

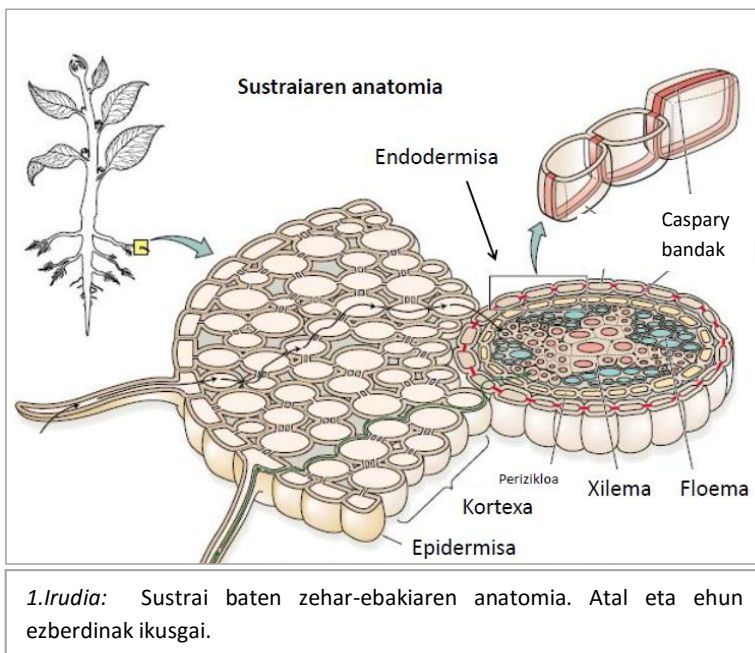
## 3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

### Sarrera

Aurreko gaian ikusi zen bezala, uraren mugimendua SPAC bitartez modu jarrai eta etengabe batean gertatzen da, ur potentzial handienetik txikienerako gradientea jarraituz (egoera fisiologiko arruntetan: lurzoru → landare → atmosfera)

### Sustraiaren anatomia

Sustrai baten zehar-ebakia eginez gero, ehun ezberdinez osatutako atalak bereiz daitezke (ikus 1.irudia):



Epidermisa: Kanpo-ingurunearekin kontaktuan dagoen zelula geruza distala da.

Bertatik **ile xurgatzaileak** garatzen dira; hau da, zelula epidermikoek mintza eta paretaren luzapenetatik eratutako luzakin bereziak. Oso gazteak dira, beraz ez dute paretan ez lignina, ez suberinarik, horrek urarekiko iragazkortasuna emendatzen du. Ura zelula eraldatu hauetara igarotzeko, zelula hauen ur-potentziala negatiboagoa izan beharko da lurzoruarekin konparatuz; horrela, ura

gradientearen alde igaroko da. Sustrai osoan zehar ura xurgatu dezaketen zelula bakarrak ile xurgatzaileak dituzten zelula epidermikoak dira. Beste sustraieko anatomia guztia zurruntasun eta euste-funtzioa betetzen du.

Kortexa: Lodiera aldakorra duen tarteko ehuna da.

Endodermisa: Zelula geruza bakarraz osatutako ehuna da.

Bertako zelulek **Caspary bandak** (edo zerrendak) dituzte euren periferian. Banda hau suberinaz eratutako geruza iragazkaitza da eta uraren mugimendua oztopatzen du, modu honetan, urak nahita nahiez zelularen zitoplasman zehar pasa behar duelarik. Zelula hauek xilemako zeluletara ailegatu baino pixka bat lehenago daude, eta beraien pareta hain iragazkaitza dela eta, uraren sarrera intrazelularra eragiten dute. Modu honetan, Caspary banda honek iragazki bat bezala funtzionatzen du hainbat

### 3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

konposatuekiko, landarea babestuz. Hau gertatzen da, batez ere, bide apoplastikotik datorren ura garbitzeko; izan ere, bide sinplastikoko ura iada sartu da zelularen zitoplasmara.

Urak caspary bandak zeharkatu ondoren periziklora heltzen da eta bertatik xilemako zeluletara pasatzen da.

Perizikloa: Garraio-ehunak inguratzen dituen zelula geruza bakarraz osatuko ehuna da.

Estela (=Garraio-ehunak): Xilema eta floemadun gunea da.

#### Uraren garraioa sustraian zehar

Landareak ura eskuratu ahal izateko, honen garraioa kanpo-ingurunetik sustraiaren xilemako zeluletaraino gertatzen da, horretarako aurrez ikusitako ehun ezberdinak eta hauen elementuak (pareta, mintza,...) zeharkatuz.

