

FIZIOLOGIA OKSIDADO PER NITRATO

de RYO SATO (Japanujo).

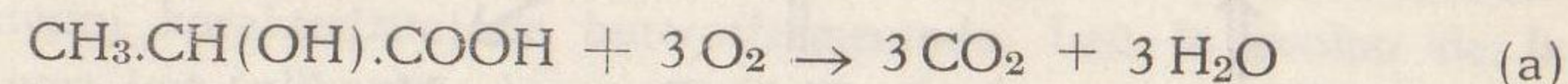
La signifo de spirado estis la unuan fojon klarigata de *Lavoisier*. Tiu ĉi fondinto de la moderna kemio ne nur evidentigis la esencon de brulado, sed ankaŭ plivastigis la saman ideon al la fenomeno de spirado kaj per eminenta penetremo akiris la komprenon: spirado estas nenio alia krom malrapida brulado (oksidado) de organikaj substancoj per oksigeno. Post tiu tempo, precipe de la komenco de tiu ĉi jarcento, la „malrapida brulado per oksigeno” en vivantaj korpoj fariĝis unu el la plej altetaksataj temoj de biokemio. Dank’ al penaj laboroj de multaj esploristoj, nuntempe oni povas pentri sufiĉe ekzakte la konturon de la ĉefaj procezoj de oksidado en vivantaj korpoj. Estas jam bone konate, ke energio necesa por diversaj agadoj de multaj vivaĵoj estas liverata de oksidado de nutraĵoj per oksigeno.

En la jaro 1861 *Pasteur* tamen eltrovis bakterion kiu povas vivi ĉe komplete foresto de libera oksigeno, kaj postaj esploradoj unu post alia malkovris la ekziston de multaj specoj de tiaj mikroorganismoj. Hodiaŭ ili estas konataj sub la komuna nomo anaerobioj, kiujn oni klasifikas en du klasojn; la unua konsistas el tiuj, kiuj tute ne povas kreski se libera oksigeno ĉeestas (absolutaj anaerobioj), kaj la alia el tiuj, kiuj povas adaptiĝi tiel al ĉeesto, kiel al foresto de la oksigeno (laŭcirkonstancaj anaerobioj). *Pasteur* ankaŭ montris, ke fermentado liveras energion por tiu senoksigena vivo. Post tiam oni esploris diversajn tipojn de fermentado; precipe la mekanismo de alkoholfermentado de gistoj estas preskaŭ plene klarigita. Post ĉio fermentado estas nekompleta malkombinado de nutraĵoj (heksozoj en la plej multaj okazoj) en senoksigena kondiĉo, kaj energio utila por vivagado estas liberigata kun ĝi. ¹⁾ Plie nun estas certe konfirmite, ke tiuj senoksigenaj malkombinadoj de nutraĵoj ne estas limigitaj al anaerobiaj mikroorganismoj, sed ankaŭ ĝenerale okazas en ĉiuj aerobiaj vivaĵoj. Kiel ekzemple en la muskolo de superaj animaloj okazas glikolizo, procezo esence identa kun alkoholfermentado ĉe gistoj. Nuntempe oni tiel konas du rimedojn, per kiuj vivaĵoj liberigas kaj utiligas kemian energion rezervitan en la molekuloj de nutraĵoj — nome, oksigenospiradon kaj fermentadon.

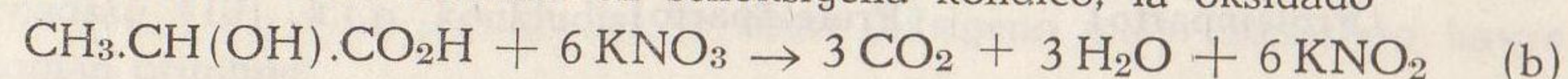
Lastatempe tamen aperis kelkaj raportoj, kiuj sugestias la trian vivmanieron, kiun oni povas klasifiki nek sub oksigenospiradon, nek sub fermentadon. Tiu estis por la unua fojo malkovrata en la jaro 1925, kiam *Quastel*, *Stephenson*, kaj *Whetham* (1) raportis, ke laŭcirkonstanca anaerobio, *Escherichia coli*, povas kreski sur sintezita medio, kiu enhavas laktaton de amonio kiel solan

