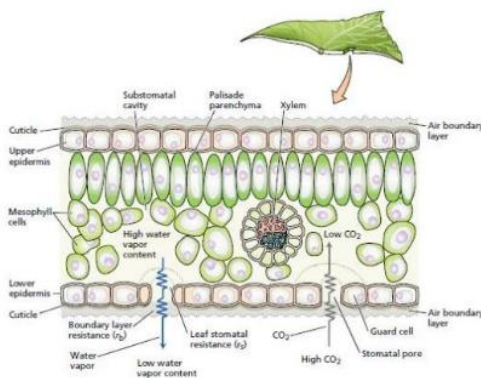


4. Gaia: HOSTOTIK ATMOSFERARAKO UR-MUGIMENDUA.

Hostoaren anatomia. Uraren transpirazioan parte hartzen duten indarrak eta faktoreak. Estomen fisiologia. Transpirazioa baldintzatzen duten faktoreak.

Sustraietatik xurgaturiko ura xilematik hostoetara garraiatu egiten da, bertan uraren beharra duten prozesuak asetzeko eta zelulak ur eta mantenugaiz hornitzeko. Hostoetan ura beharrezkoa da fotosintesia burutzeko, eta soberan dagoen ura ur lurrun gisa kanporatzen da atmosferara estomen bitartez.



Hostotik atmosferarako bidean, ura xilematik mesofilo zelulen pareta zelularretara bideratzen da, eta hor, hostoaren aire-espazioetan barrena lurruntzen da. Ur lurrun hau, ondoren, hostotik kanporatzen da poro estomatikoaren bitartez. Landarean, ur likidoa bere ur potentzialaren arabera mugitzen da, baina egoera gaseosoan egonda, kontzentrazio gradientearen arabera mugitu egiten da; horregatik, ur-lurruna kanporatu egiten da, gradientearen arabera, barnealdean kanpoaldean baino ur lurrun

handiagoa dagoelako.

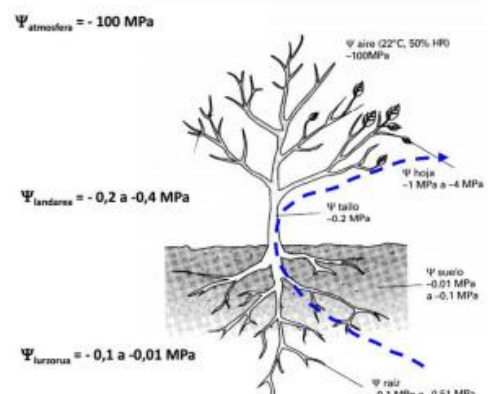
TRANSPIRAZIOAN PARTE HARTZEN DUTEN INDARRAK.

Transpirazioa bi faktore nagusiren menpe dago: hostoetako aire-espazioen eta kanpoko aire-masaren arteko ur-lurrunaren kontzentrazio diferentziaren menpe, eta ur-lurrunaren kanporaketa bidean agertzen diren erresistentzien eta konduktantziaren menpe.

- HOSTO ETA ATMOSFERAREN ARTEKO UR-LURRUNAREN KONTZENTRAZIO DIFERENTZIA.

Atmosferan ur-lurruna metatu egiten da. Atmosferan metatzen den ur-lurrun kuantitatea hezetasun erlatiboaren (eta beraz, tenperaturaren) menpekoa da.

Hezetasun erlatiboaren kontzeptua definitzen zaila da. Aire masa batek ur-lurrun kuantitate jakin bat gorde dezake, ur lurrun kuantitate hori saturatu baino lehen, hau da, kondentsatu eta likido bihurtu baino lehen. Hezetasun erlatiboa, aire masa batek gorde dezakeen ur lurrunaren eta



saturazio mailara iritsi aurretik gorde dezakeen ur-lurrun kantitate maximoaren arteko erlazioa da, nolabait.

Esan bezala, atmosferan metatzen den lurruna, hezetasun erlatiboaren arabera da, eta zenbat eta hezetasuna txikiagoa izan, orduan eta ur lurrun gutxiago egongo da atmosferan metatua, eta alderantziz. Hezetasuna tenperaturaren arabera da.

