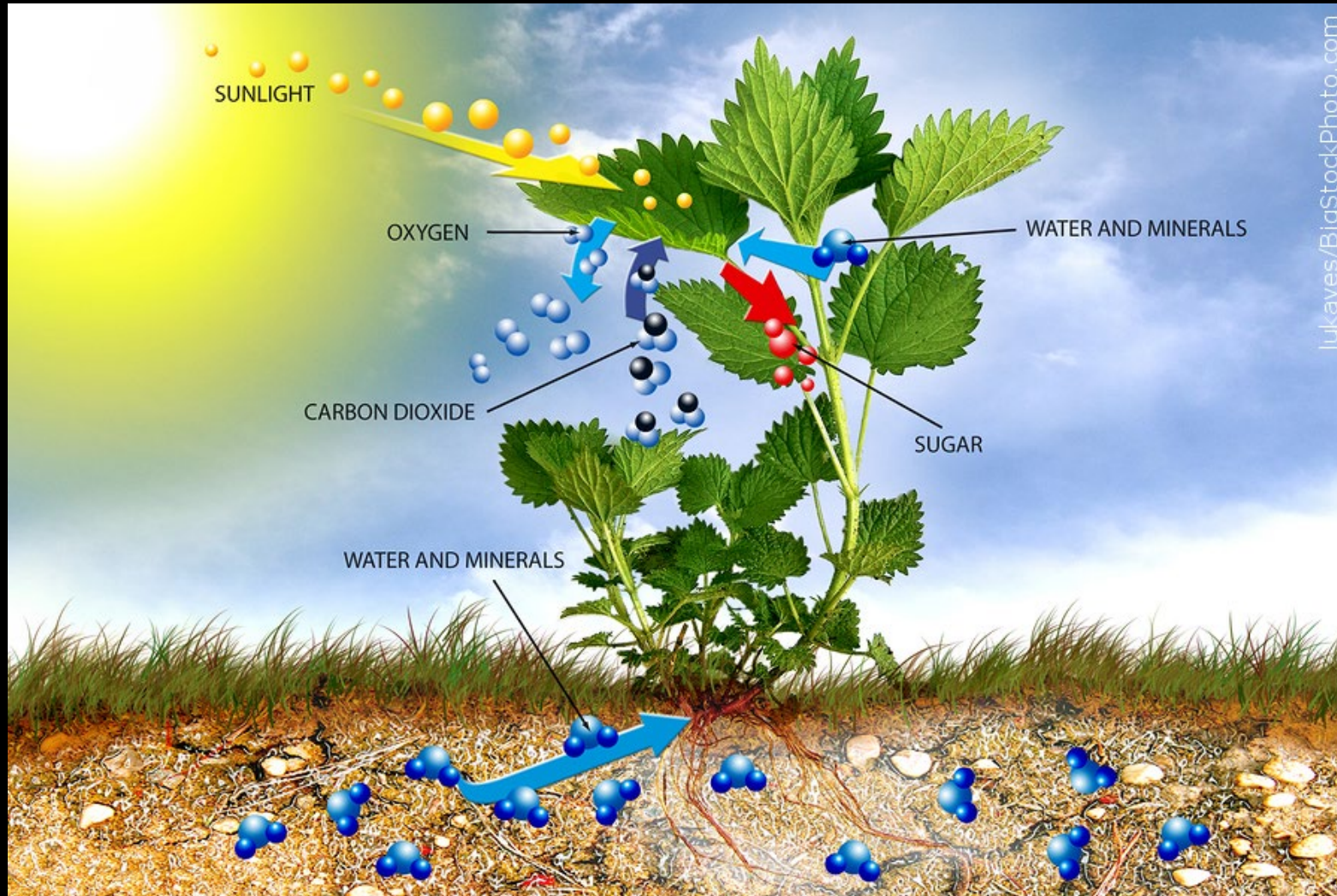
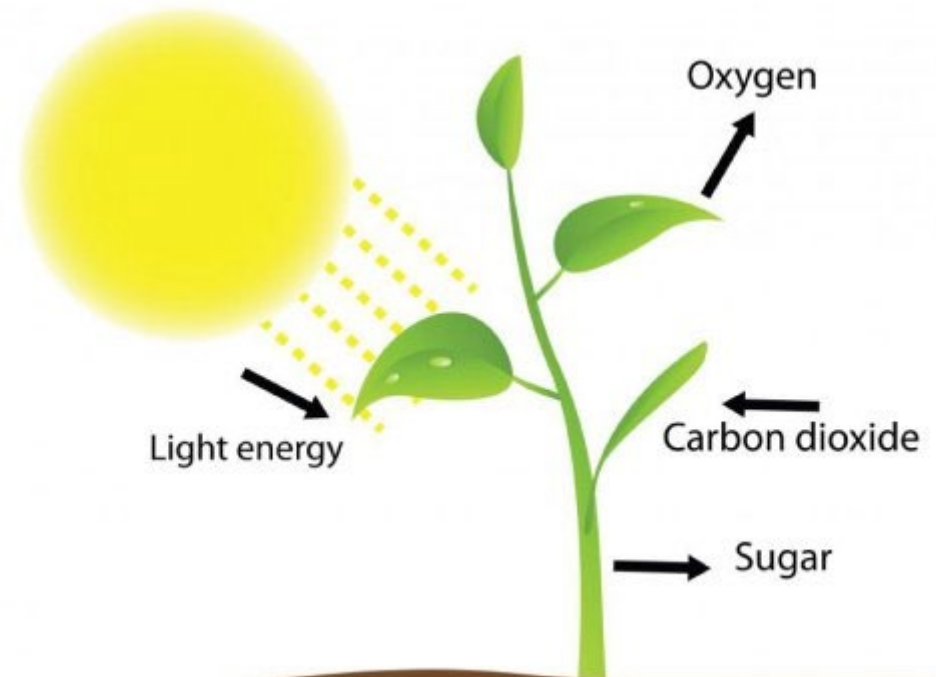


FOTOSINTESIS

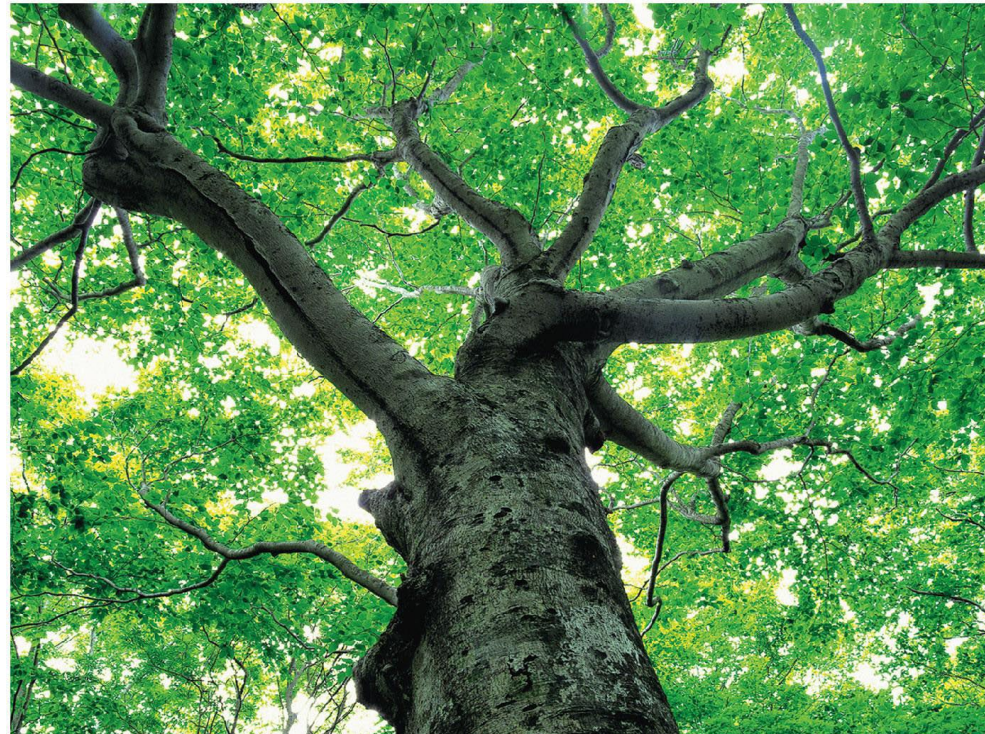


FOTOSINTESIA

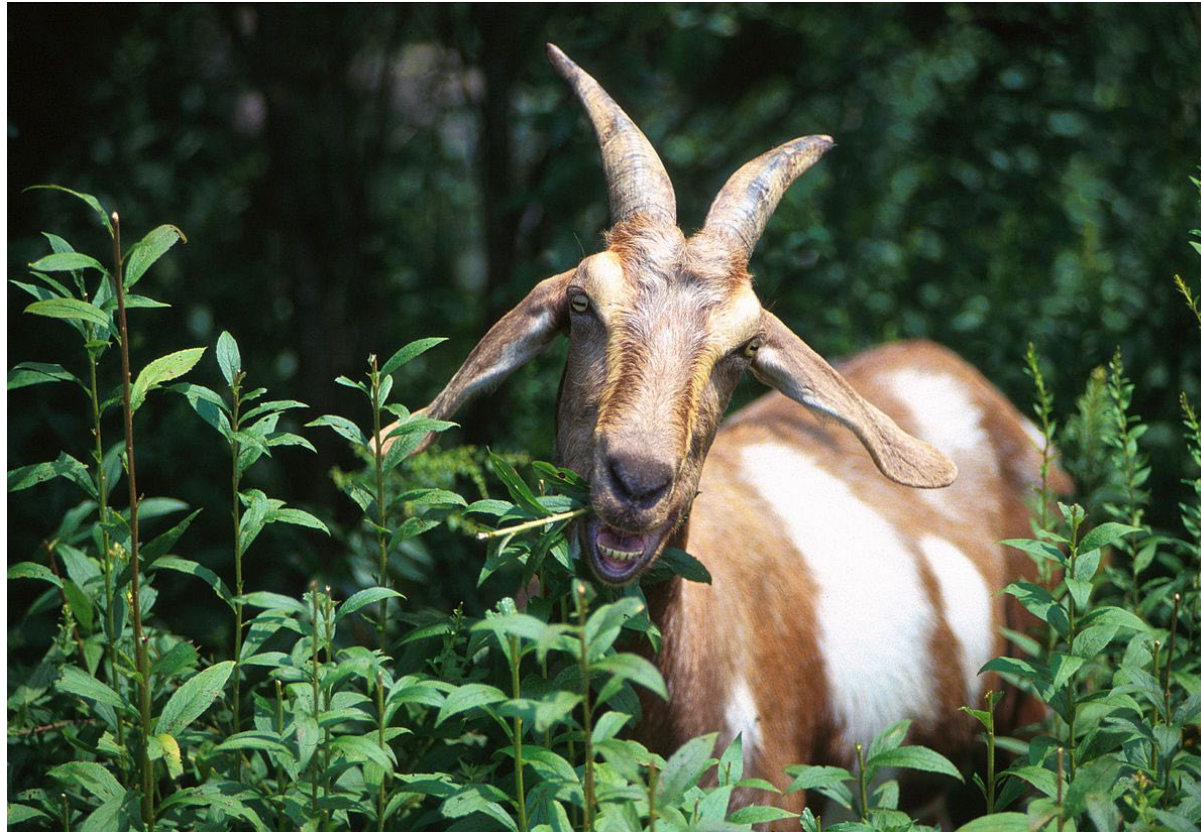
- **FOTOSINTESIA** eguzki-energia energia kimikoa bihurtzen duen prozesua da.
- Zuzenean edo zeharka, fotosintesiak ia bizidun guztiak elikatzen ditu.



- **AUTOTROFOAK** beste bizidunez elikatu gabe bizitzeko gai dira.
- Autotrofoak biosferaren ekoizleak dira, molekula organikoak sortzen dituzte CO_2 eta molekula inorganikoetatik abiatuta.
- Ia landare guztiak **FOTOAUTOTROFOAK** dira; eguzki energia, H_2O eta CO_2 molekulak erabiliz, molekula organikoak sortu ditzakete.
- Fotosintesia landareetan, algetan, zenbait protistotan eta zenbait prokariototan gertatzen den prozesua da.



- **HETEROTROFOEK** beraien materia organikoa beste bizidunetatik lortzen dute.
- Heterotrofoak biosferaren kontsumitzaileak dira.
- Ia heterotrofo guztiak, gizakiak barne, fotoautotrofoen menpe gaude janaria eta O_2 eskuratzeko.



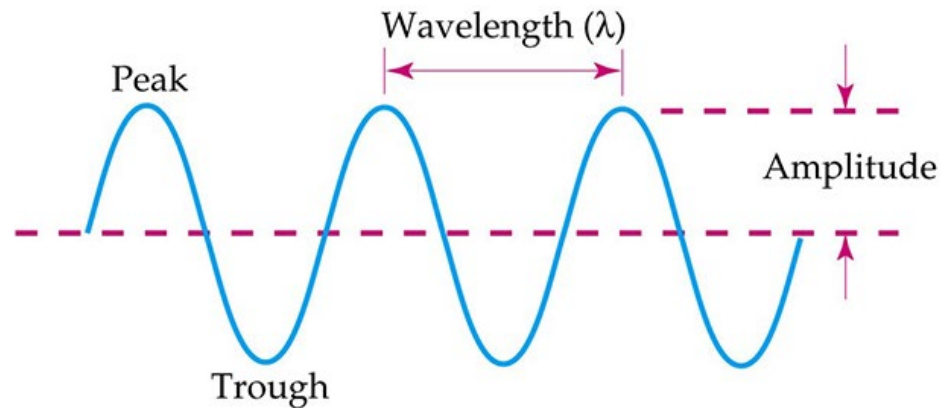


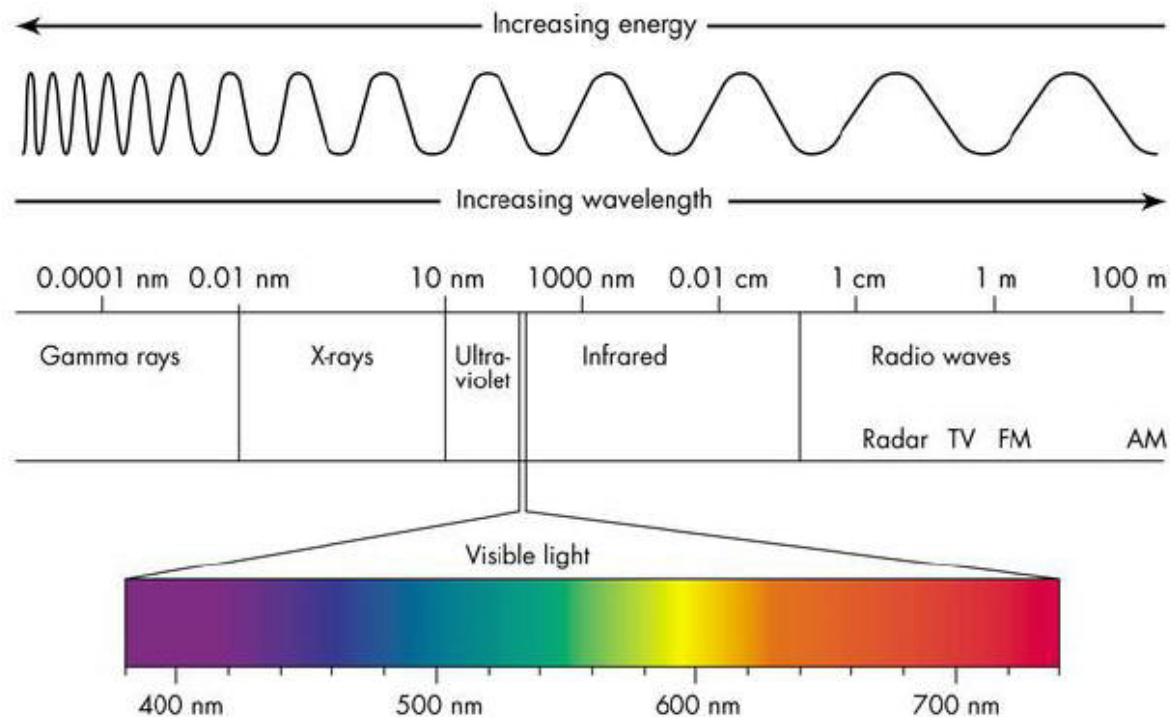
7.1 Eguzkitiko argia energia-iturri

ARGI IKUSGARRIA eguzkiko erradiazio elektromagnetikoaren espektroko parte da.

Argi-energia uhin gisa zabaltzen da espazio sideraletik.

Uhin baten ondoz ondoko bi gandorren arteko distantzia **UHIN-LUZERA** da, eta nanometrotan (nm) neurtzen da.





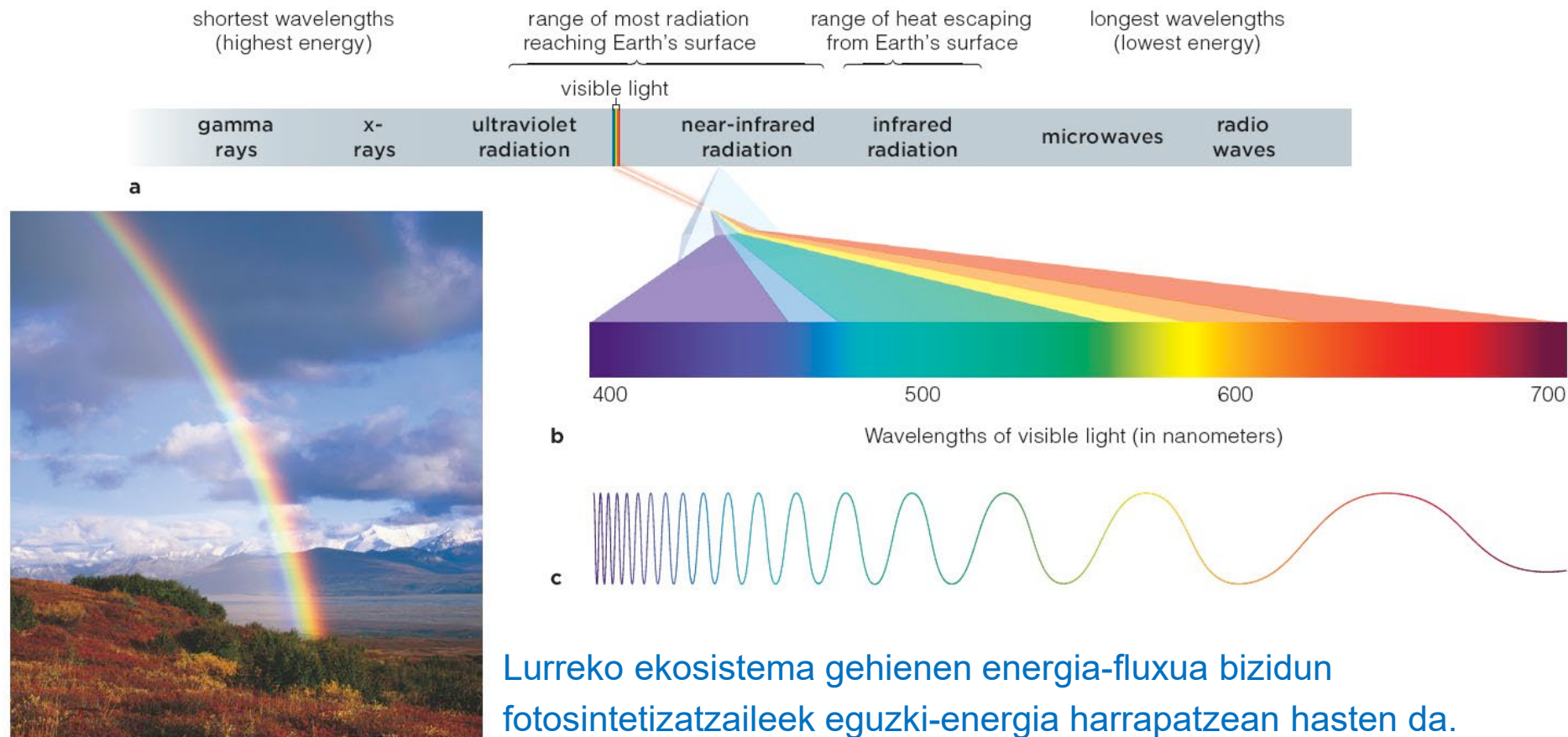
Argiaren energia elektromagnetikoa **FOTOI** izeneko paketetan antolatuta dago.

Fotoiaren energia eta uhin-luzera erlazionatuta daude, uhin-luzera berean bidaiatzen duten fotoiek energia-kantitate bera dute.

Energia gutxiagoko fotoiak uhin-luzera luzeagoetan mugitzen dira, eta energia askokoak uhin-luzera laburretan.

Espektro elektromagnetikoak uhin elektromagnetikoen uhin luzera guztiak batzen ditu. Irudian espektro honen barruan argi ikusgarria non aurkitzen den azaltzen da.

Zenbat eta **energia handiagoko uhina** izan, orduan eta **maiztasun handiagoa** edukiko du eta, ondorioz, **uhin-luzera txikiagoa**. Uhin mota bakoitzak materiarekiko interakzio ezberdinak ditu.

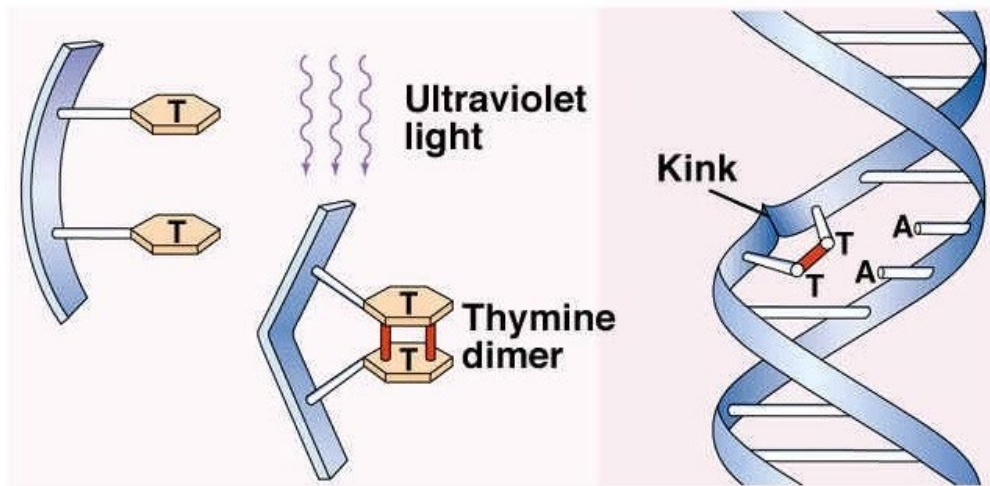


Argi ultramorearen (UV), X izpien eta gamma izpien uhin-luzerak motzagoak dira, 380 nanometrotik behera.

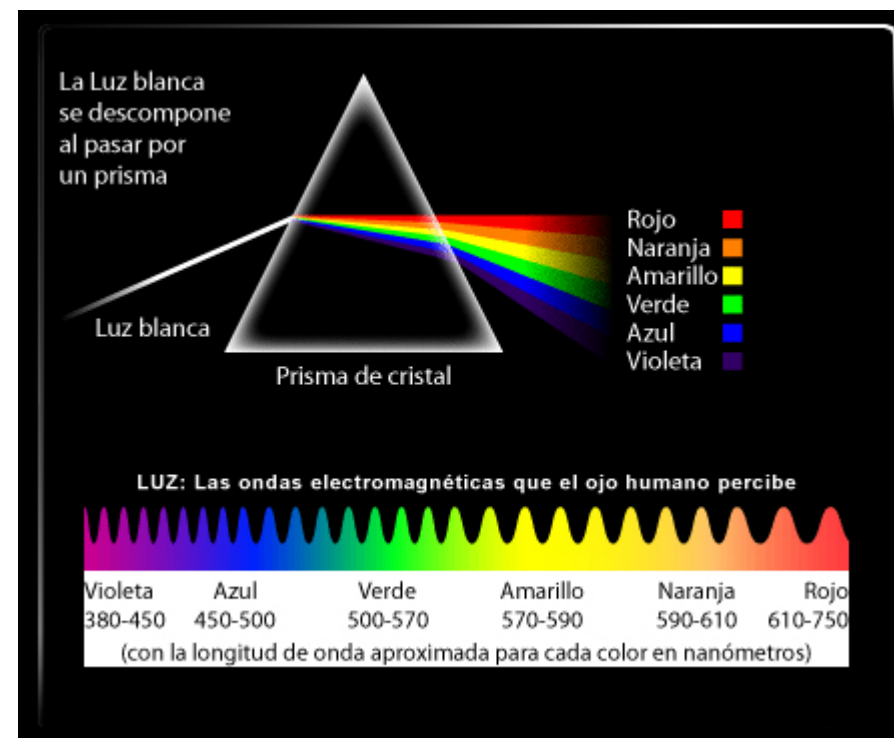
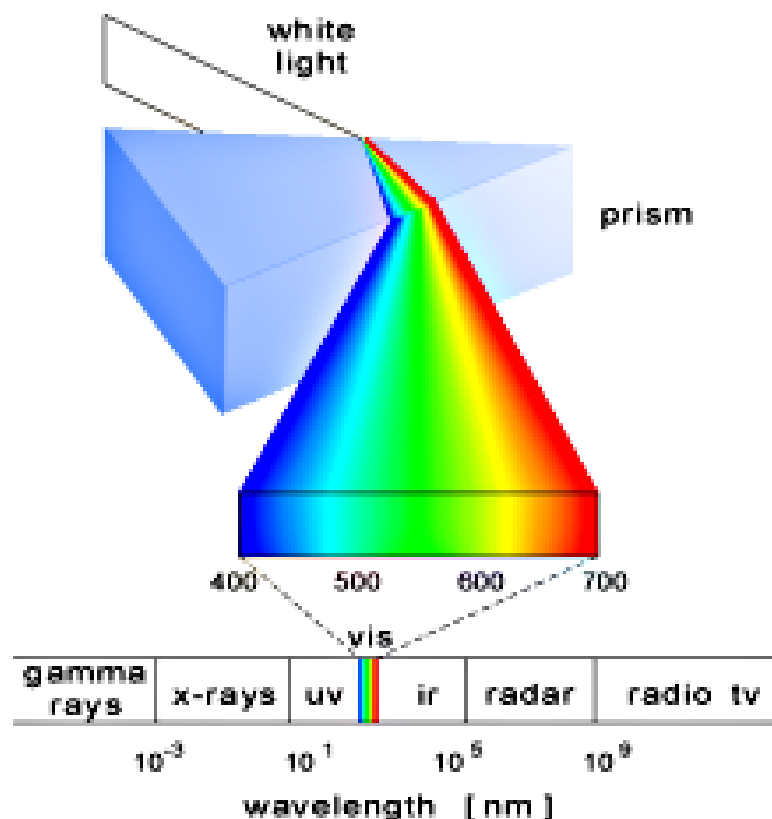
Uhin hauek energia nahikoa dute DNA molekulen, eta beste molekula biologikoen lotura kimikoak kaltetzeko, horregatik uhin hauek biziarentzat mehatxu bat dira.

Argi ultramoreak DNA molekuletako kateetan bata bestearen alboan dauden pirimidinak (timina, zitosina) dimerizatzen ditu. Dimero hauek DNAREN transkripzioa eta erreplikazioa blokeatu dezakete eta larruazaleko minbiziaren lehen eragileak dira.

Pyrimidine Dimer



Fotosintesiak eguzkitiko argia erabiltzen du molekula organikoak sintetizatzeko lehengai inorganikoetatik abiatuta. Horretarako, **soilik balio du 380–750 nanometro arteko argiak**, argi ikusgarriak.



Prisma zeharkatzean argi zuria bere konposatueta bereizten da, ortzadar bat eratuz.

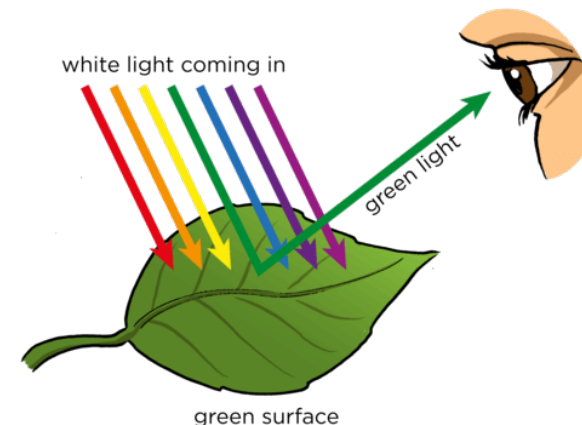
7.2 Pigmentu fotosintetikoak: argi errezeptoreak

PIGMENTUAK eguzki-argiaren eta fotosintesiaren arteko zubi molekularrak dira. Pigmentua molekula organiko bat da, argiaren uhin-luzera espezifikoak harrapatzen dituena.

Table 7.1 Some Pigments in Photosynthesizers

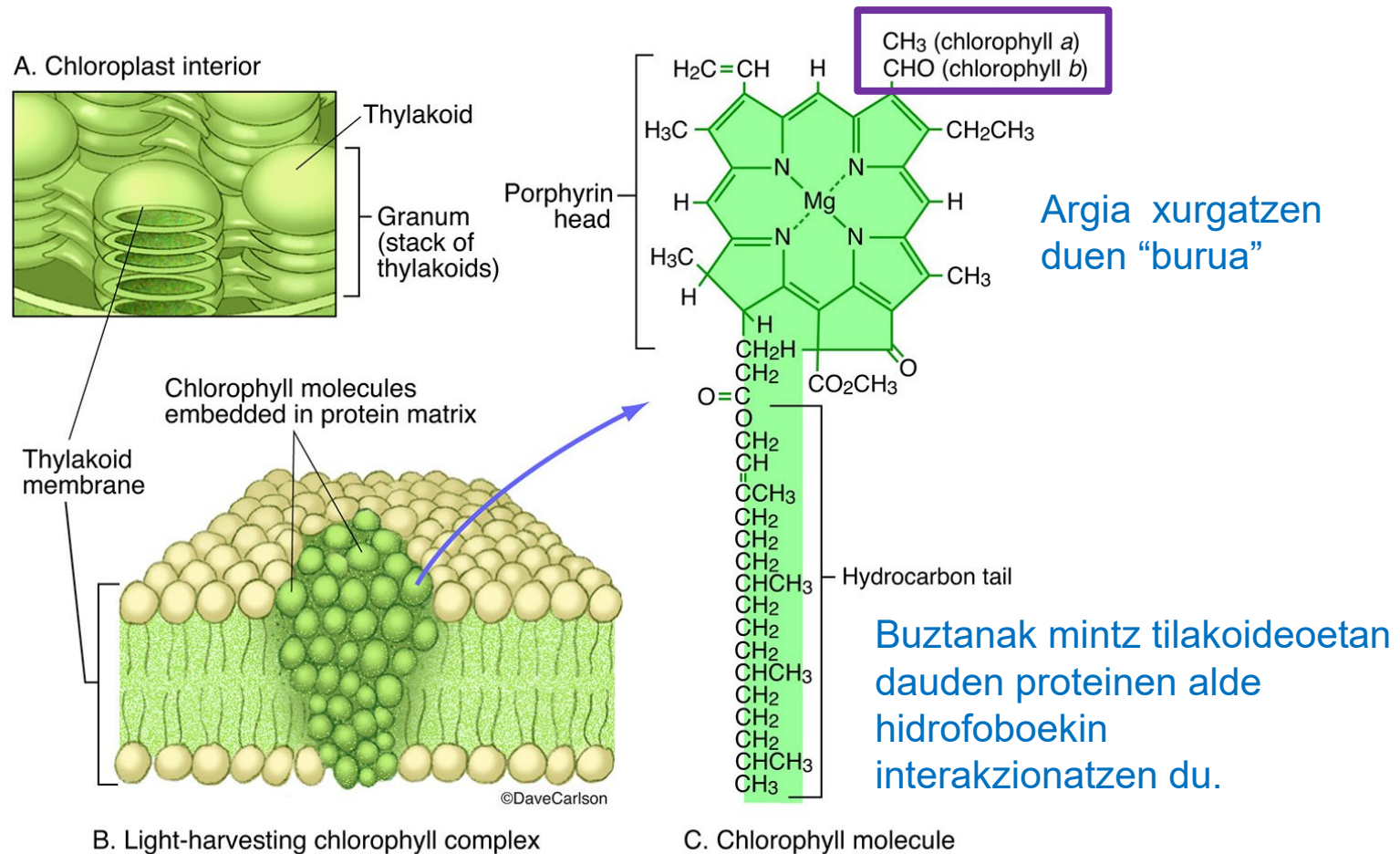
Pigment	Color	Occurrence in Photosynthetic Organisms			
		Plants	Protists	Bacteria	Archaeans
Chlorophyll a	green	✗	✗	✗	
Other chlorophylls	green	✗	✗	✗	
Phycobilins					
phycocyanobilin	blue		✗	✗	
phycoerythrobilin	red		✗	✗	
phycoviolobilin	purple		✗	✗	
phycourobilin	orange		✗	✗	
Carotenoids					
carotenes					
β-carotene	orange	✗	✗	✗	
α-carotene	orange	✗	✗	✗	
lycopene	red	✗	✗		
xanthophylls					
lutein	yellow	✗	✗	✗	
zeaxanthin	yellow	✗	✗	✗	
fucoxanthin	orange	✗	✗		
Anthocyanins	purple	✗	✗	✗	
Retinal	purple				✗

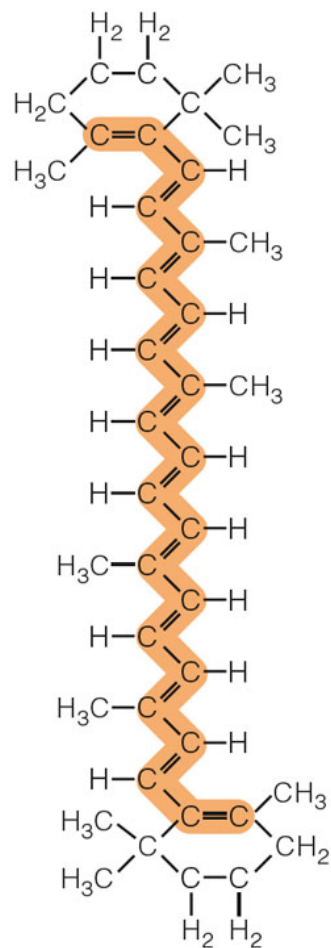
Harrapatzen ez dituen uhin-luzerak islatuta kanporatzen dira pigmentutik eta kolore propioa ematen diote. Esaterako, argi morea, urdina eta berdea xurgatzen dituen pigmentuak islatu egiten du espektroko gainerakoa: horia, laranja eta gorria. Begi hutsez laranja emango du.



a KLOOROFILA da pigmentu fotosintetizatzailearik arruntena landareetan, protisto fotosintetizatzaileetan eta zianobakterioetan.

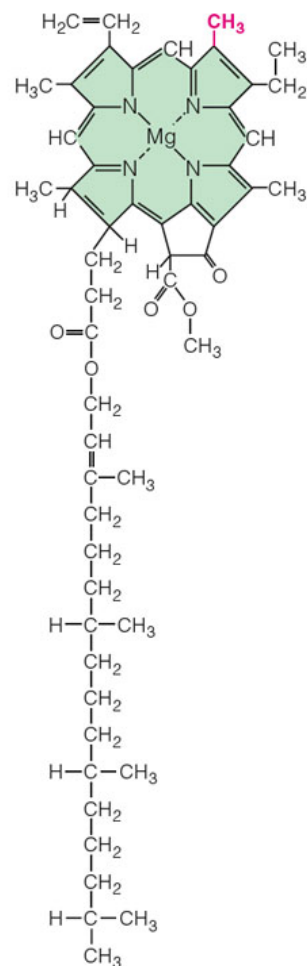
Klorofilak argi morea eta gorria xurgatzen ditu, eta horrenbestez berdea islatzen du. Pigmentu laguntzaileek gainerako koloreak xurgatzen dituzte fotosintesirako; 600 pigmentu laguntzaile ezagutzen dira.