¹⁾ Troviĝas en la naturo ankaŭ kelkaj nekompletaj malkombinadoj, en kiuj libera oksigeno partoprenas, ekzemple acetatfermentado de acetatbakterioj. Ili estas ĝenerale nomataj oksidadaj fermentadoj, pri kiuj mi ne plue mencias.

organikan substancon, sed sen libera oksigeno la sama medio ne plu povas subteni ĝian kreskadon. La bakterio tamen sufiĉe kreskas eĉ ĉe foresto de libera oksigeno, se oni aldonas moderan kvanton da nitrato en la medion. Poste *Aubel* kaj *Egami* (2) observis ĉeoksigenan kreskadon de iu bakterio (kredeble apartenanta al la genro *Pseudomonas*) izolita el ĝardena tero sur medio enhavanta L-alaninon kiel solan organikan nutraĵon. Ankaŭ en tiu ĉi okazo la bakterio neniel povas kreski sen libera oksigeno tiel longe kiel nitrato ne estas aldonita al la medio. En ambaŭ ekzemploj la bakterioj ne utiligas nitraton kiel fonton de azoto, sed nur reduktas ĝin al nitrito. Tial oni prave povas konkludi, ke nitrato tie ludas rolon similan al tiu de libera oksigeno, nome oksidas nutraĵojn por liberigi utilan energion. Tiel, se la nutraĵo donita estas laktato, la bakterioj gajnas energion ĉe ĉeesto de libera oksigeno, de la oksidado



dum, se nitrato estas aldonita en senoksigena kondiĉo, la oksidado



liveras la energion.

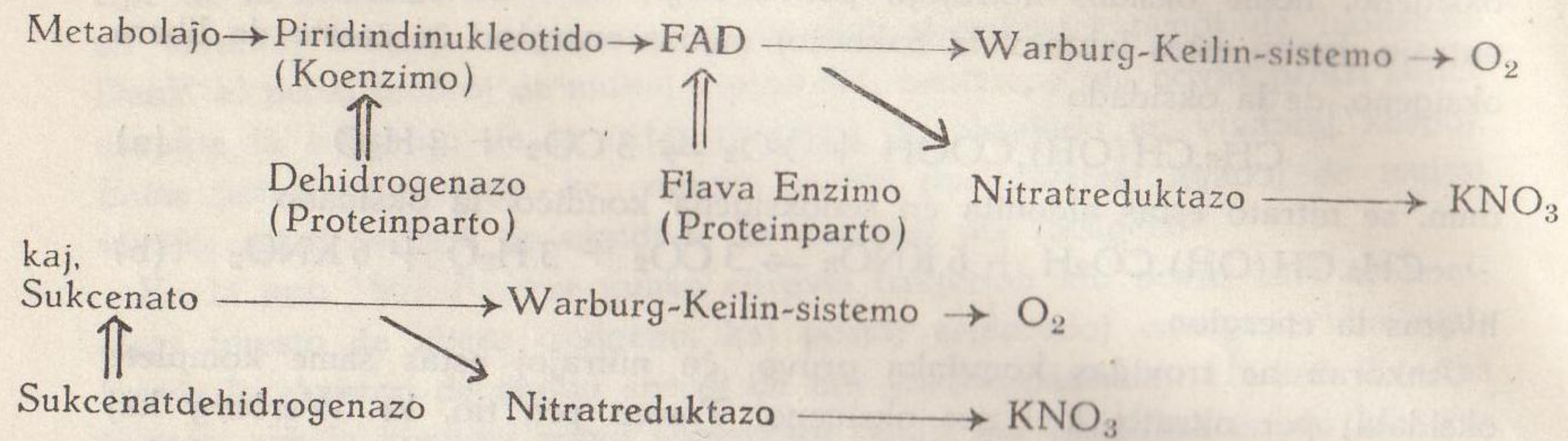
Ankoraŭ ne troviĝas konvinka pruvo, ĉu nutraĵoj estas same komplete oksidataj per nitrato, kiel per oksigeno. Tamen pro tio, ke *Warburg* kaj *Negelein* (3) observis produktiĝon de tiel nomata „ekscesa karbona dioksido” okaze de nitratoreduktado de verda algo *Chlorella*, tre verŝajne okazas komplete oksidiĝo ankaŭ ĉe la bakteria reduktado de nitrato.