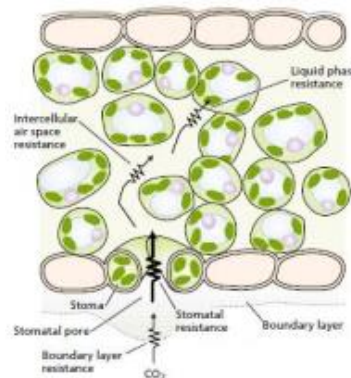
Uraren mugimendua, ur potentzial balio negatiboetatik, balio are negatiboagoetara ematen da, eta lurzoruan baino balio negatiboagoak aurkitzen ditugu atmosferako altueran gora egin ahala. Landareetan zehar, atal edo organo ezberdinen arabera, ur potentzialaren balioa aldatu egiten da. Sustraitik hostorako mugimenduan negatibotuz doa, eta nahiz eta hostoetako ur potentziala $-1/4$ MPa artean egon,



atmosferak askoz negatiboagoa da (-100 MPa) eta urak hostoetatik atmosferara mugitzeko joera dauka. Atmosferak sortutako presio honek neurri handi batean baldintzatu eta ahalbidetzen du transpirazio prozesua, eta honetaz ari gara atmosferak landareari "tira egiten diola" ura kanporatzeko esaten dugunean (praktiketan ikusi genuena). Ura, jakina den bezala, estometatik kanporatzen da.

○ KONDUKTANTZIA KONTZEPTUA.

Hostoaren konduktantziak eragina du transpirazio prozesuan. Nahiz eta landare barneko ur potentzialaren eta atmosferako ur potentzialaren artean gradiente handia eta egokia egon, estomek erresistentzia eskainiko diote transpirazio prozesuari itxita badaude. Xilemako urak zelula parenkimatikoak zeharkatu behar ditu esto metara heldu arte eta bertan lehen erresistentzia topatuko du, hostoaren erresistentzia estomatikoa alegia. Estomak zeharkatzeko gai izatekotan, muga geruzaren erresistentzia ere gaititu beharko du, azkenik atmosferara heltzeko.

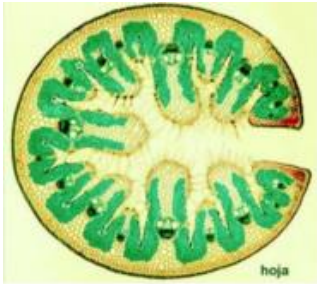


Zer mugatzen du muga geruzaren lodiera?

Estomen kanpoaldean dauden hostoen ileek, aire gehiago mantentzen dute estomaren inguruan eta horrela muga geruza loditzen da.

Geruzaren lodiera ez da konstantea, eta baldintzen arabera aldatu daiteke. Ur potentziala ileen gune horretan 0 baliotik gertu dago, eta ur potentzialaren gradiente txikiagotzen denez, zailagoa da ur galera ematea. Geruza zenbat eta lodiagoa izan, gradiente txikitu egiten denez ur gutxiago galtzen da. Nahiz eta irekita dauden estomen kopurua handia izan, muga geruzaren lodierari esker, galtzen den ur kopurua murriztea lortzen da, eta estomen bidezko CO_2 sarrera

optimizatzen da. Haizearen abiadurak eragina du muga geruzaren lodieran; zenbat eta abiadura handiagoa izan, gehiago mugituko da estomen inguruko aire-geruza hori eta finagoa bihurtuko da.



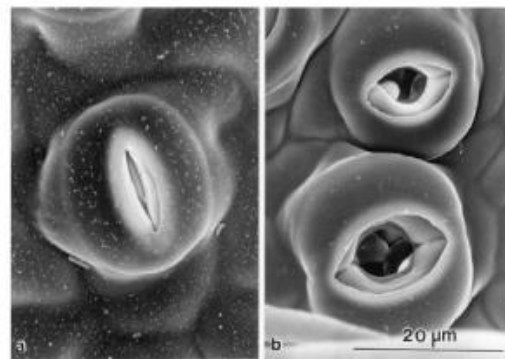
Gradiente txikitu eta ur galera murrizteko, landare batzuek beste estrategia batzuk garatu dituzte. Estrategietako bat, hostoak tolestea da eta tolesduraren ondorioz barrunbeak eratzen dira. Barrunbe hauetan dagoen airea egonkorra eta estatikoa da, eta kanpo ingurunearen eta landarearen ur potentzialaren arteko gradientea murrizten denez, ur galera optimizatzen da.