© 2006 Thomson Higher Education

β-karotenoa



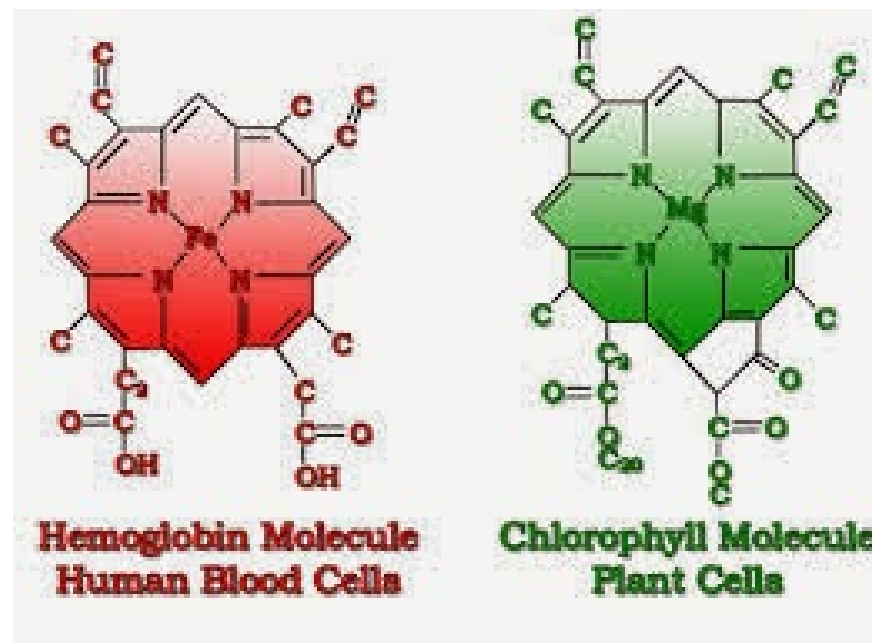
a klorofila

Pigmentu fotosintetizatzaileen egitura. Biak ebolutiboki sintesi bide berdinetik datoz.

Argia harrapatzen duen partea bietan lotura simple eta bikoitzak txandakatzen dituen taldea da.

Klorofilaren kasuan, konbinazio hau hemo taldearen ia berdina den eraztun egitura bat da. Hemo taldeak hemoglobinarenekin parte dira, pigmentu bat da ere bai.

Karotenoide deitzen diren pigmentuek klorofila kaltetu dezakeen gehiegizko argia xurgatzen dute.



Bizidun fotosintetizatzaile gehienek pigmentu-mordoa erabiltzen dute fotosintesarako.

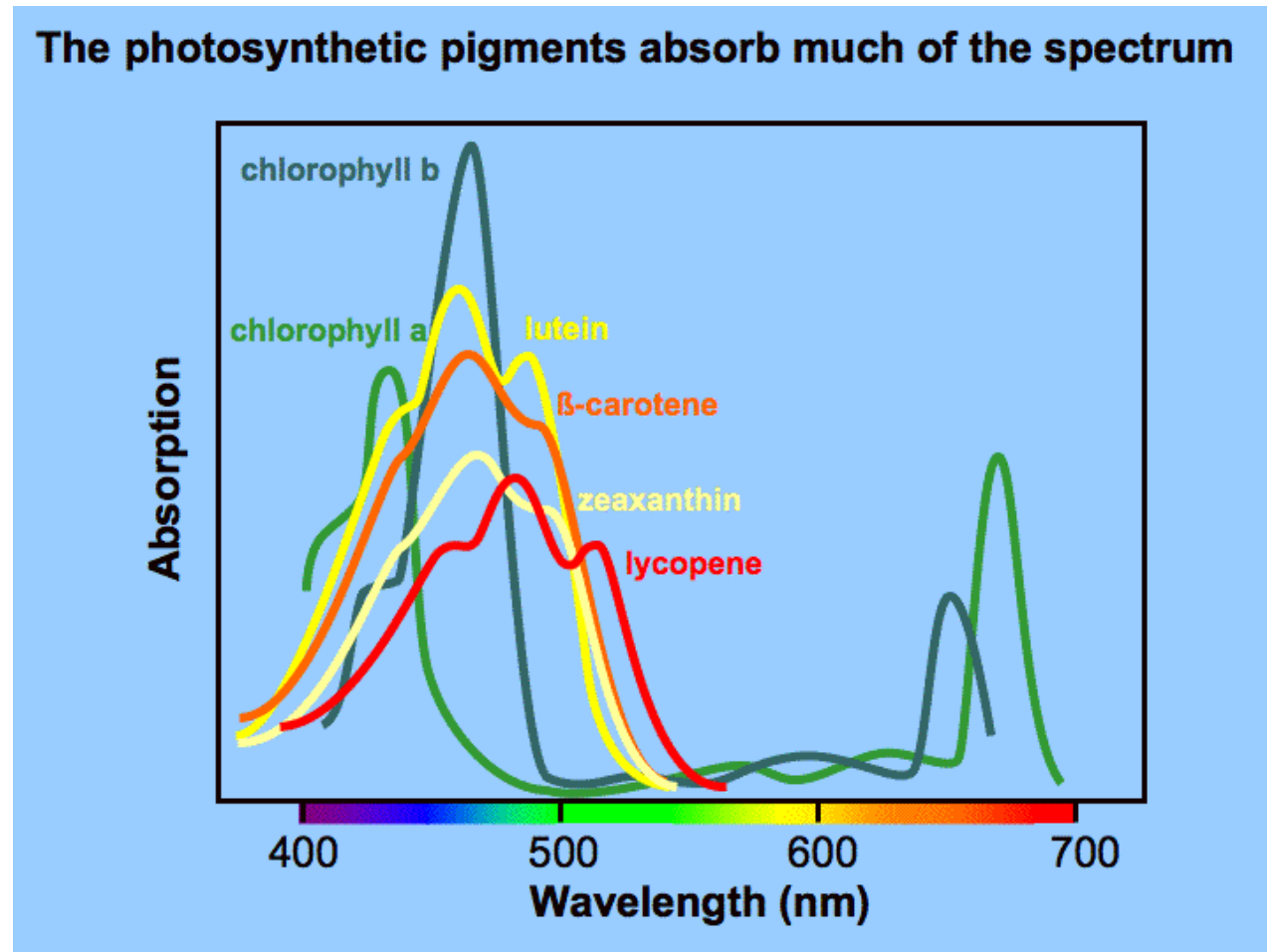
Klorofila hain ugaria izaten da gainerako pigmentuen kolorea eklipsatzen duela, eta hostoek berde kolorea edukitzen dute.

Udazkenean moteldu egiten da pigmentuen sintesia eta klorofila deskonposatu egiten da berritzen dena baino azkarrago. Beste pigmentu batzuk klorofila baino egonkorragoak dira, eta orduan kolore gorrixka nagusitzen da hostoetan, edota laranja eta horia, klorofila-kontzentrazioa beheratu ahala.



Denek batera, pigmentu fotosintetizatzaileek argi ikusgarriaren uhin-luzera ia guztiak xurgatzen dituzte.

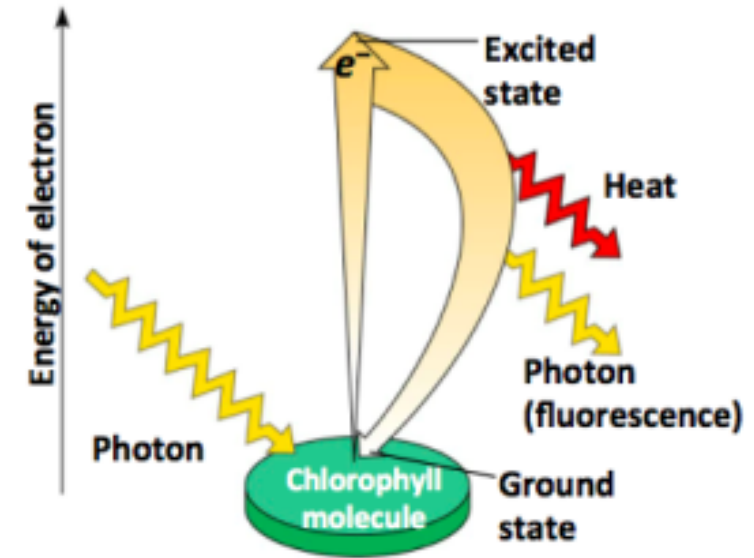
Mota desberdinetakoak daude mintz fotosintetikoetan taldekatuta. Batera, uhin-luzeraren gama zabala xurgatzen dute, irrati-antena bat izango balira bezala, emisora desberdinak jasotzen.



Argia harrapatzen duen pigmentuaren zatia atomo-multzo bat da, zeinean lotura bakunak lotura bikoitzekin txandakatuta dauden.

Atomo horietako elektroiek orbital handi bat betetzen dute, atomo guztiak besarkatzen dituen.

Elektroiek erraz xurgatzen dituzte fotoiak, eta esan daiteke **pigmentu-molekulak argi-energia harrapatzen espezializaturiko antenak direla.**



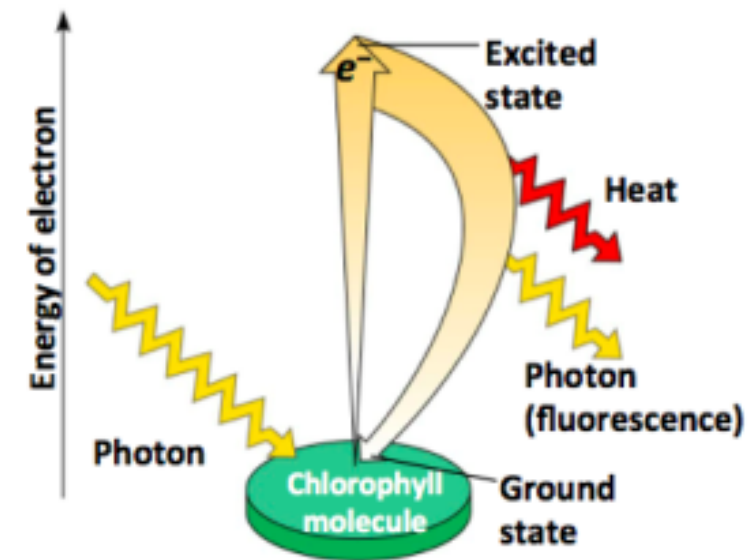
Excitation of isolated chlorophyll molecule



Fotoi bat xurgatzean elektroiak kitzikatu egiten dira. **Energia-ekarpen batek elektroia goragoko maila energetiko batera garraia dezake, baina maila hau ezegonkorra da.**

Berehala, elektroia kitzikatua energia-maila baxuago batera itzuliko da, energia gehigarria igorrituz eta fotoiak fluoreszentszia bezala askatzen dira.

Zelula fotosintetizatzaileek harrapatu egiten dute elektroiek igorritako energia, eta energia hori pare bat klorofila berezitara iritsitakoan, fotosintesiaren erreakzioak hasten dira.



Excitation of isolated chlorophyll molecule



7.3 Ortzadarra aztertzen

→ Pigmentu fotosintetizatzaileek batera dihardute uhin-luzera askotako argia harrapatzen.

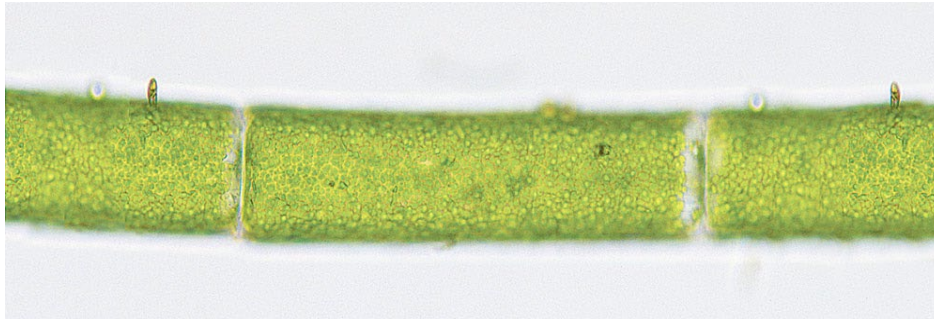
Lehenago uste zen landareek hazteko lurreko substantziak behar zituztela soilik.



7.3 Ortzadarra aztertzen

1882an zenbait kimikari ohartu ziren errezeta horrek osagai gehiago behar zituela: ura, airea eta argia.

Theodor Engelmann botanikariak esperimentu bat diseinatu zuen, frogatu ahal izateko argiaren koloreak fotosintesia eragiten duelako hipotesia.



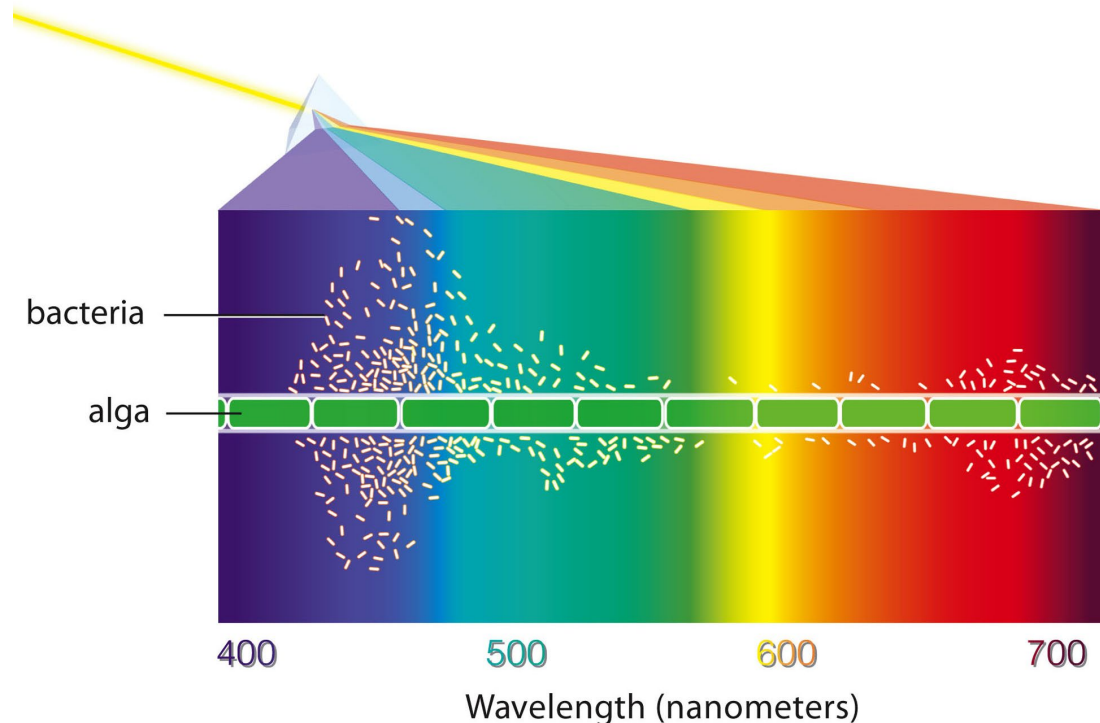
Argi mikroskopioarekin egindako mikrofotografia honetan *Chlamydomonas* baten tira fotosintetizatzaile bat agertzen da. Engelmann-ek alga berde hau erabili zuen erakusteko zenbait koloreren argia fotosintesisirako hobe zela.

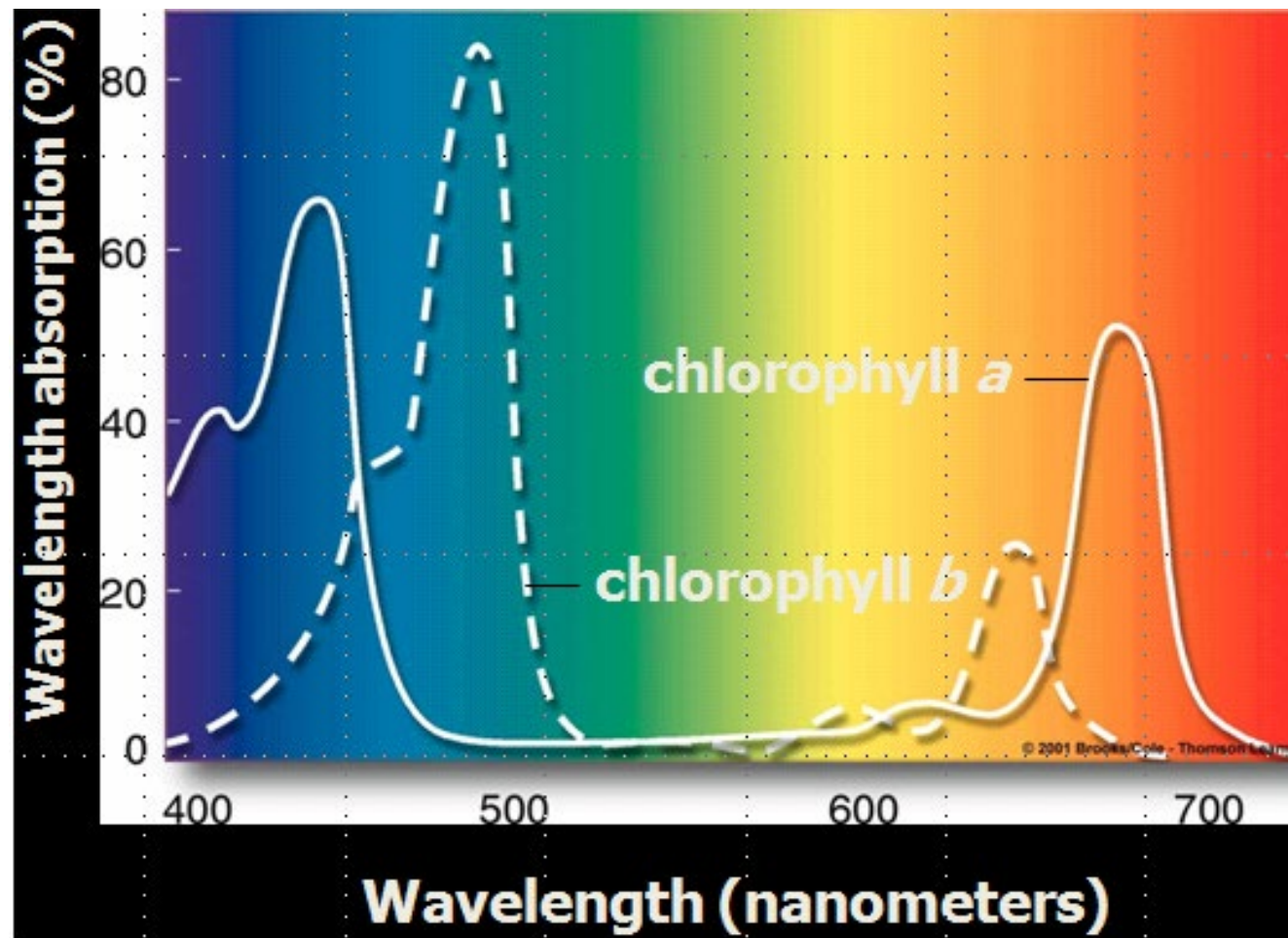
Ordurako ezaguna zen fotosintesiak oxigenoa askatzen duela. Engelmann-ek zelula fotosintetizatzaileek askatutako oxigenoa erabili zuen fotosintesiaren zenbatekoa neurtzeko.

Prisma bat erabili zuen argia deskonposatzeko eta espektroa ur tanta batean zegoen alga-zerrenda batean zehar zuzendu zuen.

Garai hartan ez zegoen teknologiarik askaturiko oxigenoa detektatzeko: Engelmann O_2 behar duten bakterioez baliatu zen erakusteko O_2 kontzentrazio handiagoa non zegoen. Ondorioztatu zuenez, argi morea eta gorria dira eraginkorrenak.

Bakterioak O_2 gehien askatzen zuten algen inguruan metatzen ziren, fotosintesi gehien egiten ari zirenak. Zelula horiek argi gorri eta morean zeudenak ziren.



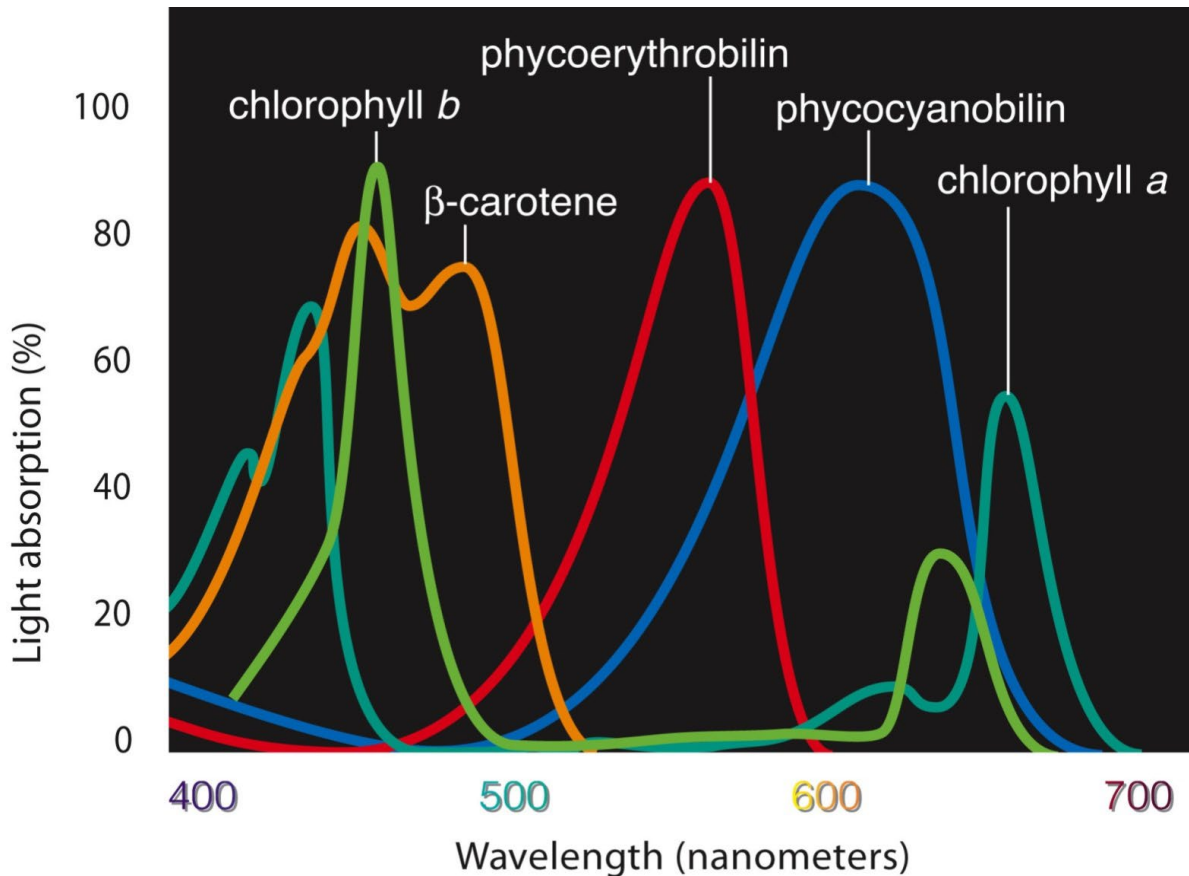


Emaitza nagusia absortzio-espektrorik izan zen: erakutsi egiten du pigmentuek zein efizientziarekin xurgatzen dituzten uhin-luzerak.

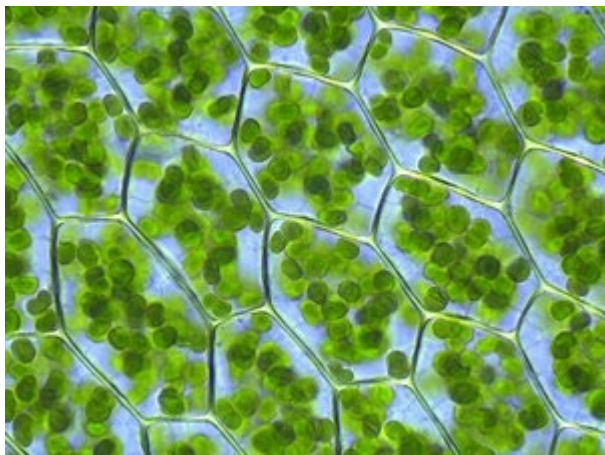
Tontorrek adierazten digute pigmentu bakoitzak zein uhin-luzera xurgatzen dituen hobekien.

Engelmann-en absortzio-espektroak batu egiten ditu *Chladophora* algaren pigmentu fotosintetizatzaile guztien espektroak.

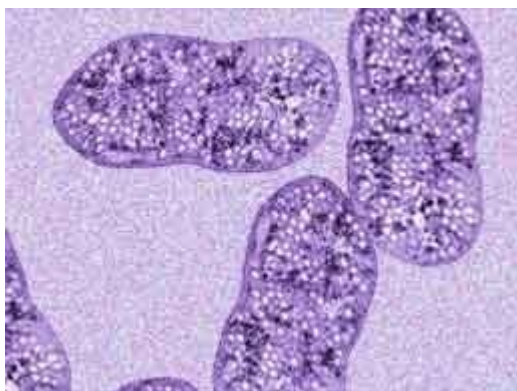
Organismo fotosintetizatzaile gehienek pigmentu-nahastura bat dute fotosintesarako, eta konbinazio hori espezifikoa izaten da espeziearekiko.



Zenbait pigmentu fotosintetikoaren absortzio-espektroak. Koloreen lerroek pigmentu bakoitzaren kolorea adierazten dute.



Landarea
Klorofila



Sufrearen bakterioak
Bakterioklorofila



Zianobakteria
Fikozianina

Zergatik pigmentu-nahastura hori?

Lurreko gune desberdinetara uhin-luzerak proportzio desberdinetan iristen dira.

Espezie bakoitzaren pigmentu-konbinazioa moldaera bat da, espeziea gaitu egin duena bere habitatean dauden uhin-luzera jakinak ondoen xurgatzera.



Theodor Engelmann
(1843 – 1909)

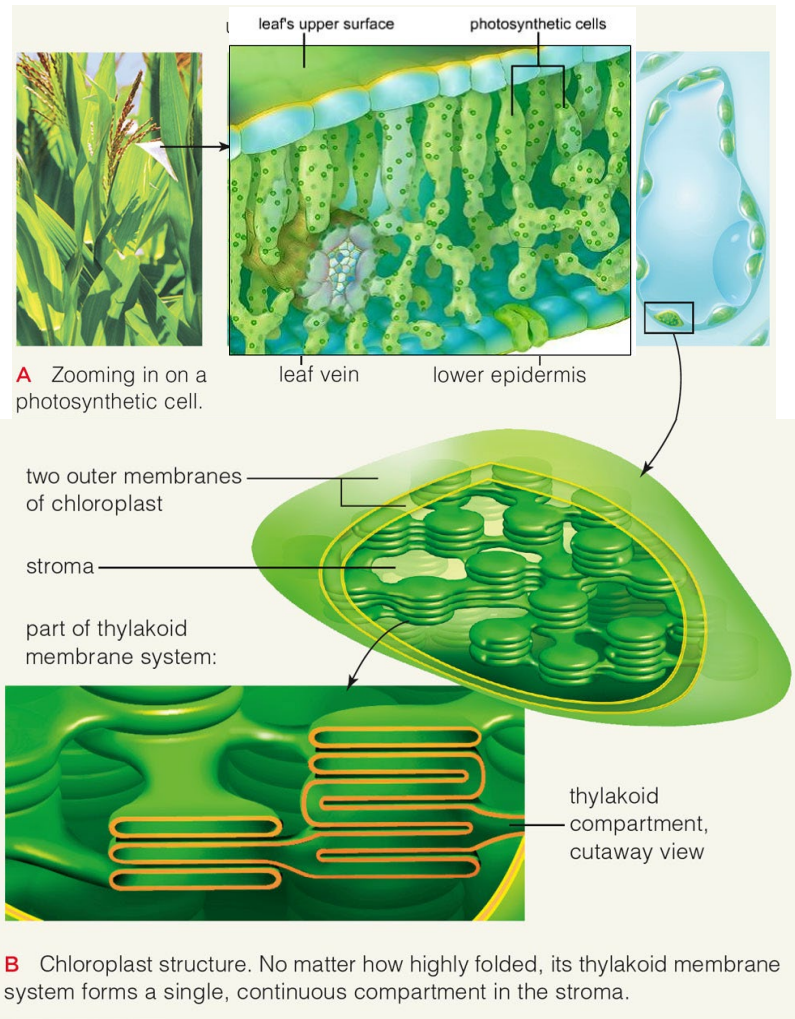
Adibidez, urak 500 eta 600 nm arteko uhin-luzerak gainerakoak baino okerrago xurgatzen ditu.

Ozeanoetako sakoneran bizi diren algek 500-600 nm arteko argia xurgatzen duten pigmentuak dituzte, hau da, urak ondo xurgatzen ez duen tarteak. Fikobilinak dira ur sakonetako algen pigmenturik arruntenak.



7.4 Kloroplastoak

Kloroplastoak landare eta beste bizidun eukariotiko batzuen organulu fotosintetizatzaileak dira. Bakteria fotosintetikoak antzekoak dira (jatorri endosinbiotikoa).



Hostoak dira fotosintesiaren gune nagusiak.

Haien kolore berdea klorofila pigmentuari zor diote.

Kloroplasto gehienak hostoen barruko ehunen zeluletan aurkitzen dira, **MESOFILOETAN**.

Figure 7.2-1

Leaf Cross Section

Mesophyll

Leaf

Vein

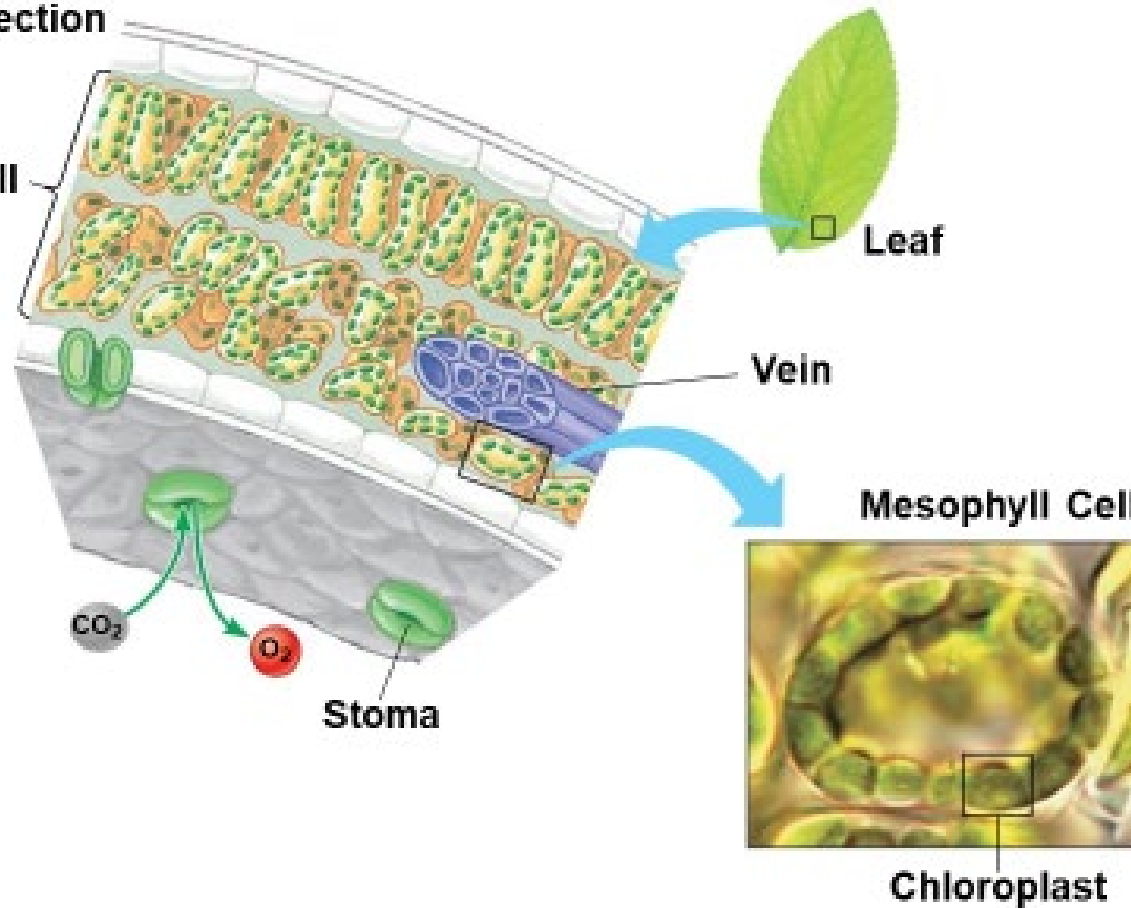
Mesophyll Cell

Stoma

CO₂

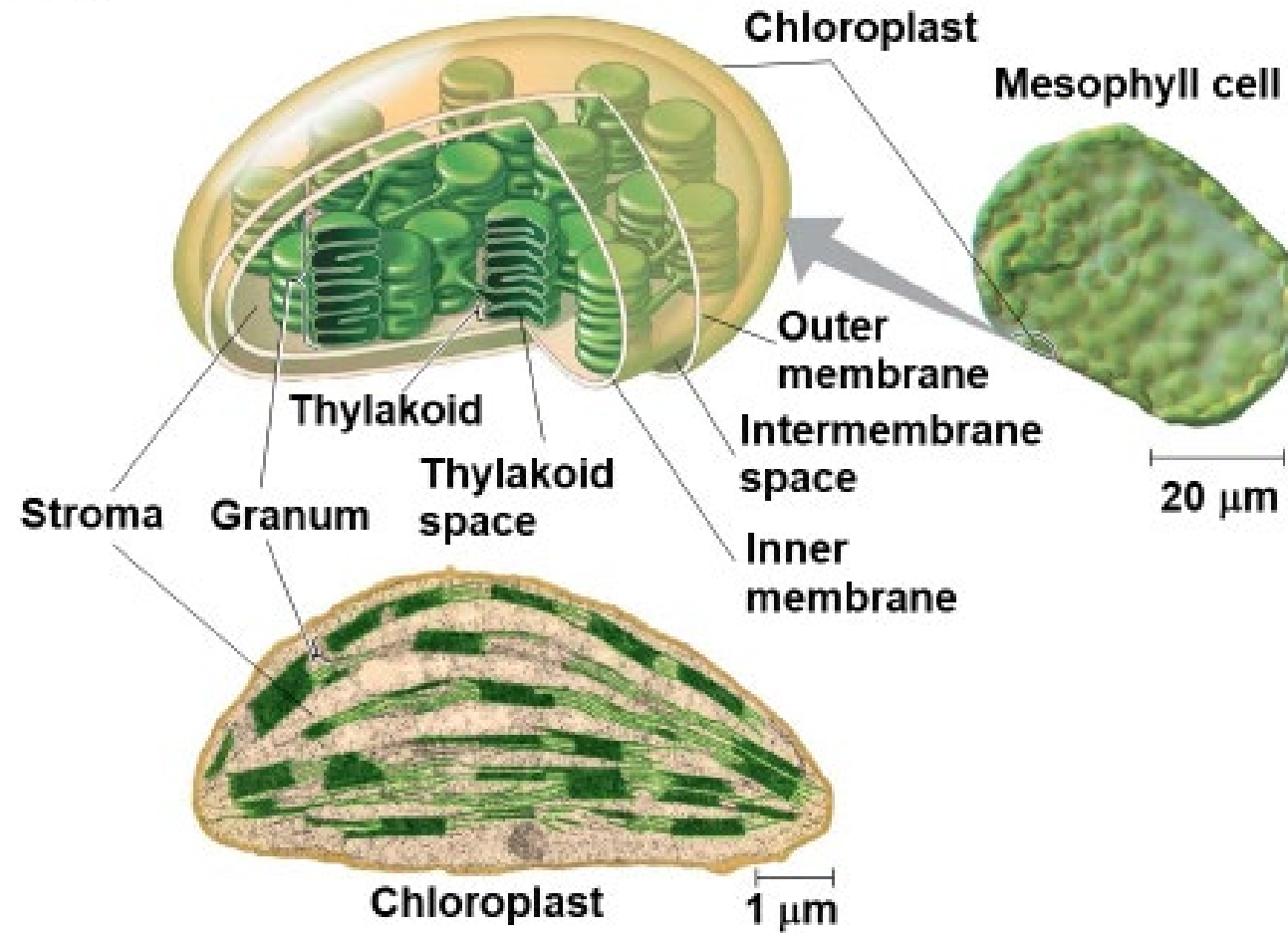
O₂

Chloroplast



Mesofiloko zelula bakoitzak 30-40 kloroplasto ditu. Estometatik CO₂ sartu eta O₂ askatzen da.

Figure 8.3-2



© 2010 Pearson Education, Inc.

