

DIE ROL EN BEWEGING VAN FOSFAAT IN DIE PLANT*

G H CRAVEN en E W LAUBSCHER, Departement Akkerbou-Weiding, Universiteit van Stellenbosch

Inleiding

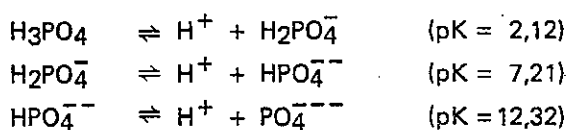
Vir die mens en ander organismes van die biosfeer is die element fosfor en sy verskillende verbindings van groot en essensiële belang. Alhoewel suiwer fosfor reeds in 1669 deur ene Hennig Brand uit uriene geïsoleer en die noodsaaklikheid daarvan vir plante deur Ville in 1861 aangetoon is, bestaan daar nog heelwat leemtes in kennis aangaande die kwantitatiewe beweging en kwalitatiewe veranderinge van hierdie element wanneer dit deur die biogeochemiese fosfaatsiklus sirkuleer. Nietemin is 'n imposante corpus feite omtrent dié element bekend en word daar in hierdie oorsig verder ingegaan op die rol en beweging van fosfaat in hoër blomplante. Sekere aspekte en implikasies van landboukundige belang word ook aangeraak.

Beweging van fosfaat

Fosfaat in die wortelsone

Totale fosfaat in landbougrond, gewoonlik in die orde van 0,02 tot 0,08 persent (m/m), verskaf 'n swak aanduiding van planttoeganklike fosfaat omrede 'n deel daarvan in ontoeganklike organiese of anorganiese vorm bestaan. Fosfaat in laasgenoemde twee kategorieë kan deur faktore soos mineralisasie en verwerking aan plante beskikbaar gestel word, maar die omgekeerde, fosfaatvaslegging, hetsy deur adsorpsie, isomorfiese verplasing, of die vorming van swak oplosbare metaalsoute, is ook moontlik. Die anorganiese vorms waarin fosfaat in die grond voorkom, die verskillende fosfaatkunsmisstowwe en hul formulasies, asook faktore wat mineralisasie, vrystelling deur verwerking, en verliese van fosfaat in die grond bepaal, val buite die raamwerk van hierdie oorsig. Enkele aspekte wat fosfaatopname beïnvloed sal egter ligweg aandag kry.

As in gedagte gehou word dat die dissosiasie van fosforsuur trapsgewys met die vrystelling van protone geskied:



dan is dit verstaanbaar hoekom gronde by neutrale pH waardes fosfaat oorwegend in die vorm van monofosfaat en difosfaat bevat. Alhoewel die ioniese dimensies van bestaande vorms van fosfaat afneem in die volgorde $\text{H}_3\text{PO}_4 > \text{H}_2\text{PO}_4^- > \text{HPO}_4^{2-} > \text{PO}_4^{3-}$ bemoeilik verskille in die ladingsdigtheid die permeasie deur biologiese membrane van hierdie verskillende vorms toenemend van links na regs.

* Referaat gelewer MVSA Tegniëse Simposium oor Fosfaat in die Landbou op 2 November 1973 te Kaapstad

Die gemiddelde konsentrasie toeganklike fosfaat in landbougrond is in die orde van $1 - 10 \mu\text{M}$ ($\pm 0,03 - 0,3$ dpm). Dit skiet ver kort onderkant die $1 - 3$ mM (sowat 30-90 dpm), wat in voedingsoplossings gebruik word en wat deur bemestingsdeskundiges aanbeveel word. Dit is dus duidelik waarom kroniese fosfaattekorte algemeen in die Republiek en elders voorkom en waarom skouspelagtige reaksie op fosfaatbemesting dikwels onder gunstige toestande verkry word.