Garraio horretan, uraren mugimendua zailtzen duten landare sustraiko zenbait **erresistentzia** hartu behar dira kontuan:

- Ile xurgatzaileen zelula pareta eta mintz plasmaticoa.
- Distantzia (Epidermisetik → Endodermiseraino): Hau da, kortexaren lodiera. Honen arabera, urak duen oztopoa ezberdina izango da sustrai mota bakoitzean.
- Caspary banda: Geruza iragazkaitz honek, ura endodermiseko zelulen barnetik (zitoplasmatik) garraio selektiboaren bidez igarotzea behartzen du.
- Distantzia (Periziklotik → Xilemaraino): Hau da, (endodermisa igaro ondoren) ura xilemaraino heldu arte jarritako oztopoa.

Aurrekoa kontuan hartuta, beraz, garraioaren baldintzatzaile edo eragin faktore garrantzitsuenak **LANDAREAREN MORFOLOGIA** izango da; Hau da, sustraiko **ile xurgatzaile kopurua** eta **kortexaren lodiera**.

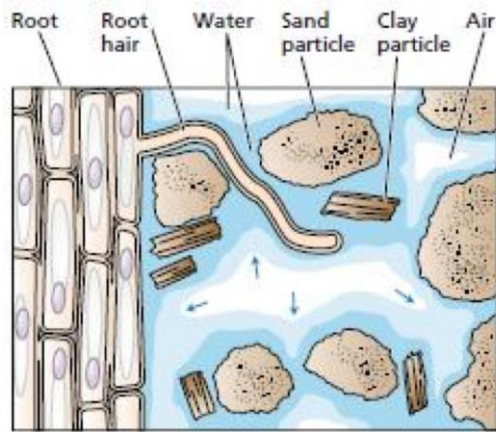
Uraren xurgapenari dagokionez, esan beharra dago, ura ez dela sustraiaren zati guztietan ematen, baizik eta **ile xurgatzaileak dauden gunean SOILIK** gertatzen da (ikus 2.irudia); Izan ere, hauetan topatzen da **erresistentzia minimoa** ileetako mintz/pareta finak eta lignina ezaren ondorioz.

Gainontzeko sustrai guneean: Zati helduak lignifikatuak daude eta dagoeneko ura xurgatzeko ahalmena galdu dute eta zati meristematikoko apikalak, aldiz, sustrai-zelula berriak etengabe sortzeaz arduratzen dira.

Bestalde, uraren xurgapena neurtzeko kontuan hartu beharreko faktoreak hurrengoak dira:

1. Lurzoru eta landarearen arteko **ur-gradientea**

### 3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa



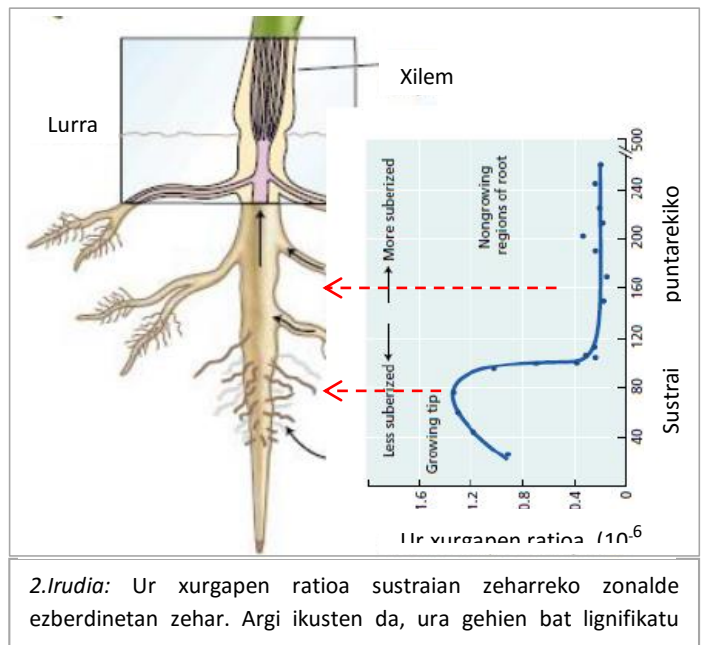
2. Sustraiaren **konduktantzia** (=ura sustraian zehar mugitzeko erraztasuna (erresistentziaren aurkako kontzeptua)). Jakinik, ura ile xurgatzaileen bitartez barneratzen dela sustraia, ile xurgatzaile hauen KOPURUA eta TAMAINA oso garrantzitsuak izango dira sustraiaaren konduktantzian, ur gutxiago edo gehiago xurgatzea eragingo baitute.

