. Itxiera estomatikoa ur-estres baldintzetan
2. Beste estresen aurreko babes-mekanismoa
3. Hazien hozitzearen inhibitzailea
4. Hazkunde begetatiboaren inhibitzailea (begien sorgorraldia)
5. Seneszentzia (abszisiao)

Jarraian guztien azalpena emango da apur bat sakonago:

ITXIERA ESTOMATIKOA UR-ESTRES BALDINTZETAN

Azido abszisikoak ur estres baldintzetan estoma ixtea eragingo du, horrela uraren galera murriztuz. Itxiera nola ematen den ulertu ahal izateko estomen egiturari erreparatu behar zaio.

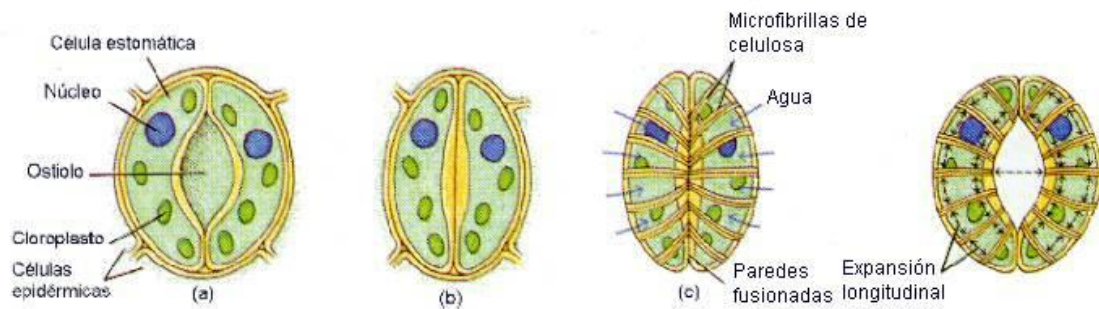
Estoma

2 zelulaz osatuta dagoen egitura da. Zelula hauen mugimenduen bidez estoma ireki edo itxi egingo da, bi zelula hauen arteko distantzia handituz edota txikituz hurrenez hurren. Zelula oklusiboak deritze estomako zelulei, eta plasmodesmo bidez lotutako epidermiko zelulak dira. Pareta zelularrean berezitasuna daukate, izan ere, zelulosazko mikrozuñtez daude inguratuta.

Hala ere, mikrozuntz horien arteko distantzia handiagoa da kanpoaldera ematen duen zatian estomaren poroarekin kontaktuan dagoen zatian baino.

Itxiera eta irekiera mekanismoak

Zelula hauetan ura sartzen denean, haien hanpatzea (puztea) emango da. Hala ere, mikrozuntzen eraginez, kanpoan barnean baino zabalago egoteagatik, zelulak ere gehiago hanpatuko dira kanpoaldetik barnealdetik baino ("giltzurrun" forma hartuko dute). Honek zelulen artean estomaren irekiera eragingo du. Hortaz, ura zeluletan sartuz gero zelulak hanpatu eta estoma irekiko da. Ura zelula hauetatik irteten bada aldiz, kontrako efektua lortuko da.

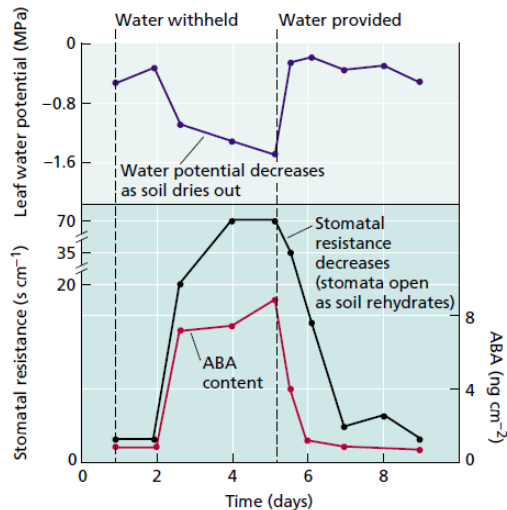


Uraren irteera eta sarrera horiek eragiteko zelulek ioi fluxuarekin jolasten dute. Helburua estomak irekitzea denean, eta horretarako ur sarrera bat egon behar denean, ioiak zelulan sartzea bultzatuko da (hauek bakuoloetan metatuko dira ondoren). Izan ere, presio osmotikoaren fenomenoagatik honek ur fluxu bat eragingo du.