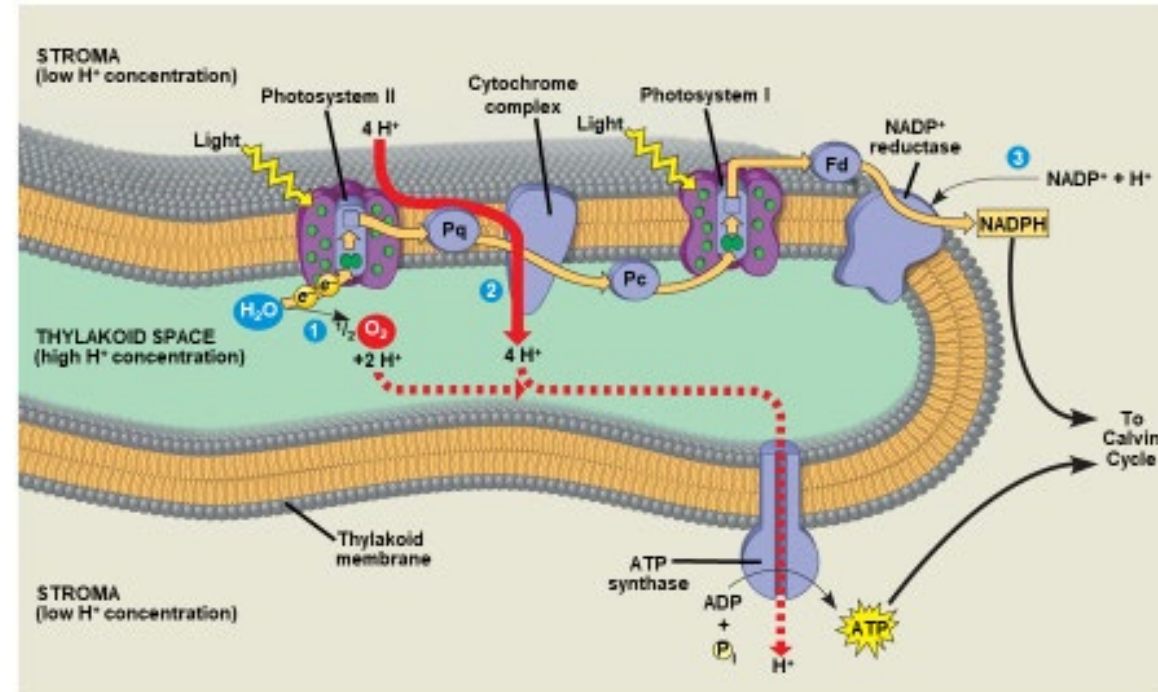
Klorofila tilakoideen mintzetan dago, tilakoideak grana deitzen diren zutabeetan pilatzen dira.

Kloroplastoen barruan estroma aurkitzen dugu, ingurune urtsua dena.

Mintz tilakoideetan argia harrapatzen duten pigmentuen taldekamendu asko daude. Energia desberdineko fotoiak xurgatzen dituzte taldekamendu horiek.

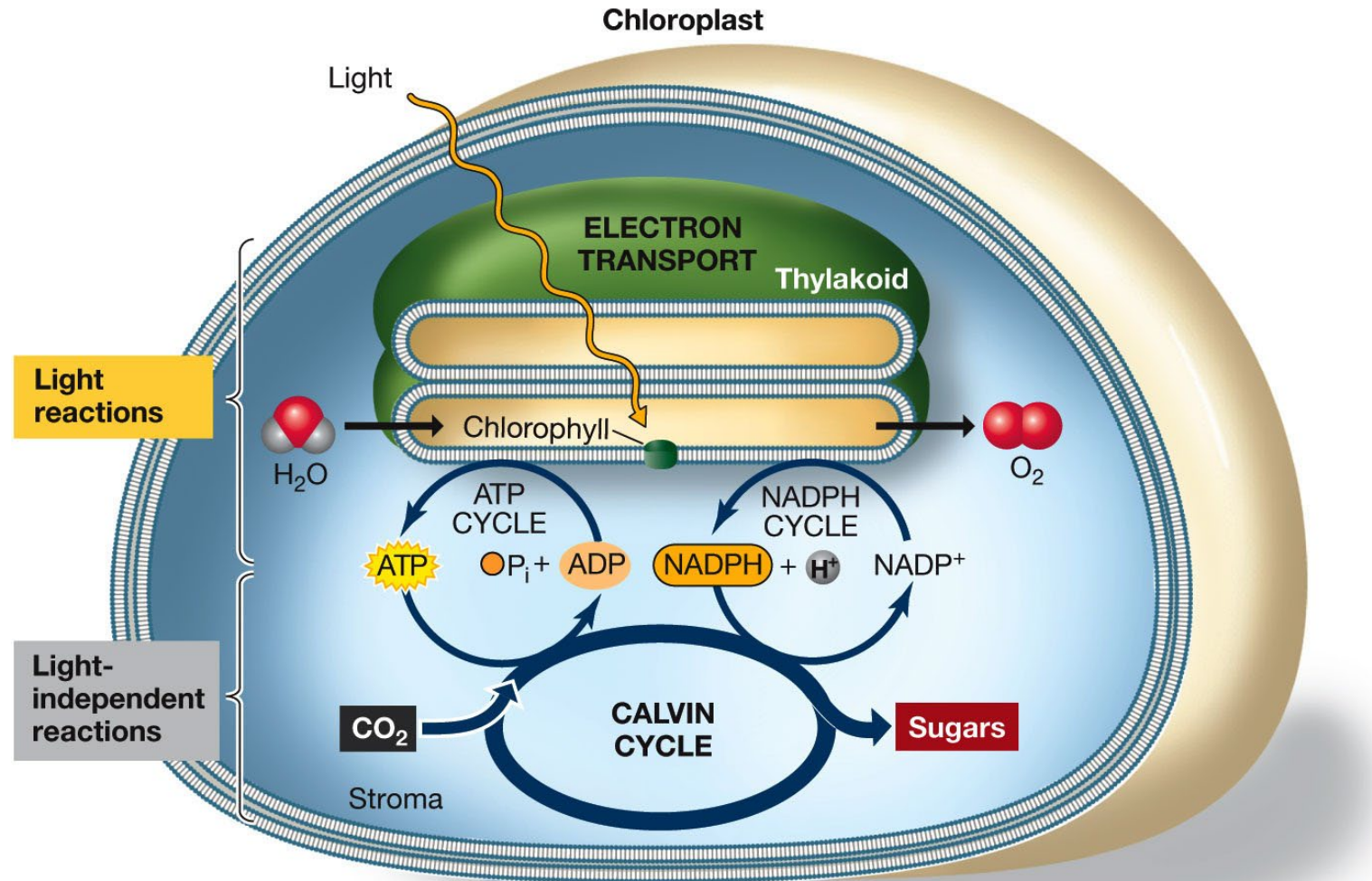
Mintzak **FOTOSISTEMAK** ere baditu: ehunka pigmentu eta bestelako molekulen taldeak dira, fotosintesiaren erreakzioak abiarazteko unitate gisa aritzen direnak.

Kloroplastoek fotosistema-mota bi dituzte, I motakoa eta II motakoa: horrela izendatu ziren kronologikoki aurkitutakoan. Argi-energia energia kimiko bihurtzen dute.



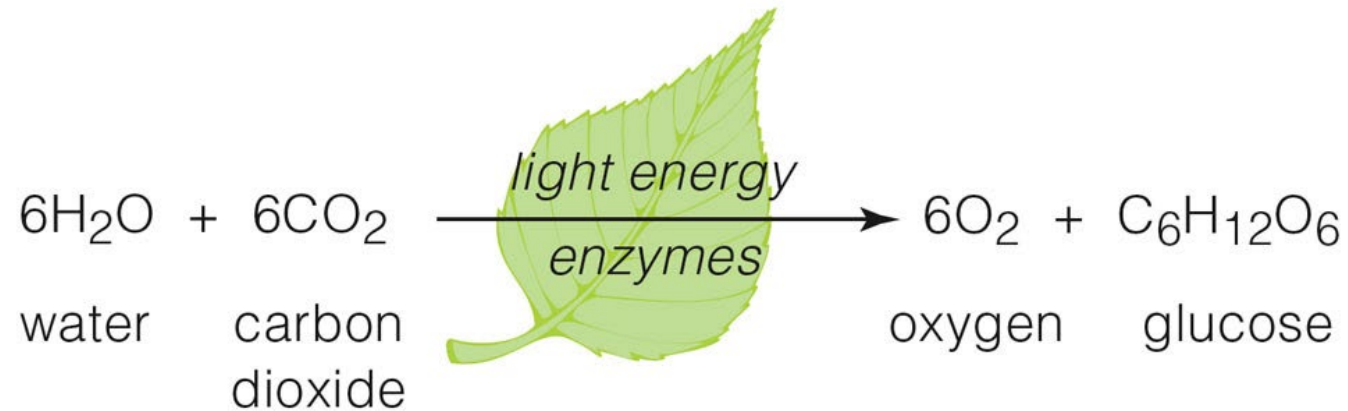
Fotosintesiak bide-zidor metaboliko bi ditu: **ARGI-ERREAKZIOAK** eta **ARGIAREKIKO INDEPENDENTEAK DIREN ERREAKZIOAK**.

Erreakzio horiek tilakoideetan eta estroman gertatzen dira, hurrenez hurren.

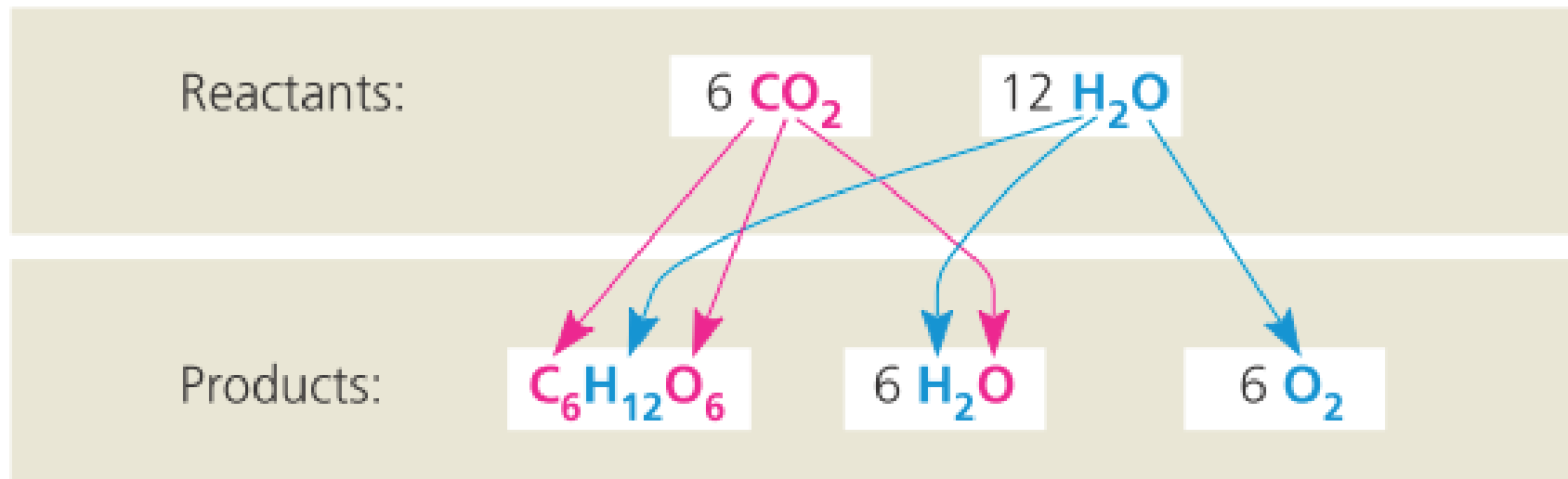


7.5 Fotosintesiaren erreakzioak

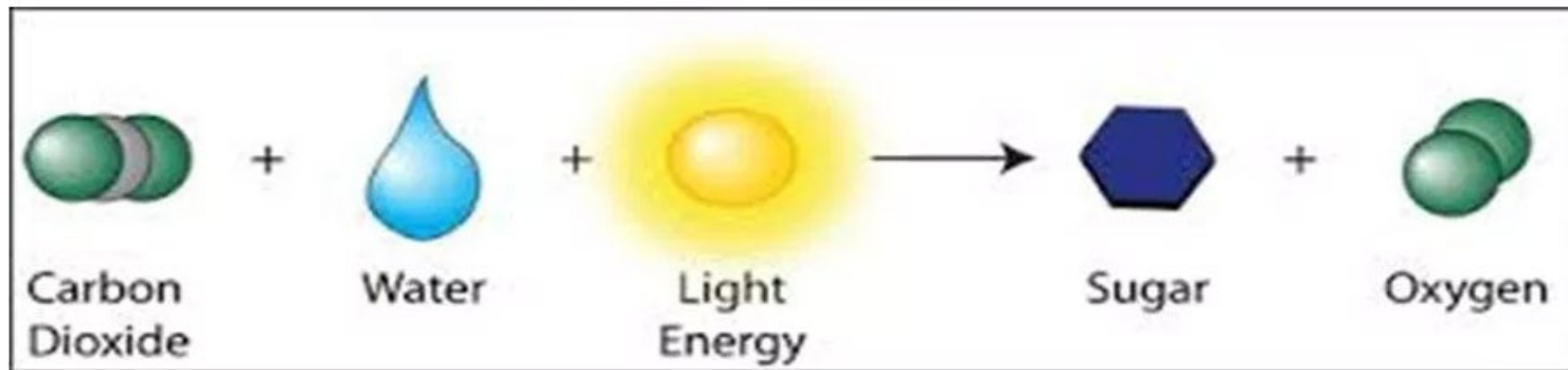
Fotosintesia ondoko erreakzioak laburbiltzen du, erreaktiboetatik produktuetara:



- Fotosintesia erreakzio-serie korapilatsua da, fase bitan burutzen dena.
- Lehen faseko erreakzioak **ARGIAREN MENPEKOAK** dira, eta argi-energia ATParen lotura kimikoen energia kimiko bihurtzen da.
 - Gehienetan, NADP^+ koentzimak elektroiak eta hidrogeno ioiak onartzen ditu eta NADPH bihurtzen da.
 - Ur-molekularen deskonposaketan askatutako oxigeno-atomoek alde egiten dute zelulatik O_2 gas moduan.
- Bigarren fasean, **ARGIAREKIKO INDEPENDENTE** diren erreakzioetan, erabili egiten da lehen fasean eratutako ATP eta NADPHren energia glukosa eta beste karbohidrato batzuk sintetizatzeko, karbono dioxidoa eta ura lehengai direlarik.



▲ **Figure 10.5** Tracking atoms through photosynthesis. The atoms from CO_2 are shown in magenta, and the atoms from H_2O are shown in blue.

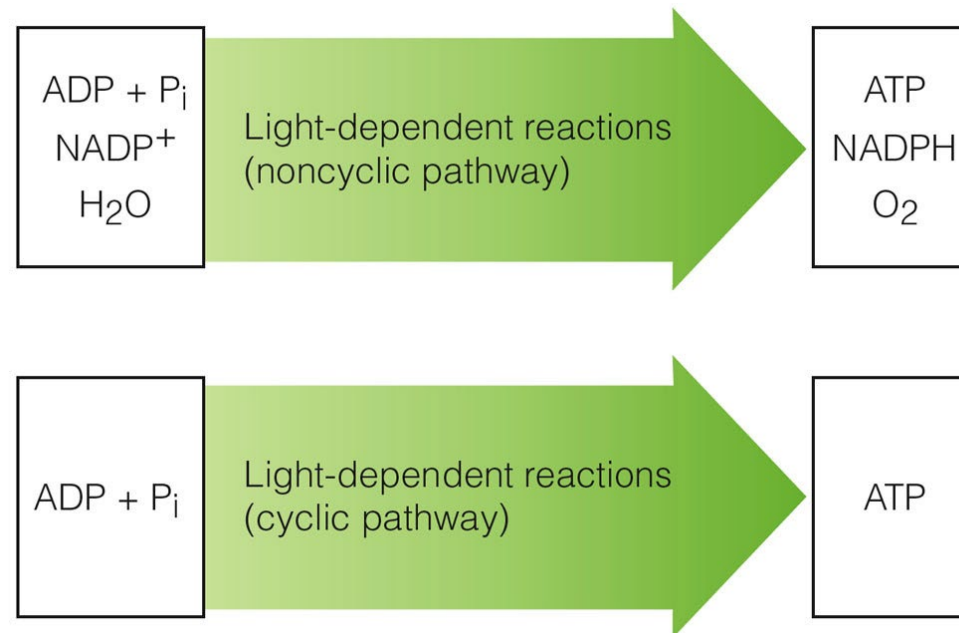


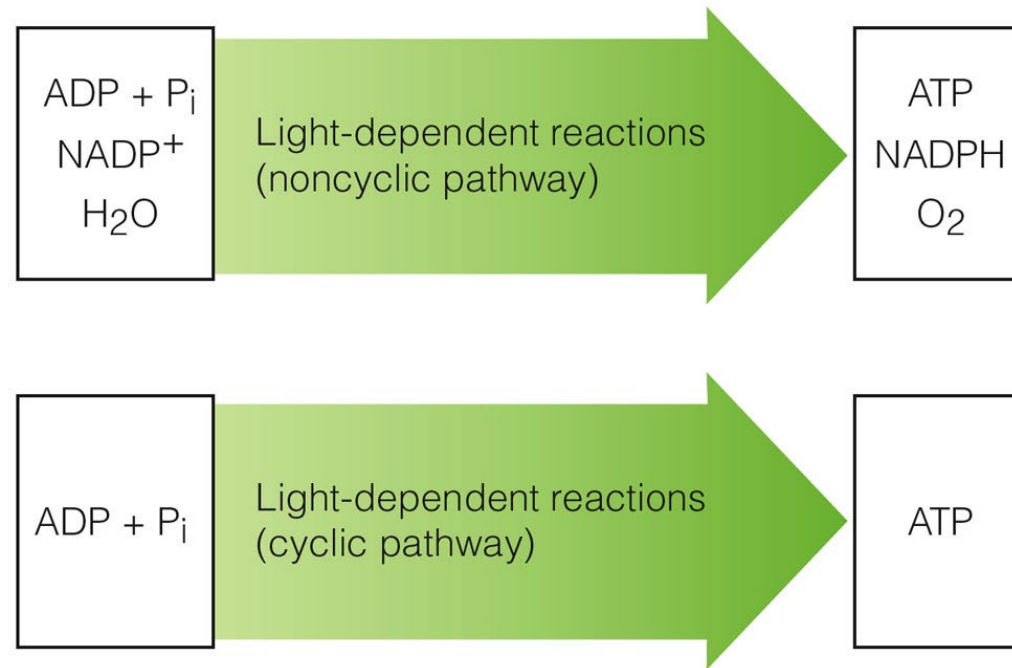
Fotosintesia erredox erreakzio bat da, non H_2O oxidatzen den eta CO_2 erreduzitzen den.

7.6 Argiaren menpekoak diren erreakzioak

Argiaren menpekoak diren erreakzioek argi-energia lotura kimikoen energia bihurtzen dute.

Fotosintesiaren lehen fasea argiak bultzatzen du, eta horregatik esaten da argiaren menpekoa dela.



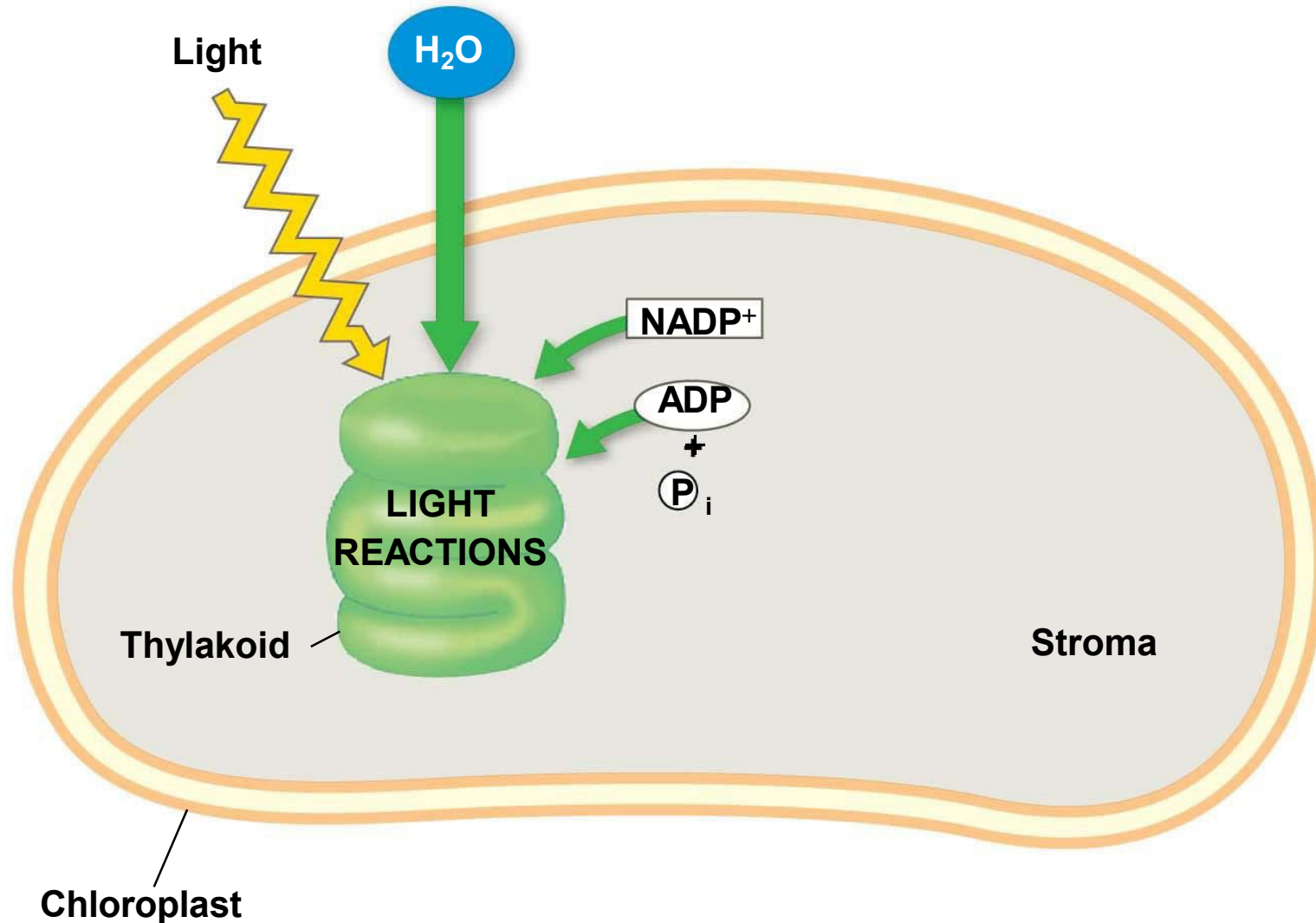


© Brooks/Cole, Cengage Learning

Argiaren menpekoak diren erreakzioak, erreakzio-multzo bik osatzen dute (bide ez-ziklikoa eta bide ziklikoa). Bietan argi-energia lotura kimikoetan gordetzen da ATP gisa.

Bide ez-ziklikoak –kloroplastoetan nagusia denak– NADPH eta O₂ ondorioztatzen ditu, ATPz gain.

Argiaren menpekoa den erreakzio ez-ziklikoa



Fotosintesiaren argi-erreakzioak tilakoideen mintzetan gertatzen dira.

Figure 8.5-s2

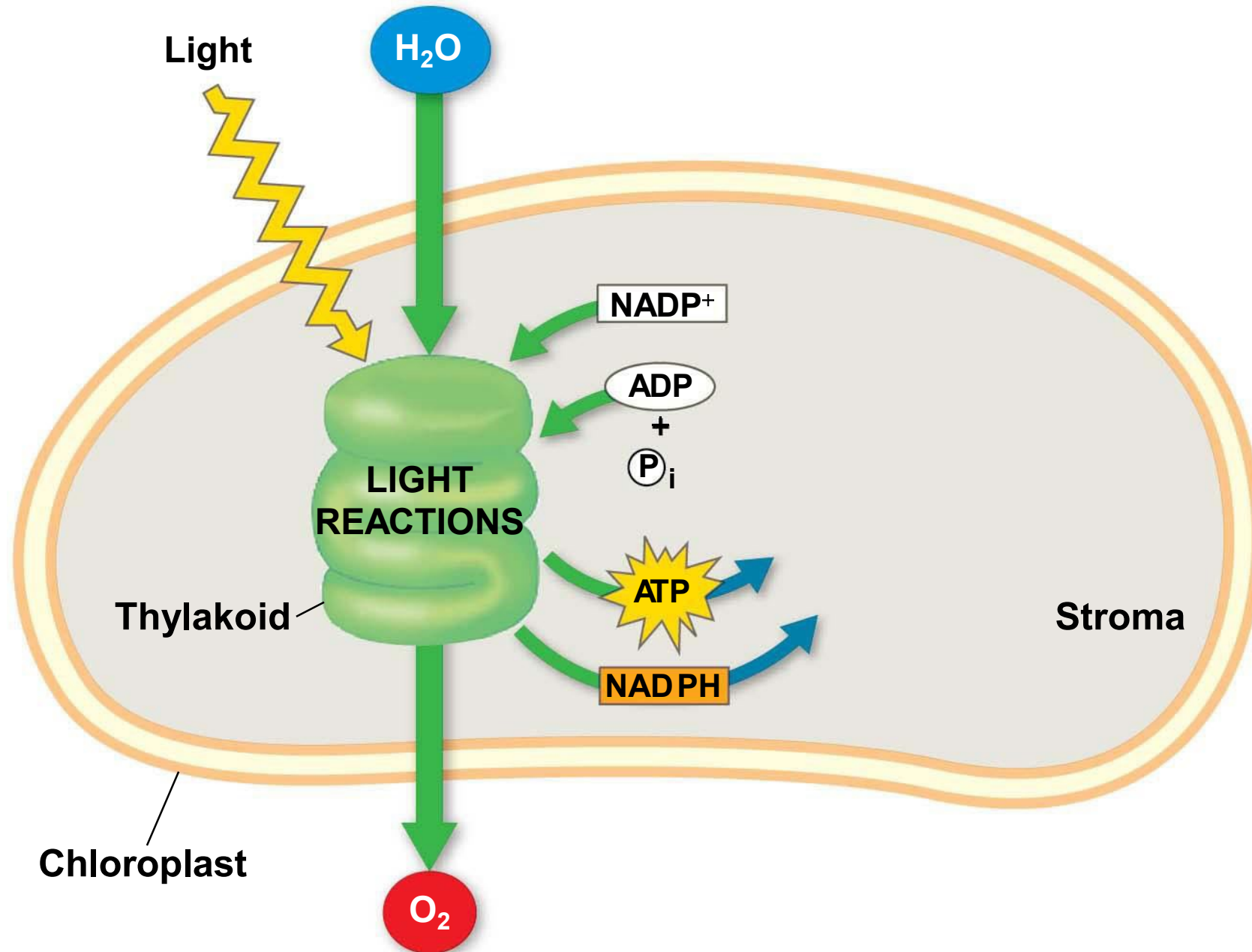
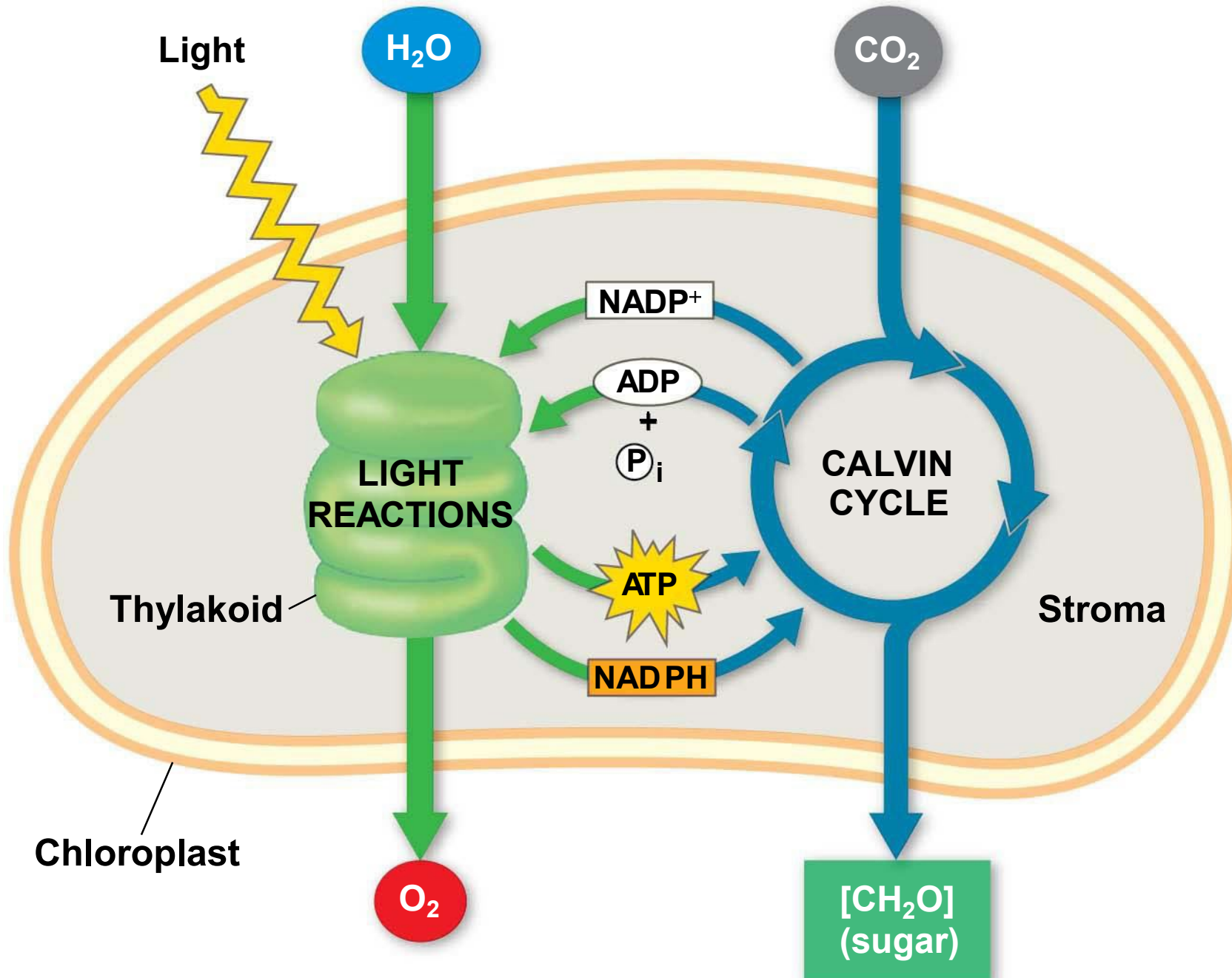
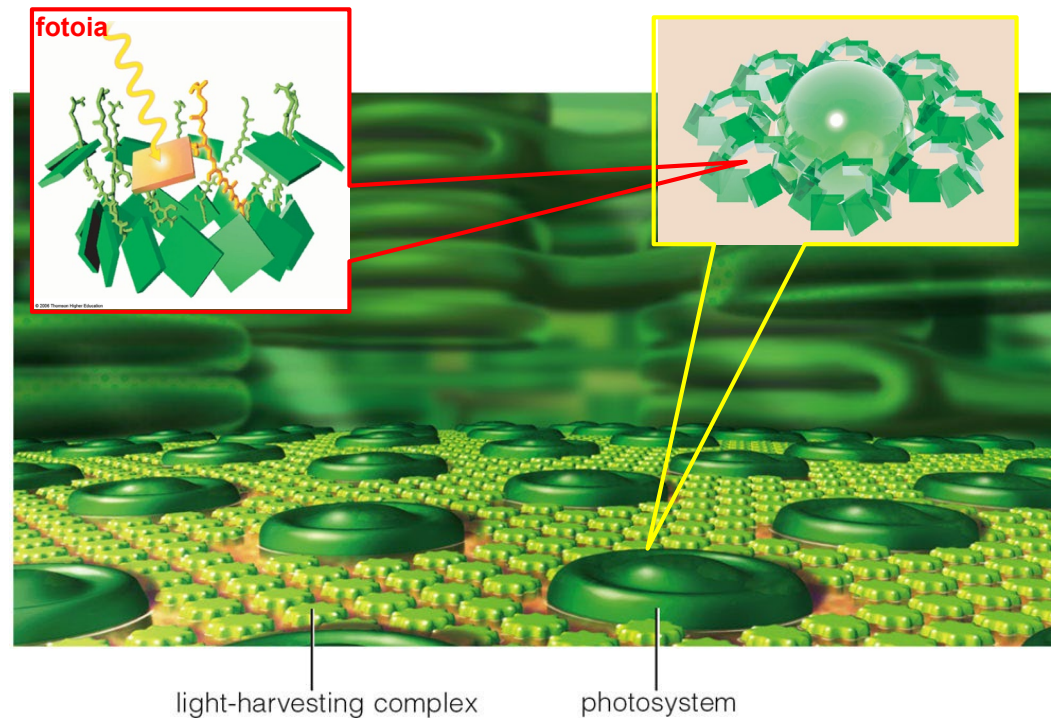


Figure 8.5-s3



Mintz tilakoidean argi-harrapatzaileak diren milioika konplexu daude.

Pigmentu-taldekamendu horiek argi energia eskuratu eta fotosistemetarantz transmititzen dute.



Mintz tilakoidearen
osagaien bista,
estromatik ikusita

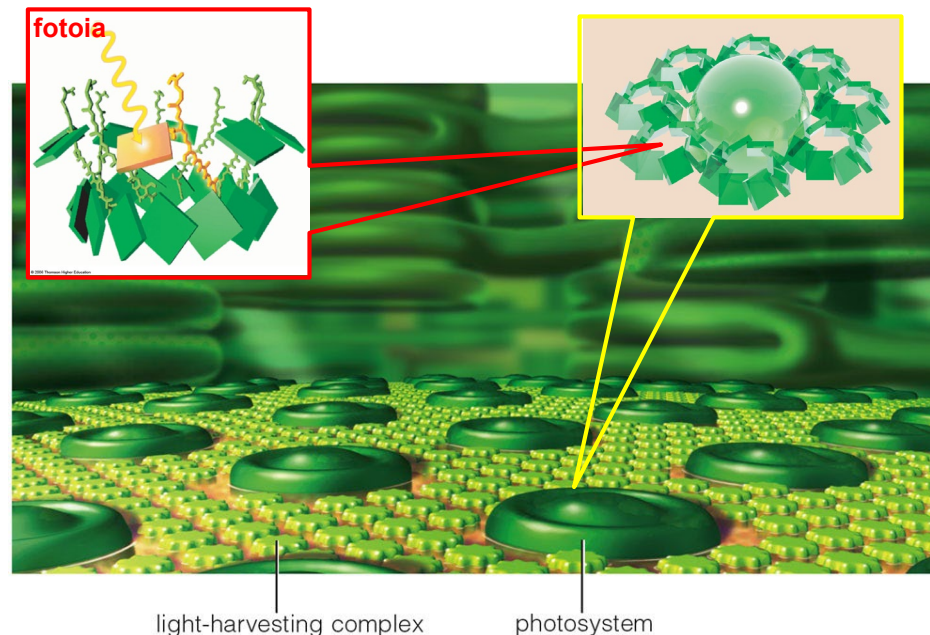
Fotosistema bakoitzaren erreakzio-zentroan a klorofilaren molekula bi daude.

I fotosistemaren bikoteak 700 nm-ko uhin-luzerako argia xurgatzen du, eta horrexegatik P700 esaten zaio.

II fotosistemaren pareak 680 nm-koa xurgatzen du, eta hortik datorkio P680 izena.

Fotosistemak energia xurgatzean, elektroiak askatu egiten dira klorofila-paretik.

Ondoren, mintz tilakoidearen elektro-transferentziazko katean sartzen dira.