Plantsap het tipies 'n fosfaatkonsentrasie van 5 - 20 mM dit wil sê 500-20 000 keer meer gekonsentreerd as die fosfaat van die grondoplossing. Om hierdie konsentrasieverskil daar te stel en te handhaaf moet die plant van metaboliese energie vanaf respirasie en fotosintese gebruik maak. Dit is veral die aktiefgroeiende jong haarwortelselle wat hierdie funksie verrig maar opname deur ouer gevakuoleerde selle is ook moontlik. Fosfaatabsorpsie vind klaarblyklik plaas vanuit die grondoplossing wat in intieme kontak met die epidermale wortelselle verkeer. Dit lei tot uitputting van fosfaat in die waterige fase (soos mooi deur autoradiografie van wortels in ^{32}P -behandelde grond aange- toon word) wat dan deur diffusie van elders in die grondoplossing aangevul word. Indien die tempo van fosfaataanvulling by die worteloppervlakte vertraag word, word absorpsie benadeel en mag fosfaatgebrekke ontstaan. Dit is gevolglik belangrik om hierdie diffusieproses van nader te beskou en om vas te stel watter faktore verantwoordelik is vir die stadige diffusie van fosfaat in die grondoplossing (dié is vasgestel dat fosfaat in suiwer water 200 tot 200 000 keer vinniger diffundeer as fosfaat in gronde wat onderskeidelik ryk en arm aan fosfaat is). Eerstens, fosfaaddifusie word beperk deur sogenaamde tortuositeit, dit wil sê die verlengde pad van diffusie wat ontstaan wanneer grondpartikels teenwoordig is. In die tweede plaas vind daar tydens diffusie gedurig omkeerbare binding van fosfaat aan die gronddeeltjies plaas, iets wat die diffusieweerstand verder verhoog. Laasgenoemde vertragingseffek is veral prominent wanneer beskikbare fosfaat laag is. Die syfers hierbo beklemtoon dat die tempo van fosfaatbeweging (soos gemeet deur die diffusiekonstante) in fosfaatarm grond afneem tot een duisendste van die waarde in gronde met hoë fosfaatstatus. Deur fosfaat aan die grond toe te dien word opname deur wortels dus op verskillende wyses bevorder:

- (i) die totale hoeveelheid fosfaat beskikbaar vir opname word vergroot,
- (ii) die tempo van fosfaaddifusie word versnel deurdat adsorpsie interaksies drasties verminder word, en
- (iii) die meganisme van opname vind teen 'n vinniger tempo plaas vanweë die verhoogde konsentrasies in die buite-oplossing (vergelyk die werking van ensieme wanneer substraatkonsentrasies verhoog word).

Sekere werkers het reeds op die implikasies van 'n sone van fosfaatuitputting gewys soos vermoedelik ontstaan wanneer die tempo van fosfaatopname die tempo van fosfaataanvulling deur diffusie oortref. In sulke situasies mag plantsoorte met 'n effektiewe fosfaatopnamemeganisme selfs afsteek by plante met 'n minder effektiewe absorpsie meganisme, maar met 'n meer uitgebreide wortelstelsel. Verskeie eksperimente staaf hierdie hipotese van beter fosfaatontginning deur middel van 'n meer uitgebreide wortelstelsel, veral wanneer die wortels fyner is en dus oor 'n groter oppervlakte/volume verhouding beskik. 'n Praktiese metode om die beperkings en dimensies van die diffusieweerstandlaag onder glashuis- en groeikamerkondisies te verminder, is om die voedingsoplossing gedurig om te roer of hersirkuleer. Onder hierdie toestande word bevredigende groei selfs met baie verdunde voedingsoplossings verkry.

Meganisme van opname

Hoewel fosfaatopname feitlik uitsluitlik deur wortels geskied, kan dit ook deur blare uitgeruil word. Daar is bevind dat meer as 50 persent van blaartoegedinde fosfaat opgeneem kan word, en verder, dat die fosfaatbehoefte van plante op hierdie manier aangevul kan word.

Studies oor die opname van fosfaat maak gebruik van uiteenlopende sisteme: van groot enkelsellige sinositiese seeorganismes soos *Chara* en *Valonia* tot varswater plante soos *Nitella* en tot multisellulêre plante en hulle weefsels, byvoorbeeld afgesnyde wortels, beet-, aartappel- en ander weefselskyfies. Die eenvoud van sommige van laasgenoemde sisteme maak hulle aantreklik vir eksperimentele doeleindes maar baie van die veranderlikes en interaksies wat *in vivo* 'n rol speel mag op hierdie wyse geëlimineer word. Ten spyte van hierdie beswaar is heelwat omtrent die fenomenologie van fosfaatopname deur plantselle bekend.

Studies met anorganiese ^{32}P het aan die lig gebring dat die meganisme(s) wat vir fosfaatabsorpsie verantwoordelik is nie net na binne plaasvind nie, met ander woorde lekkasie van fosfaat terug na die voedingsoplossing via die opnamemeganisme vind ook plaas, hoewel stadiger. Verminderde verliese langs hierdie weg, hetsy eksperimenteel of geneties bewerkstellig, hou moontlikhede vir doeltreffender en dus verhoogde fosfaatopname in.