Aldiz, estomak ITXI egin behar direnean IOIEN IRTEERA eragingo da, ur fluxua ere kanporanzkoa izateko. **Ioien irteera hori bultzatzen du hain zuzen ere azido absizikoak.**

Noiz ireki/ixten dira estomak?

Estomak ireki egiten dira argiaren eraginez eta karbono kontzentrazio handietan (maila batera arte). Aldiz, itxi egingo dira ur estresa dagoenean, ura galtzea ekiditeko. Karbono kontzentrazio oso handia denean, tope batetik gorakoa, ixtea eragin dezake.



Ur potentzialak adierazten du zenbateraino dagoen ura zelula bati atxikituta (lerro urdinaren bidez adierazita). Lerro beltzak erresistentzia estomatikoa adierazten du, hau da, itxiera estomatikoa adierazten du (edo estomak gauzei pasatzeko jartzen dien erresistentzia). Lerro gorriak azido abszisikoaren kontzentrazioa irudikatzen du. Beraz, ikusten da nola ureztatzeari uztean, ur potentziala jaitsi egiten dela landareetan eta horrekin batera azido abszisikoaren kontzentrazioak gora egiten duela, honekin batera erresistentzia estomatikoa gora egingo duelarik. Berrito ureztatzean, ur potentziala berreskuratu eta

azido abszisikoaren kontzentrazioak ere jaitsi egingo dira. Horrenbestez, estomek jarriko duten erresistentzia ere txikitu egingo da.

Ondorioa: azido abszisikoak erresistentzia estomatikoa emendatzea eragiten du ur stres egoeran → itxiera estomatikoa

Nola eragiten du ioien fluxua?

Ondorengo eskeman ioien fluxua azido abszisikoak zein seinale transdukzio bidez sortzen duen azaltzen da:

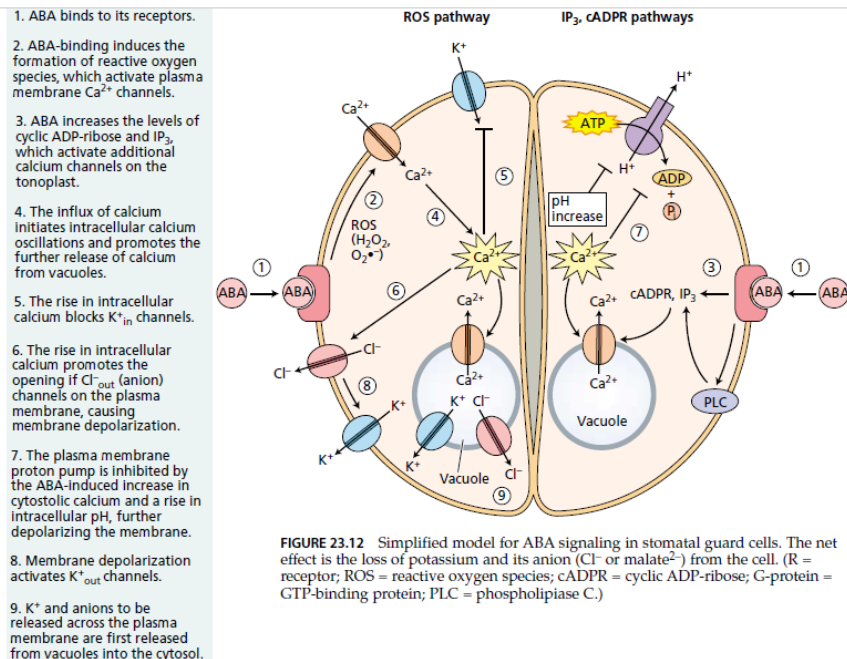


FIGURE 23.12 Simplified model for ABA signaling in stomatal guard cells. The net effect is the loss of potassium and its anion (Cl⁻ or malate²⁻) from the cell. (R = receptor; ROS = reactive oxygen species; cADPR = cyclic ADP-ribose; G-protein = GTP-binding protein; PLC = phospholipase C.)