Hostoen konduktantzia hoston zeharreko ur fluxuaren tasa da ur potentzialarekiko, eta sistema konplexu baten funtzionamendua laburbiltzen du. Bi konduktantzia nagusi bereiz daitezke: **xilemaren konduktantzia (Kx)**, zeina xilemako hodien menpekoa izango den, eta **xilemaren kanpoko konduktantzia (Kxk)**, zeina estoma kantitatearen, estomaren egoeraren (irekiak/itxiak), xilema eta estomen arteko distantziaren mesofilo zelulen geruzaren eta muga geruzaren menpekoa den.

Akuaporina transmintz proteinak ere garrantzitsuak dira konduktantzian, hauek uraren mugimendua ahalbidetzen baitute, eta modu honetara xilema kanpoko konduktantzia kontrolatzen delako.

ESTOMEN FISILOGIA.

Estomak landare baskular zein primitiboetan agertzen diren egiturak dira. Hostoetako kutikulak izaera iragazkaitza eskaintzen dio hostoari, eta fotosintesia burutzeko beharrezkoak diren gas elkartrukeak egiteko modua poro estomatikoaren bidezkoa da. Estomak orokorrean hostoen alde abaxialean (beheko aurpegian, eguzkiaren argitik babestuak) kokatzen dira eta espeziearen arabera estomek hartzen duten hosto azalera aldakorra da.

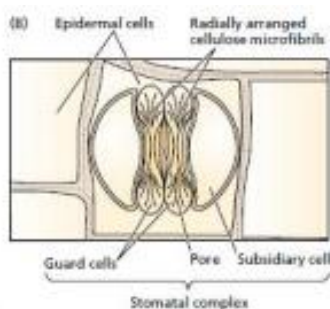


Ur galera ekidin ahal izateko, landareak berak erregulatu dezake estomen irekiera eta itxiera estrategikoa. Gauez, landareek ez dute fotosintesarik egiten, eta beraz, ez da CO₂rik behar hosto barruan; horregatik, estomak itxi egiten dira eta modu honetara saihesten dira beharrezkoak ez diren ur-galerak. Goiz eguzkitsu batean, ura soberan dagoenean eta eguzki argiak fotosintesi maila handia estimulatzen duenean, hostoaren barneko CO₂ eskaera handia da eta poro estomatikoak asko zabaltzen ditu. Baldintza hauetan ur asko galtzen da transpirazioz, baina ur hornidura ere handia da. Egoera lehorretan ordea, estomak itxi edo gutxi irekitzen ditu, deshidratazioa ekiditeko.

Erregulazio hau **konplexu estomatikoak** burutzen du, poro estomatiko batez, bi guarda-zelulez eta (batzuetan) bi zelula laguntzailez osatua dagoena.

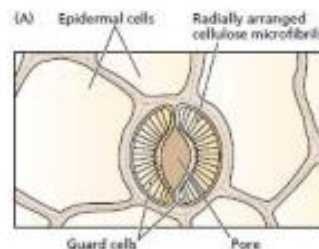
Bi estoma mota dago, landareen arabera: gramineoetan eta zenbait monokotiledoneoetan agertzen direnak eta gainerako monokotiledoneo, dikotiledoneo, gimnospermo, iratze eta goroldiotan guztietan agertzen direnak.

Batez ere, morfologian ezberdintzen dira. Bi estoma motetan, zelulosa mikrozuntzekin antolamendua oso garrantzitsua da. Guarda zelulen paretak oso bereizgarriak dira, eta lodiera desberdineko zonaldeak dituzte zelula berean.