Sustraiaren zeharreko mugimendua, ur potentzialaren eta kanalen iragazkortasunaren menpekoa izango da, beste hainbat faktoreren artean.

Sustraiaren konduktantzia erradiala da, ile xurgatzaileetatik xilemaraino; baina xilematik gora, beste motako konduktantzia ematen da, grabitatearen kontra, konduktantzia axiala deitua.

Konduktantzia axialean, xilemako hodien lodierak, kantitateak, etab eragina dute.

Adibidea: Birlandaketetan oso garrantzitsua da landaren sustraiekin batera, LURZORU ZATI BAT hartzea eta UREZTAPEN UGARIA gauzatzea birlandatu ondoren, horrela, mikroskopikoak diren ile xurgatzaile kopuru handia bermatu eta ur xurgapena optimizatzea lortzen delako, hurrenez hurren.



Urak, sustraitik sartu eta behin ileetan dagoela hiru bide jarraitu ditzake xilemara heltzeko: (ikus 3. Irudia):

- a) Bide apoplastikoa: Ura zelula ARTETIK mugitzen da; hau da, zelulen PARETAN ZEHAR mugitzen da eta EZ du mintza edota zitoplasma zeharkatzen(\*). Bide hau jarraituz urak ABIADURA HANDIA darama.

### 3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

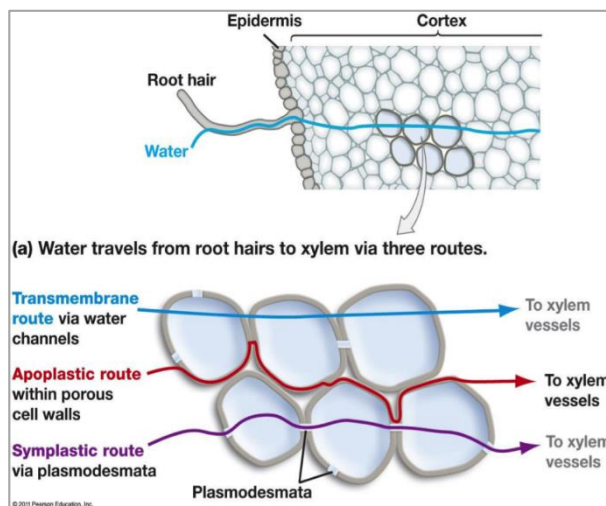
(\*) Hala ere, endodermiseko Caspary bandara heltzean, geruza iragazkaitzak muga gisa jardungo du eta urak nahita nahiez zelula zeharkatu beharko du. Horrela, uraren **garraio selektiboa** gertatuko da puntu honetan.

Beraz, Caspary bandaren funtzioa **LANDAREAREN BABESA** izango da, izan ere, geruza honek iragazki baten moduan jokatu eta substantzia toxiko posibleak xilemara iristea ekidingo du. Uretan dauden beste osagaiak kontrolatzeaz arduratzen da.

- b) Bide sinplastikoa: Ura zelularen ZITOPLASMA BARNETIK mugitzen da, hauen PLASMODESMOEN bitartez. Bide honetan ere, uraren ABIADURA NAHIKO HANDIA da, baina aurrekoa baino txikiagoa. Bide sinplastikoan, uraren GARRAIO SELEKTIBOA emango da HASIERATIK eta honako prozesu eskematikoa jarraituko du urak: ile xurgatzaileen pareta → mintza → zitoplasma → (zelulak elkar konektatzen dituzten) plasmodesmoak → hurrengo zelularen zitoplasma →...
- c) Mintzarteko bidea: Ura zelulen mintz plasmatikoa behin baino gehiagotan zeharkatuz garraiatzen da sustraiko ehunetan zehar. Bide hau izango da urari erresistentzia gehien jarriko diona. Hala ere, badaude akuaporina izeneko kanalak uraren mugimendu errazten dutenak. Akuaporina fosforilatuta badago zabalduta egongo da. Landare barruan H ioi asko baldin badaude hauek P-ri lotzen dira eta konduktua konformazioz aldatuko da.

Akuaporina zelulekin esperimentu bat egin zen. Bi landare mota erabili ziren batzuk akuaporina zutenak eta besteek akuaporinarik gabekoak zirenak. Ikusi egin zen akuaporina gabeko landareek hazi egiten zirela baina akuaporina zuten landareek askoz gehiago hazten ziren.