1. Azido abszisikoak bere hartzailearekin lotzen da
2. Bigarren mezularien sintesia eragingo du
 - Bigarren mezulari horien izaera anitza izan daiteke:
 - a. ROS: oxigenoaren espezie erreaktiboak, kontrolpeko kontzentrazioan

- b. IP3a
- 3. Bigarren mezulari horiek kaltzioaren askapena eragingo dute
- 4. Kaltzioak hainbat eragin izango ditu:
 - a. Bakuolotik kaltzioaren askapena sortuko du, kaltzioaren kontzentrazioaren handipena emendatuz
 - b. K⁺-ren sarrera inhibituko du
 - c. K⁺ bakuolotik irtetzea eragingo du, eta baita zelulatik ere
 - d. Kloroaren irteera bultzatuko du (bakuolo zein zelulatik)

** Bakuoloan K⁺ eta Cl⁻ metatzen dira (kargak konpentsatzen dituzte haien artean) baina malatoa ere agertze da.

Azido absizikoaren sintesi lekua

Azido absizikoa HOSTOETAN zein SUSTRAIETAN sintetiza daiteke. Izan ere, askotan sustraiak dira ur estresa nabaritutako duten lehenak, eta ohartu bezain azkar azido absizikoa sintetizatu eta arin estomen itxiera eragin dezakete.

Sustraietan sintetizatuz gero, xilematik gora garraiatuko da hostoetara iritsi arte. Bertan, xilematik irten eta estomako zeluletaraino garraiatu behar izango da. Hostoan zeharreko garraio horretan pHak zerikusia izan dezakeela pentsatzen da. Izan ere, egoera normalean, pHa 6.3koa den bezala, azido absizikoa protonatuta (ABAH) agertuko da. Honek, mesofiloko hosto guztietan sartzeko ahalmena emango dio, eta beraz, estomako zeluletara iristeko gaitasunik ez du izango. Aldiz, ur estres egoera dagoenean, pHa esperimentaliki ikusi da pH 7.2-raino igotzen dela. Honek azido absizikoa forma ionikoan (ABA⁻) egotera bultzatzen du. Forma honek ez du mesofiloko zeluletan sartzeko gaitasunik izango, baina estomako zeluletan harentzako hartzaileak izango ditu. Hortaz, azido absizikoa estomako zeluletaraino iritsiko da eta hauen itxiera eragingo du.

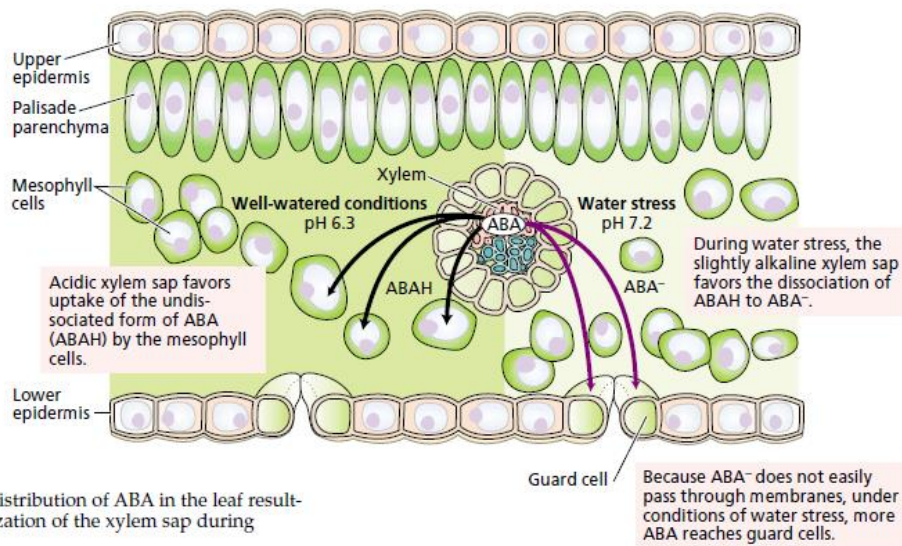


FIGURE 23.4 Redistribution of ABA in the leaf resulting from alkalization of the xylem sap during water stress.

BESTE ESTRESEN AURREKO BABES-MEKANISMOA

Besteak beste, gazitasunak gora egiten duenean, izozteetan edota zaurien eraginez. Hala ere, ur estresekin erlazioa daitezke guzti hauek ere:

- Gazitasuna: gatz kontzentrazioa handia denean, ura gatzarekin batera egongo da, eta beraz, landareari zaila egingo zaio ura xurgatzea.
- Izoztza: ura izoztuta dagoenean xurgatzeko zailtasunak izaten ditu.
- Zauriak : ur xurgapena zaildu dezakete

Beraz, estres ezberdinak badira ere, estres nagusia UR ESTRESA izango da.