Metings van elektriese potensiaalverskil tussen voedingsoplossing en selvakuool, lewer 'n waarde van sowat -100mV . Die negatiefgelaaide fosfaatioon word dus nie net teen 'n konsentrasiehellings geakkumuleer nie, maar ook teen 'n elektriese gradient. Indien die energiebronne vir fosfaatopname, respirasie en fotosintese, geïnhibeer word, byvoorbeeld deur Krebs-siklus inhibeerders, ontkoppelaars van oksidatiewe fosforilasie, onkruidodors soos diuron, of lae temperature, word minder fosfaat opgeneem. Studies oor die 'fosfaatpomp' ('permease') gaan gewoonlik in op die tempo van opname by verskillende buitekonsentrasies. Die kurwes wat verkry word is nie altyd maklik interpreteerbaar nie aangesien hulle een- of

meerfasig mag wees. Tweefasige opname mag byvoorbeeld 'n refleksie wees van (a) twee verskillende metaboliese meganismes, ruimtelik of funksioneel in die sel geskei, met verskillende affiniteite en versadigingseienskappe teenoor fosfate; (b) 'n passiewe meganisme van fosfaatabsorpsie (dit wil sê waar geen metaboliese energie bestee word nie byvoorbeeld indien intrasellulêre neerslag van fosfaat plaasvind) wat tesame met 'n aktiewe meganisme plaasvind; (c) bakteriese besmetting wat 'n tweede fase as 'n artefak laat ontstaan; (d) twee afsonderlike pompe vir elk van die twee anioniese vorms H_2PO_4^- en HPO_4^{2-} of (e) verskillende as gevolg van die verskillende selle wat die eksperimentele weefsel uitmaak.

Bogenoemde studies het darem nie net verwarring gesaai nie. So is dit onder andere bekend dat H_2PO_4^- , eerder as HPO_4^{2-} , geakkumuleer word (aangesien verhoogde pH waardes tot meer HPO_4^{2-} en minder totale akkumulasie lei); dat selle wat fisiologies aktief is, byvoorbeeld meristematische selle of ou selle wat weer metabolies geprikkel word, fosfaat sterker opneem as ouer selle; en dat kalsiumione aktiewe opname stimuleer. Die voordele van faktore wat plantegroei bevoordeel, soos deurlugting, bemesting, pH beheer, en vogvoorsiening word konseptueel duideliker as die effek daarvan op aktiewe fosfaatopname beskou word.

Dit is sedert 1938 bekend dat waar sekere skimmelwortels in assosiasie met plantwortels in fosfaatgebrekige grond voorkom, groei van twee- tot driemaal gestimuleer word met die daarmee gepaardgaande verdwyding van fosfaatgebreksimptome. Verdere ondersoek het bewys dat die fynvertakte mikorriza-swamdrade oor 'n aktiewer meganisme van fosfaatopname beskik as plantwortels. Hierdie groter doeltreffendheid van opname kan daaraan toegeskryf word dat onoplosbare fosfaatsoute ook benut word of dat 'n baie groter oppervlakte vir opname beskikbaar is.

Beweging na die geleidingstelsel

Nadat fosfaat in die wortel-epidermaleselle tot 'n tipiese konsentrasiewaarde van 10mM geakkumuleer is, word dit as anorganiese fosfaat via die kortikale selle na die lewende en nie-lewende geleidingselemente van die xileem binne die endodermis vervoer. Dit kan eksperimenteel bewys word dat die twee prosesse, naamlik fosfaatopname en fosfaatvervoer na die xileem, onafhanklik van mekaar geskied. Alhoewel ouer wortelselle minder fosfaat opneem as jonger selle wat nader aan die wortelpunt geleë is, word 'n groter persentasie daarvan deur eersgenoemde na die xileem vervoer, waarskynlik vanweë die nabyheid van die xileemelemente.

Daar is basies twee anatomiese weë vir laterale fosfaat-translokasie van die wortel epidermisselle na die xileem oop, naamlik vervoer deur die essensieel nie-lewende selwande en intersellulêre ruimtes, die sogenaamde "apoplast", of deur die lewende sitoplasmiese kontinuum tussen selle, die sogenaamde "simplast". Meeste eksperimen-

tele bevindings dui daarop dat fosfaatvervoer hoofsaaklik langs die simplast geskied. Dit is veral die geval wanneer fosfaat die radiale vetagtige kaspariese bande, wat die endodermale selle omring en dus alleenlik simplastiese beweging toelaat, bereik. Fosfaatbeweging van vakuool tot vakuool dra skynbaar nie veel tot netto vervoer in die korteks by nie. Simplastiese ionbeweging word blykbaar aangedryf deur diffusie vanweë 'n gunstige konsentrasiehelling en veral deur sitoplasmiese stroming. Faktore wat metabolisme in die algemeen strem, strem sitoplasmiese stroming en gevolglik ook fosfaattranslokasie. Die simplastiese geleidingstelsel word deur plasmodesmata — dun sitoplasmiese konneksies via mikroskopiese porieë tussen aangrensende selle — gehandhaaf. Plasmoliese, wanneer plantselle in oplossings geplaas word met 'n meer negatiewe osmotiese potensiaal as dié van die selsap, veroorsaak verbrekings van die plasmodesmata en belemmer dus fosfaatvervoer oor die wortel. Die vertragende effek van droogte op fosfaatvervoer kan hiervolgens verklaar word. Onder sulke kondisies is fosfaatvervoer aangewese op apoplastiese vervoer wat heelwat stadiger as simplastiese vervoer geskied.