Gramineoetan agertzen diren estomen guarda zelulek, erraboil itxurako muturrak dituzte, eta guarda zelulen muturren artean “barra” antzeko bat ageri da. Bi barra horien arteko zirrikitua poroa da. Erraboila formako puntan zelulosa zuntzak modu erradialean antolatzen dira, eta erdialdeko barra horretako paretak oso lodia da. Erraboila formako puntak puzgarriak dira, eta bertako bolumena handitu ahala, aipaturiko barrak elkarrengandik banatzen dira eta poroa zabaltzen egiten da.

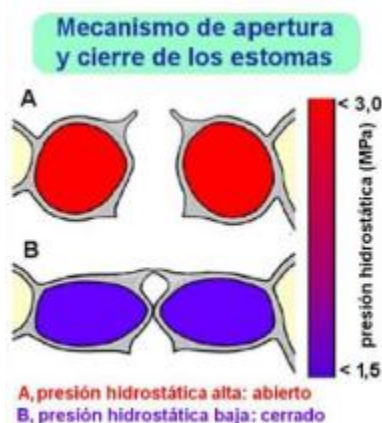
Dikotiledoneoetan agertzen diren guarda zelulek ordea, giltzurrun forma dute eta bi zelulen erdialdean poroa agertzen da. Horrelako guarda zelulek batzuetan zelula laguntzaileak izaten dituzte, baina bestela zelula epidermiko arruntez daude inguratuak. Guarda zelula hauetan ere, zelulosazko mikrozuntzekak erradialki antolatuak ageri dira, baina zelula osoan barrena. Guarda zelularen barneko paretak (giltzurrun forma izanda, kurbarik txikiak kokatzen den paretak, barnekoa) lodiagoa da kanpokoa baino. Honen ondorioz, guarda zelulak bolumena irabazten duenean eta puzten denean, kanpoaldeko paretak ahulagoa kanporantz okertzen da eta poroa zabaltzen egiten da.



ESTOMEN FUNTZIONAMENDUA.

Normalean gauz estomak itxita egoten dira ur galera ekiditeko eta goizean goiz zabaltzen egiten dira fotosintesiaren argiaren fasea burutzeko. Landareak goizean argia xurgatzen duenean zeoxantina karotenoidea kitzikatu egiten da (besteak beste) eta tirosina kinasa entzima aktibatzen da. Honek, guarda zelulako mintzean dagoen ATPasa fosforilatu egiten du, aktibatuz. Modu honetara, protoiak zitosoletik kanporatuko dira gradiente elektrokimikoaren aurka, energia gastatuz.

Protoi irteera honek zitosoleko pHa basikotzen du, 5.2-ko balioetik 5.6-kora igarotzen da. Egoera honetan, potasio ioiak berriz barneratzen dira gradientearen alde eta

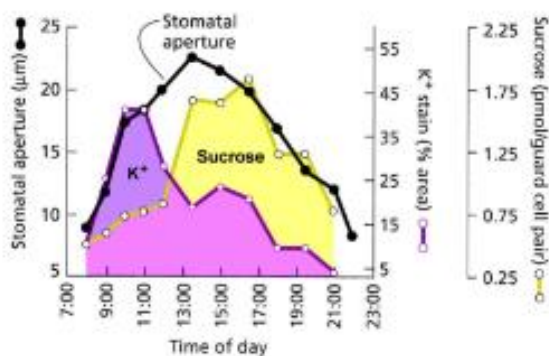
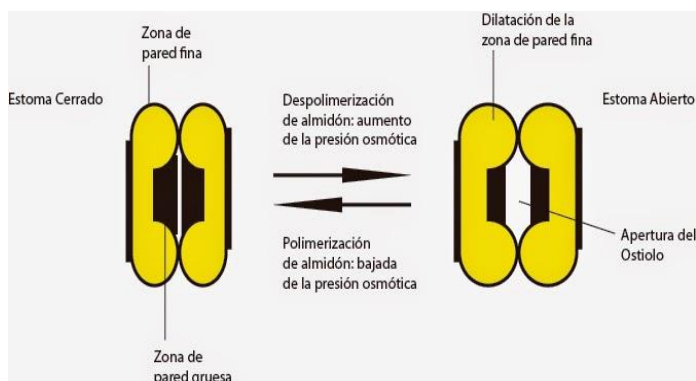
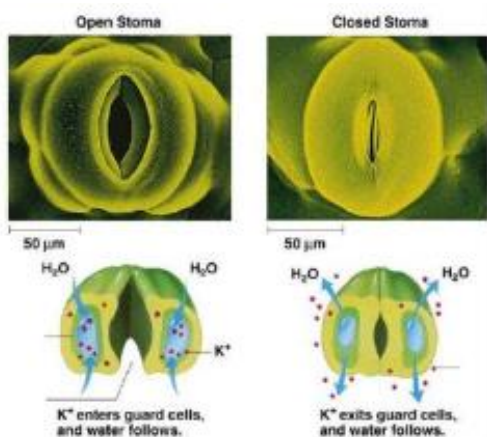