HAZIEN HOZITZEAREN INHIBITZAILEA

Hormona bakoitzak eragin espezifikoa izango du hazien garapenean:

- A.) **Zitokininek** zelula zatiketa bultzatuko dute: zelula kopuruak gora egingo du
- B.) **Giberelina** eta **auxinak** zelula horien hazkundea bultzatuko dute
- C.) **Azido absizikoak** haziaren HELTZEAN laguntzen du.

Horretarako:

- Haziaren hazkundea geldituko du
- Erreserba gaien pilaketa eragingo du
- Lehortearrekiko jasankortasunaren garapena eragingo du: hau da, garapenerako kaltegarria den momenturako prestatzen ditu landareak.

Izan ere, garapenaren momentu batean haziak nahita deshidratatu behar dira. Honek hozitze goiztiarra ematea ekiditen du. Hau da, deshidratazio kontrolatu hau eragitean, metabolismoa gelditzea eragiten da, baina haziaren egiturak ez dira kaltetzen. Deshidratazio kontrolatu horretan azido absizikoak hartuko du parte.

Gainera, azido absizikoak giberelinek bultzatutako α -amilasaren sintesia ekiditen du, hozitzea inhibituz horrela. Horri esker, egoera guztiz faboragarria den arte haziak ez du hozitzea hasiko. Adibidez, neguan zehar hazien hozitzea inhibitua egin behar da, eta tenperatura epelak dauden arte ez da eman behar.

HAZKUNDE BEGETATIBOAREN INHIBITZAILEA (BEGIEN SORGORRALDIA)

Hazkunde begetatiboari dagokionez, orokorrean inhibitzailea dela esan daiteke baina begien kasuan sorgorraldia induzitzen du udazkenean. Egun laburretan ABA-ren (azido absizikoa) metaketa ematen da eta honek induzitzen du begien sorgorraldia. Nahiz eta udazkena ez izan esperimentalki sar daiteke ABA eta modu artifizialean induzitu.

Orokorrean zurtoinaren hazkundea inhibitu egiten da ur-estresen baldintzetan, bereziki zurtoinaren hazkundea inhibitzen da eta beraz sustraia/zurtoina proportzioak gora egien du. Ur estresa dagoenean ur gutxi dago eta beraz sustrai gehiago izatea komeni zaio.

SENEZENTZIA (ABSZISIOA)

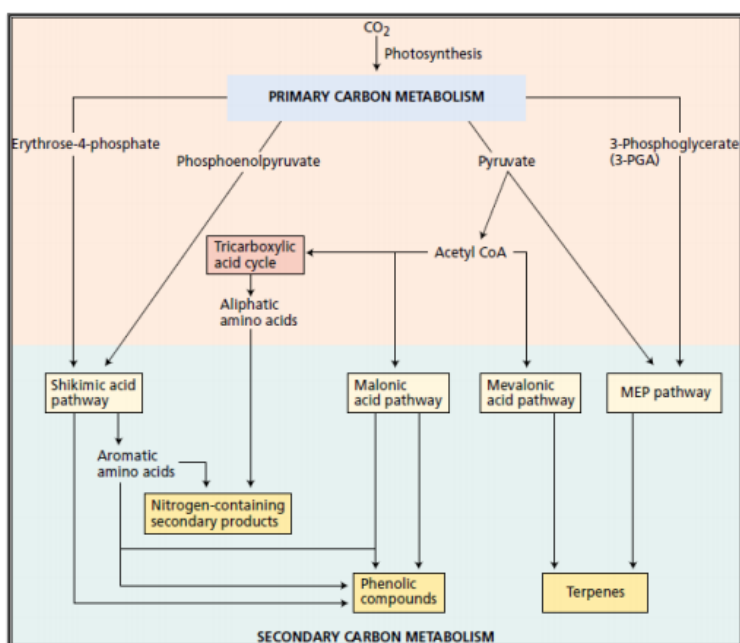
ABA-k seneszentzia indultzten du (etilenoz gain, modu independientean), seneszentziaren hasieran. Geroago, etilenoak bere eragina dauka, hasieran esan den moduan, absizioaren eragilea etilenoa baita

23. GAIA: METABOLITO SEKUNDARIOAK

Metabolito primario deritze hazkundera eta garapenera parte hartzen dutenei. Hazkundera eta garapenera (fotosintesia, arnasketan, garraioan, desberdintzapenera) funtzio zuzenik ez duten metabolitoei aldiz, metabolito sekundario deritze. Metabolito hauek landare-espezie edo landare-talde taxonomiko batzuetan agertzen dira.