'n Populasie van radio-aktiewe fosfaat molekules wat in die buite-oplossing van wortels toegedien word neem langer om die xileem te bereik as wat volgens die simplastiese vervoerhipotese verwag sou word. Wat skynbaar gebeur is dat die fosfaat gedurig uitruil met fosfaat wat alreeds in die sitoplasma en vakuool van kortikale selle aanwesig is. Trouens, fosfaat wat in die vakuool onder toestande van hoë fosfaat nutrisie akkumuleer, kan weer deur die plant as 'n fosfaat reservoer tydens toestande van lae grondbeskikbare fosfaat gebruik word.

Storting van fosfaat in die xileem

Fosfaat in die endodermis word hoofsaaklik in die xileem-elemente gestort, maar 'n beduidende gedeelte kan ook in die floeëmsap beland. Volgens klassieke teorieë vind hierdie ontladingsproses passief plaas (die fosfaatkonsentrasie van die xileem is in die orde van 2 mM, vergeleke met die 10 mM van die kortikale selle; eersgenoemde waarde kan egter aansienlik varieer na gelang die tempo van transpirasie) maar stemme wat meer onlangs opgegaan het, propageer aktiewe ontladingsmeganismes. Volgens hierdie mening speel die protoplaste van jong xileemsele 'n aktiewe rol in hierdie verband. Eksositose, dit wil sê die aktiewe uitskeiding van fosfaatgelaaiede mikro-vakuoles deur selle, word deur sommige navorsers voorgedien as 'n moontlike meganisme van fosfaatontlading deur perisikelselle wat aan die xileemsisteem grens.

Translokasie in die geleidingstelsel

Beweging in die xileem

Chemiese analises wat van xileemsap gemaak is, toon aan dat fosfaat hoofsaaklik in anorganiese vorm voorkom. Organiese fosforbevattende verbindings mag egter ook tot 'n mindere mate voorkom, afhangende van die metode wat gebruik word om die xileemsap te verkry.

Die opwaartse beweging van fosfaat en water in die xileem mag snelhede bereik wat 'n duisend keer meer is as dié oor die wortelkorteks. Die dryfkrag van hierdie beweging word veroorsaak deur (a) verskille in elektrochemiese gradient, en (b) massavloei van water en ione wat deur worteldruk en transpirasie gehandhaaf word.

Die xileemlumen is nie net eenvoudig 'n onaktiewe buis nie. Fosfaat word tydens opwaartse translokasie uitgeruil met fosfaat in aangrensende parenchimatiese xileem- en floeëmselle asook apoplastiese fosfaat, met die gevolg dat die samestelling en konsentrasie daarvan mag verander. Fosfaatbeweging van xileem na floeëmsap vind geredelik plaas hoewel dit dikwels teen 'n konsentrasiehelling geskied. Die gemak van hierdie laterale, en tweerigting vertikale, beweging maak fosfaat een van die beweeglikste voedingstowwe in die plant. Kalsium, daarenteen, is minder beweeglik en word nie op hierdie wyse deur die plant gehersirkuleer nie.

As ^{32}P aan spesifieke blare of wortels van 'n plant toegedien word, word radio-aktiwiteit na 'n sekere tyd slegs in sekere blare aangetref, terwyl blare wat tussenin, en dus nader aan die punt van toediening lê, oorgeslaan word. Hierdie tipe konflik kan gewoonlik opgelos word deur die vaskulêre geleidingstelsel van die betrokke plant te ontrafel. Anastomoses (fisiese kontak tussen geleidings-elemente) by sekere fillotaksiese punte, soos byvoorbeeld by nodes van grassoorte, veroorsaak gewoonlik bogenoemde merkingspatrone.