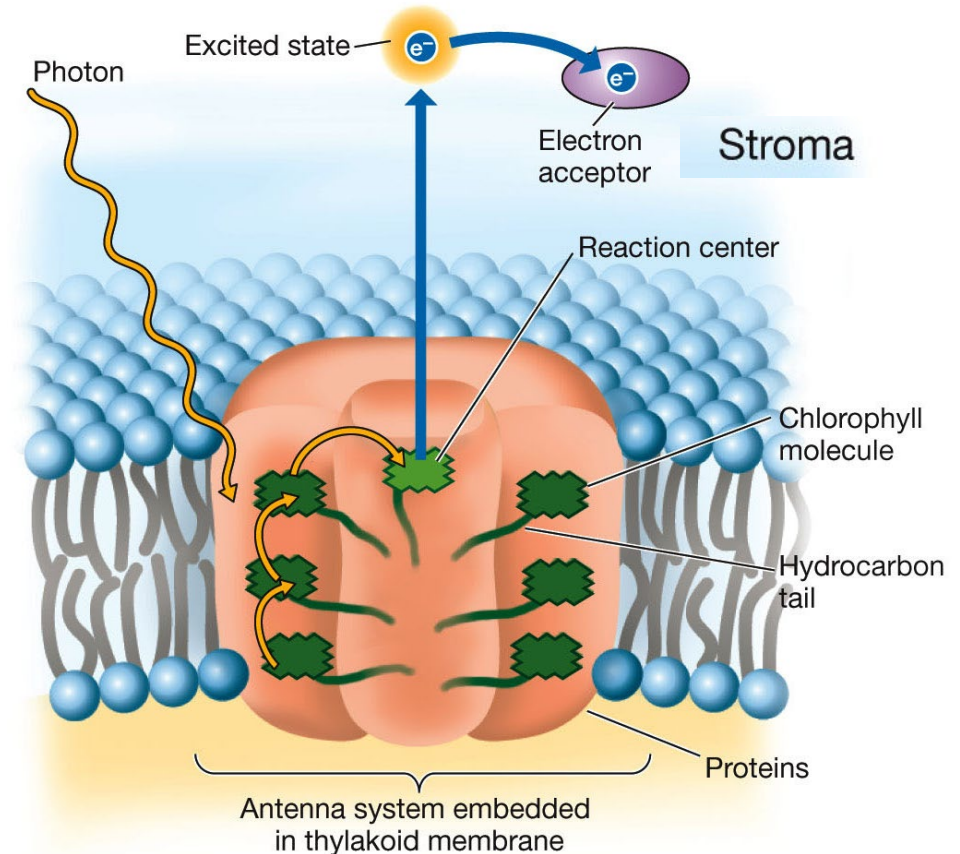


Mintz tilakoidearen
osagaien bista,
estromatik ikusita

Fotoi baten energia fluoreszentzia gisa galdu beharrean, pigmentu-molekula batetik bestera transferitu daiteke.

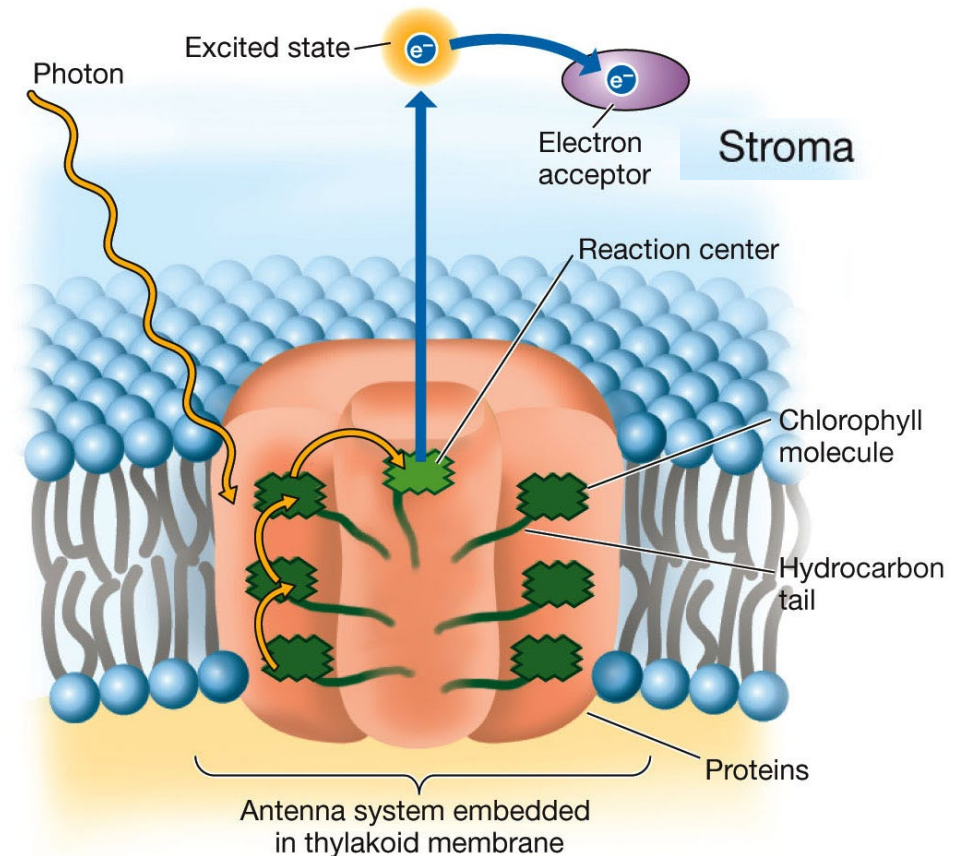
Fotosistema batean **ANTENA-SISTEMA** dugu pigmentu ugariz osatua (pigmentuak *a* edo *b* klorofila edo karotenoideak izan daitezke).

Pigmentu-molekula kitzikatu batek hurrengoari pasatuko dio energia, eta beste hainbaten ondoren energia fotosistemaren **ERREAKZIO-ZENTROKO** molekulara iritsiko da.



Erreakzio-zentroan a klorofila bi eta elektroi-azeptore bat daude.

Horrela, molekula hori nahikoa kitzikatuta egon daiteke, elektroi bat emateko beste, zeina elektroi-transferentziazko kate batera pasatuko den, elektroi-azeptore bati esker.

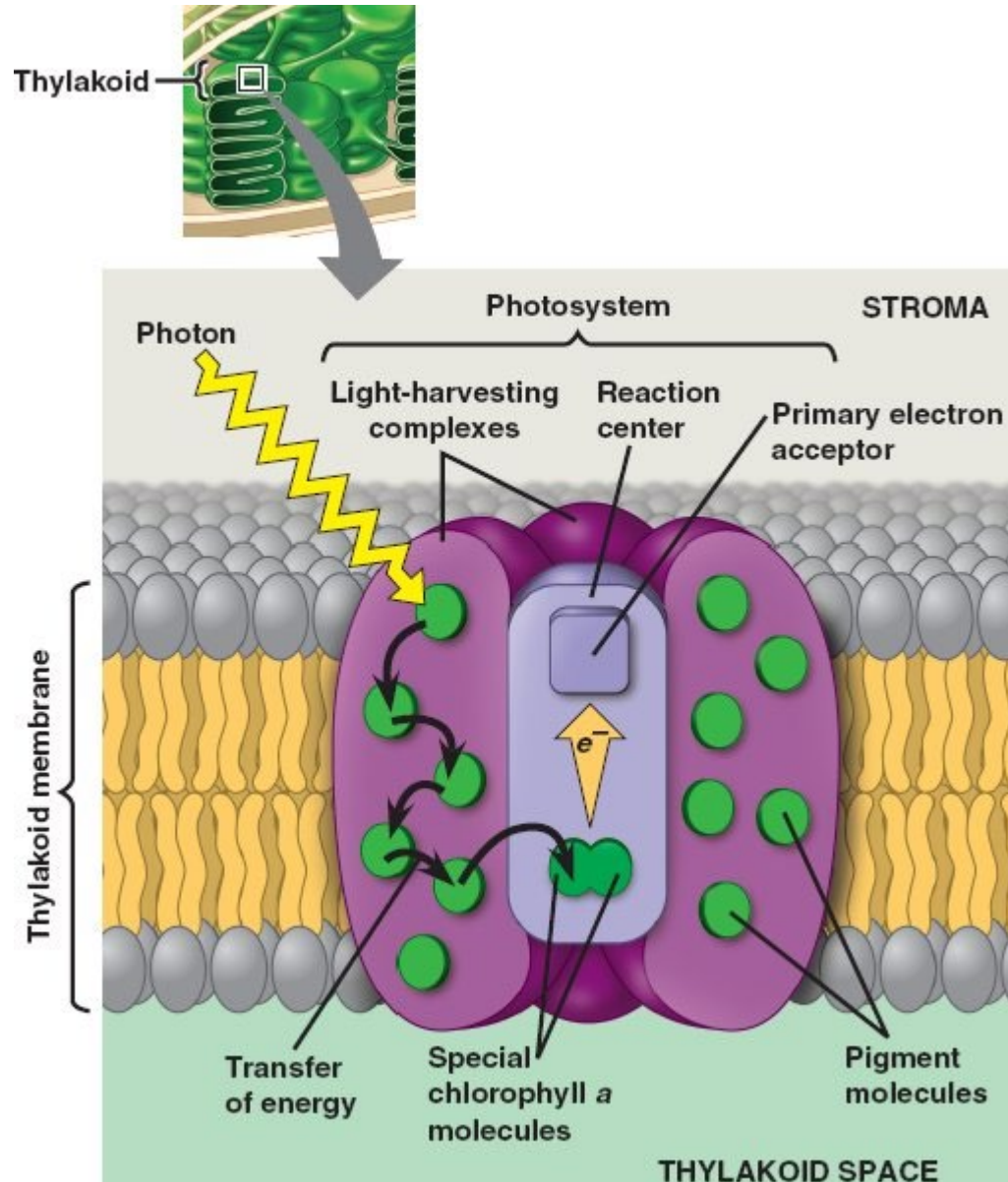


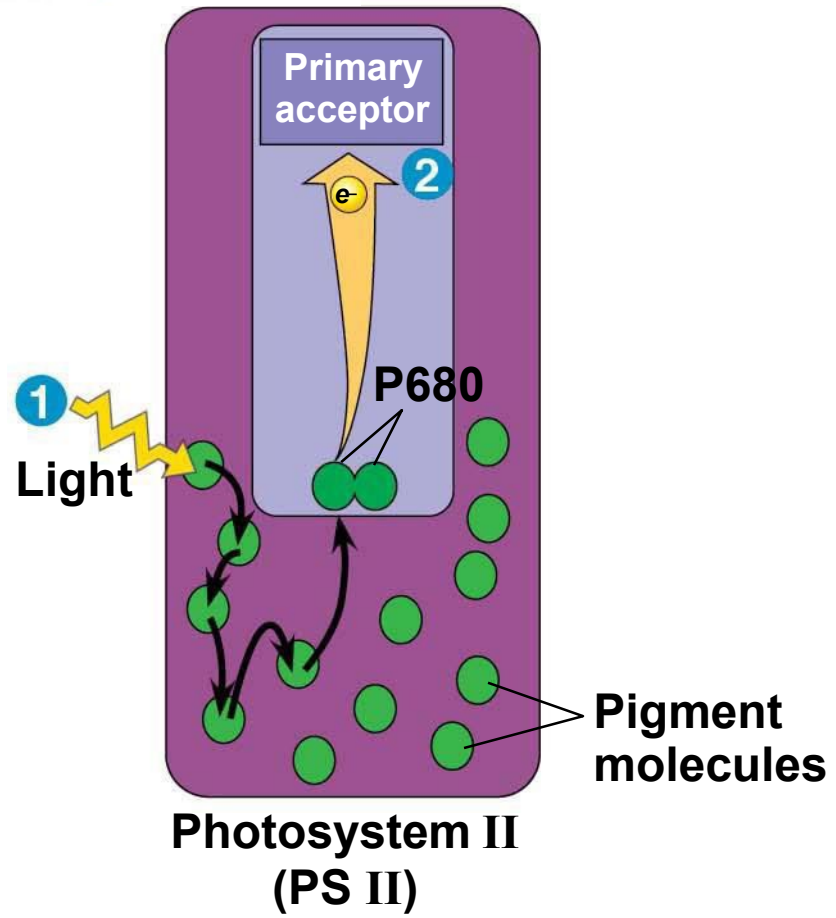
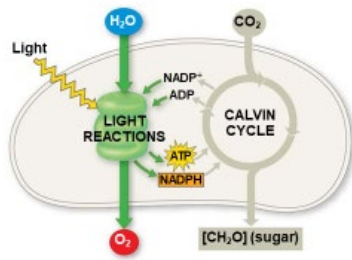
Fotosistema bakoitzaren erreakzio-zentroan a klorofila molekula bereziak aurkitzen dira, 700 edo 680nm-ko uhin luzera xurgatuko dutenak.

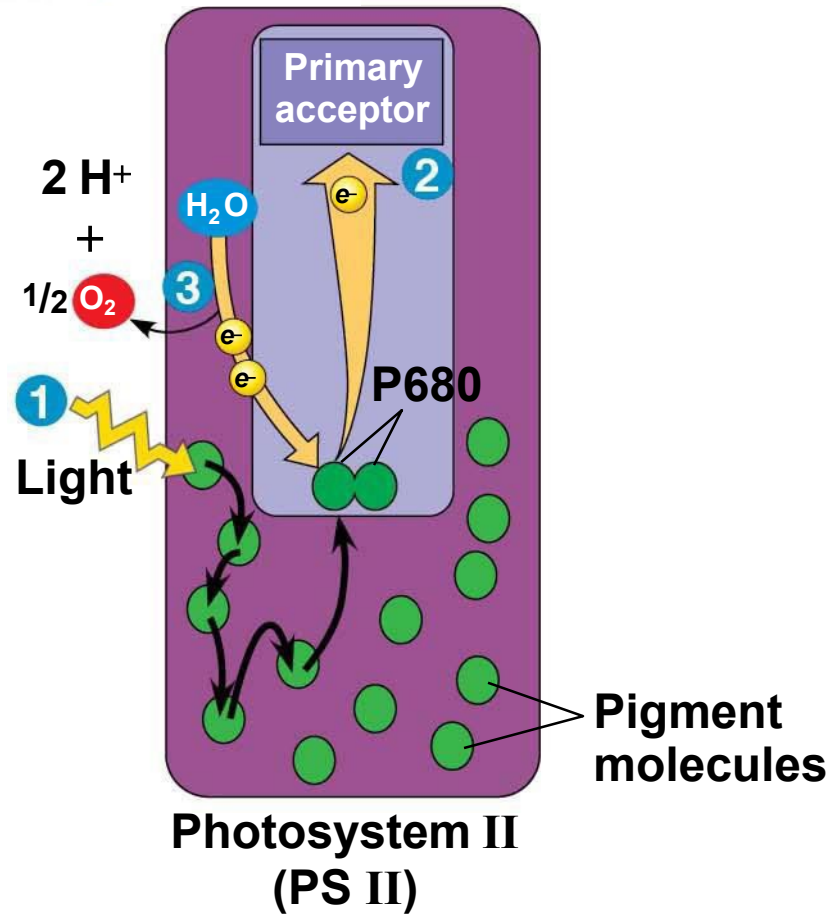
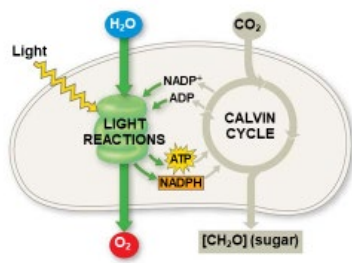
Fotosistema batek energia xurgatzen duenean, bere erreakzio-zentroaren klorofila bikoteen elektroiak askatzen dira.

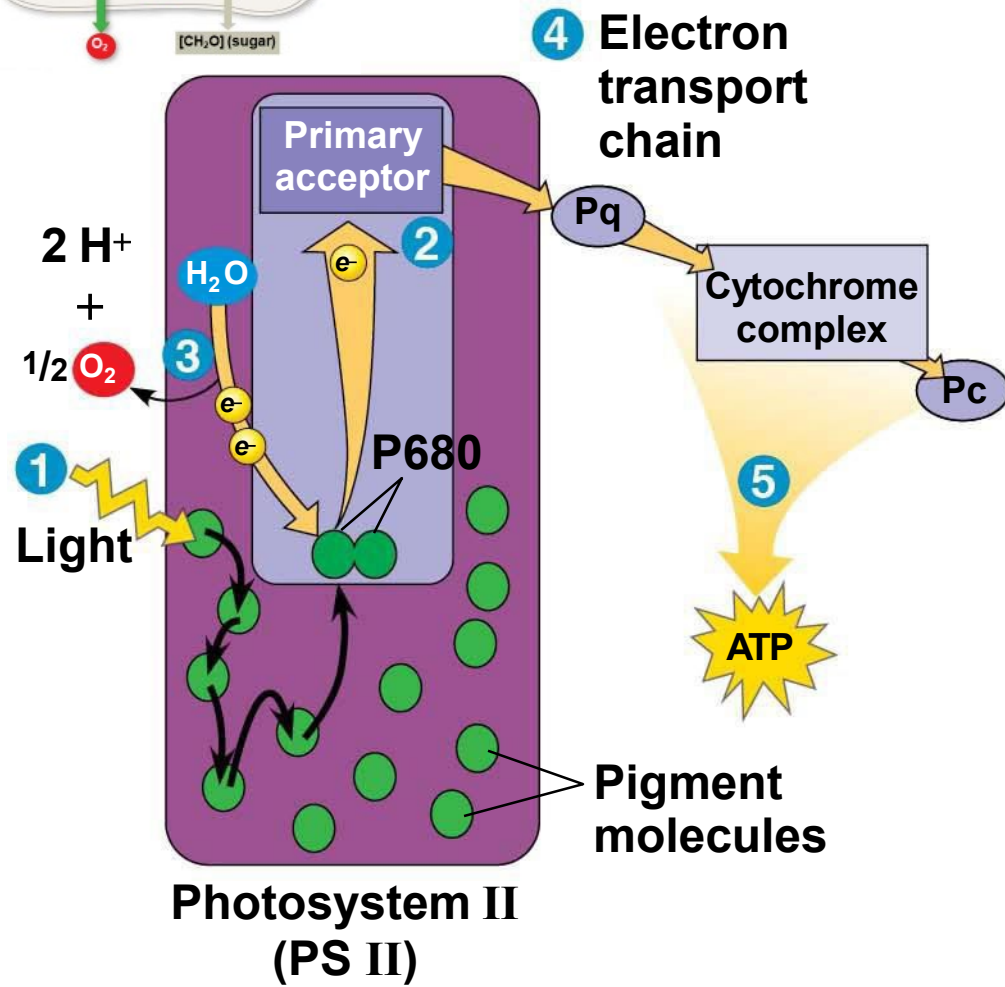
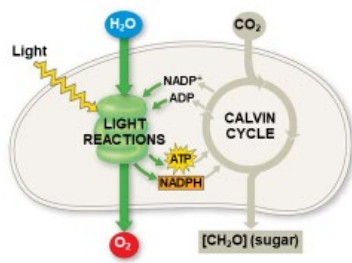
Elektroi hauek tilakoideen mintzean dagoen elektroien transferentzia katean sartzen dira.

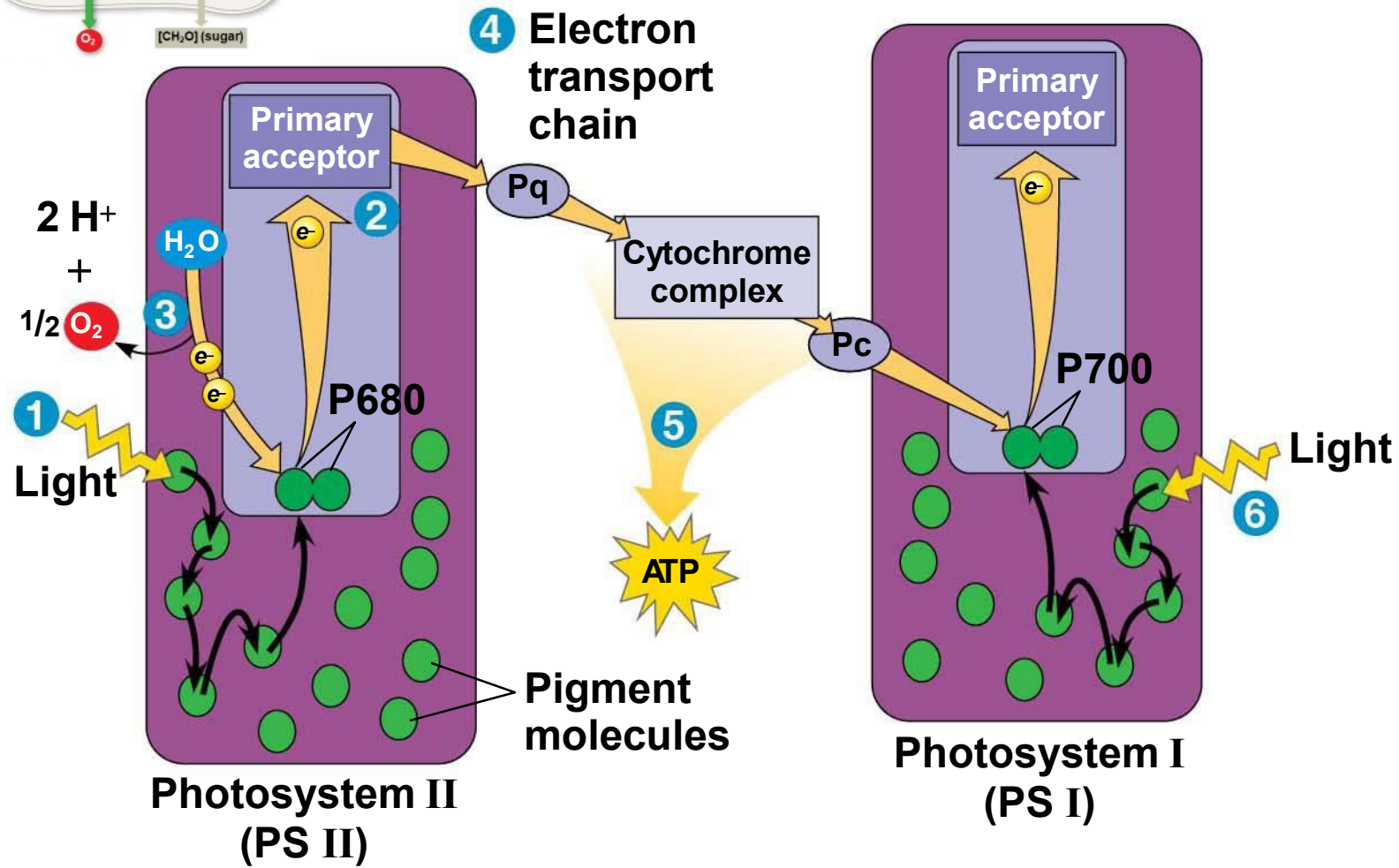
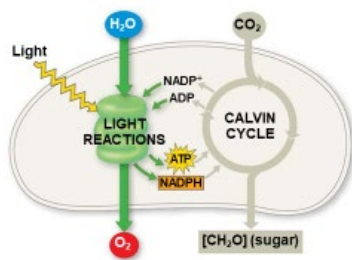
Hau da argiaren menpekoak diren erreakzioen lehen urratsa.











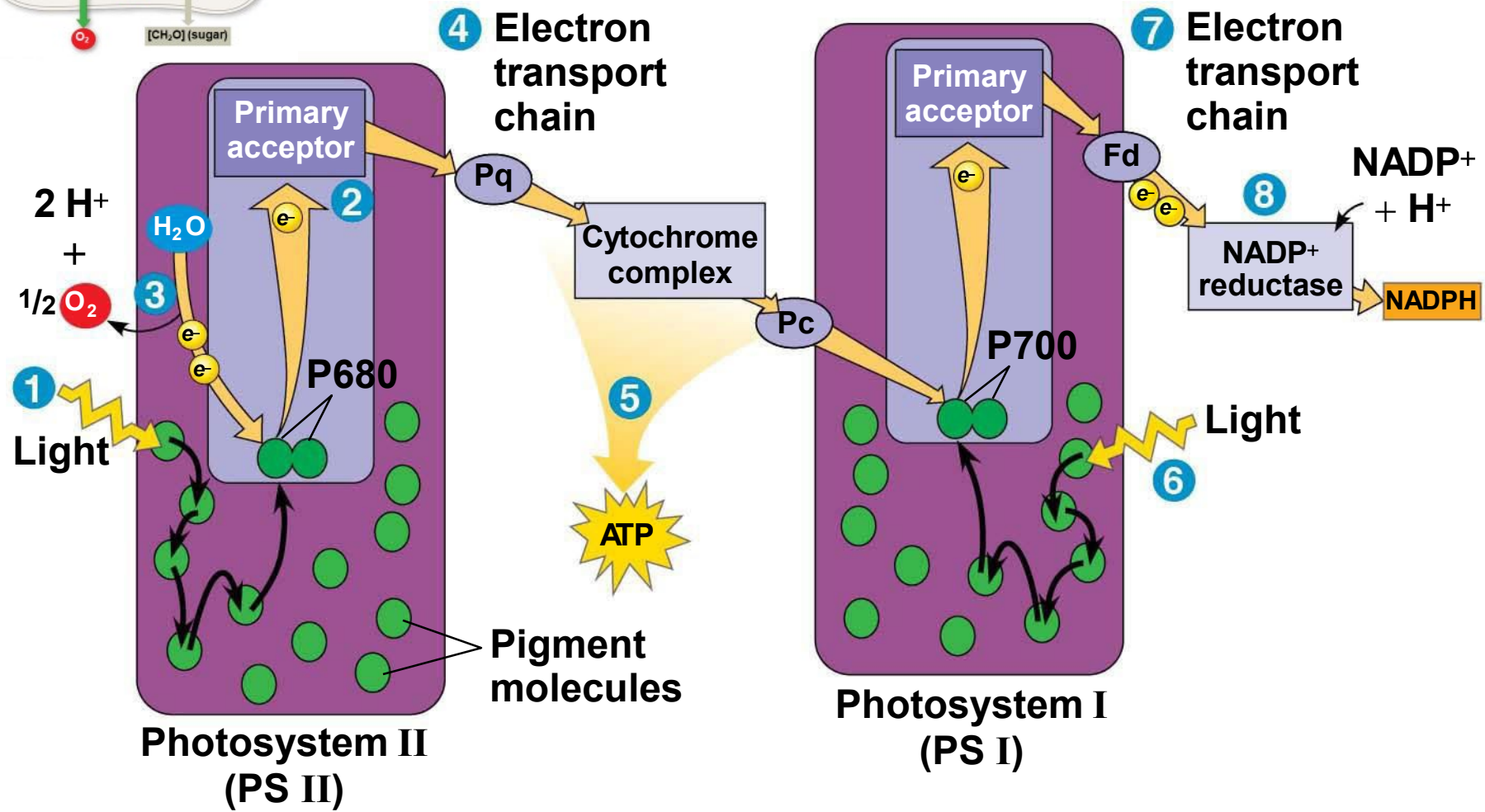
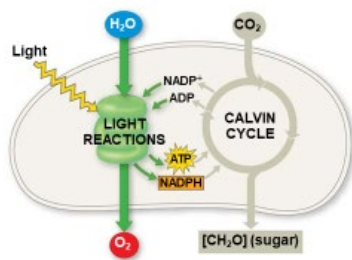
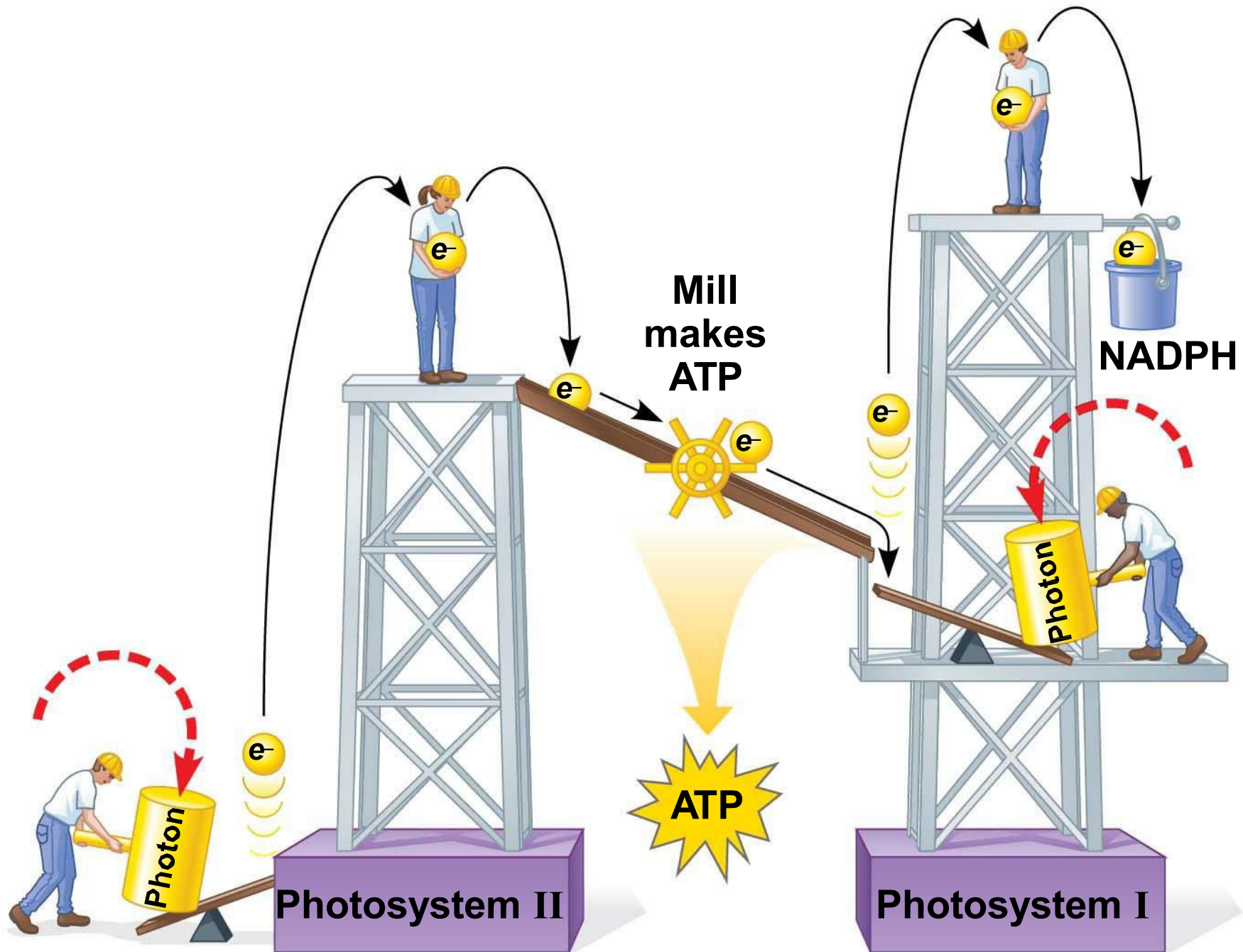
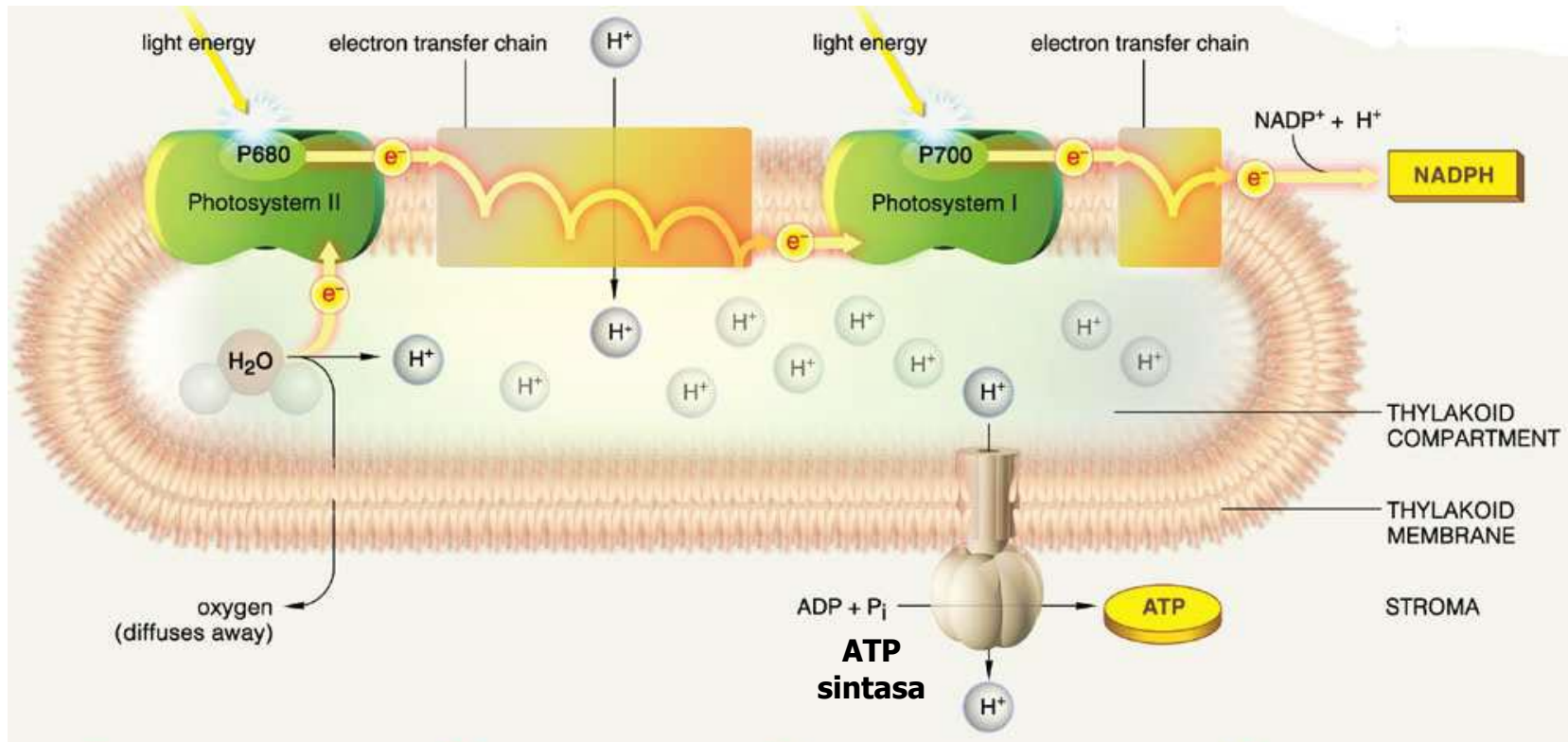


Figure 8.14



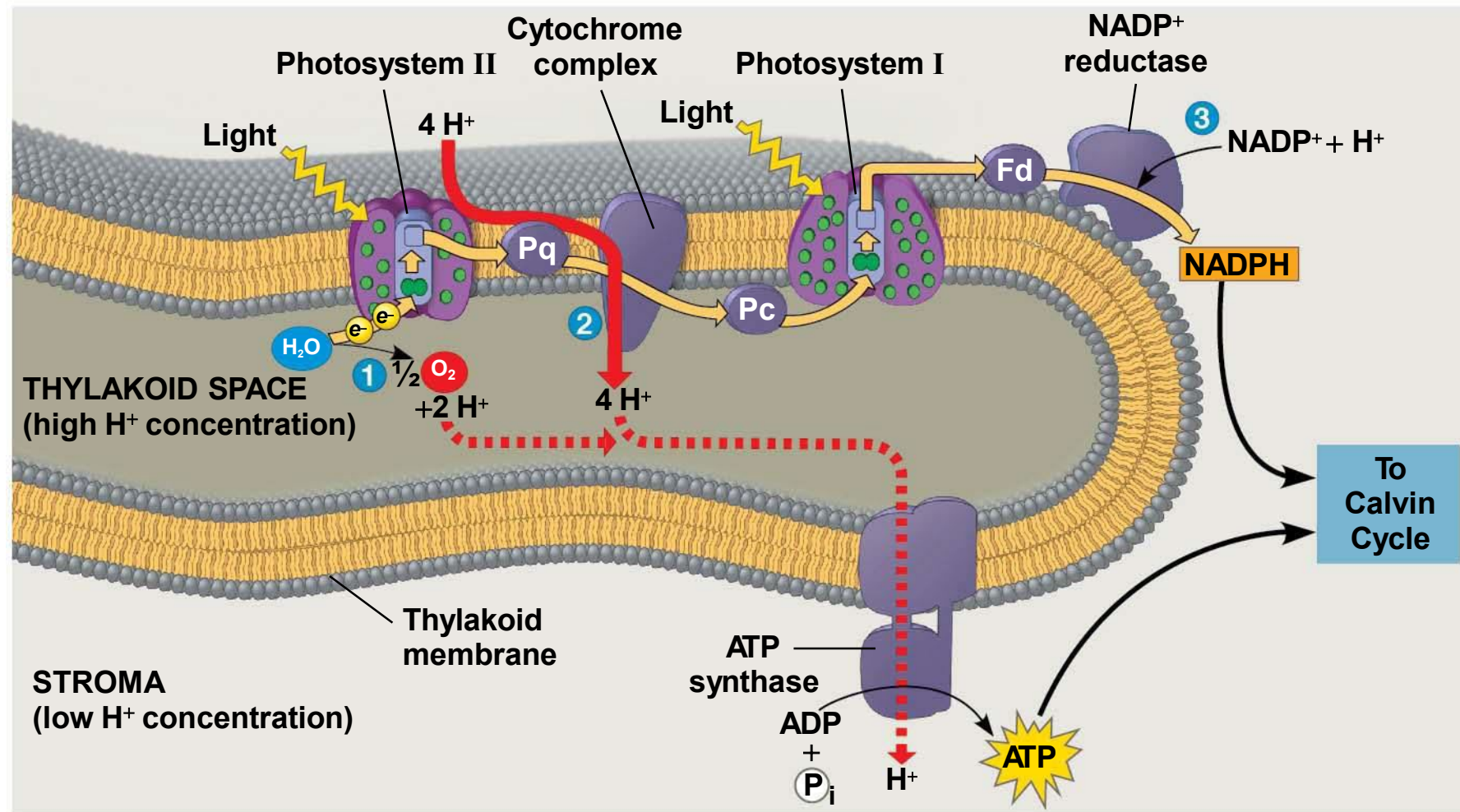
II fotosistemako elektroiek elektro-transferentziazko katean zehar ibiltzean elektroiek galdutako energiak dakar estromako H^+ -ak tilakoidearen konpartimentura ponpatua izatea mintzean zehar.