La tie ĉi klarigita rimedo de bakterioj por gajni energion per nitrato apartenas sendube al fermentado, tiel longe kiel oni rigore tenadas la difinon de *Pasteur*, ke fermentado estas vivmaniero en senoksigena kondiĉo. Sed tia simpla klasifiko ŝajnas al mi iom neracia, ĉar, kontraste kun fermentado, ĉi tie troviĝas indikoj pri komplete oksidado kaj speciala neorganika substanco, nitrato, ludas la ĉefan rolon. Mi volas prefere enkonduki novan koncepton, nome: „nitratospirado” aŭ „fiziologia oksidado per nitrato”, kaj meti ĝin samrange kun oksigenospirado kaj fermentado. Mia opinio ŝajnas esti tre forte subtenata de esplorado pri enzimoj kiuj partoprenas en nitratospirado. Ni priskribu tion konture:

Kiam *Quastel* kaj aliaj (1) unuafoje eltrovis la nitratospiradon kun *E. coli*, ili rimarkis la ekziston de enzimo kapabla aktivigi nitraton. Poste *Yamagata* (4), kiu ekstraktis ĝin el aŭtolizitaj ĉeloj de *E. coli* kaj *P. pyocyaneus*, nomis ĝin nitratoreduktazo kaj raportis kelkajn ĝiajn karakteraĵojn. Sub la gvido de prof. *Egami* mi ankaŭ sukcesis ekstrakti nitratoreduktazon el *E. coli* per helpo de supersona vibrado en la jaro 1946 (5). Post tiu tempo ni okupiĝis je studado pri ĝia kemia naturo kaj maniero de funkciado interne de vivantaj ĉeloj, kaj povis konfirmi, ke nitratoreduktazo estas enzimo kies funkcio konsistas en la katalizo de la reago inter nitrato kaj reduktita formo de iu hidrogenotransportanto, kiu reduktas la unuan al nitrito (5). Kvankam

metilena bluaĵo povas anstataŭi la perantan hidrogenotransportanton *in vitro*, tamen *in vivo*, kiel ni ankaŭ klarigis, flavin-adenin-dinukleotido (FAD), kaj konsekvence eble ankaŭ diversaj flavaj enzimoj (diaforazo k.t.p.), funkcias kiel transportantoj (6).

Krome sukcenato-sukcenatdehidrogenazo-sistemo povas rekte transporti hidrogenon al nitrato-nitratreduktazo-sistemon sen helpo de kiu ajn peranto (6). Laŭ tiuj ĉi informoj oni facile alvenos al la konkludo, ke nitratreduktazo tiel simile partoprenas en la fina parto de nitratospirado, kiel citokromocitokromoksidazo-sistemo (tiel nomata *Warburg-Keilin-sistemo*) en oksigenospirado. Oni povas kompreni tiujn ĉi rilatojn per jenaj skemoj: 2)



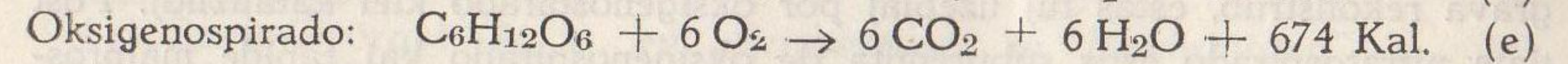
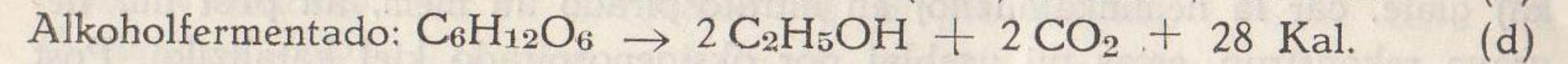
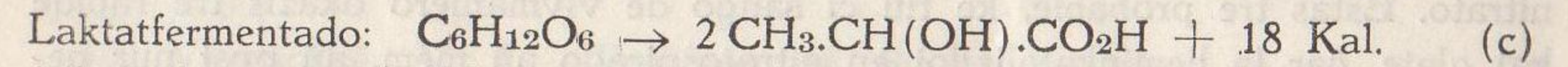
Plie niaj spektroskopaj observadoj kaj eksperimentoj pri la efiko de malhelpaj reagiloj montras, ke nitratreduktazo estas iaspeca ferporfirino-proteino (hemoproteino). Krome ni povas gajni kelkajn indikojn sugestiantajn, ke ĝi estas eble identa kun, aŭ almenaŭ intime rilatas al, citokromo *b* (troviĝanta en *E. coli*, sed diferenca de citokromo *b* en kora muskolo k.t.p.) (7). Ankaŭ *Granick* kaj *Gilder* (8), esploriginte pri *Hemophilus influenzae*, bakterio bezonanta ferporfirinon (heminon kiel esencan faktoron por kreskado, alvenis al la konkludo, ke hemino enhavanta vinilradikalon (-CH=CH₂) kiel flankĉenon (ferprotoporfirino) estas necesa por tio ke tiu ĉi organismo gajnu kapablon redukti nitraton³⁾. Tiuj informoj bone akordas kun la supre priskribita supozo, ke nitratreduktazo ludas en nitratospirado tute tian rolon, kiel la *Warburg-Keilin-sistemo* (hemino-enzima sistemo) en oksigenospirado. Konsiderante ĉion ĉi tion ni rerigardu la tutan procezon de nitratospirado, post kio ni ne evitos la konkludon, ke ĝi estas fenomeno multe pli parenca al oksigenospirado, ol al fermentado.