In bladwisselende bome vind daar 'n dramatiese toename in xileemfosfaat in die vroeë lente tydens rusverbrekings plaas, van sowat 0,07 mM na 1 mM binne die bestek van 'n week. Daar is aanduidings dat hierdie relatief skielike fosfaat translokasie eerder deur houtparenchimatiese verskaf word as deur verhoogde wortelopname. Bemestingsprogramme van vrugtebome in die herfs of vroeë winter het dié voordeel dat hierdie bergplekke van fosfaat aangevul word.

Beweging in die floeëmsap

Die verkryging van genoegsame hoeveelhede suiwer floeëmsap bied sekere probleme. 'n Interessante eksperimentele uitweg is om plantluise toe te laat om hulle stilette in die sifbuissele te plaas (iets wat hulle tot ongerief van baie produsente onfeilbaar doen), hulle te onthoof, en dan die sap wat vrykom te versamel.

Aktiwiteit van die ensiemfosfatase is betreklik hoog in floeëmsap en mag daartoe bydra dat anorganiese fosfaat vanaf organiese fosfaat tydens sapversameling gevorm word. Behalwe dat floeëmsap natuurlik ryk aan sekere koolhidrate is, bevat dit tot helfte van die totale fosfaat in organiese vorm. Talle ensieme kom ook voor en toedienings van anorganiese ^{32}P lei spoedig tot inkorporasie daarvan in 'n verskeidenheid van fosfaatesters. Floeëmsap weefsels en sap word gekenmerk deur redelike hoë UDP-Glukose (Uridien difosfaat Glukose, 'n nukleotied) en ATP (Adenosien trifosfaat)-konsentrasies. Nietemin word aanvaar dat beweging van fosfaat in die floeëmsap, soos in xileem weefsel, hoof-

saaklik in anorganiese vorm geskied. Daar is verskeie verwysings wat van die stimulerende effek van magnesium op fosfaattranslokasie melding maak. Die molekulêre meganisme hiervan is onduidelik, maar dit kan gegis word dat Mg ione 'n funksionele rol speel by fisiologiese prosesse wat in die floeëmsitoplasma matriks plaasvind. Onder andere, is dit byvoorbeeld bekend dat Mg ione benodig word om die strukturele integriteit van die ATP molekule te stabiliseer.

Die floeëmsiel is die hoofweg van fosfaatherdistribusie in die plant en translokasiesnelhede van 80 cm per uur is al gemeet. Om dié rede dan dat blaartoegedende fosfaat spoedig in ander dele van die plant aangetref word. Die proses van fosfaat akkumulering in die gespesialiseerde oordragselle van die fynvertakte floeëmsiel in die blaar en die daaropvolgende verspreiding daarvan na die res van die geleidingsbundels van die blaar, die blaarsteel en elders, is analoog aan fosfaatopname en vervoer in die wortel.

Translokasie tussen setels van produksie en verbruik

Namate kennis van voedingstof- en ioonbeweging in plante uitgebrei het, het dit duideliker geword dat verskille in fisiologiese status tussen verskillende weefsels translokasie eng beïnvloed. Sodanige studies het aanleiding gegee tot die idee van produksie- ('source') en verbruik- ('sink') setels en hul effek op translokasie in die geleidingsweefsel tussen hulle. Volgens hierdie sienswyse word die hoeveelheid stof en tempo van beweging daarvan bepaal deur die omvang en aktiwiteit van die betrokke produksie- en verbruiksetels. Die natuurlike setels van fosfaatverbruik in die plant is die meristematieuse en ander jong weefsels, terwyl voorsiening vanaf ouer of seniele blare en weefsels geskied. Wanneer 'n blaar ouer word, kan 'n groot persentasie fosfaat vir verbruik elders gemobiliseer word, iets wat byvoorbeeld nie die geval met kalsium is nie. Jong blare dien dus as verbruiksetels, maar namate hulle ouer word, word toenemende hoeveelhede fosfaat gemobiliseer.

Enige behandeling wat fisiologiese aktiwiteit versnel, verhoog 'n bestaande, of skep 'n nuwe verbruiksetel. Byvoorbeeld, aanwending van die fitohormoon, sitokiniene, bevorder selverdeling en veroorsaak dat 'n produksiesetel na 'n verbruiksetel omskep word.

Onder toestande van fosfaattekort kry weefsels en organe wat nader aan produksiesetels of die wortels geleë is voorkeur wat betref voorsiening. Meer fosfaat sal in die wortels van 'n fosfaatgebreklike plant agterbly as wat na die loofdele getranslokeer word. Omdat die graad van fosfaattekort dus meer akute in die bogrondse dele is, word groei hier meer aan bande gelê en word plante met 'n kenmerkende lae bogrondse/ondergrondse verhouding verkry. Die omgekeerde mag ook waar wees: as fosfaat aan die blare van plante met 'n fosfaattekort toegedien word, word die element preferensieel deur die loofdele benut en word bogenoemde verhouding vergroot. Aanduidings is egter dat

meristematieuse groeipunte voorkeur bo enige ander dele kry waar fosfaatbeskikbaarstelling op die spel is.