Konposatu hauek XIX. eta XX. mendeetan aurkitu ziren eta produktu naturalak bezala ezagutzen ziren eta aplikazio desberdinak zituzten: medikuntzan, sukaldaritzan, industrian... Hasieran, funtziorik gabeko metabolismoaren hondakinak zirela uste zen. Baina 1960ko hamarkadan, landareetan funtzio biologiko garrantzitsuak dituztela jakin zen: belarjaleen eta infekzioen aurreko babesa, intsektu polinizatzaile eta fruitu barreiatzaileak erakarri, eta landare-espezieen arteko lehia besteak beste.

Metabolito sekundarioak hiru talde nagusitan sailkatzen dira: terpenoak, konposatu fenolikoak eta konposatu nitrogenodunak.



Metabolismo primario eta sekundarioaren eskema.

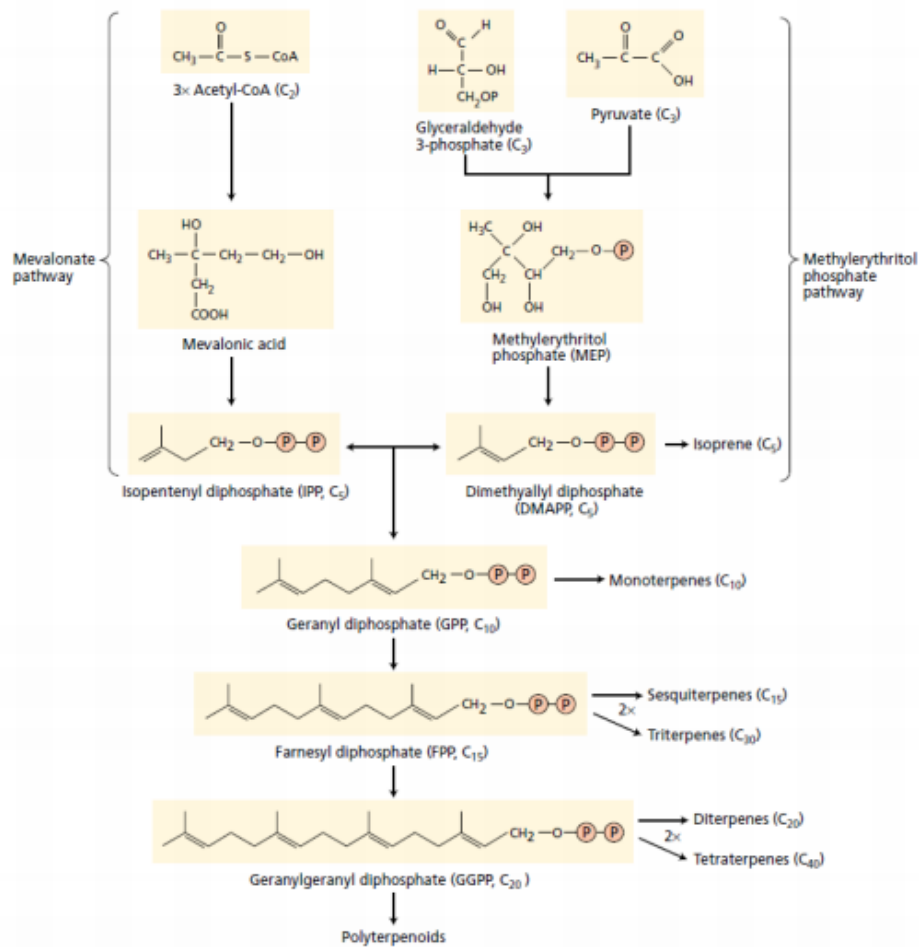
Metabolismo primario eta sekundarioaren artean harreman oso estua dagoela esan daiteke.

Harreman oso estua dago metabolismo primarioarekin. Konposatu fenolikoak bidezidor shikimikotik edo malonikotik sintetizatu daitezke; nitrogenodun konposatuak aminoazido desberdinetatik...