Landareak **3 bideak** ditu **AKTIBO** eta hauen KONBINAKETA emateko aukera dago, beti ere, Caspary bandara iristean zelularen mintza zeharkatuz eta bertatik aurrera ura zitoplasman zehar garraiatuz.



3. Irudia: Ura xileman zehar hiru bideren bitartez garraia daiteke: **Mintzarteko bidea**, **bide apoplastikoa** eta **bide sinplastikoa**. Edozein bide jarraituta, urak endodermiseko Caspary

### 3. Gaia: Susturien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

Horretaz gain, ur molekulek zelula mintza zeharkatzeko modu ezberdinak aurkezten dituzte:

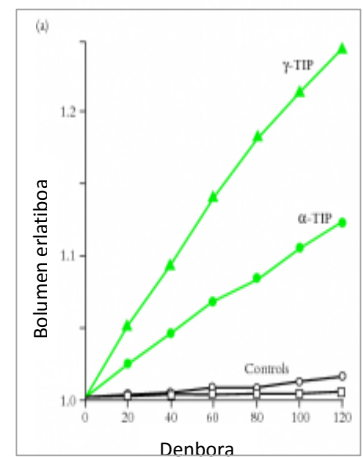
Zuzena: Ur molekulek mintz plasmatikoa BAKARKA eta zuzenean zeharka dezakete DIFUSIOZ.

Kanalen bitartez: Ur molekulek **Akuaporina** bezalako mintzeko proteina integralak erabil ditzakete mintza MODU SELEKTIBOAN igarotzeko. Bigarren modu honen bidez, ur molekulak MULTZOKA garraiatzen dira, eta konduktantzia handiagoa lortzen da ( hau da,  $H_2O$  molekula gehiago garraiatzen dira denbora unitateko). Akuaporina kantitatearen arabera mintzean ura abiadura ezberdinetan garraiatuko da: azkarrago edo motelago.

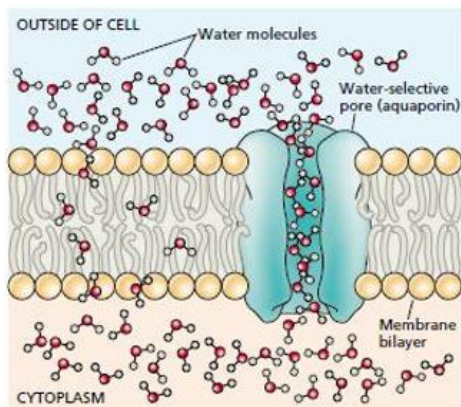
Kanal hauen erregulazioa (irekiera-itxiera) **pHa** eta **inguruko baldintzen** arabera da. Fosforilazio bitartez, akuaporina hauen eraenketa egin daiteke: noiz itxi eta noiz ireki kanala, hain zuzen ere. Landarea estres hidriko baten aurrean dagoenean, egokiena kanala ez fosforilatzea da. Modu honetan, ez dugu ura garraiatuko eta ur-galera murriztuko dugu.

Adibideak: (Soilik ulertu ez ikasi) 1) Xenopus generoko landarearekin egindako esperimentu batean denbora tarte berdinean akuaporinadun zeluletatik eta akuaporinarik gabekoetatik garraiatutako ur kopurua konparatu zen eta ikusi zen lehenengo kasuan ur gehiago berneratzen zela (ikus 4.Irudia).

2) Mimosa generoko landareekin egindako esperimentu batean, argi frogatu zen hostoetako akuaporinei esker ur mugimendu azkarrak gertatzen zirela; izan ere, hostoetan kokatzen ziren zelula motore eta flexoretan akuaporinak ageri ziren eta zelula hauen ur edukia aldatuta, hostoen kiribilketa edo uzkurketa azkarra behatu zen.



4.Irudia: *Xenopus* generoko landare zelulen ur bolumen emendioa denboran zehar. Akuaporina mota ezberdindun zeluletan ( lerro berdeak ) nabaria da ur bolumen handioen esanguratsua.



Irudi honetan akuaporina baten egitura azaltzen zaigu. Ingurune azido eta fosforilazio batek proteina kanal honen konfigurazio aldaketa bat eragiten du eta horrek bermatzen du kanala itxi edo irekitzea.

Landare batzuk oso azkar mugitzen dituzte beraien hostoak. Hostoa zabalik edukitzen dute egunean zehar eta iluntzean oso azkar ixten

### 3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

dute. Zelula motoreek baimentzen dute mugimendu hau, uraren garraio azkarrari esker; izan ere, uraren turgentzia indarrak zelula motore hauen turgentzia aldatzen dute mugimendua eraginez.