Ni eniru do en la problemon: Kiel disvolviĝis en la historio de la Vivo

2) Tiuj ĉi skemoj estas nur unuj el multaj eblaj vojoj kaj iom simpligitaj. → montras la direkton de transporto de hidrogeno.

3) Kiel biologiaj funkcioj de hemoproteinoj estas konataj ĝis nun jenaj: transportado de oksigeno (hemoglobino), malkombinado de hidrogenperoksido (katalazo), oksidado per hidrogenperoksido (peroksidazo), oksidado per oksigeno (citokromoksidazo), kaj transportado de elektrono (citokromo). Nun estas aldonata nova funkcio, nome oksidado per nitrato (nitratreduktazo).

la tri tipoj de vivmanieroj — t.e. oksigenospirado, nitratospirado, kaj fermentado? Kompreneble tio estas neniel tre facila demando. Tamen mi volas kuraĝe diskuti kelkajn supozojn. Evidente fermentado estas malpli komplikita kaj multe malpli ekonomia procezo ol oksigenospirado. Tio rekte sekvas el la valoroj de la reagovarmoj (ΔH) montrataj en la ĉi-subaj ekvacioj:

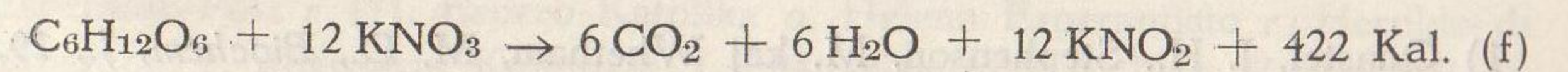


Sekve restas neniu dubo ke fermentado estas pli malnova vivmaniero ol oksigenospirado. En sia fama libro „Origino de la Vivo”, *Oparin* (9) opinias, ke la plej primitiva organismo kiu aperis unuafoje sur la tero kredeble vivis per fermentado kun malaltega energiefikeco, kaj ĝi parence rilatus al la nuntempaj bakterioj karakterizitaj de buteratfermentado. Laŭ la evoluo de la Vivo, iom post iom, pliboniĝis la energiefikeco de fermentado. *Oparin* (9), *Vernadskij* (10), k.t.p. konkludis, ke libera oksigeno en la atmosfero havas biologian originon.

Kredeble ĝi akumuligis en la atmosfero nur post kiam la Vivo eltrovis klorofilon (magneziporfirinon), per kiu ĝi povas fari fotosintezon. En tiu ĉi stadio de la evoluo, la Vivo por la unua fojo ekkonis ke la efikeco de oksidado per libera oksigeno estas multe pli granda ol tiu de nura fermentado, kaj sekve disvolviĝis la nova vivmaniero oksigenospirado. Laŭ tiu ĉi vidpunkto estas interese, ke la ĉefaj kataliziloj de oksigenospirado konsistas el hemino, kies strukturo intime similas al tiu de klorofilo; ili havas la kvarpirolernan sistemon kiel komunan skeletostrukturon nur kun flankĉenoj iom diferencaj, dum la centra metalo de klorofilo, magnezio, estas substituata de fero en hemino. Ŝajnas, ke la evoluo de la Vivo laŭiris la tie ĉi konsideritan vojon, pri kio ankaŭ atestas la fakto, ke eĉ en la nuntempaj plej superaj vivaĵoj estas ankoraŭ konservitaj anaerobiaj procezoj, kiel ekzemple glikolizo, kiu estas esence identa kun fermentado. Krome oni povas kompreni laŭ tiu ĉi vidpunkto la tiel nomatan *Pasteur-reagon*, t.e. la reciprokan interrilaton inter oksigenospirado kaj fermentado. Koncerne la mekanismon de la *Pasteur-reago* la legantoj vidu interesan opinion de *Szent-Györgyi* (11).