Konpartimentu tilakoideoko hidrogeno ioiak ATP sintasen barrura bideratzen dira, eta mintz tilakoideoan zehar jaisten dira gradienteari esker. H^+ -en fluxuak dakar ATP sintasek fosfatoa ADParekin lotu dezaten, horrela ATPa eratuz estroman.



Fotosintesiaren bide ez-ziklikoa. Elektro-transferentziazko kate bitan ibilitako elektroiek NADPHraino iristen dira, zeintzuk estroman askatzen diren azukre-sintesarako. Bide ziklikoak (ez dago irudian) hirugarren kate bat erabiltzen du elektro-transferentziazko.

Figure 8.16



ATPa eta NADPH estromara begira geratzen den tilakoidearen mintzean eratzen dira. Estroman Calvin zikloa gertatuko da eta ATP eta NADPH erabiliko ditu.

Figure 8.16-1

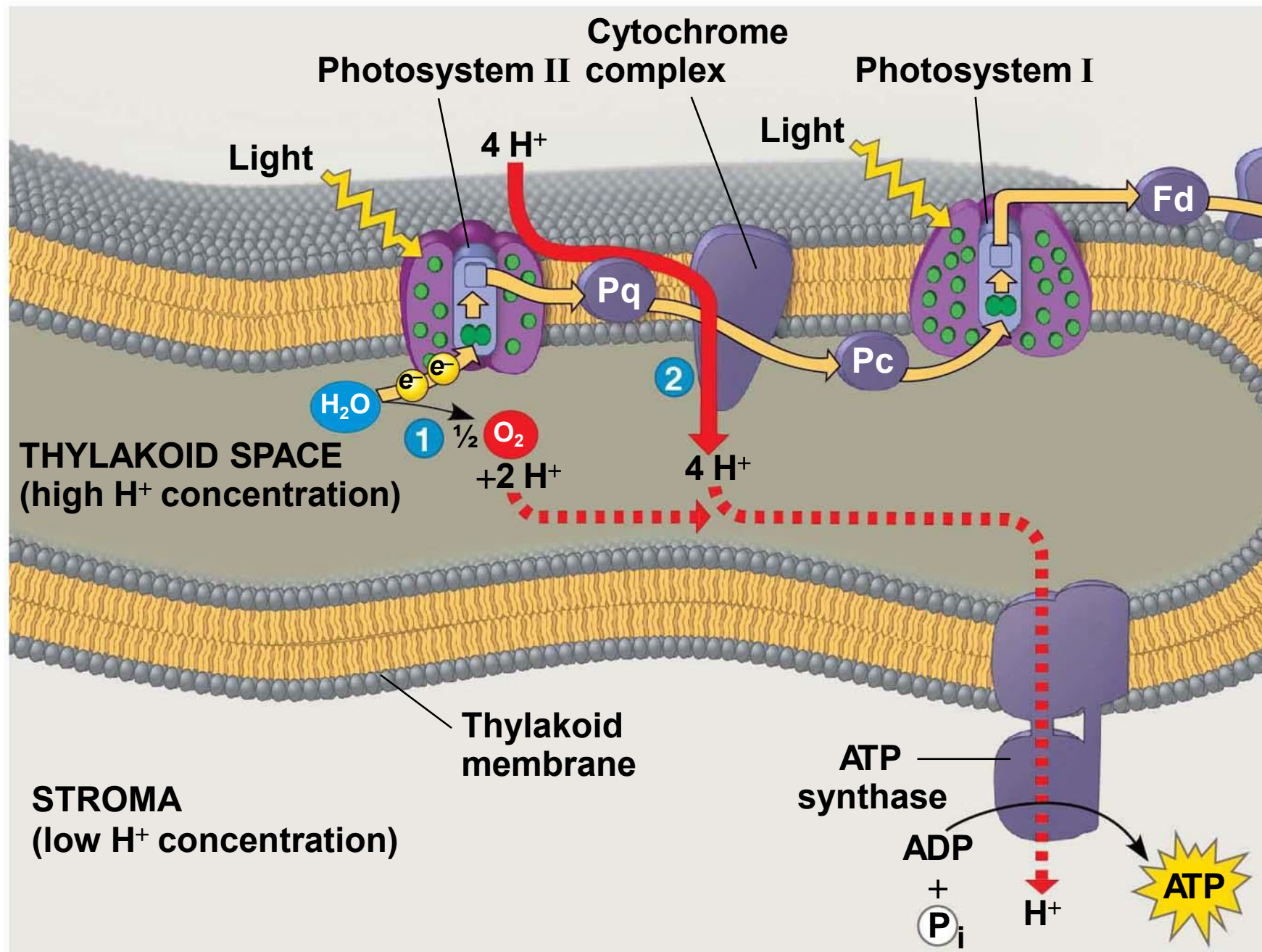
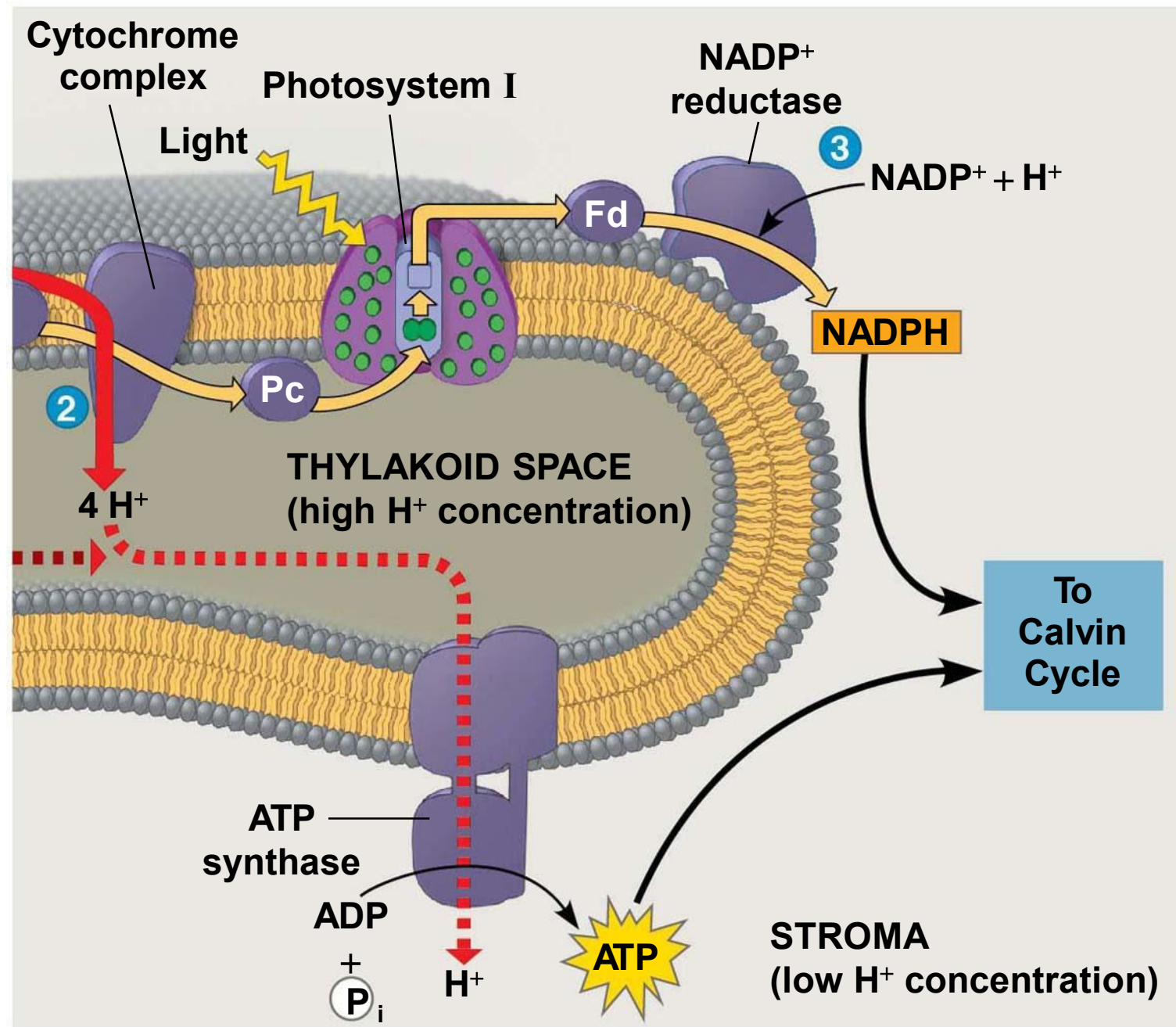


Figure 8.16-2

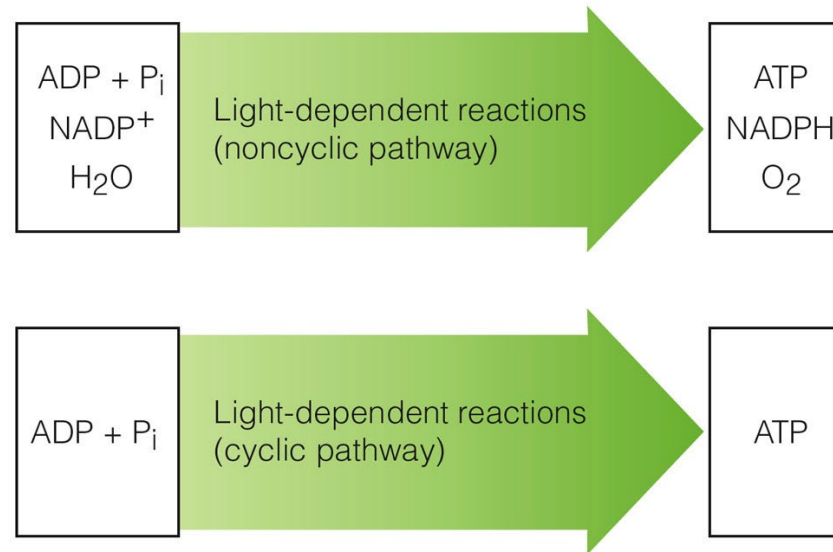


Argiaren menpekoa den erreakzio ziklikoa

Mintz tilakoideoaren transferentzia-katean elektroien fluxuak segitzen duen bitartean, ATPak eratzen jarraituko du.

Alabaina, NADPH erabiltzen ez denean estroman metatzen da, eta metaketa horrek dakar bide ez-ziklikoa motelduz joatea, edota gelditzea.

Ostean, **bide ziklikoa** independenteki arituko da l motako fotosistemetan. Bide-zidor honek zelulak ATP ekoizten segi dezala baimentzen du, nahiz eta bide ez-ziklikoa geldituta egon.

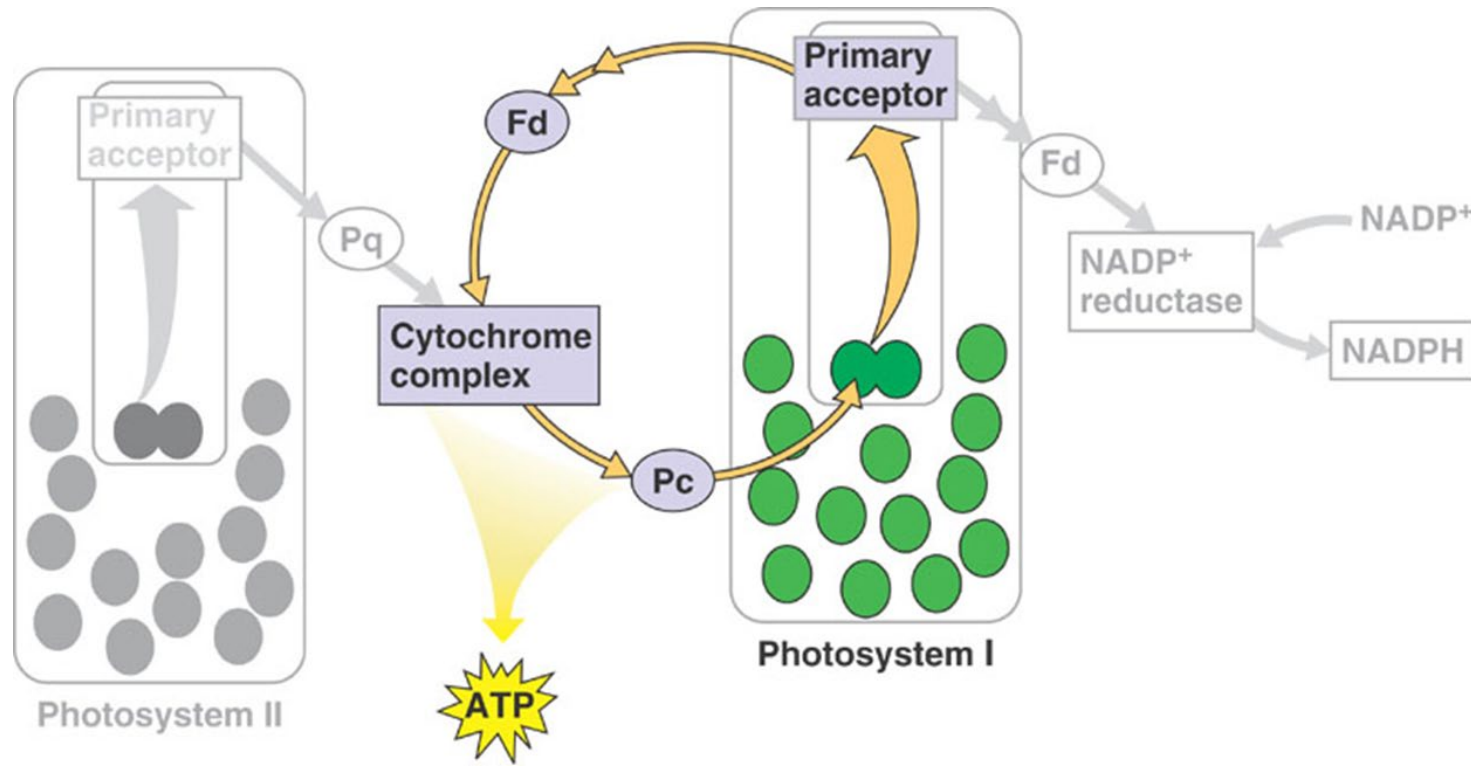


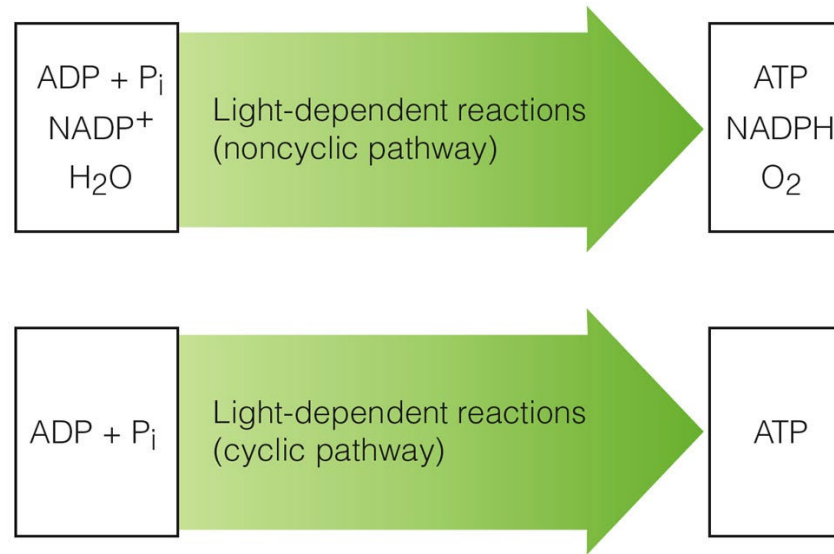
Bide-zidor ziklikoak I fotosistema eta elektro-transferentziazko kate bat ditu osagai.

Kate horrek atzera eramaten ditu elektroiak I fotosistemara, eta elektroien energia erabiltzen du hidrogeno ioiak mugiarazteko. Ondoriozko hidrogeno ioien gradientek ATParen eraketa bultzatzen du, bide-zidor ez-ziklikoan bezalaxe.

Hala ere, **ez da NADPH sortzen; izan ere, transferentziazko kate honen amaieran I fotosistemak onartzen ditu elektroiak, eta ez NADP⁺-ak.**

Halaber, ez da oxigenorik sortzen, I fotosistemak ez baitu fotolisirik egiten elektroiei gehiago edukitzeko.





© Brooks/Cole, Cengage Learning

Organismo batzuk, sulfuro bakteria moreak adibidez, ez dute II fotosistema. Uste da bide ziklikoa bide ez-ziklikoa baino lehen agertu zela.

Badirudi bide ziklikoak zelulak babestu ditzakeela argiak eragindako kalteetatik.

7.7 Energia-fluxua fotosintesian zehar

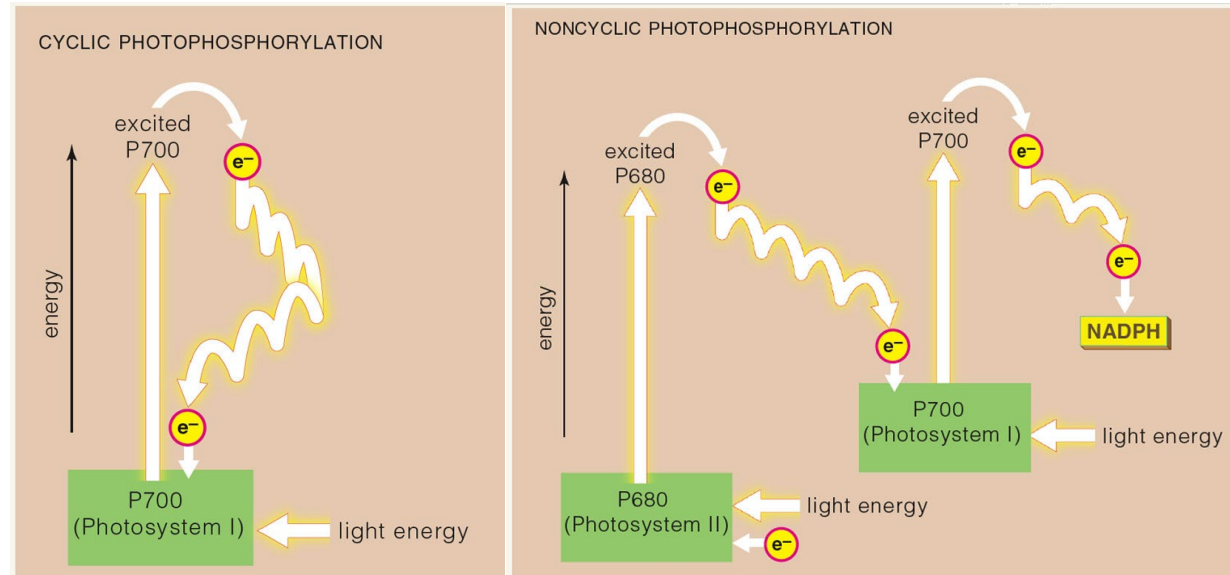
→ Argiaren menpekoak diren erreakzioen energia-fluxua da bizidunek energia eskuratzeko duten eraren adibide bat.

FOTOFOSFORILAZIO esaten zaio argiak bultzaturiko edozein erreakziori zeinean fosfatoa molekula batekin lotzen den, esaterako ADParekin.

Horrela, argiaren menpekoak diren erreakzio fotosintetizatzaileei fotofosforilazio zikliko eta fotofosforilazio ez-zikliko ere esaten zaie.

7.7 Energia-fluxua fotosintesian zehar

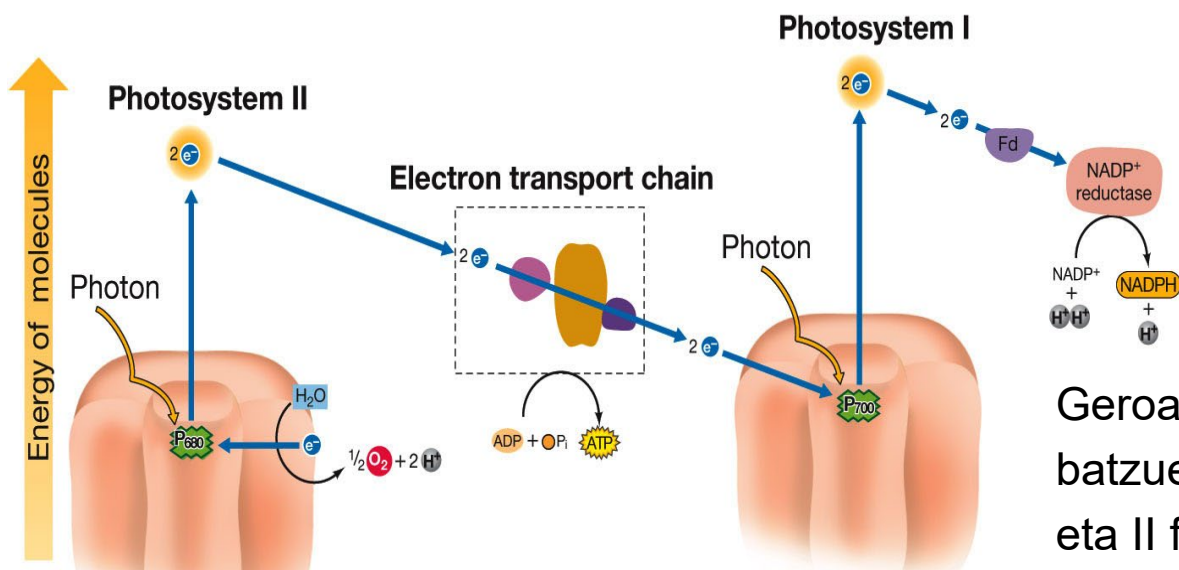
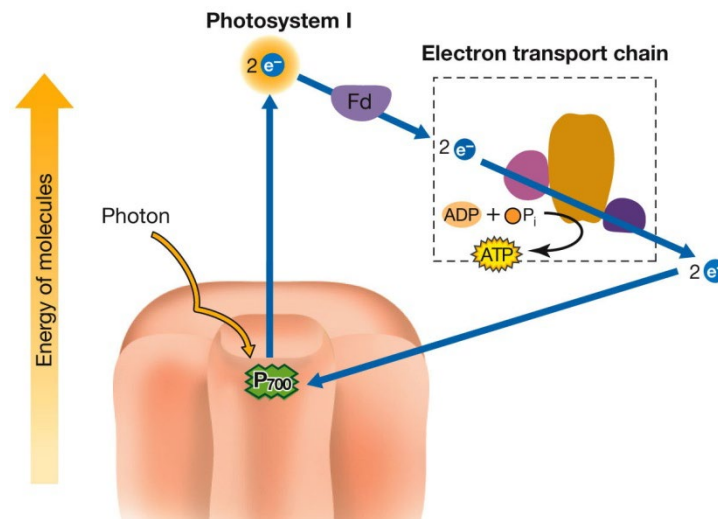
A. Elektroiak elektroien transferentzia katean zehar pasatzen diren bitartean, H^+ -ak mintz tilakoideoan zehar garraiatuak izango dira eta ATP ekoiztuko da. Argiak zikloak jarrai dezan behar den energia ematen du.



B. Bide ez ziklikoa elektroien fluxu linear bat da, ur-molekuletatik I fotosistemara doaz eta hemendik NADPH-ra. Elektroiak elektroien kate bietan zehar mugitzen diren bitartean, H^+ -ak mintz tilakoideoan zehar garraiatuak izango dira eta ATP eta NADPH ekoiztuko dira. Argiak zikloak jarrai dezan behar den energia ematen du.

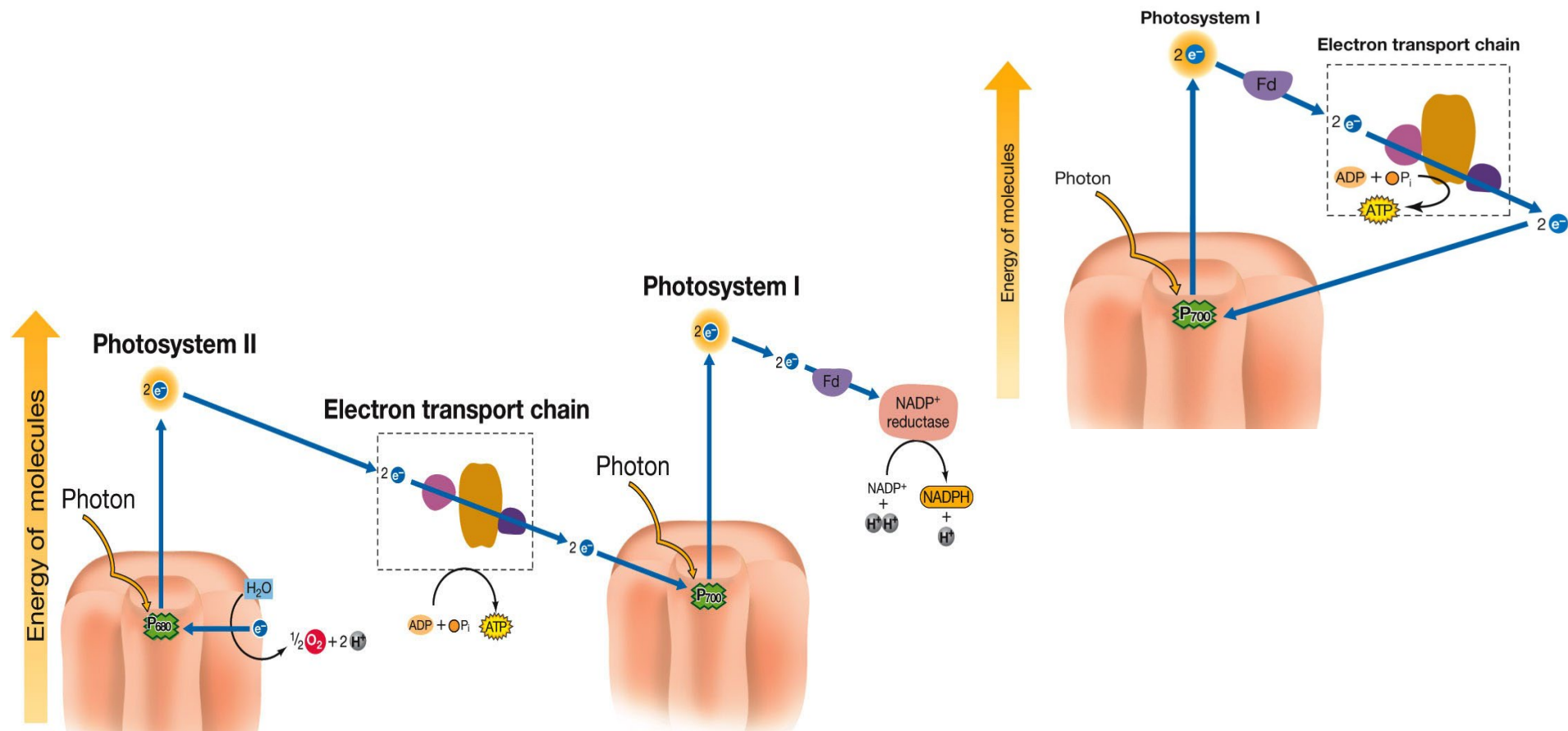
Bide-zidor ziklikoa bakunagoa da eta lehenago eboluzionatu zuen, oraindik aurkitzen da bizidun fotosintetizatzaile gehienetan.

Fotofosforilazio ziklikoak ATP ekoizten du. Ez da NADPH eratzen, ezta oxigenorik askatzen ere. I fotosisteman galdutako elektroiak bertara itzuliko dira atzera ere.



Geroago eraldatu egin zen bizidun batzuen mekanismo fotosintetizatzailea, eta II fotosistema agertu zen.

Aldaketa hori izan zen erreakzio konbinatuen sekuentziaren hasiera, zeinean elektroiak uretik hartzen diren, oxigenoa eta hidrogeno ioiak askatuz.



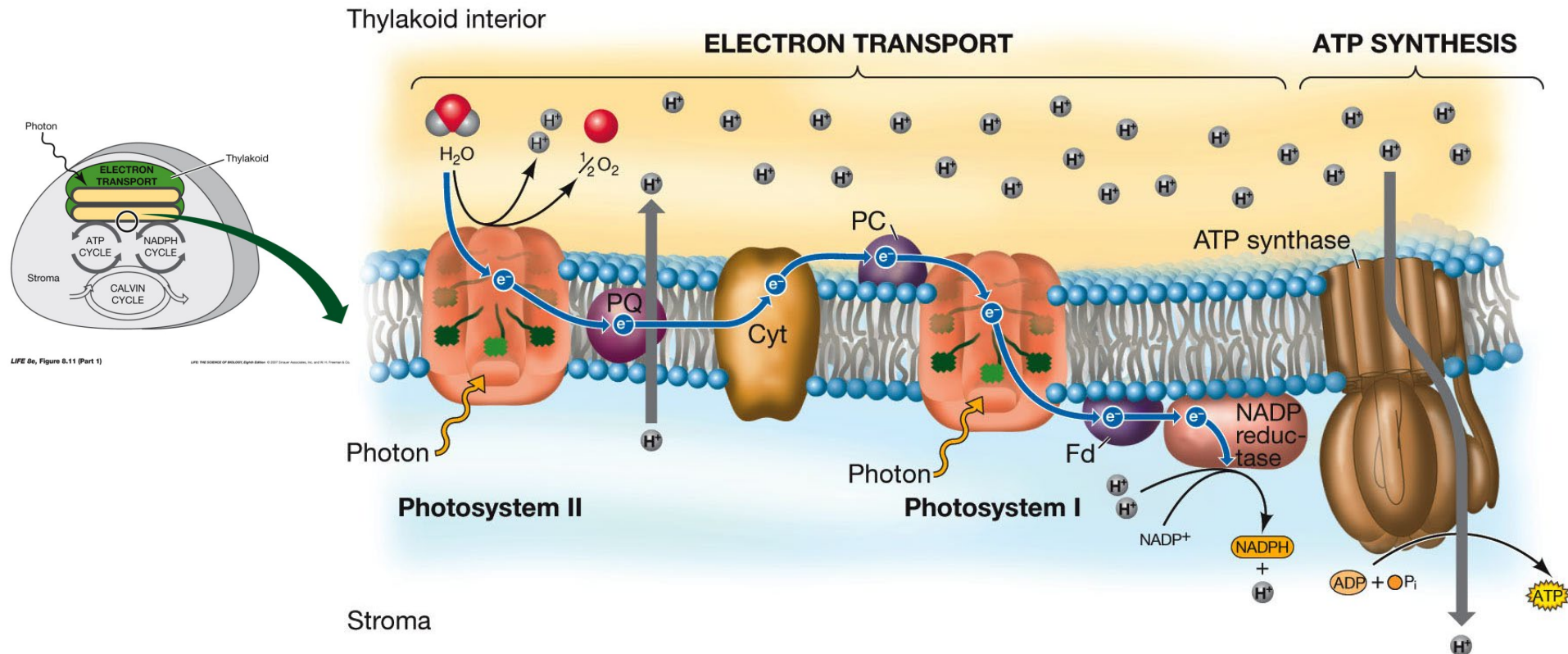
II fotosistema da sistema biologiko bakarra nahikoa indartsua dena ura oxidatzeko beste (elektroiak kentzeko).

II fotosistematik irtendako elektroiak ez datoz berriro bueltan, baizik eta oso erreduzitzailea –elektroi-emailea– den NADPHn amaitzen dute. NADPHak ematen dizkie elektroiak azukrea eratzekeo erreakzioei estroman.

Edozein momentutan nagusituko den fotofosforilazio-mota, organismoak une horretan duen ATP eta NADPHren eskari metabolikoaren menpekoa izan ohi da.

Erabiltzen ez denean metatu egiten da NADPH, eta soberakin horrek moteltzen du bide ez-ziklikoa, horrela bide ziklikoa nagusitzen delarik. Zelulak ATP ekoizten jarraitzen du, baina utzi egiten dio NADPH sortzeari.

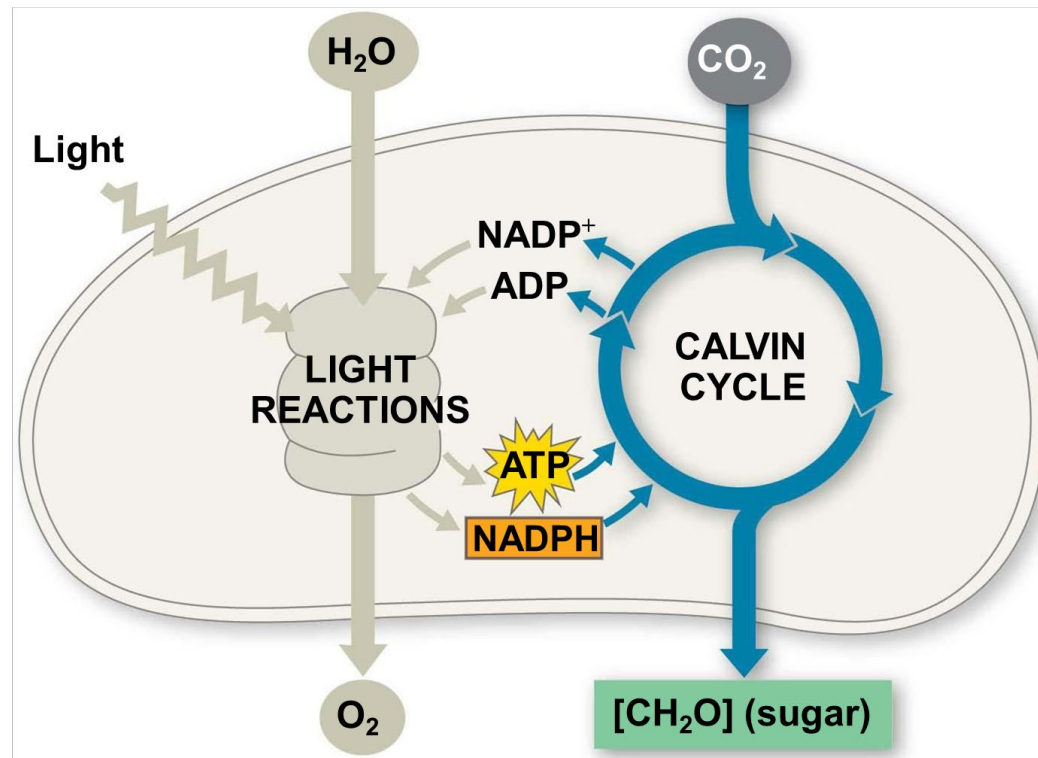
Azukre-ekoizpena oso handia denean, bizkor gastatzen da NADPH eta ez da metatzen, eta horrenbestez bide ez-ziklikoa nagusitzen da.



7.8 Argiarekiko independenteak diren erreakzioak: Calvin zikloa eta azukreen sintesia

→ Calvin-Benson zikloko argiarekiko independenteak diren erreakzioak azukreen sintesiaren arduradunak dira fotosintesian. Calvin zikloa anabolikoa da.

Figure 8.UN03



Entzima bidez katalizaturiko Calvin-Benson zikloko erreakzioek sortzen dute azukrea kloroplastoen estroman.

Argiarekiko independenteak dira erreakzio horiek, ez baita argirik behar gerta daitezen, eta horretarako energia aurreko fasean eratutako ATParen loturetako energia eta NADPH-molekulen ahalmen erreduzitzailea izango dira.



→ Argiarekiko independenteak diren Calvin-Benson zikloko erreakzio ziklikoek osatzen dute fotosintesiaren sintesi-zatia.