Aurretik adierazi dugunez sustraian zehar ura 3 faktore nagusien pean mugitzen da: gradientea, iragazkortasuna (akuaporina kanalen arabera) eta distantzia. Uraren bide sinplastiko eta apoplastikoa konduktantzia erradialaren barne sartzen dira. Behin xilemara helduta goranzko garraioa hasten da: grabitatearen aurka, honi konduktantzia axiala deritzo. Konduktantzia axialak bi faktoreen pean mugituko da: xilemaren lodiera eta grabitateak.

Prozesu osoaren laburpena: Ile xurgatzaitetik Caspary bandara heldu arte, urak erresistentzia ezberdinak gainditu behar ditu. Bertaraino, pasiboki mugituko da. Zelulaz zelula, ura osmosi bidez mugi daiteke, baina akuaporina izeneko mintz proteina batzuen bidez ere mugi daiteke. Akuaporina kontzentrazioaren arabera, uraren garraioa arinago edo motelago emango da. Kanal hauek oso espezifikoak dira urarekiko, eta askoz ur kantitate gehiago sartzen da denbora unitateko, osmosiarekin erkatuz. Kanalak izan arren, fosforilazio bidez erregulatzen dira. Kanala fosforilatzen denean, kanala irekitzen da. Beraz, nahiz eta akuaporina kontzentrazio handia egon, beharrezkoa da fosforilatuak egotea, funtzionalak izateko. Ph-a oso azidoa baldin bada, protoiak kanalera lotu, eta konformazio aldaketa baten ondorioz, nahiz eta kanala fosforilatua egon, kanala inaktibatu egiten da.

Ikusi da landare askotan, estres hidrikoaren menpean, akuaporinak itxita egon beharrean, zabaldua mantentzen direla.

### Zurtoinaren anatomia

Sustraietatik barneratutako ura **xilemara** heldu eta horrela, landare organismo osora zabalduko da. Sustraietatik barneratutako ura konduktantzia erradialaren bidez ematen da, lehen aipatu dugun bezala. Hemendik aurrera konduktantzia axiala aztertuko dugu. Konduktantzia modu honetan xilemako hodian lodiera eta kopurua garrantzia dute.

Grabitatearen aurkako ur mugimendua, sustraian eta hostoen artean dagoen ur potentzialaren diferentziari esker ematen da. Ur potentziala negatiboagoa da hostoetan, transpirazioaren bitartez, ura galtzen delako. Transpirazio honek tira egiten dio sustraietako urari, eta zenbat eta transpirazio altuagoa izan, orduan eta tentsio altuagoa sortuko da. Ura zutabe baten moduan igo egiten da adhesio eta kohesio funtzioei esker.

Xilematik pasako den ura sinu (-) izango du. Ur potentzia, ura, masa fluxu mugimenduz mugituko du. Mugimendu honek presioak baldintzatuko du, kasu honetan transpirazioa (presio bat) indarra.

Xilema zelula **HILEZ** osatuta dago, baina zelula hauek behin bizirik egon ziren. Prokanbiumeko zelulak garatu ziren, pareta primario eta sekundarioa sortu zen, baita organulu guztiak normaltasunez ere. Momentu jain batean, zelularen barnealdea



### 3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

degradatzen da eta zelula hutsa geratzen da, pareta zelular sekundarioarekin. Zelula hauek honako ezaugarriak erakusten dituzte:

- Pareta zelular **oso lignifikatua** erakusten dituzte; hau da, gasen eta beste indarren tentsioaren aurreko erresistentzia erakusten dute **pareta sekundario oso gogor** baten bitartez.
- **Tutu hutsen** antzeko egiturak osatzen dituzte, zelula hil hauek EZ dutelako BAKUOLO/ ORGANULURIK, hau da, zitoplasma galtzen dute hazkunde fasean zehar.

Zelula hilik badago, eta bakarrik pareta baldin badago, zerk mugatzen du ur potentziala?