Die grootte en aktiwiteit van verbruiksetels het skynbaar 'n effek op die aktiwiteite van setels van opname (wortels) en vrystelling (ou weefsels). Maksimale tempo's van fosfaatabsorpsie deur wortels vind alleenlik plaas wanneer die behoeftes elders groot is.

Verspreiding in weefsels en selle

Dit is elders aangetoon dat aansienlike verskille in fosfaatkonsentrasies tussen organe en weefsels van dieselfde plant voorkom. Selfs wat die inhoud van selle betref geld die ou idee van homogene intrasellulêre verspreiding van metaboliete en voedingstowwe nie meer nie. Dit is onteenseglik bewys dat die fosfaatinhoud van selle ruimtelik varieer. Die begrip van 'poele' of 'kompartemente' binne 'n sel is 'n belangrike uitvloeisel van die hele struktuurfunksie rigting van die moderne biochemie wat as een van die grootste prestasies en uitdagings van hierdie vakgebied tel.

Indien verskillende sel-organelles (byvoorbeeld mitochondrieë, chloroplaste, ribosome) gefraksioneer en chemies ontleed word, blyk dit dat hulle kwalitatiewe en kwantitatiewe samestelling baie verskil. Kompartimentasie van verskillende metaboliete, byvoorbeeld suikers, aminosure en organiese sure, is al op dié wyse aangetoon. Ongelyke distribusie van fosfaat word insgelyks aangetref met 90 persent van die ester-P in die sitoplasma en 'n anorganiese fosfaatpoel wat hoofsaaklik in die vakuool gelokaliseer is. Laasgenoemde vervul 'n stoorfunksie aangesien groei tot stilstand kom wanneer vakuolêre fosfaat uitgeput is. Skynbaar vervul die anorganiese fosfaat in die sitoplasma ander essensiële funksies en is dit nie vir groei elders beskikbaar nie. Sitoplasmatiese fosfaatkonsentrasies word trouens redelik konstant gehou (5–20 mM), selfs onder toestande van 'n fosfaattekort, deur fosfaataanvullings vanuit die vakuool. In jong ongevakuoleerde selle of in saad word reserwe fosfaat as sg. fosfagene (stoorvorms van fosfaat) verskaf, naamlik polifosfaat en fitiensuur ('n derivaat van mio-inositol). Laasgenoemde is gewoonlik aanwesig as kalsium- of magnesiumsoute wat terselfdertyd as 'n bron van hierdie twee elemente kan dien. Fitiensuursintese in ontwikkelende saad word deur vogstremming en verhoogde fosfaatbeskikbaarheid gestimuleer. Fitiensuur is die vernaamste vorm van reserwe fosfaat in volwasse saad en kan tot 70 persent van die totale fosfaat uitmaak. Wanneer saad ontkiem vind daar sintese van die ensiem, fitase, plaas en word die fosfaat van fitiensuur weer vir groei vrygestel.

Fosfaatkompartimentasie in selle impliseer dat beweging daarvan aan bande gelê word. Mobiliteit in hierdie verband hang egter af van die vorm waarin fosfaat voorkom en die aktiwiteite van die verskillende sel-organelles. Aktiewe mitochondrieë het byvoorbeeld die vermoë om anorganiese fosfaat vinnig teen 'n konsentrasiehelling op te neem mits genoegsame hoeveelhede kalsium en magnesium beskikbaar is. Die chloroplastmembraan laat 3-fosfoglise-

riensuur geredelik deur maar nie anorganiese fosfaat nie. Verder is die aanduidings dat NAD (die kofaktor nikotienamied adenien dinukleotied) en fruktose-1,6-difosfaat makliker deur die chloroplastmembraan dring as NADP of fruktose-6-fosfaat.

Kompartmentasie word ook ten opsigte van ensieme van fosfaatmetabolisme aangetref. Betrekklike groot hoeveelhede fosfatases (ensieme wat fosfaatesters afbreek) word in plantweefsel aangetref. Die feit dat organiese fosfaat nie kwantitatief na anorganiese fosfaat deur hierdie groep ensieme gehidroliseer word nie, dui op skeiding tussen ensiem en substraat. In dierselle word fosfatases in 'n spesiale organelle, die lisosoom, geïsoleer, maar in plantselle word dit skynbaar teen die membraan wat die vakuool omsluit, die tonoplast, geberg. Wanneer so 'n sel verouder en seniel raak, word hierdie ensieme vrygestel en word fosfaat dus gemobiliseer vir gebruik elders. 'n Interessante, maar tot nogtoe onverklaarde bevinding, is dat fosfaattekorte fosfatase-aktiwiteit tot twintigvoud kan vermeerder.