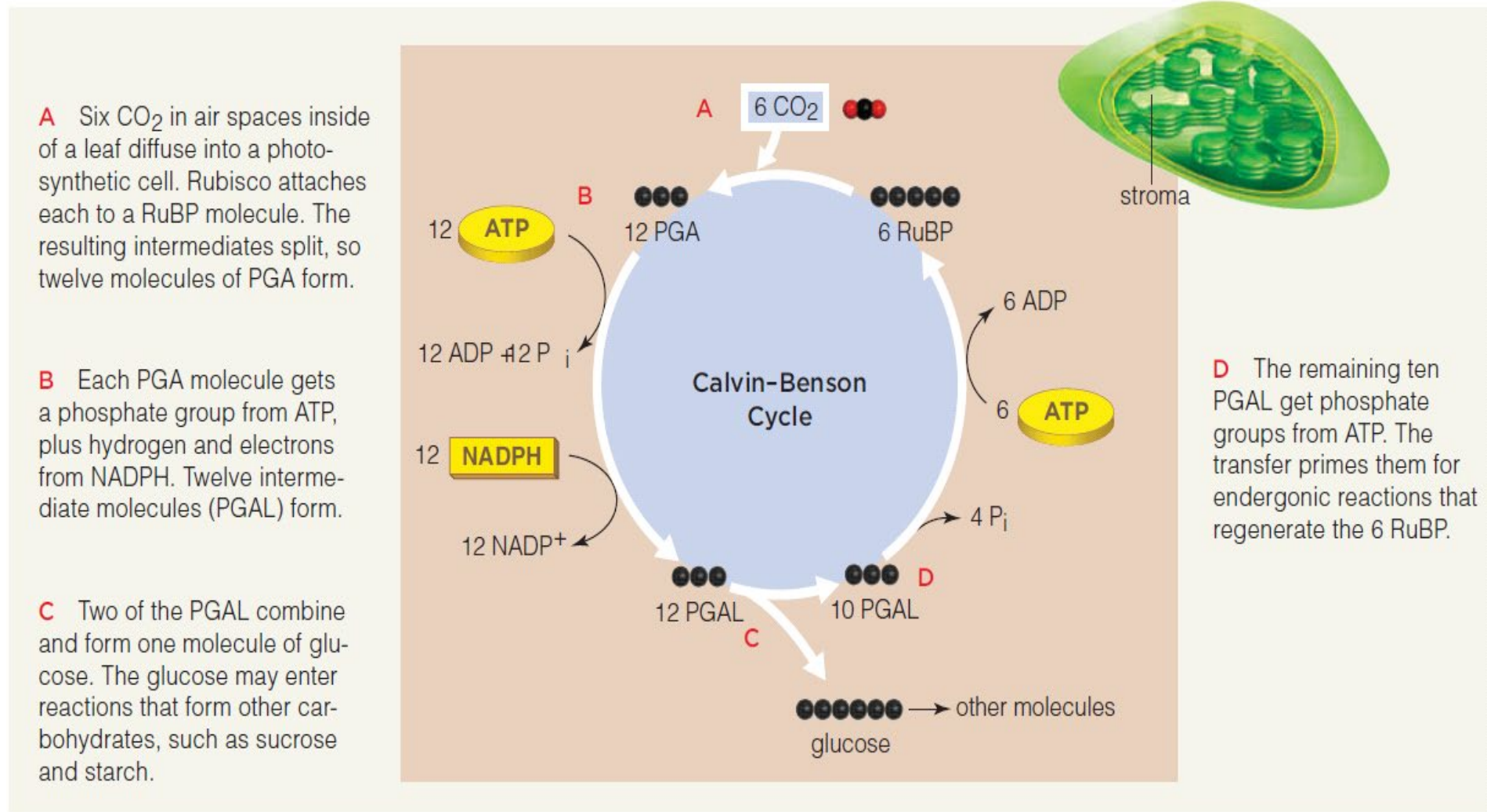
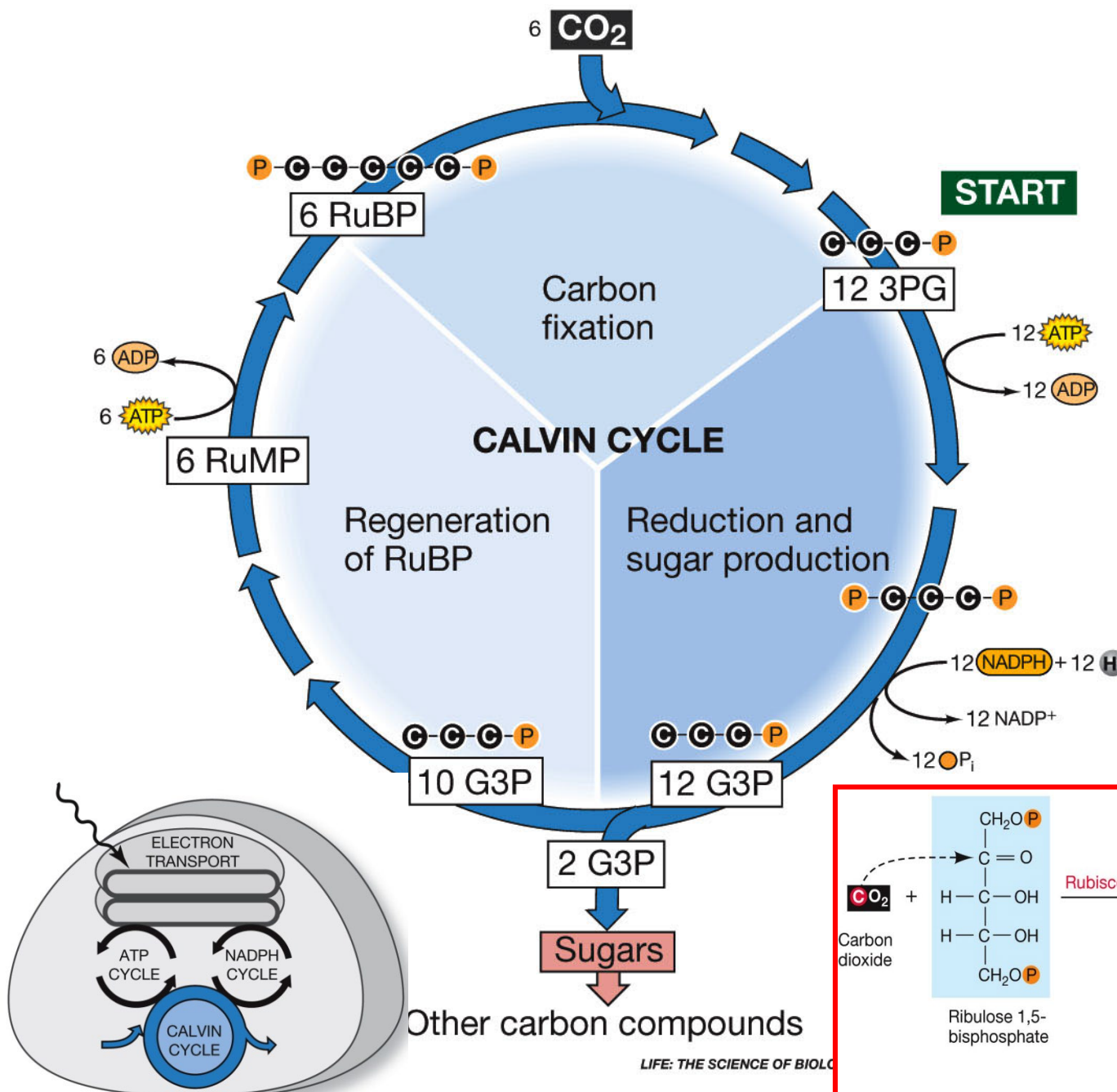


Figure 7.11 Animated Light-independent reactions of photosynthesis which, in chloroplasts, occur in the stroma. The sketch is a summary of six cycles of the Calvin-Benson reactions and their product, one glucose molecule. Black balls signify carbon atoms. Appendix VI details the reaction steps.

Figure 8.13 The Calvin Cycle (Part 2)



Glukosa ekoizteko, Calvin zikloak CO_2 erabiltzen du, baita ATP eta $\text{NADPH} + \text{H}^+$ ere, argi-erreakzioetan sortuak.

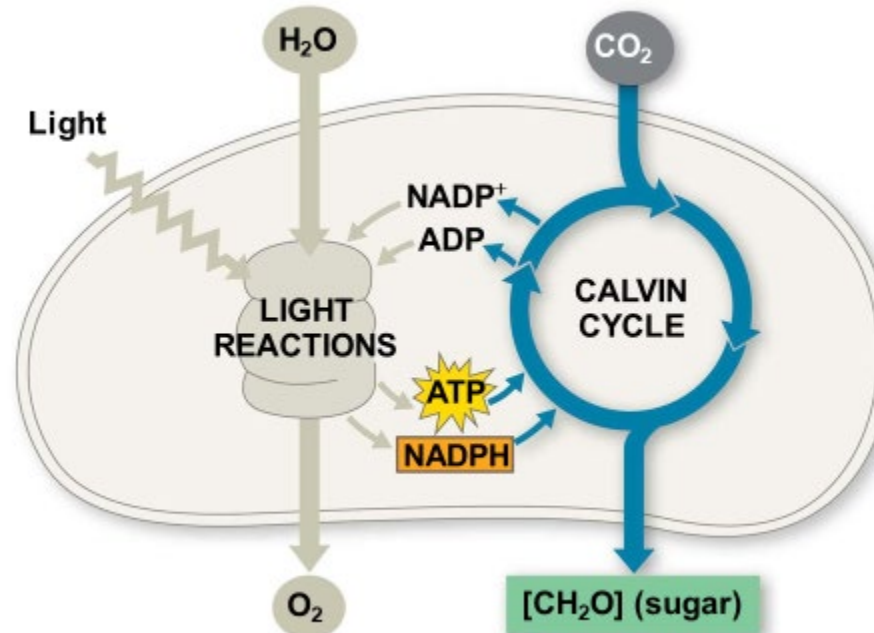
Diagramak urratsik garrantzitsuenak erakusten ditu bakarrik. Adierazitako balioak dira glukosa-molekula bat sintetizatzeko beharrezkoak direnak, horretarako zikloak sei itzuli bete behar dituelarik.

Karbonoa zikloan sartzen da CO_2 bezala eta glizeraldehido 3-fosfato (G3P) azukrea bezala ateratzen da. G3P bat sintetizatzeko, zikloak 3 buelta eman behar ditu 3 CO_2 molekula finkatuz; glukosak 6 karbono dituenenez, 6 buelta beharko dira.

Calvin zikloak 3 fase ditu:

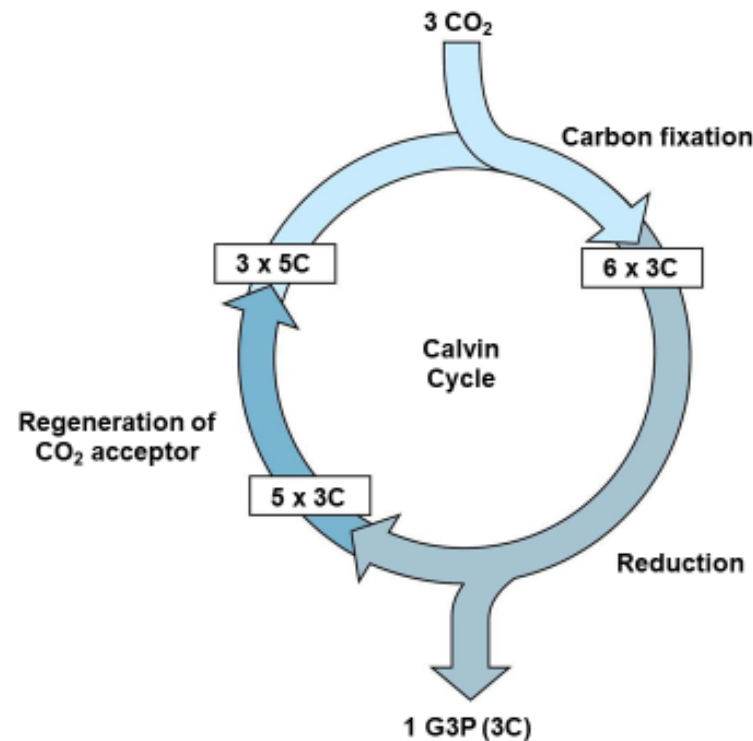
- Karbonoaren finkapena
- Erredukzioa
- CO_2 azeptorearen berreskurapena.

Figure 8. UN03



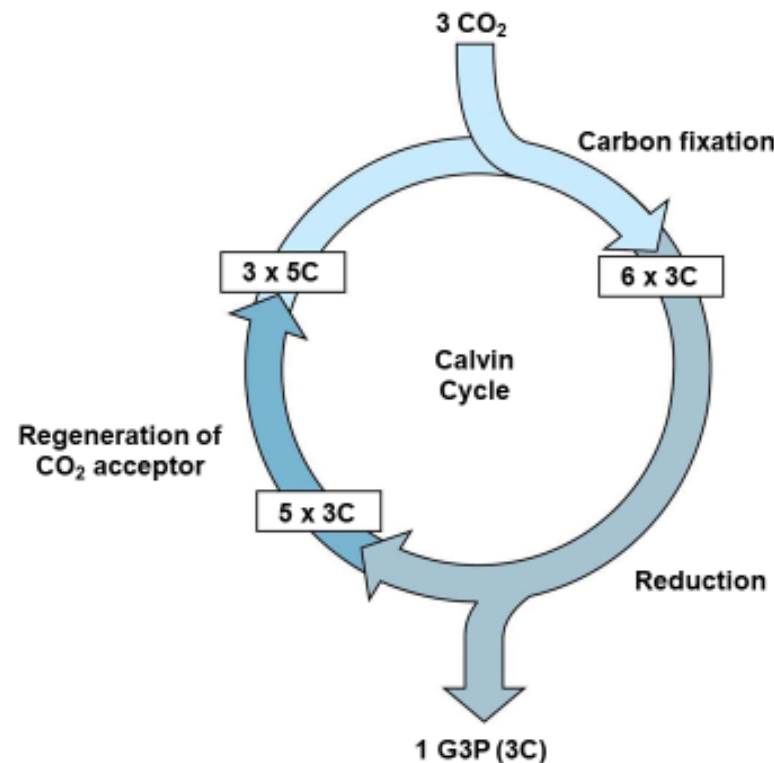
Argiarekiko independente diren erreakzioek glukosa sintetizatzen dute, karbono dioxidotik abiatuta. **KARBONOAREN FINKAPENA** esaten zaio iturri inorganiko baten karbono-atomoen erauzteari eta atomo horiek molekula organiko batean inkorporatzeari.

Landare gehienetan, protisto fotosintetizatzaileetan eta zenbait bakteriotan, **RUBISCO** deritzon entzimak finkatzen du karbonoa, CO_2 -a bost karbonotako erribulosari –RuBP, erribulosa bifosfatoa– lotuz.



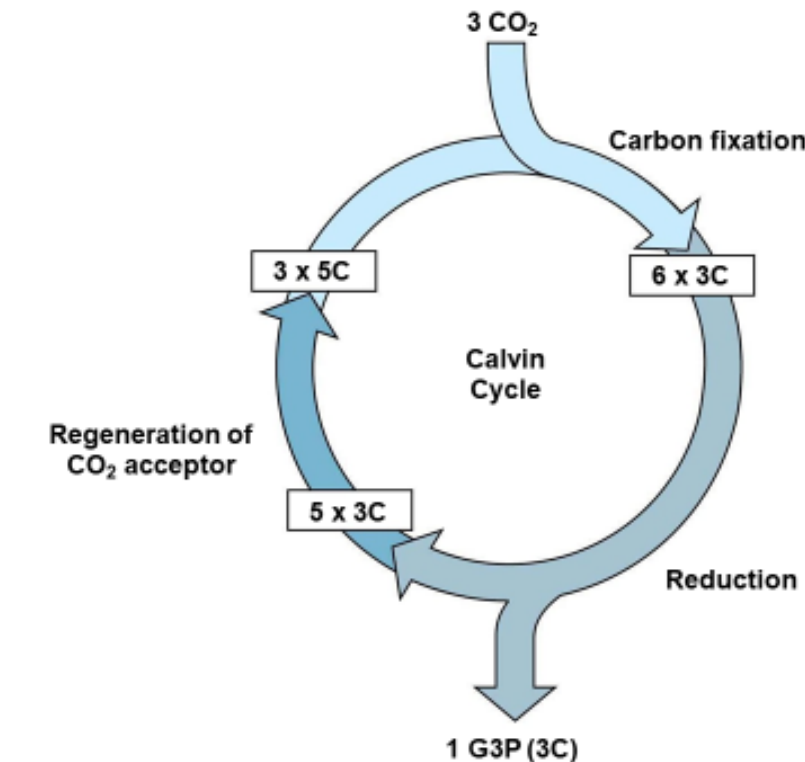
Eratzen den sei karbono-atomotako bitartekaria ez-egonkorra da, eta berehala erdibitzen da hiru karbono-atomotako molekula bitan, hots, PGA (fosfoglizeratoa).

Orduan PGA biek fosfato talde bana jasotzen dute ATPtik eta baita hidrogenoa eta elektroiak NADPHtik ere: PGAL (fosfoglizeraldehido) molekula bi eratzen dira, hiru karbono-atomodunak.



Glukosak sei karbono ditu eta, beraz, sei CO_2 lotu beharko dira sei RuBP-molekulari, 12 PGAL bitartekari eratzen direlarik.

PGAL horietariko bi konbinatzen dira sei karbono-atomotako azukre bat eratzeko. Gainerako 10ak konbinatzen dira eta sei RuBP birsortzen dituzte.



Landareek bestelako molekula organikoak eraikitzeko bloke gisa erabiltzen dituzte argiarekiko independente diren erreakzio bidez sintetizaturiko glukosa, edo bestela, deskonposatu egiten dute bere loturetako energia eskuratzeko.

Nolanahi ere, glukosa gehiena berehalakoan bihurtzen da sakarosa edo almidoi, beste bide-zidor batzuetan barrena. Glukosa-soberakina almidoizko pikor gisa biltegiratzen da kloroplastoen estroman. Landarearen beste parte batzuetan azukrea behar denean, almidoia hautsi egiten da monomerotan eta haraino garraiatu.

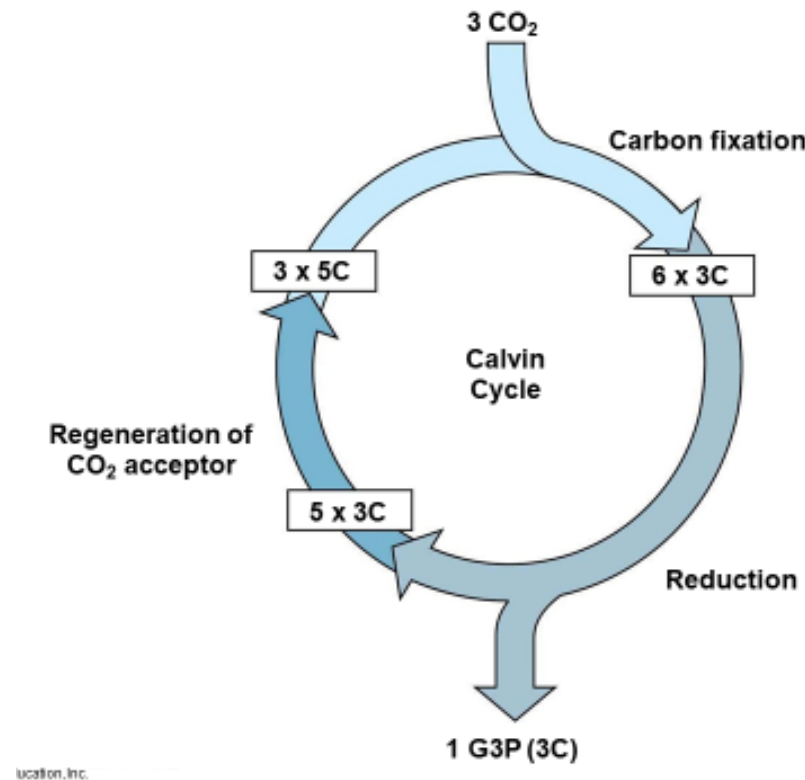


Figure 8.17-s1

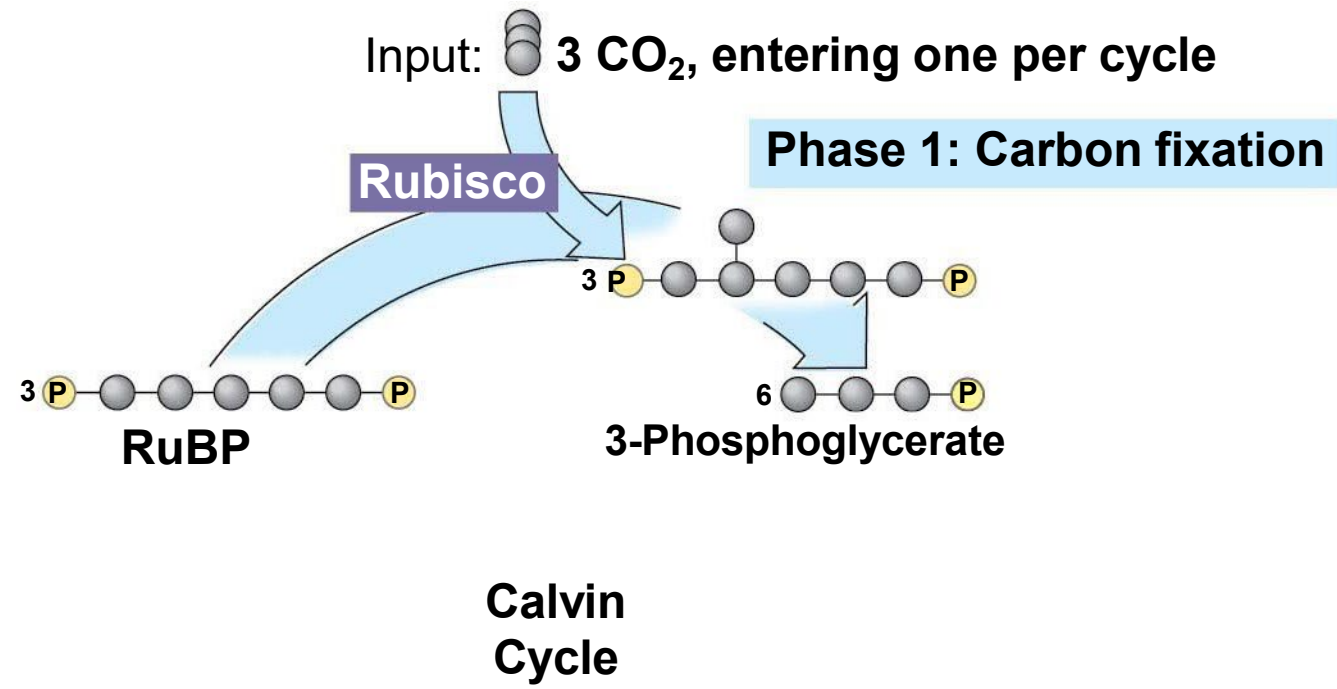


Figure 8.17-s2

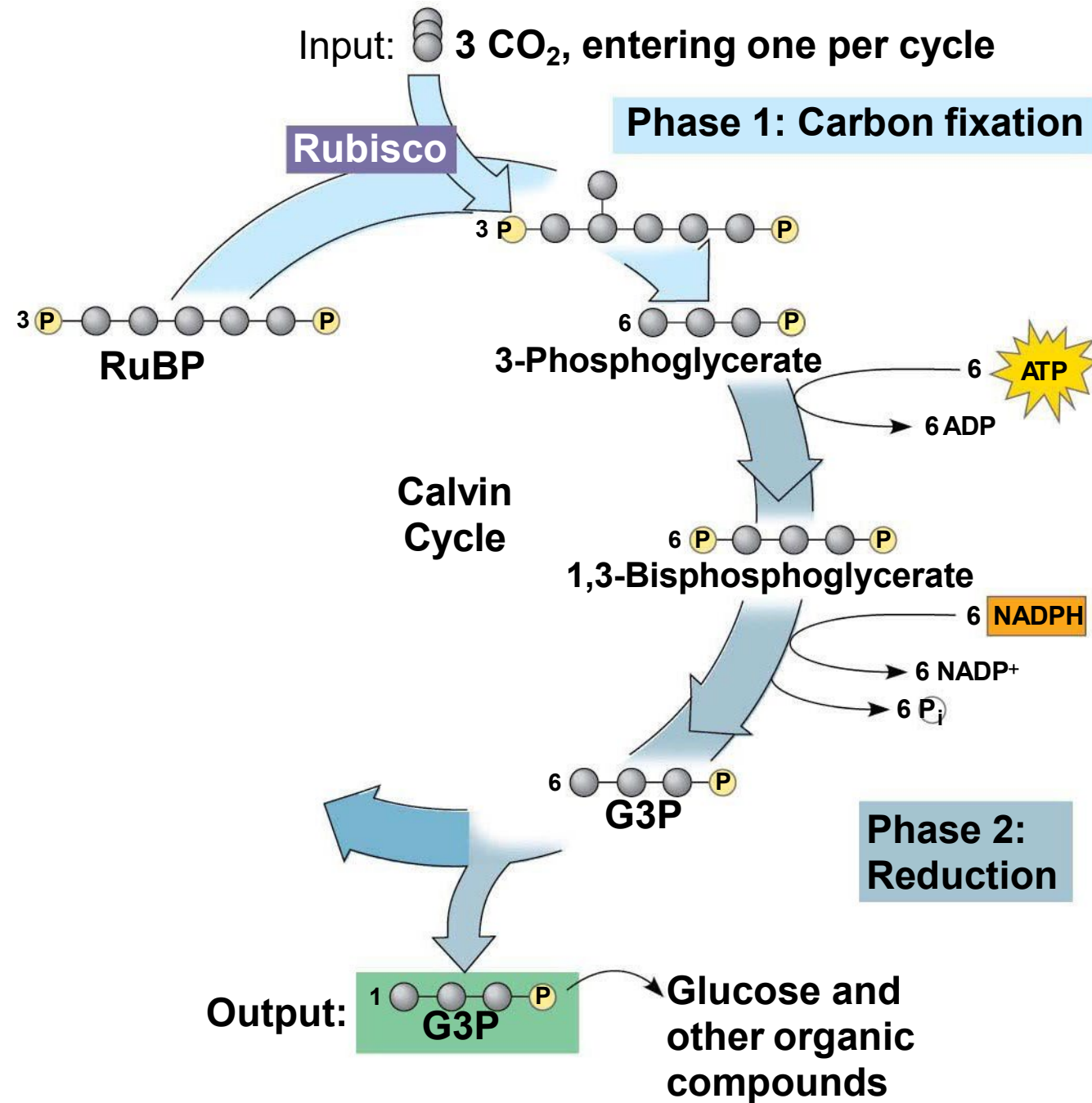
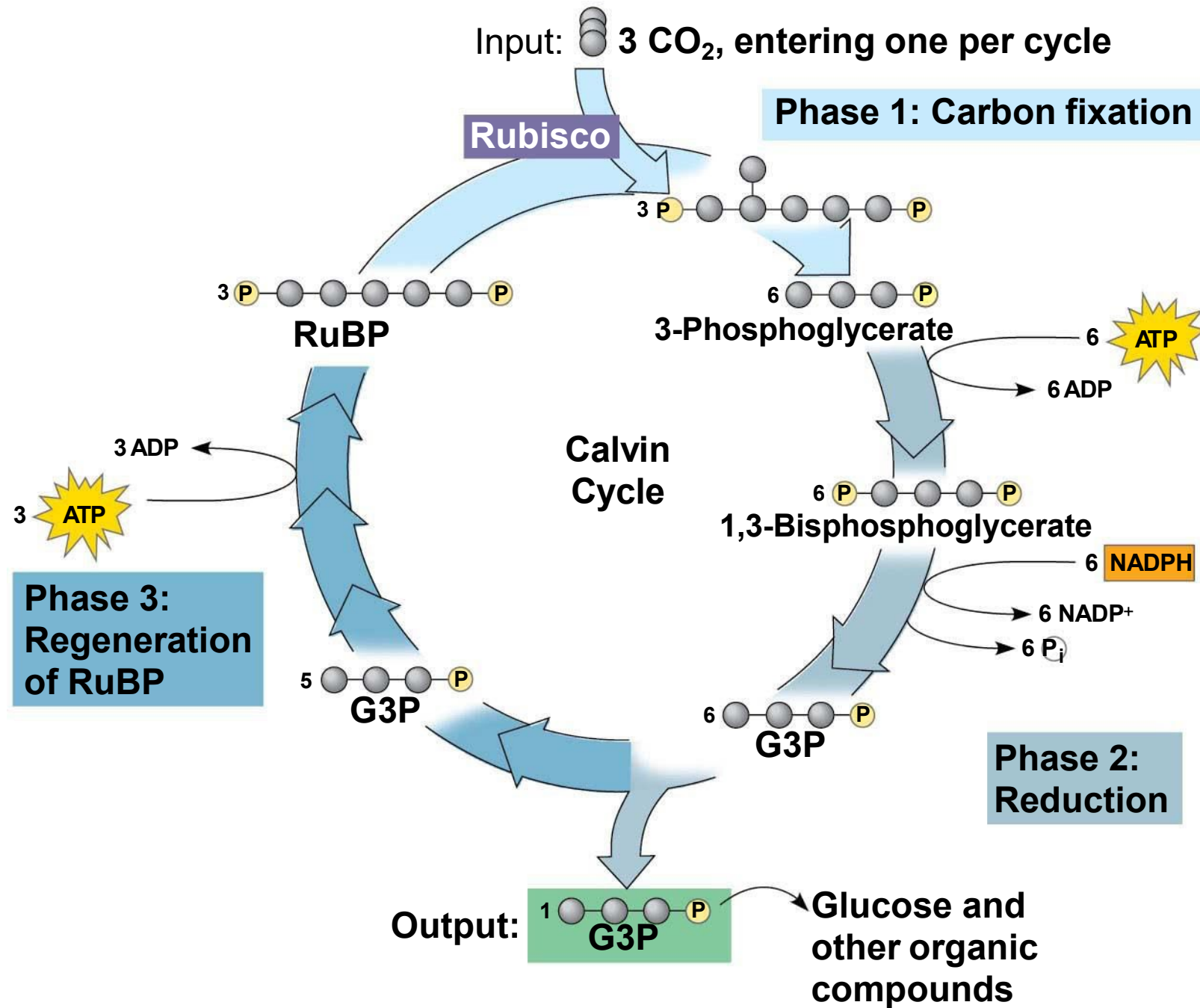


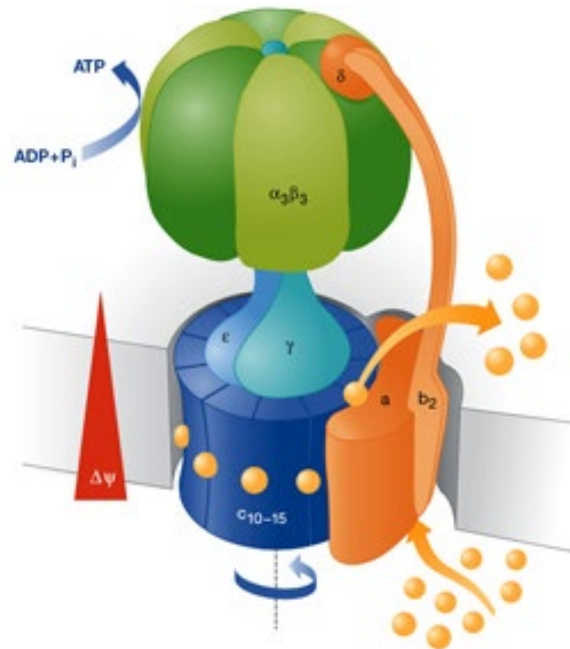
Figure 8.17-s3



7.9 Mitokondrio eta kloroplastoen arteko konparaketa

Kloroplasto eta mitokondrioek ATP ekoizten dute kimiosmosiaren bidez, baina energia-iturri desberdinak erabiltzen dituzte.

Mitokondrioek energia kimikoa transferitzen dute janaritik ATP-ra eta kloroplastoek argi-energia ATP-aren energia kimikoan transformatzen dute.



7.9 Mitokondrio eta kloroplastoen arteko konparaketa

Prozesu hauek desberdintasunak eta berdintasunak aurkezten dituzte.

- Biek erabiltzen dute elektroiti transferentzia kateetan sortutako energia, protoiak mintzean zehar ponpatzeko haien kontzentrazio gradientearen kontra.
- Biek erabiltzen dute ATP sintasan zehar gertatzen den protoien difusioa ATP sintetizatzeaz. ATP sintasa konplexuak ere oso antzekoak dira.