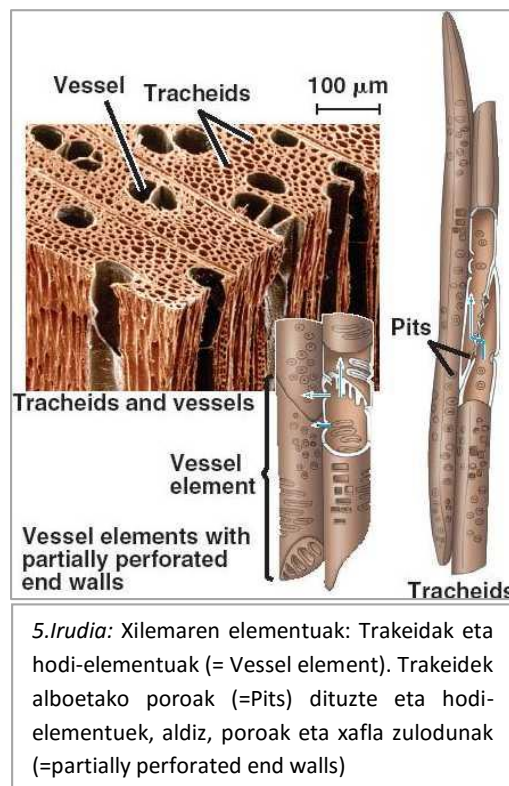
Zelularen barnealdean, ur potentziala negatiboa izan behar da, ura potentzial negatiboenetarantz mugitzen delako. Ura, xilemako zelulen bitartez masa fluxu bidez mugituko da, beraz, bertako indarrak esanguratsuena presioa izango da. Presioak ezarriko ditu uraren mugimenduaren ezaugarriak, eta presio edo tentsio hori transpirazioak eragingo du.

Xilemaren oinarrizko elementuak ezberdinak izan daitezke landare taldeen arabera (ikus 5.Irudia):

Trakeidak: Elementu xilematiko **luze** eta **estuak** dira eta landare **gimnospermoetan** eta **angiospermo batzuetan** agertzen dira, eta horregatik, primitiboagoak direla kontsideratzen da. **Alboetako poroak edo punteadurak** erakusten dituzte eta hauen bitartez komunikatzen dira **elkarren ondoan** kokatzen diren zelulak, beraz, ez dute alboko zelulekin guztizko konexiorik. Poro hauetatik igaroko da ura. Azken finean, trakeida hauek tuberia modukoak dira.

Hodi-elementuak: Elementu xilematiko **labur** eta **zabalak** dira eta landare **angiospermoetan** topa daitezke, beraz, elementu garatuagoak direla esaten da.

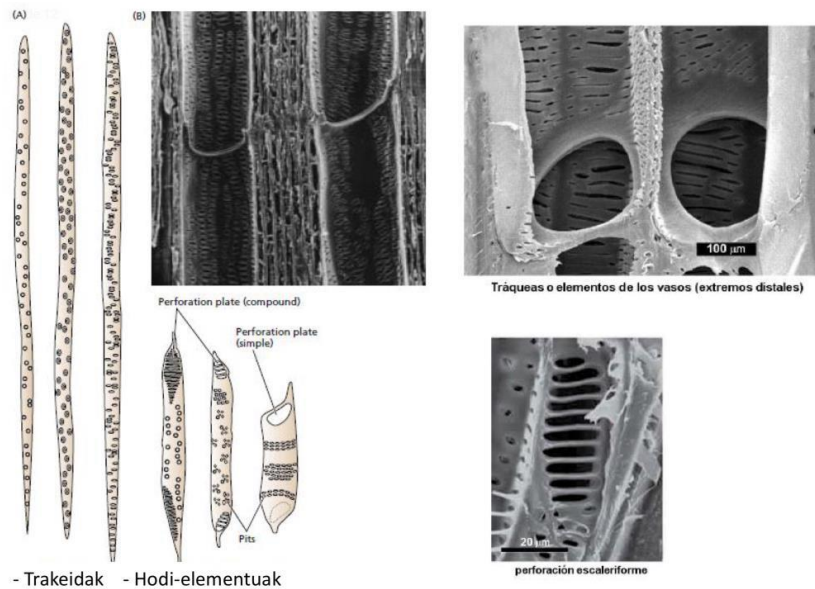
Zelulak **bata bestearen gainean** kokatzen dira errenkadan eta **poroak alboetan** zein gainalde eta azpialdean kokatzen diren **xafila zulodunetan** aurki daitezke. Xafila hauek, zelula bat gaineko eta azpiko zelulekin elkar konektatzeko balio dute, eta ondorioz, zelulen arteko **benetako konexioa** dagoela kontsideratzen da.



### 3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

Hodi-elementuen taldekapenei **hodiak** deritze. Luzera handiak har ditzakete oso garaiak diren zuhaitzetan (metroak eta guzti). Hodi elementuak, trakeidak baino txikiagoak dira, baina hodiak metro batekoak izan daitezke. Benetako hodiak dira, izan ere zelulen goiko eta beheko pareta degradatzen da ura azkarrago igaro dadin batetik bestera erresistentzia oso baxua baita.