TERPENOAK

Azetyl-CoA molekuletatik (bi azetyl-CoAtik abiatuta) abiatuta sintetizatzen dira azido mebalonikoaren bidezidorrean. Bide horrek izen hori hartzen du azido mebalikoa terpenoen bitartekaria delako. Bost karbonodun isoprenoz osatuta daude. Monoterpenoek 10 karbono dituzte (bi isopreno unitate), diterpenoek 20 karbono, triterpenoek 30... Gainera, bidezidor

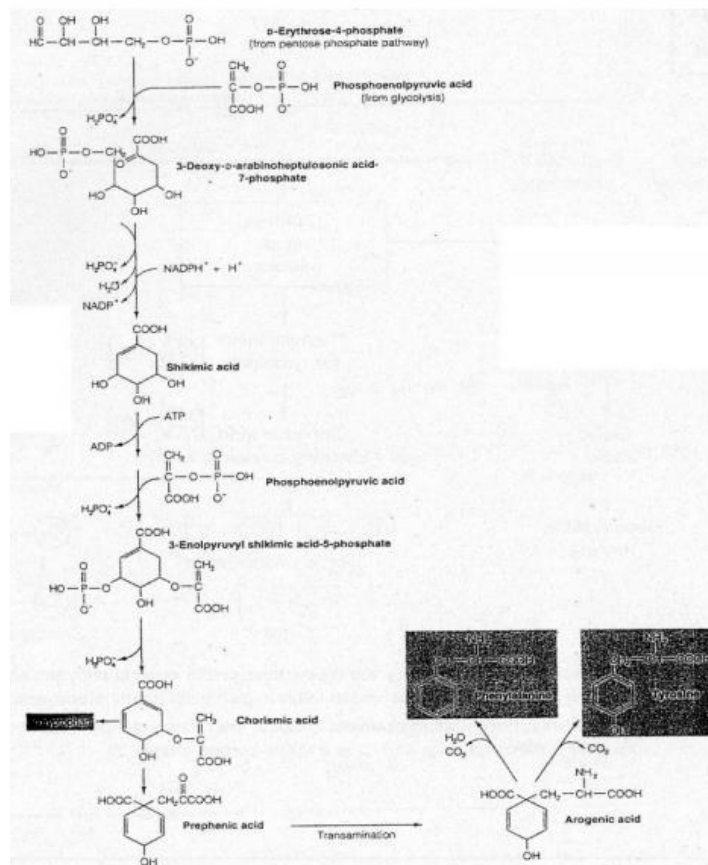
honetatik metabolito primarioak ere lortu daitezke; esaterako, seskiterpenoetatik azido abszisikoa sortu daiteke (hormona).



KONPOSATU FENOLIKOAK

Konposatu fenolikoak fenol izeneko eraztun aromatikoaren deribatuak dira, fenilalanina, tirosina eta triptofanotik abiatuz eratutakoak. Aminoazido hauek *azido shikimikoaren bidean* sintetizatuko dira (kasu honetan ere, bideak bitartekariaren izena hartuko du). Gizakiok ez daukagu bidezidor metaboliko hau. Bidezidor hau mozten duen herbizida bat dago. Oso espektru handiko herbizida da, izan ere, aminoazido esentzialen sintesia oztapatzen du.

onposatu fenolikoak azido shikiikoaren bidezidorretik eratorriak. Aldi berean, triptofano eta tirosina bezalako aminoazidoak sintetizaatuko dira. Gure metabolismoan ez dago bidezidor hau. Herbizida bat dago bidezidor hau mozten duena, espektru oso handiko herbizida da, ezin direlako horrela aminoazido esentzialak sintetizatu. Glifosato bezala ezagutzen da.



KONPOSATU NITROGENODUNAK

Metabolito sekundario ugari bere egitura nitrogeno atomo bat dute. Nitrogenodun metabolito sekundario gehienak aminoazidoetatik sintetizatzen dira. Talde honen barruan alkaloideak daude. Jatorria aminoazido desberdinetan dute. Landare batzuetan agertuko dira eta beste batzuetan ez.

Alkaloid class	Structure	Biosynthetic precursor	Examples	Human uses
Pyrrolidine		Ornithine (aspartate)	Nicotine	Stimulant, depressant, tranquilizer
Tropane		Ornithine	Atropine Cocaine	Prevention of intestinal spasms, antidote to other poisons, dilation of pupils for examination Stimulant of the central nervous system, local anesthetic
Piperidine		Lysine (or acetate)	Coniine	Poison (paralyzes motor neurons)
Pyrrrolizidine		Ornithine	Retrorsine	None
Quinolizidine		Lysine	Lupinine	Restoration of heart rhythm
Isoquinoline		Tyrosine	Codeine Morphine	Analgesic (pain relief), treatment of coughs Analgesic
Indole		Tryptophan	Psilocybin Reserpine Strychnine	Halucinogen Treatment of hypertension, treatment of psychoses Rat poison, treatment of eye disorders