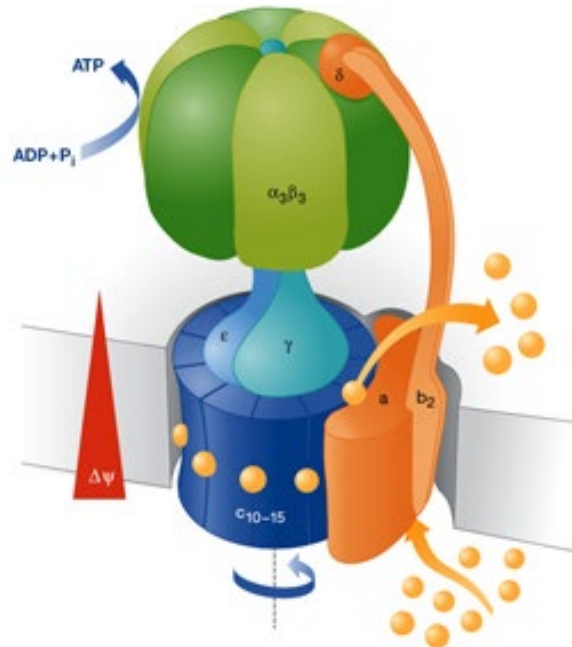
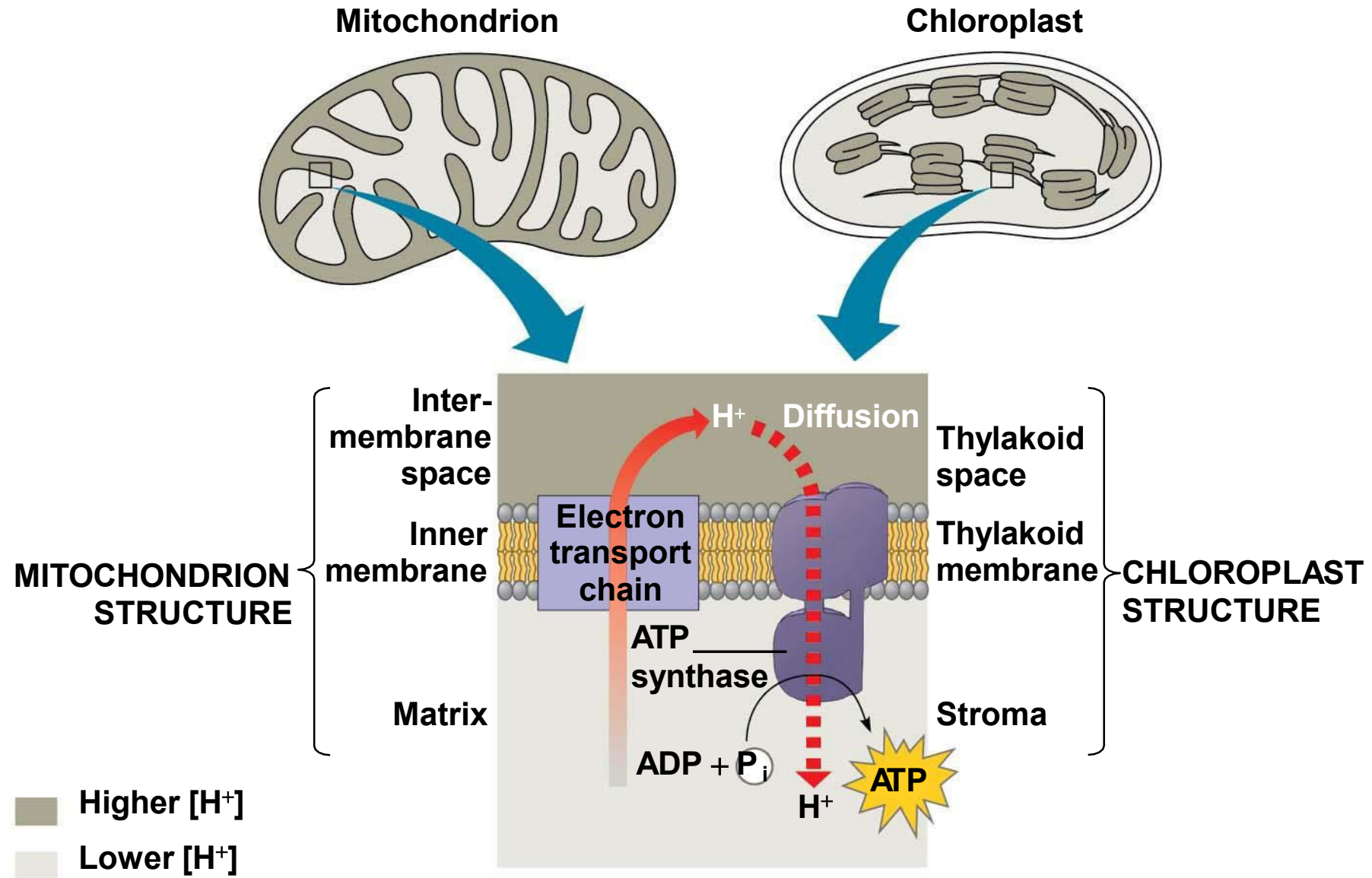
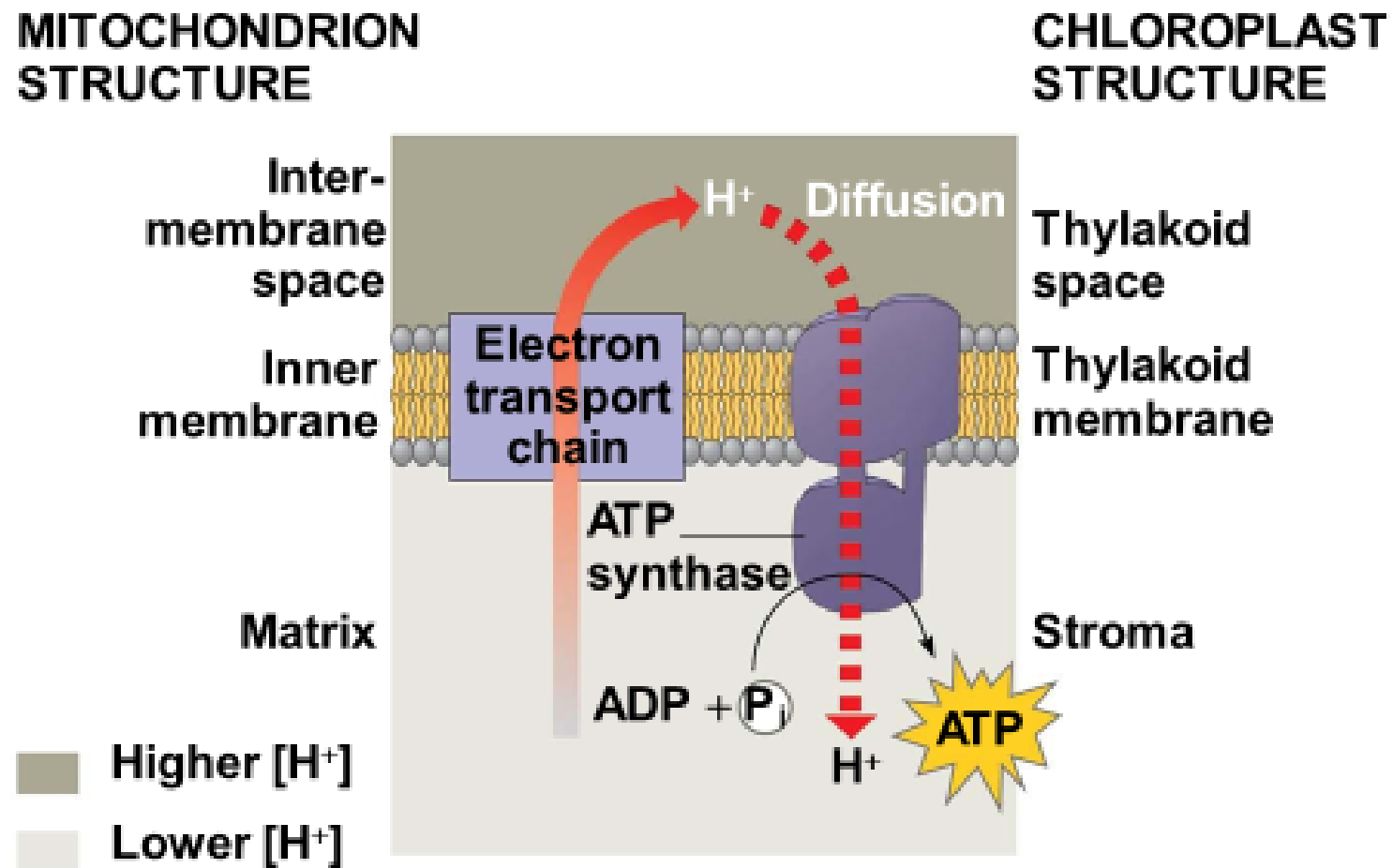


Figure 8.15



Mitokondrioetan protoiak mintzen arteko espaziora ponpatzen dira eta ATP sintetizatzen da mitokondriaren matrizera bueltatzerakoan.

Kloroplastoetan protoiak tilakoideen espaziora ponpatzen dira eta ATP sintetizatzen da estromara difusioz mugitzen direnean.



7.10 Adaptazioak: bide-zidor ezberdinak karbonoa finkatzeko

→ Inguruneak desberdinak dira, eta horrenbestez fotosintesiaren xehetasunak ere bai.

Karbonoa finkatzeko soilik Calvin-Benson zikloaz baliatzen diren landareei, **C3 LANDAREAK** esaten zaie, *hiru karbonotakoa* baita PGA, sortzen den lehen bitartekari egonkorra.

Landare gehienek bide hau erabiltzen dute, baina inefizientea izan daiteke klima lehorretan.



7.10 Adaptazioak: bide-zidor ezberdinak karbonoa finkatzeko

Atmosferarekin kontaktuan dagoen landarearen gainazalak kutikula ezkotsua eduki ohi du, ur-galera murrizteko.

Estomak itxita daudenean, atmosferako beharrezko CO_2 ezin da barreiatu landare barrura, ezta ekoitzitako O_2 askatu ere.

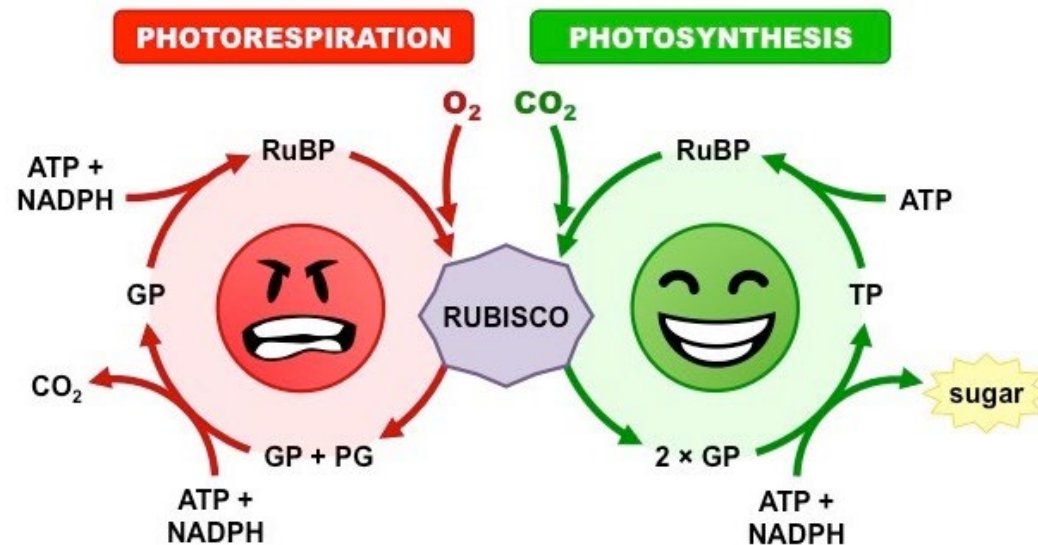
Horrela, argiaren menpekoak diren erreakzioak estoma itxiekin burutzen direnean, O_2 metatu egiten da landare barruan eta bide alternatibo bat pizten du, zeinak murriztu egiten duen zelularen ahalmena azukreak sintetizatzeke.



O₂ kontzentrazioa handia denean, rubisco entzimak O₂ lotzen du RuBParekin (karbonoa izan beharrean), **FOTOARNASKETA** deritzon bide-zidorra aktibatuz.

CO₂ fotoarnasketaren emaitza da, non zelulak karbonoa galtzen duen, finkatu beharrean. Halaber, ATP eta NADPH erabiltzen dira Calvin ziklora itzultzeko behar diren bitartekariak eratortzeko.

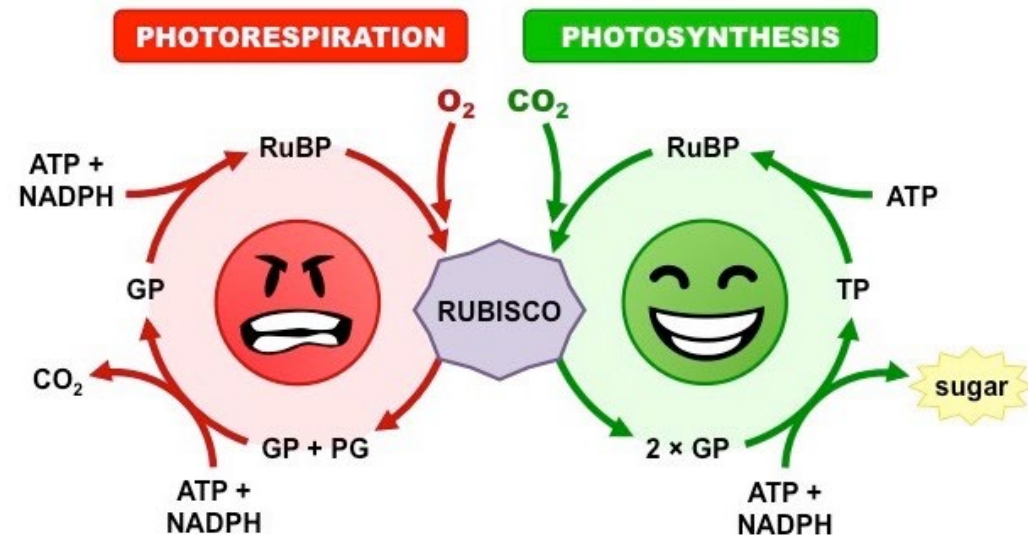
Horrela izanik, C3 landareen azukre-ekoizpena ez eraginkorra bihurtzen da egun lehorretan, izan ere CO₂ askatzen dute, azukrea, ATP eta NADPH ekoiztu gabe.



Fotoarnasketak landarearen hazkundera murriztu dezake.

C3 landareek kantitate handitan ekoizten dute rubiscoa, eta horrela konpentsatzen dute haren inefizientzia. Izatez, rubiscoa da Lurreko proteinarik ugariena.

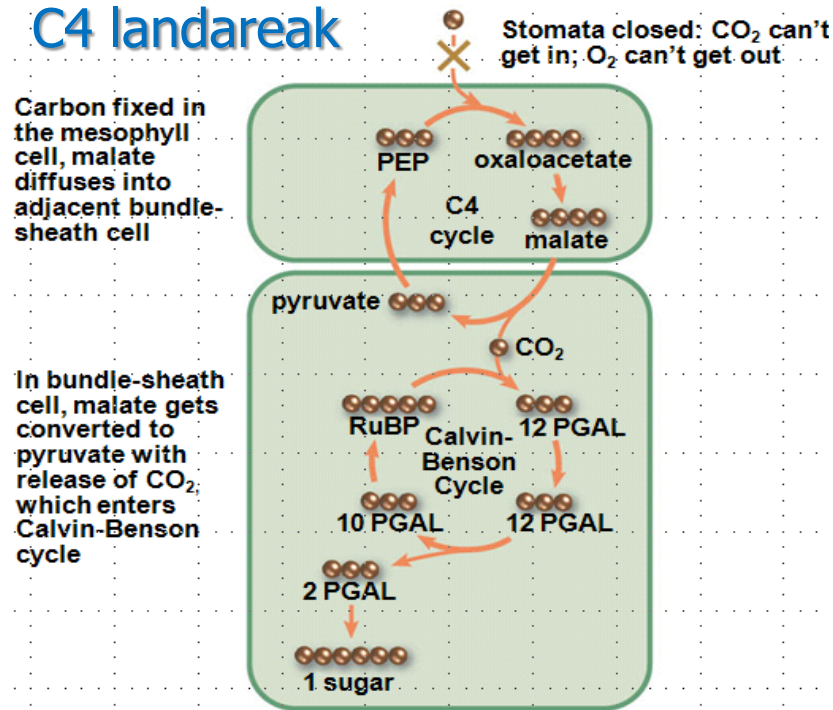
C3 landarea. Egun lehorretan estomak ixten dira eta O_2 kontzentrazio altuetan metatzen da hostoen barruan. O_2 -aren kontzentrazio altuak eragiten du Rubiscok O_2 eraso dezala karbonoaren ordeiz. Zelulek karbonoa eta energia galtzen dute.



Lehortera moldaturiko landareek fotoarnasketa murrizten dute karbonoa birritan finkatuz, CO_2 bitartekari organikoetan finkatzen dute Calvin zikloan sartu aurretik.

C4 landareek erreazio-multzo biak espazioan banandu dituzte; CAM landareek denboran banandu dituzte.

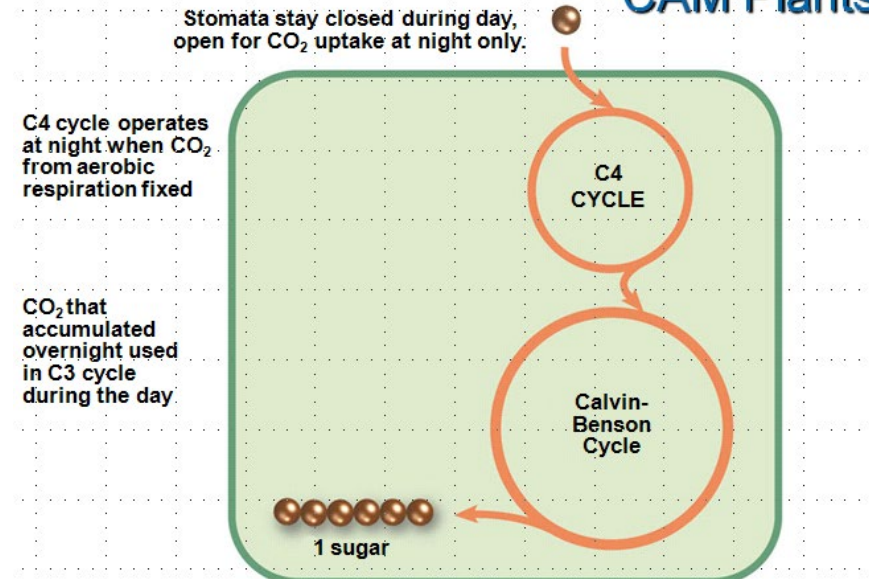
C4 landareak



B C4 plants. Oxygen also builds up inside leaves when stomata close during photosynthesis. An additional pathway in these plants keeps the CO_2 concentration high enough to prevent rubisco from using oxygen.

C CAM plants open stomata and fix carbon using a C4 pathway at night. When stomata are closed during the day, the organic compounds made during the night are converted to CO_2 that enters the Calvin-Benson cycle.

CAM Plants

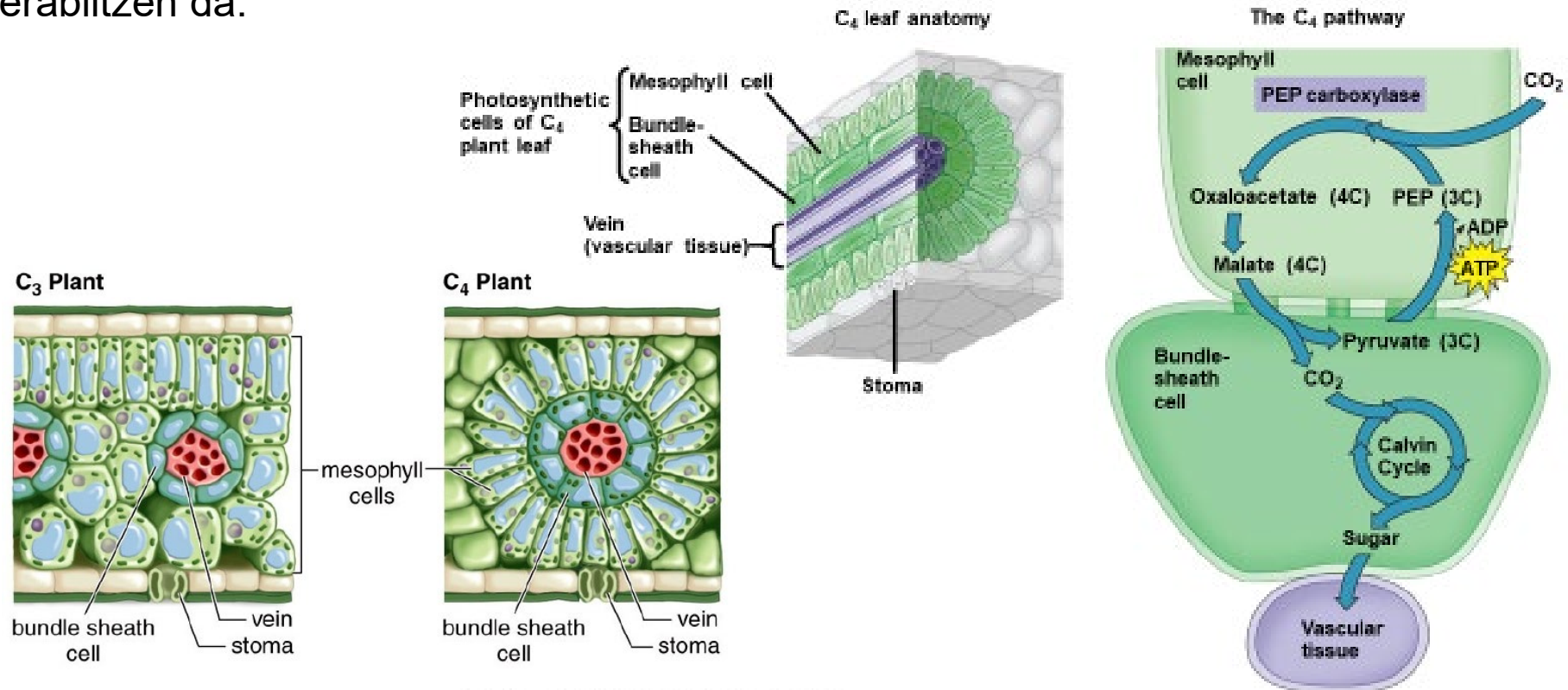


Opuntia basilaris. CAM landare bat (Crassulacean Acid Metabolism)

C4 landareak

C4 LANDAREEK fotoarnasketaren kostua murrizten dute CO_2 txertatuz mesofiloaren zeluletan sortzen diren lau karbonodun molekuletan.

Lau karbonodun molekula hauek ehun baskularra inguratzen duten zeluletara garraiatzen dira eta bertan metaturiko CO_2 askatzen dute eta Calvin zikloan erabiltzen da.

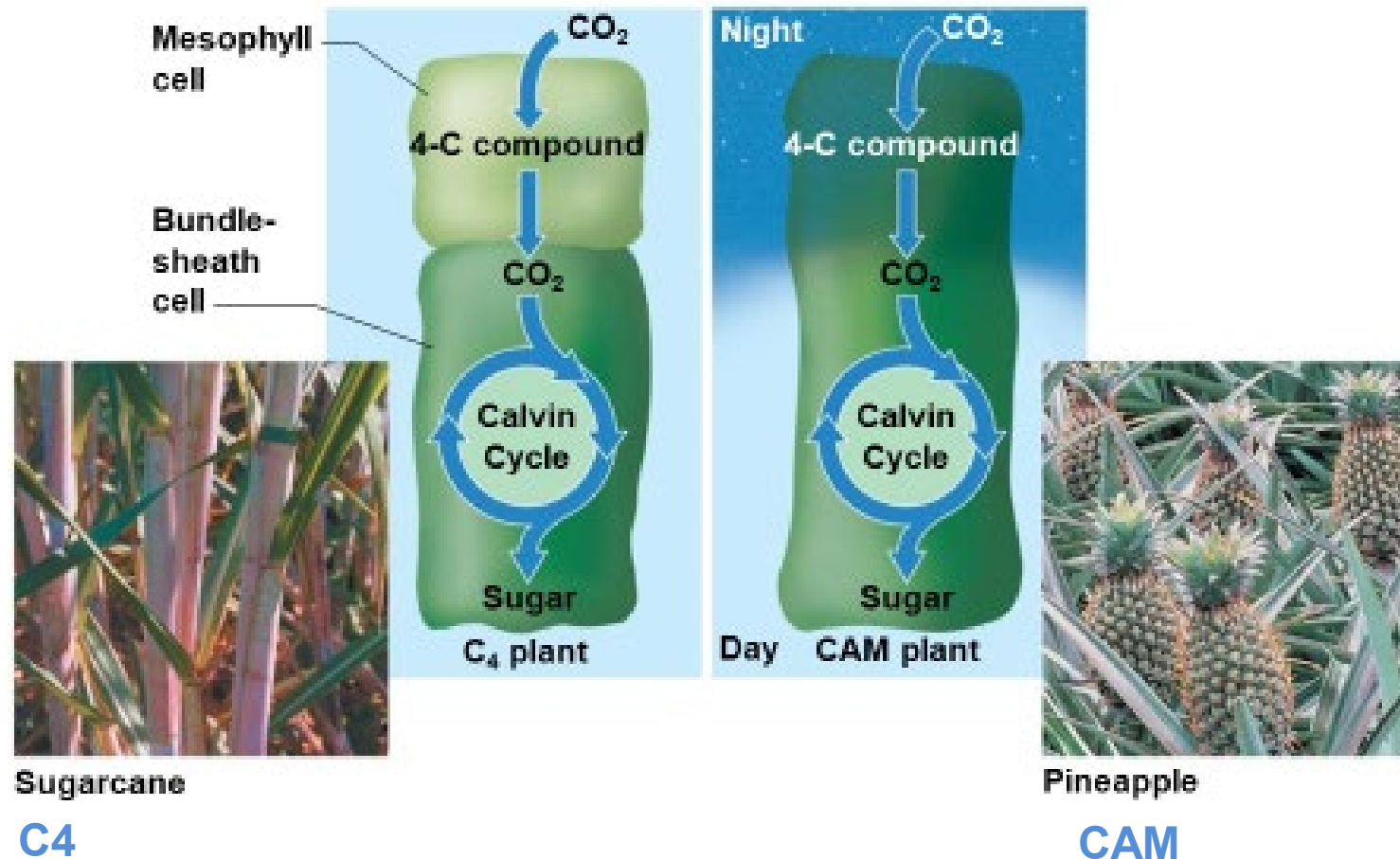


C4 landareetan egiten den bide osagarriak CO_2 kontzentrazio altua mantentzen du, modu honetan RUBISCO-k ez du O_2 erabiliko.

CAM landareak

CAM LANDAREEK haien estomak irekitzen dituzte gauean zehar eta CO_2 txertatzen dute haien azido organikoetan.

Egunean zehar estomak ixten dira eta CO_2 azido organikoetatik askatzen da eta Calvin zikloan erabiltzen da.



7.11 Fotosintesia eta atmosfera

Landareak **AUTOTROFOAK** dira: beren janariak sintetizatzen dituzte horretarako energia ingurunetik zuzenean hartuz, eta beren karbonoa molekula inorganikoetatik CO_2 kasu— eskuratzen dute.



© Brooks/Cole, Cengage Learning

Bakterio gehienak, protisto asko, onddo guztiak eta animalia guztiak **HETEROTROFOAK** dira: beste organismo batzuek sintetizaturiko molekula organikoetatik lortzen dute energia eta beren molekula organikoen karbonoa.

Landareak **FOTOAUTOTROFOAK** dira: fotosintesi bidez sintetizatzen dute azukrea, CO_2 eta uretik abiatuta eta argi-energiatz.

Urtean 220.000 milioi tona azukre ekoizten dituzte. Halaber, oxigenoa askatzen dute.

→ Fotosintesiaren eboluzioak era izugarrian aldatu zuen Lurreko atmosfera.



Lehen atmosferan ez zegoen oxigeno askorik, beste gas batzuk zeuden kontzentrazio altuetan.

Iraganeko oxigenorik gabeko mundu bat.

Garai horretako zelulek ez zuten eguzkitiko argia erabiltzen, **KIMIOAUTOTROFOAK** ziren: energia eta karbono atomoak inguruneko molekula sinpleetatik ateratzen zuten, adibidez hidrogeno sulfurotik eta metanotik. Gas biak ugariak ziren orduko atmosferan.

Mila milioi urtean zehar ez ziren asko aldatu janariak sintetizatzeke metodoak.



Iraganeko oxigenorik gabeko mundu bat.

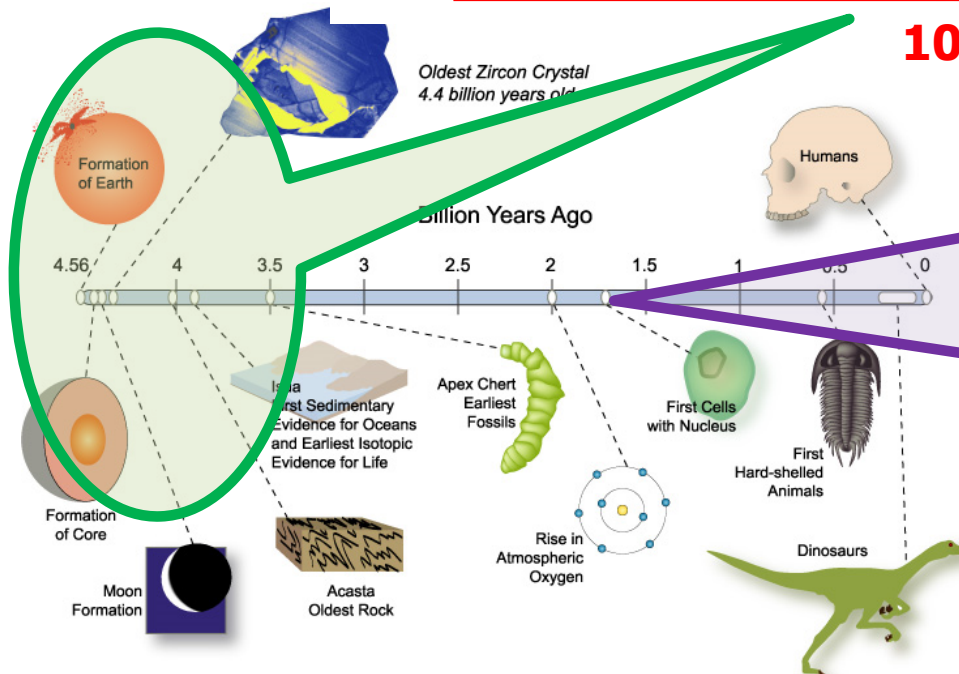
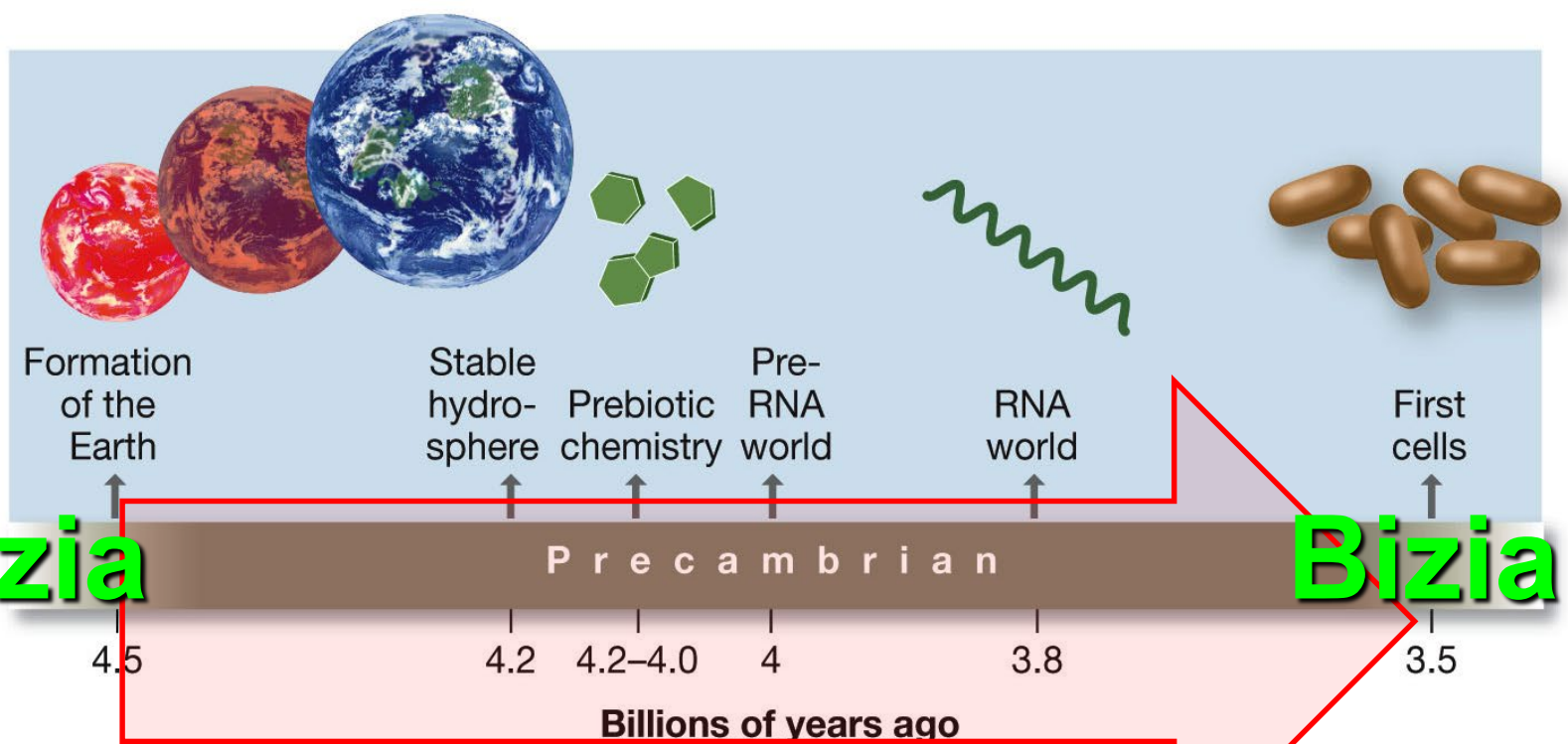
Halako batean, fotofosforilazio ziklikoak eboluzionatu zuen lehen fotoautotrofoetan, eta eguzkitiko argiak energia-iturri mugagabea eskaini zien bizidun haiei.

Geroago, bide-zidor ziklikoa eraldatu egin zen organismo batzuetan. Fotofosforilazio ez-zikliko berrian, ur-molekulak hidrogeno eta oxigenotan disoziatzen ziren.

Ordura arteko atmosferan oxigenoa oso urria zen, baina handik aurrera metatzen hasi zen, eta bizidunen munduak aldaketa bortitzak jasan zituen.

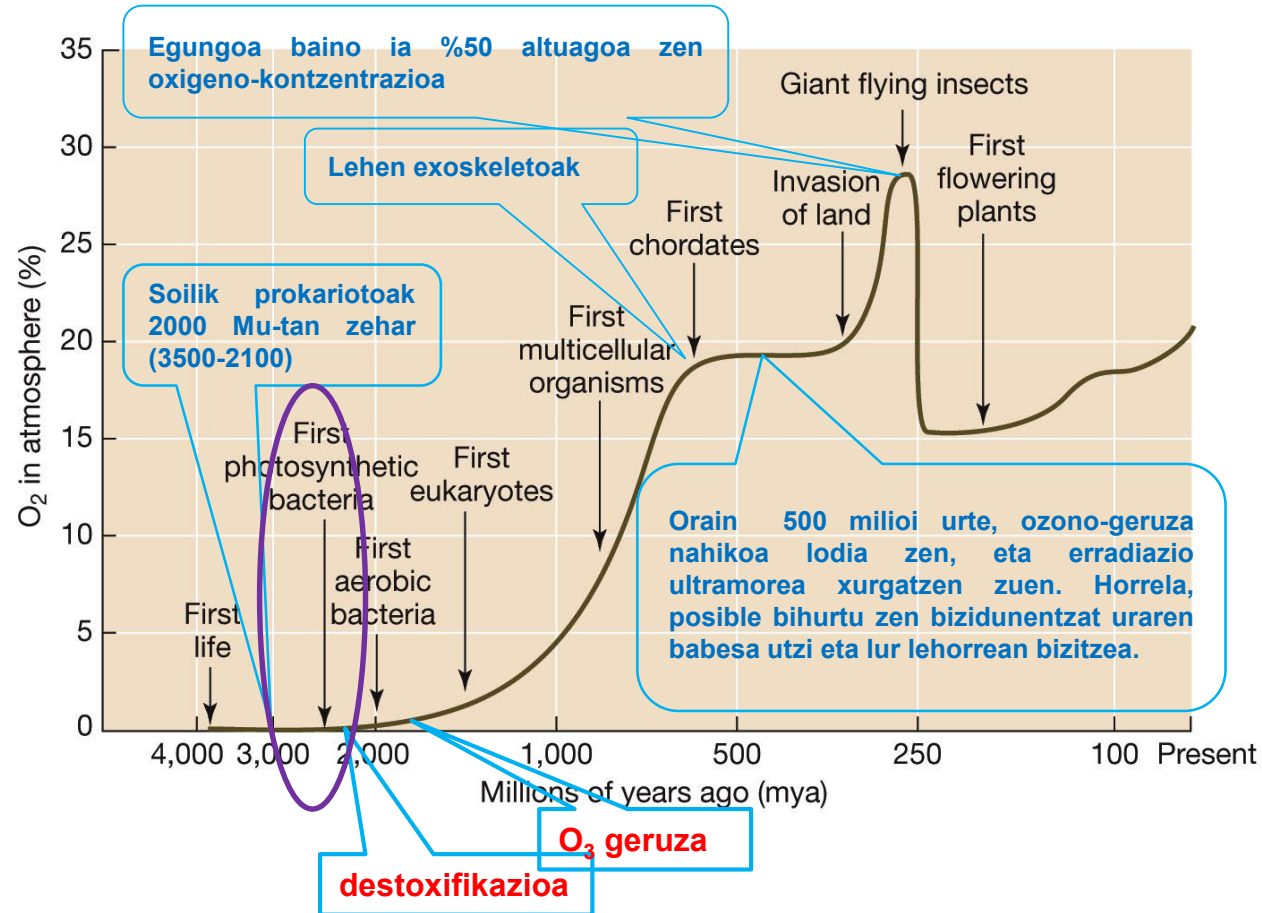
Ez-Bizia

Bizia



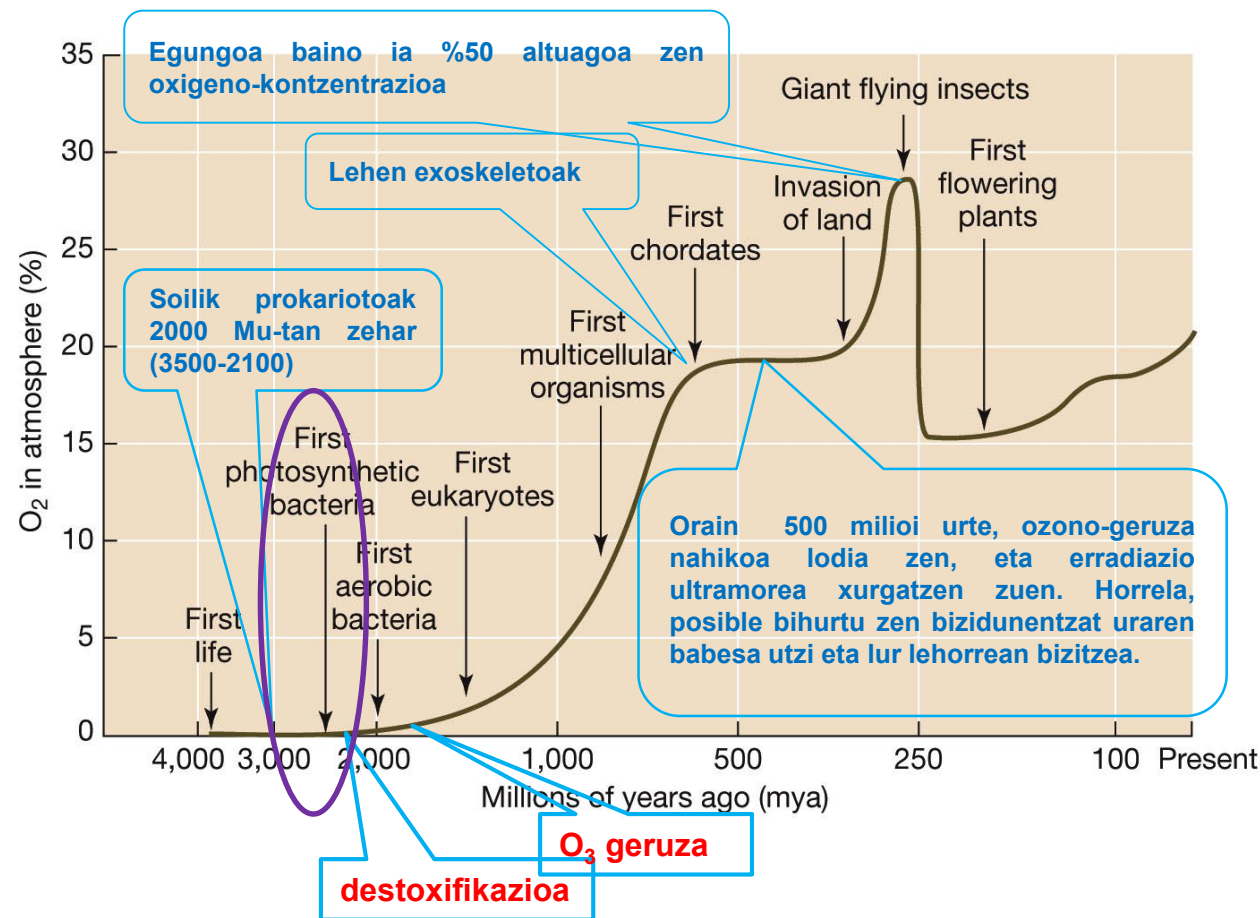
Ia 2000 Mu igaro ziren lehen zelula prokariotikoen agerpenetik (orain 3.500 Mu) lehen zelula eukariotikoen agerpenera arte (gutxi gorabehera orain 1.500 Mu). Batzuen iritziz, horrek esan nahiko luke biziaren agerpena baino askoz inprobableagoa zela zelula eukariotikoaren eraketa.