Bi zelula mota hauek pareta oso lignifikatuak dituzte, zurruntasuna emateko eta urari ezartzen zaion presioari eusteko. Zurruntasuna ez bada nahikoa hodia apurtu daiteke.



### Uraren garraioa zurtoinean zehar

Urak zurtoinean gora egiteko zenbait indar beharrezkoak dira:

1. Uraren **kohesio-adhesio indarra**: Honi esker, ura kapilaritatez gorantz mugituko da xilemako tutuetatik zehar. Ur zutabe bat bezala.
2. **Transpirazioaren** ondoriozko **goranzko indarra**: Landarean zeharreko ur-potentzial gradientea dela eta ( $\Psi_u > \Psi_h$ ), ura hostoetarantz mugituko da, bertatik gertatuko baita transpirazioa eta ur galera, eta zelulek ura berreskuratzeko asmotan, ur-potentzial handiagoa duten alboko zeluletatik hartuko baitute, uraren goranzko mugimendu bat sortaraziz.
3. **Sustraiaren indar positiboa**: Sustraietan ura etengabe xurgatzen denez, uraren goranzko mugimendua eragiten du.

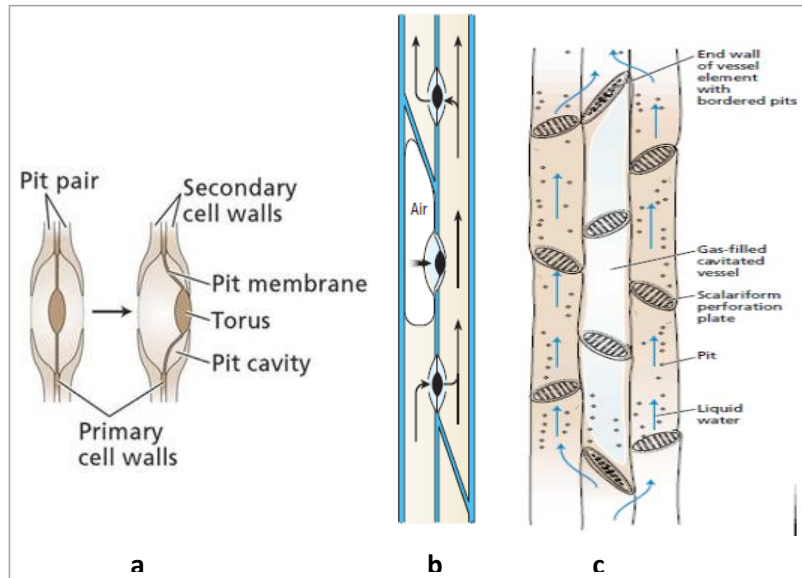
Hiru indar hauetakoren baten DESOREKA gertatuz gero, **ur zutabearen jarraitasuna eten eta KABITAZIOA edo ENBOLIA gertatzen da**. Uretan mikroburbuilak izan dezake. Tentsioa oso handia bada mikroburbuil horiek burbuil erraldoia sor daiteke eta burbuil hori dagoen tokian garraioa gelditzen da enbolia bat sortuz.

Kabitazioa, elementu xilematikoetan aire burbuilen sorrerari deritzo, zeina bertako ur zutabearen jarraitasun apurketagatik sortzen den. Gertaera hau, **deshidratazio**



3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

**egoeretan** ematen da, hau da, **ura eskuragarri EZ dagoen egoeretan** (bai lehorte egoeretan (udarako egun bat) eta bai lurzoru izoztuetan) eta burbuilaren agerpenak **gora egitea**

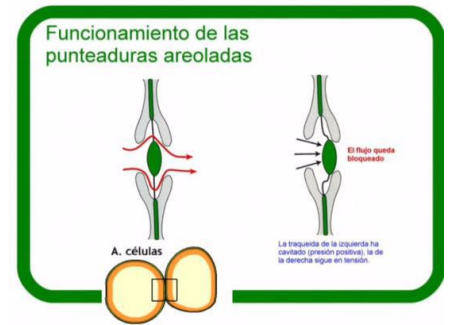


6. Irudia: **a)** Trakeida baten poroaren anatomia berezia: Erdialdean pareta sekundariorik ez eta lodigunea ("Torus"). Enbolia egoeran, lodigunea desplazatu eta aire-dun zelula isolatu egiten da. **b)** Kabitazio egoera trakeida batean: burbuila dagoen gunearen isolamendua eta uraren garraioa lateralak. **c)** Hodi-elementuetako kabitazio egoera: aire-dun zelularen gaineko eta azniko