Rol van fosfaat

Fosfaat neem aan baie biologiese reaksies deel, óf as reagens(e) of produk(te), óf as kofaktor. Dit is dus nie verbasend dat algemene fisiologiese aktiwiteit nou met fosfaat-beskikbaarheid gekorreleer is nie.

Osmotiese rol

Ten einde turgordruk op te bou en te handhaaf moet plantselle genoeg osmoties-aktiewe stowwe bevat. Die teenwoordigheid van sulke stowwe verseker 'n lae waterpotensiaal en hou die selle in 'n gespanne toestand. Wanneer selle turgordruk verloor word tipiese simptome van verwelking waargeneem. Fosfaat in anorganiese en organiese vorm lewer wel 'n bydrae tot osmotiese potensiaal, maar, behalwe vir sommige seediëre, speel dit nie 'n prominente rol in die verband nie. Wat anorganiese anione betref is dit veral die nie-metaboliseerbare anione, soos chloried, wat belangrik is (Cl-konsentrasies tot 200 mM is moontlik).

Rol in koolhidraatmetabolisme

Dit is sedert die eerste kwart van hierdie eeu bekend dat byvoegings van fosfaat alkoholiese fermentasie bevorder. Die rede hiervoor was onduidelik totdat die teenwoordigheid van verskeie suikerfosfate, en hulle rol by glukose-katabolisme, aangetoon is. Latere werk, veral deur bekende biochemikers soos Embden, Parnas, Warburg, Neuberger en andere, het in daaropvolgende jare die volledige glikolitiese skema ontrafel. Glukose word volgens hierdie skema aan fosfaat gekoppel om verskeie heksose- en triose-fosfaat-verbindinge te vorm en 'n sekere beperkte hoeveelheid bruikbare energie, as ATP, word vrygestel. Die intermedieë verbindinge van hierdie skema het vanweë hulle organiese verbinding met fosfaat 'n negatiewe lading en kan nie maklik deur biologiese membrane dring nie. Hulle word gevolglik tot hoofsaaklik die sitoplasma beperk. Die nor-

male endproduk onder aerobiese toestande, pirodruisuur, het egter 'n laer ladingsdigtheid en word geredelik deur die mitochondrieë opgeneem waar dit via die Krebs-siklus tot CO₂, water, protone en hoë-energie elektrone verbrand word. Die verskillende organiese sure van die Krebs-siklus is ongefosforileer, maar diffusieverliese word in hierdie situasie waarskynlik deur die ladingsbydrae van die twee of drie karboksielsuurgroepe per molekule beperk.

Die terminale deel van aerobiese oksidasie bestaan daaruit dat die hoë-energie elektrone wat tydens aerobiese oksidasie vrygestel word, in die elektrontraerketting van die binneste mitochondriese membraan na ATP omgesit word. Biochemici is tans nog verdeeld oor die presiese meganisme van hierdie sogenaamde oksidatiewe fosforilasie. Een gedagtegang het dit dat 'n (onbekende) hoë energie gefosforileerde verbinding tydens elektronvloei gevorm word, en dat hierdie energie dan benut word vir die vorming van ATP vanuit ADP (Adenosien difosfaat) en anorganiese fosfaat. Volgens die sogenaamde chemie-osmotiese teorie, egter, word die elektrochemiese energie van 'n protongradient wat tydens elektron oordraging ontstaan vir hierdie doel gebruik. Dit word gepostuleer dat 'n membraan-gelokaliseerde ensiem, adenosien trifosfatase (ATPase), die reaksie: $ADP + P + \text{energie} \rightleftharpoons ATP + H_2O$ omkeerbaar kan laat plaasvind. Onkruidodders soos die dinitro's inhibeer ATP sintese sonder om elektronvloei na suurstof stop te sit. In die teenwoordigheid van hierdie sogenaamde ont-koppelaars word fosfaatopname geïnhibreer.

Lig-energie kan ook in die chloroplaste van groen plante gebruik word vir die sintese van energierike fosfaatverbindinge, 'n proses wat as fotofosforilasie bekend staan. Die presiese baan wat deur die geaktiveerde elektrone gevolg word is nog 'n strydpunt onder fotobioloë, maar die sogenaamde "Z-skema", wat twee fotosisteme in serie postuleer, geniet baie aandag. ATP-sintese vind skynbaar op min of meer dieselfde manier in chloroplaste en mitochondrieë plaas alhoewel die organisasie en aard van die komponente van die elektrontraerketting verskil.