Atmosfera oxidatzaile baterantz



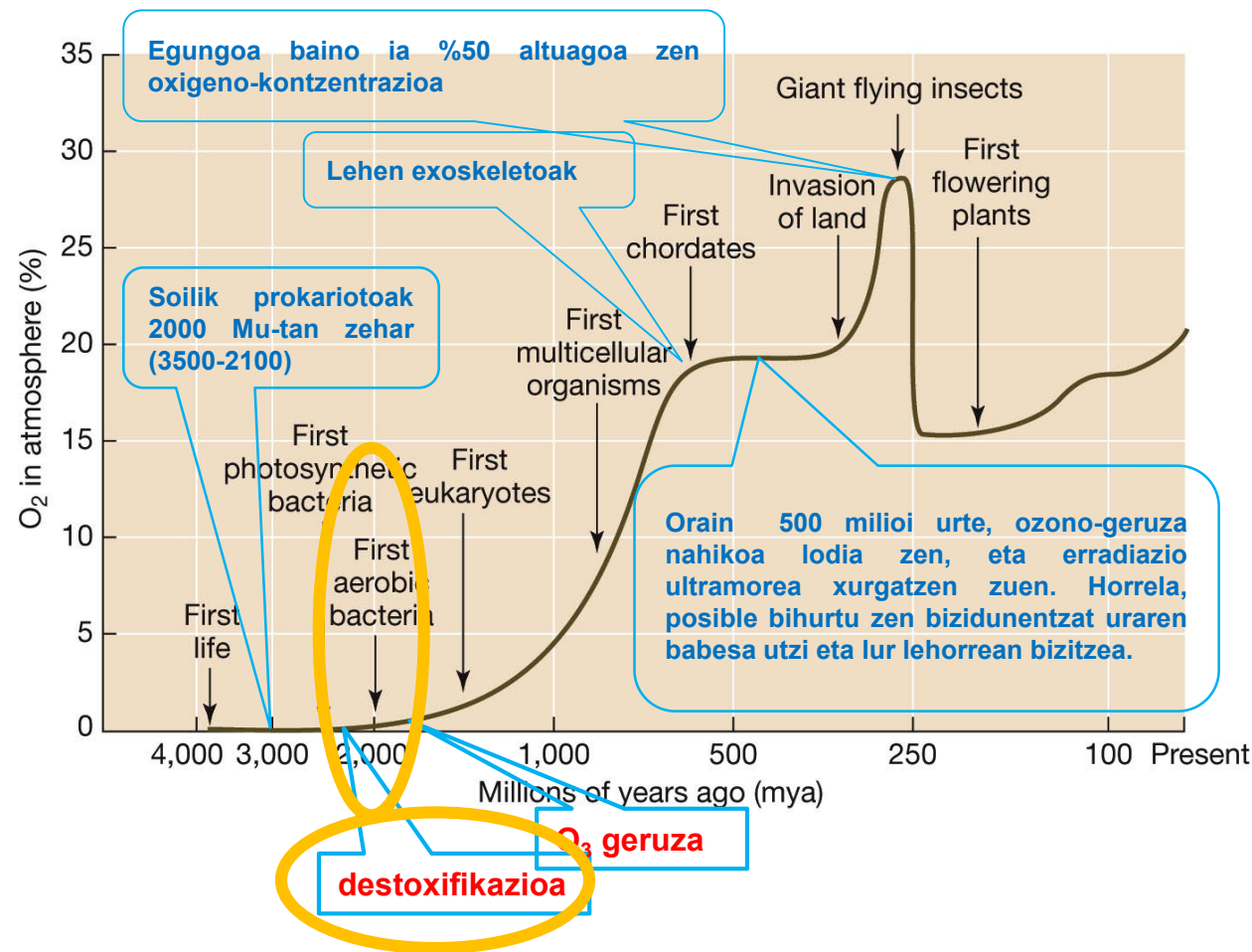
OXIGENOAREN IRAULTZA, orain dela 2700-2200 Mu, desafio handia izan zen biziarentzat; eguzkitiko energia erabiltzen hasi zirenez, ekosistema berrietarako atea ireki zitzaien bizidunei.

Atmosfera oxigenoz aberasteak bizidun gehienengan hautespen presio handia sortu zuen.



Oxigenoak metalekin erreakzionatzen du, kofaktore entzimatiakoak barne, eta erradikal askeak eratzen dira erreakzio horien ondorioz (hauek toxikoak dira).

Garai hartako zelula gehienek ez zuten oxigenoaren erradikalak destoxifikatzeko mekanismorik eta, beraz, desagertu egin ziren. Bakarrik batzuk biziraun zuten ur oso sakonetan, sedimentu lohitsueta eta oxigenorik gabeko bestelako inguruneetan.



Zianobakterioek O_2 nahikoa askatu zuten: honek oxidazio-erreakzioak ahalbidetu zituen, ATParen sintesiarako energia-iturriak.

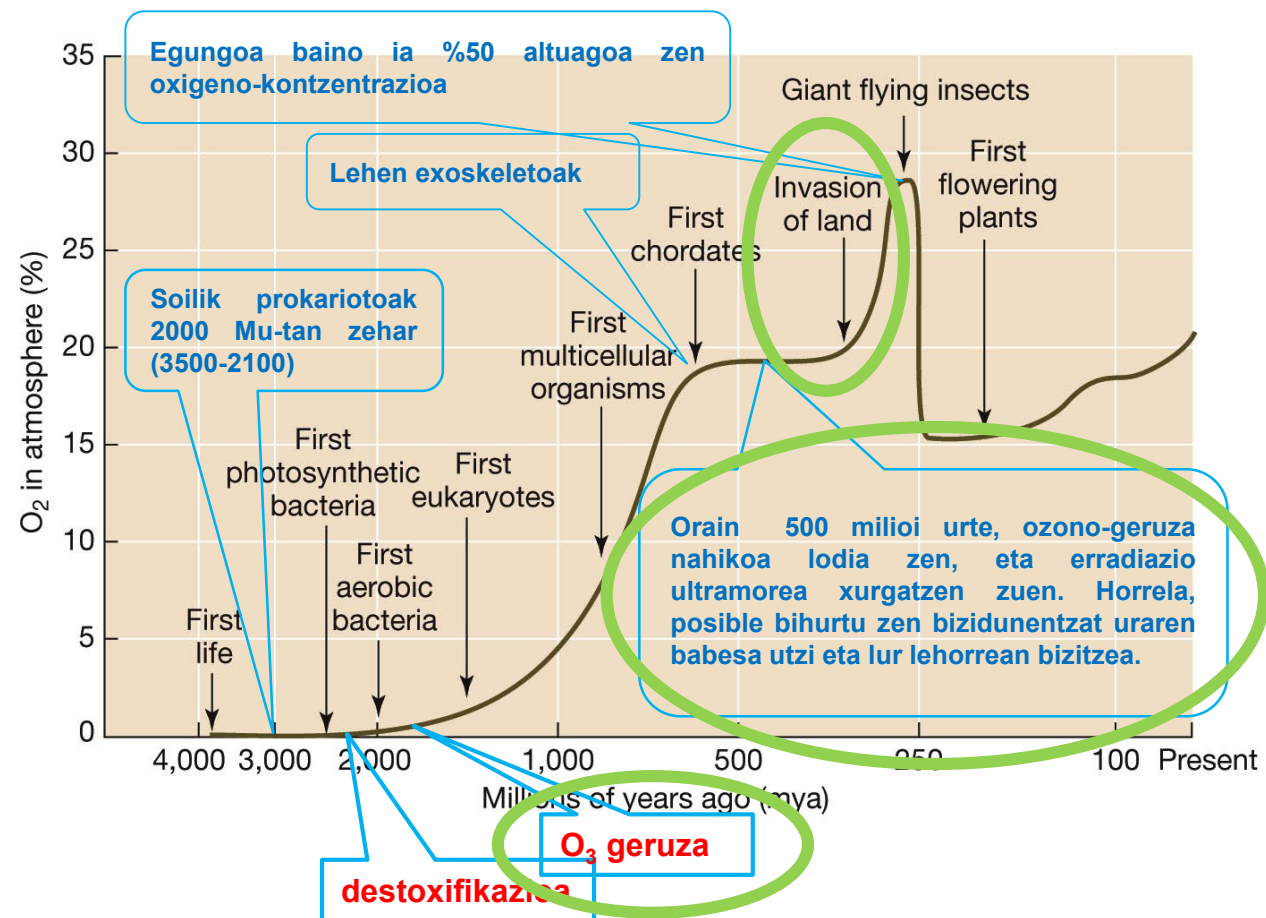
Oxigenoa destoxifikatzeko bide berriak sortu ziren. Horrelako batean oxigenoaren propietate errektiboak erabili ziren, oxigenoak elektroiak jaso ditzakeelako elektroien transferentzia katearen amaieran, ATP sortzen den erreakzioetan; kolektiboki **arnasketa aerobiko** deitzen diren erreakzioak gertatu ziren.



Estromatolitoak (3.500 milioi urte):

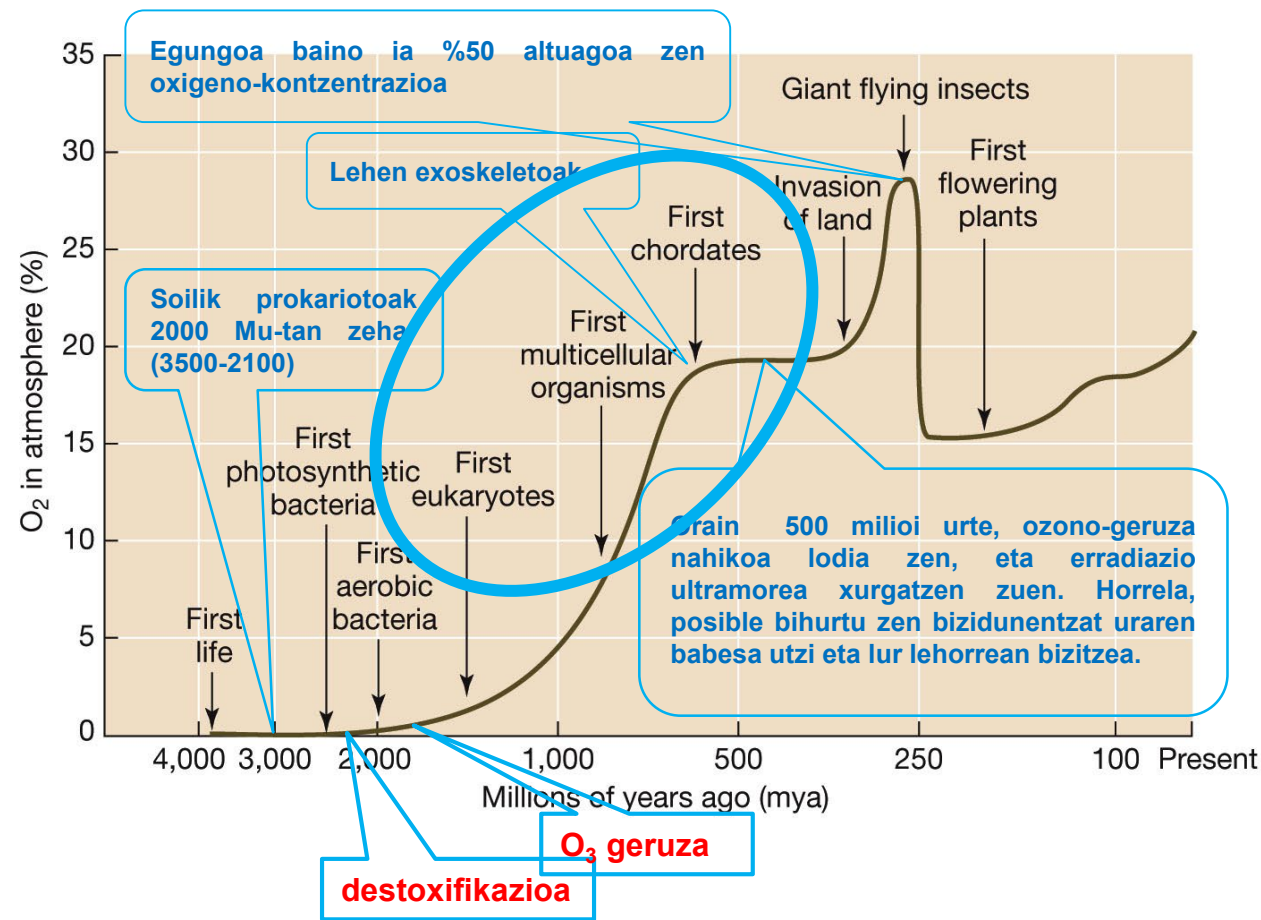
A) estromatolito fosil baten zehar-ebaketa, zianobakterioen geruzak erakutsiz.

B) harrizko egitura horiek estromatolito biziak dira, Australiako mendebaldeko Shark Bay-ko ur oso gazietan iraun dutenak; zianobakterio biziak egituraren goiko partean aurkitzen dira geruzaka.



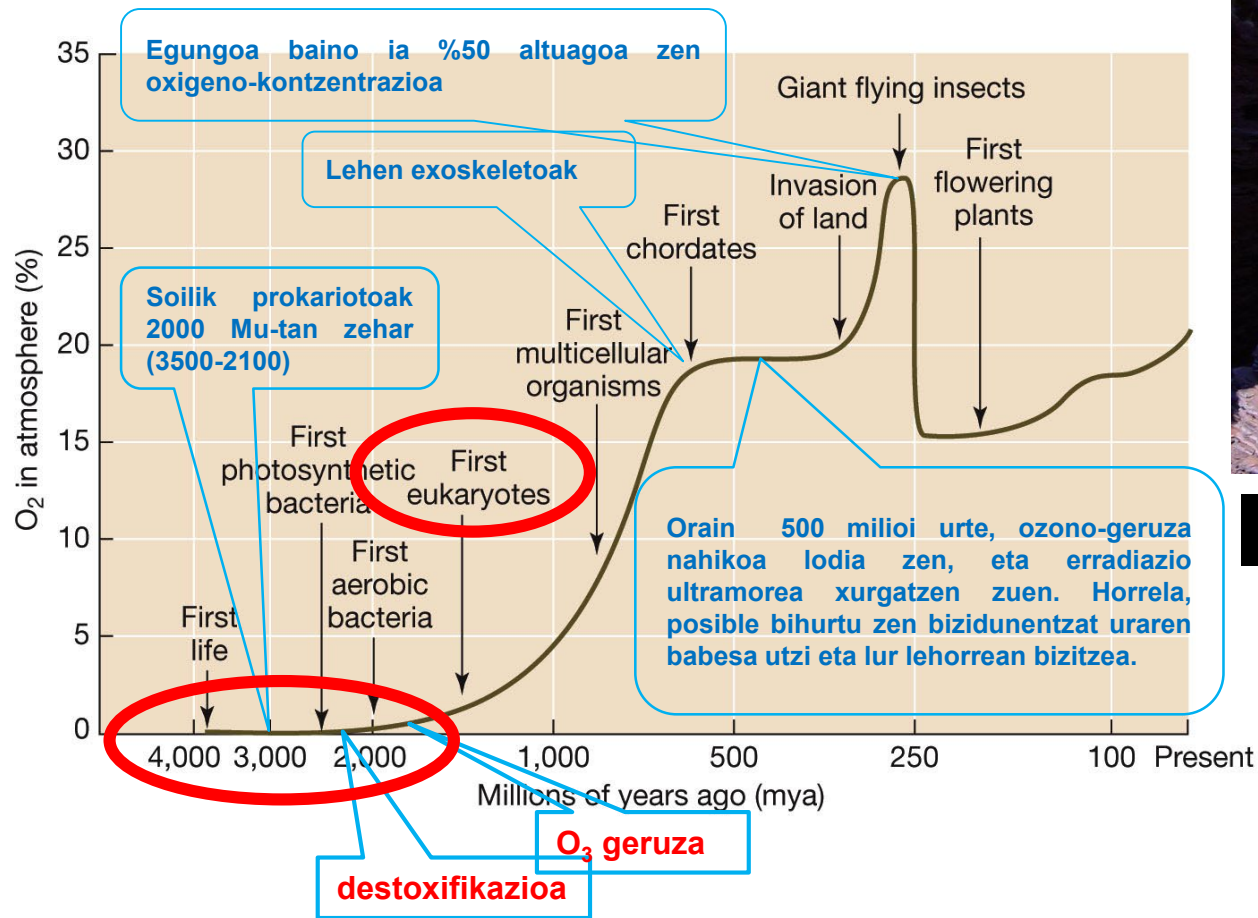
Atmosferaren goiko aldean oxigenoaren molekulak konbinatu ziren ozonoa (O₃) sortzeko. Ozono geruza sortu zen eta **ozonoak eguzkiaren izpi ultramoreak xurgatzen ditu**. Geruza honek izaki bizidunak babestu zituen hain kaltegarriak diren izpi ultramoreetatik.

Orduan **bizidun aerobikoak** itsasoaren sakonetik, sedimentuetatik eta lokatzetik ateratzen hasi ziren **Lurraren gainazala kolonizatze**ko.



Oxigeno gehiago behar dute zelula handiagoek eta are gehiago bizidun handiagoek.

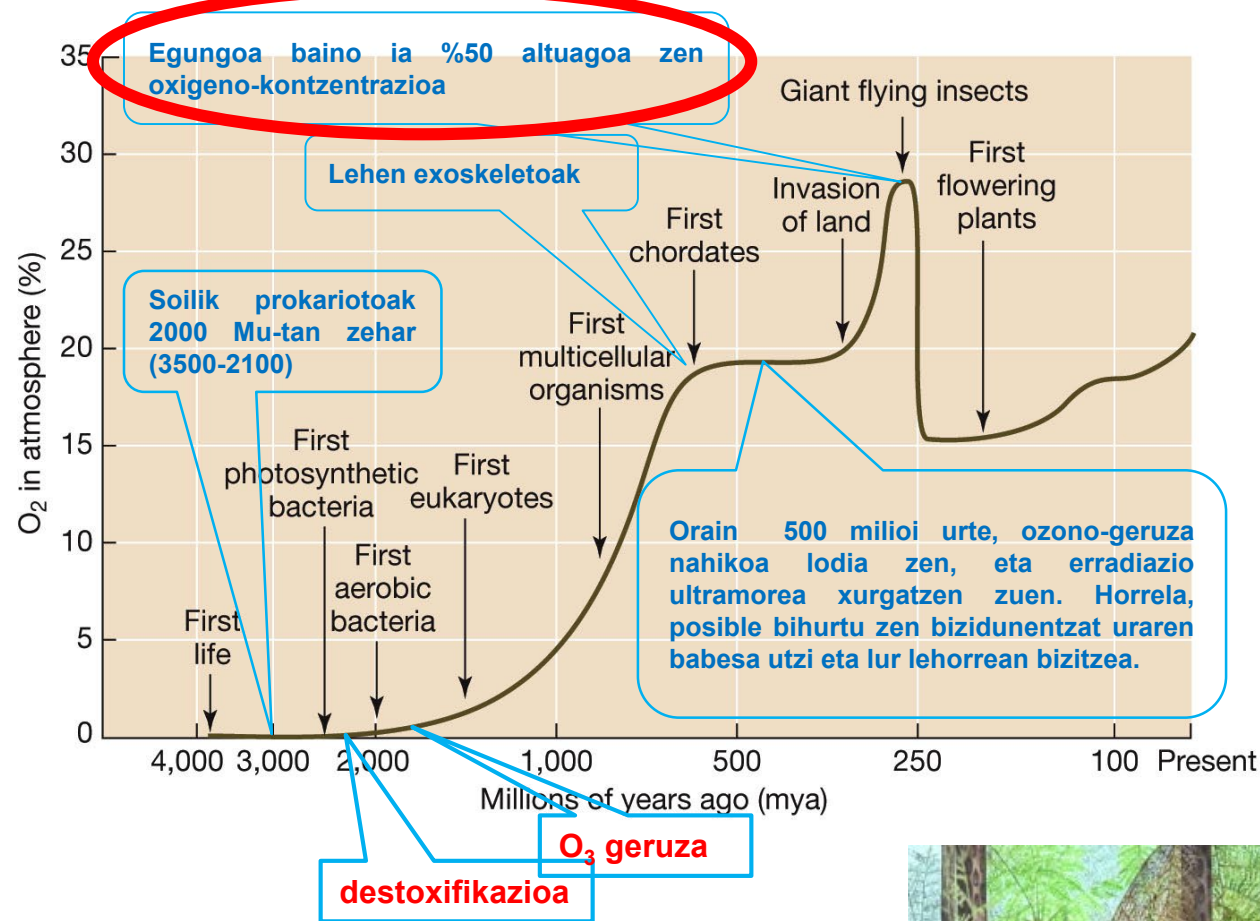
Oxigeno-kontzentrazioaren aldaketek bortizki eragin dute biziaren eboluzioan, eta konplexutasuna ekarri dute: eukariotoak, multizelularitatea, exoskeletoak...



Bandazko burdin formazioa

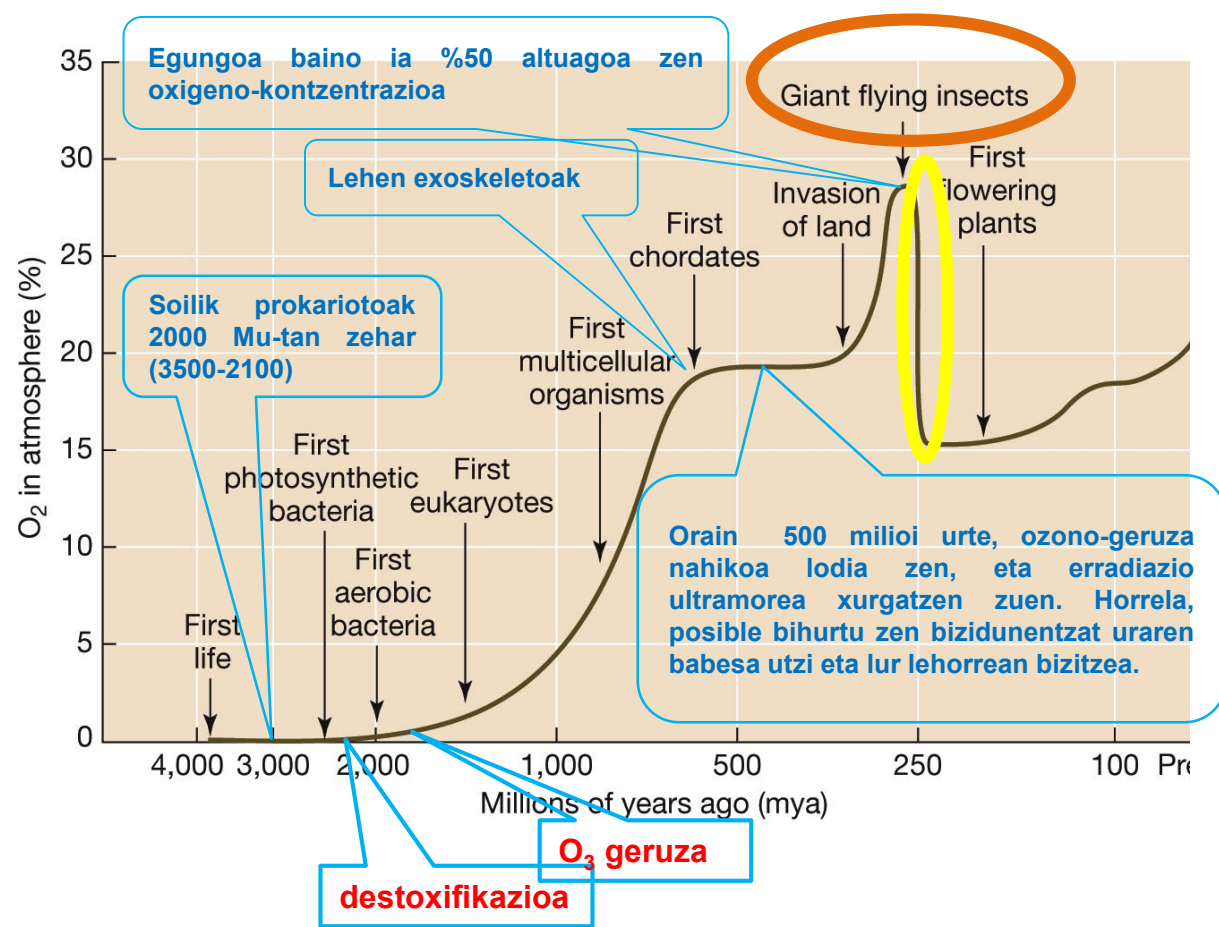
Ziurrenik atmosfera oxigenoduna garatzea hainbat milioi urtez luzatu zen eta soilik prokariotoak bizi izan ziren 2000 milioi urte luzez: 3500-2100 Mu tartean prokariotoak izan ziren biztanle bakarrak.

Fotosintesi oxigenikoak askaturiko oxigenoak erreakzionatu egin zuen disolbaturiko burdinarekin, eta prezipitatu, bandazko burdin formazioak eratuz.



O₂ kontzentrazioa emendatu egin zen Karboniferoan, landare baskular handiak ugaritzean orduko zingira zabaletan. Ikatz-metakin eskergak eratu ziren haien hondarrekin.





Hondar organikoak ez ziren oxidatzen eta landare handiek O_2 asko sortzen zuten, inoizko kontzentrazioarik handienak lortuz (intsektu eta anfibio erraldoien metabolismoari eutsiz).

Permiarrean, zingirak lehortu zirenean, murriztu egin zen ehortzitako material organikoa, eta baita O_2 atmosferikoaren ekoizpena ere, kontzentrazioa biziki apaldu zelarik.



Meganeura generoa Karboniferoko (orain 300 Mu) intsektua zen, egungo burruntziekin ahaidetua; 75 cm-ko hego-zabalera.



Arthropleura generoa Karboniferoko (orain 300 Mu) artropodoa zen, 2 metroko luzerara heldu zitekeena.

7.12 Kezka larria

→ Karbono dioxidoaren ziklo atmosferiko naturala desorekatuta dago gizakien jardueraren ondorioz.



Kutsadura L.A.n, egun eguzkitsu batean.

Giza-jarduerak eraldatu egin du **KARBONO-ZIKLOAREN** oreka Lurrean.

- Atmosferara bizidun fotosintetizatzaileek finkatu ahal dutena baino askoz CO_2 gehiago ari gara askatzen.
- Estimazio batzuen arabera, egun 26.000 milioi tona CO_2 urteko sartzen dira ziklo horretan gizakiaren eragin zuzenez. Hau da, 1900 urtearekin alderatuta, 10 aldiz baino gehiago.
- Gehiena erregai fosilen konbustioak askatzen du.

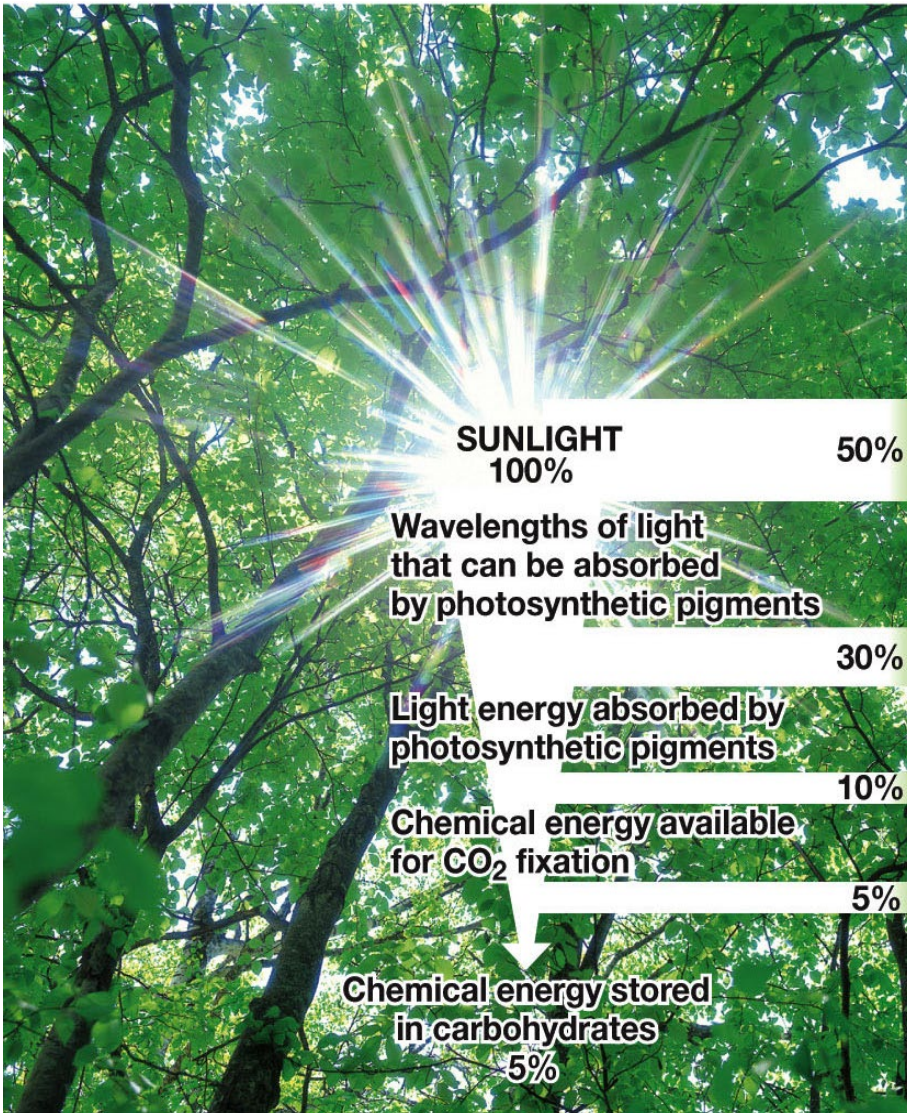
CO₂-ren gorakada efektu ikaragarriak sortzen ari da klimaren gainean. CO₂-k zerikusia du **BEROKETA GLOBALEAN**.

Lurra azken 12.000 urteetan baino beroago dago, eta aldaketa horrek sistema biologiko guztiei eragiten die edonon.

- Bizi-zikloak aldatzen ari dira: esaterako, hegaztiek goizago erruten dute, eta loreak ere unez kanpo loratzen dira; ugaztunen hibernazioak laburtu egin dira. Halaber, aldatuta daude migrazio-patroiak eta habitat-zabalerak.
- Aldaketa hauek guztiak azkarregi gertatzen ari dira eta espezieek ez dute astirik edukiko moldatu ahal izateko.



Etorkizun fotosintetiko gero eta ilunago baten aurrean, fotosintesiaren inefizientziak ulertzea oso interes handikoa da.



LIFE 8e, Figure 8.20

LIFE: THE SCIENCE OF BIOLOGY

Fotosintesiaren bide-zidor metabolikoek eguzkitiko energiaren %5 soilik gordetzen dute karbohidratoen lotura kimikoetan, landarearen hazkunderako erabilgarri.

Pigmentu fotosintetizatzaileen absortzio-espektrotik at geratzen diren argiaren uhin-luzerak (esaterako, argi berdea).

Landarearen egitura dela eta, xurgatu gabeko argi-energia (adibidez, hostoak ez daudelako ondo orientatuta).

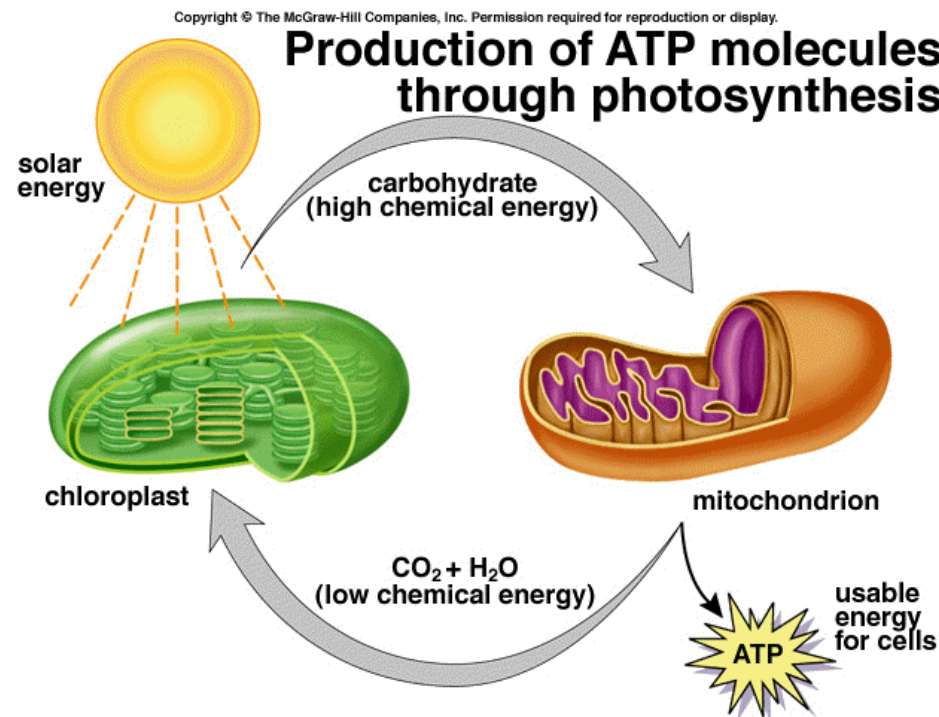
Argiaren menpekoak diren erreakzioen inefizientzia, argi-energia energia kimiko bihurtzeko.

Bide-zidor metabolikoen inefizientzia CO₂-aren finkapenerako.

7.13 Fotosintesiak janaria eta O₂ sortzen du ia organismo guztientzat

Fotosintesiaren bidez sortutako karbohidratoen %50 landare-zelulen mitokondrioetan erabiltzen da arnasketa zelularrean, energia ekoizteko.

Gainerako azukreek beste molekula organikoen hasierako material gisa funtzionatzen dute (proteinak, lipidoak, zelulosa). Glukosa molekula asko elkarrekin lotzen dira zelulosa osatzeko, horma zelularren konposatu nagusia.



Landare gehienek behar dutena baino janari gehiago ekoizten dute egunero. Soberan dutena sustraian, tuberkuluetan, hazietan eta fruituetan gordetzen dute. Horrela, organismo bizi gehienentzako oinarritzako janari iturria dira.

Estimatzen da fotosintesiak urtero 160 mila milioi tona karbohidrato ekoizten dituela. Ez dago Lurrean beste prozesu kimikorik fotosintesiaren errendimendua berdindu dezakeena.