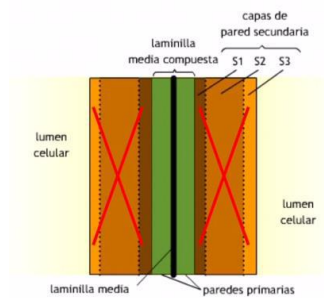
**OZTOPATZEN du, uraren garraioa etenez.** Gainera, elementu xilematikoak poroen bitartez elkar konektaturik daudenez, **gas xilema osoan zehar HEDATZEKO arriskua dago.**

### 3. Gaia: Sustriaien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa

Kabitazioari aurre egiteko, landareek euren xilemako zeluletako poroetan egitura edo anatomia berezia garatu dute: Poro hauen erdialdean **ez** dute **pareta sekundariorik** garatzen, eta ondorioz, **pareta zelular primario** + **erdiko lamela** aurki daitezke soilik, modu honetan egitura malgu bat osatuz. Gainera, geruza hauen **lodi-gune** esanguratsu bat ageri da, zeina aire burbuila bat garatzen denean, zelularen **kanpoalderantz desplazatu** eta **poroa ixten** duen aireak kanporantz egiten duen indarragatik. Horren eraginez, airez betetako elementu xilematikoa albokoetatik **isolatuta** geratuko da eta burbuilaren hedapena ekiditea lortuko da. Aurrekoaz gain, kabitazio egoeraren aurrean, ur-fluxua ainerik gabeko zeluletatik bideratuko da, zelula bakoitzak poro ugari baititu eta honek uraren jarraitasuna eta garraio etengabea bermatzen baitu. (Ikus 6. Irudia)



Poroak dauzen tokietan



Torus hauek oso ondo sigilatzen dute poroa eta airea ez da sartuko hodira. Oso poro elaboratuak egongo dira ere, oso ondo sigilatzen dutenak airea. Hala ere, gogoratu behar dugu nahiz eta aldamenean poroak eduki hodietan, hauetatik ez dugu ura galduko; izan ere, esklerenkima zelulak egongo dira kanpoaldean ur-galera ekiditzearren.

Tentsioa handitzen bada, gogoratu: lurzoruan ur askorik ez eta eguzki energiak transpirazioz asko tiratzen badu, burbuila asko sortuko dira. Gauez, aldiz, Eguzkirik ez dagoenez, transpirazio bidezko tentsioa desagertzen da eta burbuila handi horiek mikroburbuil bihurtu daitezke berriro.

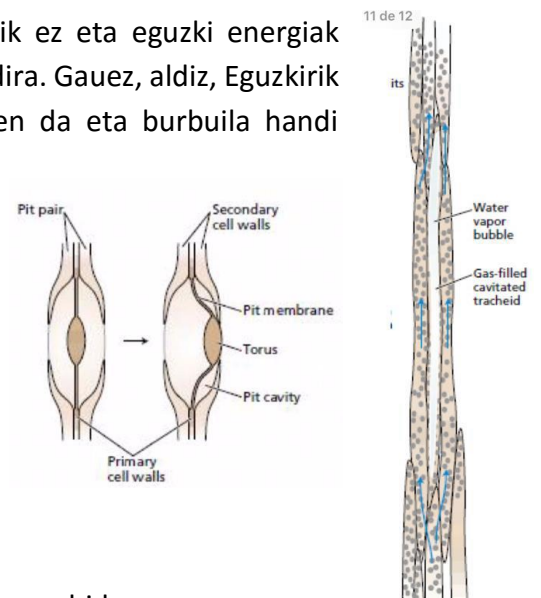
Temperaturak ere mugatzen du tentsio horren indarra. Hostoetan tenperatura altuak ez dira komunagarriak, zergatik? Tenperatura altu hori arintzen saiatuko da landarea ur-likido gasa bihurtuz. Baina honek energia gastu bat dakar.

Torus egitura: lodiago den egitura poroa modu efizientean sigilatzeko.

Hertzetako hodiekin itxita dituzte poroak beste osagai batzuen bidez.

Burbuila noizbait desagertu? Bai. Gauez tentsioa jaisten da eta burbuila berri mikroburbuiletara pasa daiteke.

Burbuilak era askotan sor daitezke, ez bakarrik uretako mikroburbuiletatik. Lurrean ura ez badago tentsioa airea hartu dezake.



### 3. Gaia: Sustraien bidezko ur-xurgapena eta xileman zeharreko ur-garraioa