Die vry-energieverandering wat plaasvind wanneer ATP na ADP gehidroliseer word is genoegsaam om talle sintetiese reaksies te dryf. So byvoorbeeld is proteïensintese afhanklik van ATP, trouens, elke peptiedband wat gevorm word vereis die hidrolise van stoigiometriese hoeveelhede ATP. Om al die anaboliese reaksies en prosesse waarin ATP 'n rol of vermoedelik 'n rol, speel, te noem sou heelwat spasie in beslag neem en word nie hier gepoog nie.

Rol as kofaktor

Baie ensiematiese reaksies vereis een of ander kofaktor vir doeltreffende funksionering. Feitlik al die bekende ko-ensieme bevat fosfaat as deel van hulle strukturele formule, byvoorbeeld NAD, NADP, Ko-ensiem A, ATP, ander nukleotiedes en nukleosiedes, FAD (flavien adenien dinukleotied), piridoksal fosfaat, TTP (tiamien pirofosfaat), Vita-

mien B₁₂, en FMN (flavien mono-nukleotied). Vanweë die rede is fosfaat dus gemoeid by uiteenlopende reaksies en prosesse soos glikolise, respirasie, fotosintese, stikstofvaslegging, aminosuurmetabolisme, chlorofilsintese, proteïensintese, lipiedmetabolisme, sulfaatmetabolisme, ensomeer. Geen wonder, dus, dat fosfaattekorte plantegroei ernstige benadeel.

Rol in strukturele selkomponente

Die sentrale dogma van die molekulêre biologie bevat die idee dat genetiese informasie in die DNA (Deoksi-ribonukleëinsuur) van die kern gestoor word, en dat hierdie informasie benut word vir die eksakte polimerisasie van aminosure om proteïene te gee. Die ruggraat van die oorbekende DNA dubbelspiraalstruktuur word uit alternatiewe suiker en fosfaatresidue saamgestel. Die hoë elektrondigtheid van die fosfaat vergemaklik interaksies tussen DNA en die nukleo-proteïene wat die basis van chromosoomstruktuur uitmaak.

RNA, die stof waaruit ribosome grotendeels bestaan, is struktureel naverwant aan DNA, en is onontbeerlik vir proteïensintese. Dit is duidelik dat gebrek aan die sleutelkomponente m-RNA (boodskapper RNA, wat genetiese informasie vir proteïensintese van die kern na die setels van sintese oordra) en t-RNA (oplosbare of oordrag RNA wat geaktiveerde aminosure na die setels van peptiedbandvorming in die ribosome vervoer) proteïensintese ernstig sal benadeel.

Fosfolipiede vorm 'n klas verbindings met 'n belangrike strukturele funksie, naamlik, tesame met proteïene, as

deel van selmembrane soos die plasmalemma, die tonoplast, die endoplasmiese retikulum, die kernmembraan en membrane wat die sel-organelles van die sitoplasma afsluit. Sintetiese dubbellaag fosfolipiedmembrane is onlangs berei met fisiese en permeabiliteitseienskappe wat nou met die van biologiese membrane ooreenstem. Dit is verder bevind dat divalente ione soos Ca⁺⁺ 'n belangrike rol in die stabilisering van sodanige strukture speel en dat dit permeabiliteit betekenisvol wysig.

Bibliografie

- BEEVERS, H., 1969. Metabolic sinks. In: *Physiological aspects of crop yield*. Eds. Eastin, J.D., F.A. Haskins, C.Y. Sullivan and C.H.M. van Bavel. pp. 169-180. Am. Soc. Agron. & Crop. Sci. Soc. Am., Madison, Wisconsin.
- BIELESKI, R.L., 1973. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. *Ann. Ref. Plant Physiol.*, 24, 225-252.
- HIYAMA, T., 1973. Electron transport in green plant photosynthesis. *What's New Plant Physiol.*, 5(7), 1-5.
- LÄUCHLI, A., 1972. Translocation of inorganic solutes. *Ann., Rev. Plant Physiol.*, 23, 197-218.
- LEHNINGER, A.L., 1971. *Bioenergetics*, Second Edition. W.A. Benjamin, Inc., Menlo Park, California.
- NISSEN, P., 1973. Multiphasic uptake in plants. I. Phosphate and sulfate. *Physiol. Plant.*, 28, 304-316.
- OAKS, A., and R.G.S. BIDWELL, 1970. Compartmentation of intermediary metabolites. *Ann. Ref. Plant Physiol.*, 21, 43-66.