kanal beretik kloro ioiak barneratzen dira. Kargak orekatzeko asmotan, potasio ioiak ere zelula barnera sartzen dira. Ioien sarrera honen ondorioz, potentzial osmotikoa negatiboago bilakatzen da.

PH basikoaren ondorioz, PEP karboxilasa entzima aktibatu egiten da eta CO_2 a finkatzen du lehenik oxalazetato bihurtuz eta gero malato bilakatuz. Malatoa, potasioa eta kloroa bakuolara sartzen dira eta sortutako potentzial osmotiko negatiboak baita ere laguntzen du ur potentziala negatiboago bihurtzen, eta beraz, zelula eta bakuolo barnera ura sartzen.

Aurreko gaietan ikusi den bezala, ur potentziala beste potentzial batzuen menpe dago, eta horietako bat potentzial osmotikoa da. Potentzial osmotikoa negatiboago bihurtzen denean, (beste aldaketarik ez badago) ur potentziala ere negatiboago bilakatuko da. Beraz, guarda zelulen ur potentziala negatibotzen denez, inguruko zeluletako urak ur potentzialaren gradientearen alde egingo du eta guarda zeluletara sartuko da.

Guarda zeluletara ura sartzean, zelulak puztu egingo dira eta estomak irekiko dira. Giltzurrun formako estometan, guarda zelulak puztearen ondorioz, poroa pixkanaka handitzen joango da. Gramineoetan agertzen diren estometan ordea, ura erraboi formako ertzetan metatuko da eta guarda zelula baten ertzek beste guarda zelulen ertzekin topo egiten dutenez eta elkarri bultzatzen diotenez, erdialdeko zirrikitua, estoma, ireki egingo da.



Ondoko grafikoan, estomen irekieraren, argi intentsitatearen eta sakarosa kontzentrazioaren arteko erlazioa adierazi da.

Argia intentsoago bihurtu ahala (eguerdian), estomak irekitzen dira. Fotosintesia burutzen denez, materia organikoa sakarosa gisa metatzen da eta potentzial osmotikoa negatiboago bihurtzen da.

Hasiera batean, estomen irekiera prozesuan potasio eta kloro ioiak dira batez ere potentzial osmotikoa murrizten dutenak, baina behin fotosintesia hasita, sakarosaren metaketak eragiten du potentzial osmotikoaren jaitsiera hori. Sakarosa murriztu ahala, estomak itxiz doaz.

Argi kantitate murriztuak, fotosintesiaren murrizketa dakar eta ondorioz, sakarosa gutxiago ekoiztu eta metatzen da. Honek, guarda zelula barneko ur potentziala 0-tik hurbilago bihurtzen du eta ura, bere potentzial gradientearen arabera guarda zeluletatik irtengo da. Honek, estomen itxiera eragingo du.

TRANSPIRAZIOA BALDINTZATZEN DUTEN FAKTOREAK.

Bai landarearen barne baldintzek zein inguruneek eragina dute transpirazio prozesuan. Ondorengo faktoreek mugatzen dute transpirazioa:

INGURUNEO FAKTOREAK.