La supre priskribita ideo estas nun plej vaste akceptita, sed mi jam havas la novan koncepton, nitratospirado, en la mano. Aldonante ĝin, mi volas plibonigi la ideon en kelkaj punktoj.

Nitratospirado povas esti bilance esprimata jene:



Ĝia energiefikeco por ĉiu molekulo de glikozo estas multe pli alta ol fermentado (vidu ekvaciojn (c), (d)), sed malpli alta ol tiu de la oksigenospirado (vidu ekvacion (e)). Sekve mi supozas, ke la Vivo kredeble eltrovis la nitratospiradon antaŭ ol ĝi disvolvis la stadion de oksigenospirado. Kloro-

filo tiam transformiĝus en heminon por servo de nitratospirado. Kiam la rezervo de libera oksigeno en la atmosfero amasiĝis kaj atingis sufiĉan kvanton, la Vivo fine forjetis nitratospiradon kaj alprenis oksigenospiradon, kredeble pro tio, ke tiu ĉi donas pli multan energion por ĉiu molekulo da metabolaĵo, kaj ĉar libera oksigeno estas pli abunda kaj pli facile uzebla ol nitrato. Estas tre probable, ke tiu ĉi ŝanĝo de vivmaniero okazis tre rapide kaj glate, ĉar la heminkataliziloj en nitratospirado aŭ mem, aŭ post nur ne-grava rekonstruo, estas tuj uzeblaj por oksigenospirado kiel kataliziloj. Post tiam nitratospirado estis subpremita de oksigenospirado kaj rapide malprosperiĝis. Precipe pro tio, ke ambaŭ procezoj uzas similajn katalizilojn (hemin-enzimojn), nitratospirado, kontraste kun fermentado, ne povis esti konservata en nuntempaj superaj vivaĵoj, kaj nur postvivas en kelkaj mikroorganismoj. Tamen, kvankam malforta, troviĝas enzima sistemo kapabla redukti nitraton en la hepato de multaj mamuloj kaj birdoj (12). Malgraŭ tio, ke ĝia naturo estas ankoraŭ ne tute klara, ni havas kelkajn indikojn sugestiantajn ke ankaŭ ĝi enhavas heminon kiel ĉefan elementon (13). Ĝi eble estas postlasaĵo de la evoluo, aŭ alie ĝi estas ankoraŭ necesa eĉ en tiuj superaj vivaĵoj por okazigi per malgrandega kvanto da nitrato ian gravan oksidado-reagon, kiun la Vivo lernis en la periodo de nitratospirado, kaj en kiu libera oksigeno neniel povas anstataŭi la nitraton. Lastatempe publikiĝis raporto, kiu sugestias ke iaj superaj plantoj ankaŭ faras iom da nitratospirado kune kun fermentado kiam libera oksigeno fariĝas nesufiĉa (14).

La supra diskuto traktis nur unu el multaj ebloj. Faktoj ĝin subtenantaj estas ankoraŭ ne sufiĉaj. Mi elkore esperas, ke en la estonto pli multaj pozitive pruvaj faktoj kolektiĝu kaj per tiuj pli prava konsidero establiĝu. Mi devas kontentiĝi per tio, ke mi povas emfazi la gravecon de la koncepto de nitratospirado por la kampo de kompara biokemio aŭ biokemia evoluismo.

Fine mi volas mallonge paroli pri asimilado de nitrata nitrogeno. Estas bone konate, ke al superaj plantoj kaj multaj mikroorganismoj nura nitrato povas servi kiel adekvata fonto de azoto, kaj la unua stadio de la asimilado, la reduktado de nitrato al nitrito, estas procezo aspekte tute identa kun nitratospirado. Ĝis nun, tamen, ĝia detala mekanismo estas ankoraŭ preskaŭ ne klarigita. Sekve oni ne povas kompari tiujn du fenomenojn. Sed tio estas tre interesa problemo lasata al la estonto: kiel ili interriltas, tiel laŭ fiziologia, kiel laŭ biokemia-evoluisma vidpunktoj?

REFERENCOJ:

- 1) Quastel, J. H., Stephenson, M. kaj Whetham, M. D., *Biochem. J.*, **19**, 304 (1925).
- 2) Aubel, E. kaj Egami, F., *Compt. rend. soc. biol.*, **119**, 1243 (1935); *Bull. soc. chim. biol.*, **18**, 1542 (1936); *Compt. rend. acad. sci.*, **202**, 675 (1936).
- 3) Warburg, O. kaj Negelein, E., *Biochem. Z.*, **110**, 66 (1920).

- 4) Yamagata, S., *Acta Phytochimica*, **10**, 283 (1938); **11**, 145 (1939).
- 5) Egami, F. kaj Sato, R., *J. Chem. Soc. Japan*, **68**, 39 (1947).
- 6) Egami, F. kaj Sato, R., *J. Chem. Soc. Japan*, **69**, 160 (1948).
- 7) Sato, R. kaj Egami, F., *Bull. Chem. Soc. Japan*, **22**, 137 (1949).
- 8) Granick, S. kaj Gilder, H., *J. Gen. Physiol.*, **30**, 1 (1946).
- 9) Oparin, A., „*Origin of Life*”, (angla traduko de S. Morgulis), (New York, 1938).
- 10) Vernadskij, V. I., „*Problems of Biogeochemistry*” Acad. Sci. Ed. (Leningrad 1935).
- 11) Szent-Györgyi, A. v., en „*Perspectives in Biochemistry*”, p. 165, (Cambridge, 1937).
- 12) Bernheim, F. kaj Dixon, M., *Biochem. J.*, **22**, 125 (1928).
- 13) Egami, F., Suzuki, S., Niwa, M. kaj Sato, R., *J. Chem. Soc. Japan*, **71**, 226 (1950).
- 14) Jones, L. H., Shepardson, W. B. kaj Peters, C. A., *Plant Physiol.*, **109**, 174 (1949).
(Kemia Instituto, Nagoya Universitato, JAPANIO).

Ricevita la 5-9-1950.

Atentigo al abonantoj kaj delegitoj.

En certaj landoj UNESKO-librokuponoj povas esti uzataj por aĉeti kaj pagi librojn en la kampoj de edukado, scienco, kaj kulturo. Ili ankaŭ povas esti uzataj por abonoj je periodaĵoj, por aĉeto de unuopaj numeroj de periodaĵoj, k.t.p.

Por akiri tiajn kuponojn en la landoj ĉi-sube menciitaj oni plej bone turnu sin al la ministerio de edukado, artoj kaj sciencoj en sia lando. Oni sendu la kuponojn al la eksportisto (en la kazo de Scienca Revuo al la eldonisto J. Muusses, Nederlando).

Je la 1^a de julio 1950 ĉi tiaj kuponoj estis haveblaj en la jenaj landoj: Belgujo, Birmo, Britujo, Ĉeĥoslovakujo, Egiptujo, Francujo, Hindujo (India), Hungarujo, Indonezio, Italujo, Izraelo, Kanado, Pakistano, Persujo, Siamo, Unio de Sud-Afriko.
La Eldonisto.

Ni danke kvitancas la ricevon regulan (*r*), okazan (*o*), jam ĉesintan (*c*) de la jenaj periodaĵoj: Across Frontiers *o*, American Esperanto Magazine *r*, Arbetar Esperantisten *r*, Belga Esperantisto *o*, Boletín Eco *o*, Boletín de la Federacion Esperantista Espanola *r*, The British Esperantist *r*, The Bulletin of the Chemical Society of Japan *r*, Dansk Esperanto-Blad *r*, El Popola Ĉinio *o*, Esperantista (ĈSR) *r*, Esperantista Finnlando *r*, Esperanto (UEA) *r*, Esperanto-Post *r* (?), Espero Katolika *o*, Helena Esperantisto *r*, Heroldo de Esperanto *r*, Internacia Kulturo *c*, La Militrezistanto *o*, New Zealand Esperantist *o*, L'Okcidentano *o*, La Ponto *o*, Popola Mondo (Ŝanhajo) *o*, Progress of Theoretical Physics *r*, La Revuo Orienta *r*, Scienca Ligilo *r*, Scienco kaj Tekniko *o*, SEK *r*, Sennaciulo *r* (?), Svenska Esperanto-Tidningen *o*, VVV-Nieuws uit Noord-Brabant *r*. — La Redaktoro.