- **Temperatura:** lurzoruan ur asko badago eta transpirazioan galtzen dena orekatzen bada, nahiz eta temperatura altua egon, estomak irekita mantentzen dira. Temperatura altuarekin normalean estomak itxita mantentzen dira ur galera ekiditeko, baina lurzoruan nahiko ur baldin badago, irekita mantentzea komenigarria da hostoak hozteko edo gehiegi ez berotzeko.
- **Hezetasun erlatiboa:** hezetasun erlatiboa handitu ahala, atmosferan ur-lurrin gehiago agertuko da eta bertako ur potentziala murriztuko da. Ur potentzialaren gradiente txikiagoa denez (eta beraz, ura galtzeko zailtasun gehiago egongo denez) estomak zabalik mantentzea daitezke CO₂ sarrera optimizatuz, ura galtzeko arrisku gutxiagorekin.
- **Haizearen abiadura:** haizearen abiadurak muga geruzaren lodiera baldintzatzen du. Zenbat eta abiadura azkarragoa izan, muga geruzako airea bizkorrago mugituko da eta bere lodiera murriztu egingo da. Lodiera murriztean, ur potentzialaren gradiente handitu egiten da eta ura galtzeko arrisku gehiago dauka, hau da, transpirazio gehiago gertatuko da. Beraz, lurzoruan ur eskuragarritasunaren arabera zabaldu edo itxiko ditu landareak estomak; nahikoa ur badago, transpirazio bidezko galera konpentsatzen da, baina ez badago nahiko, estomak itxiko dira.
- **Argia:** argia baldin badago, estomak zabaldu egingo dira fotosintesia burutzeko ezinbestekoa den CO₂a barnera sartu ahal izateko.
- **CO₂ kontzentrazioa:** atmosferako CO₂ kontzentrazioa altua denean, barruranzko difusio tasa altuagoa da eta beraz, fotosintesi tasa ere emendatzen da. CO₂ kontzentrazioa guarda zeluletan altua denean, PEPE karboxilasa entzimak etengabe finkatzen du CO₂a malato eran. Saturazio puntu batera heltzean, malatoak ezin izango du bakoilora sartu eta medioa azidifikatzen hasiko da. Prozesu honek atzeraelkadura bat eragiten du, ingurune azidoak PEP karboxilasa inhibitzen baitu. Estoek orduan, ixteko joera izango dute, baina fotosintesi tasa murriztu gabe, CO₂a kontzentrazio gradientearen arabera sartuko delako difusioz.

LANDAREAREN FAKTOREAK.

- **Ur eskuragarritasuna:** ur gutxi baldin badago, estomak ixten dira eta sustraien hazkuntza estimulatuko da ahalik eta ur gehien lortzeko. Sustraien egiturak, beraz, zehaztuko du transpirazioa, sakontasuna eta sustraien adarkadura maila,

besteak beste. Zenbat eta azalera gehiago hartu sustraiek, ur gehiago lortuko du landareak eta gehiago transpiratuko du.

- **Azido abszisikoa (ABA):** hormona hau estres hidrikoaren aurrean jariatu egiten da, ur gutxi dagoenean. ABA xilematik gora mugituko da estometara iritsi arte eta bertan, potasio eta kloro kanalak inaktibatzen ditu, ioiak guarda zeluletan sartzea ekidinez. Modu honetara, potentzial osmotikoa ez da negatiboago bihurtuko eta ura ez da guarda zeluletara sartuko, eta estomak ez dira irekiko.
- **Akuaporina kantitatea.**
- **Pubeszentzia.**
- **Hostoaren azalera:** transpirazioa altuagoa izango da hostoaren azalera handiagoa baldin bada. Hostoaren kurbatura mailak ere eragina izango du transpirazioan, zuzenean jasotzen den argi kantitatea baldintzatzen delako.
- **Hostoen distira:** hosto distiratsuek argi izpiak isaladatzen dituzte, eta hostoak fresko mantentzea baimentzen dio landareari, estomak irekita dauden bitartean eta fotosintesia egiten duen bitartean.