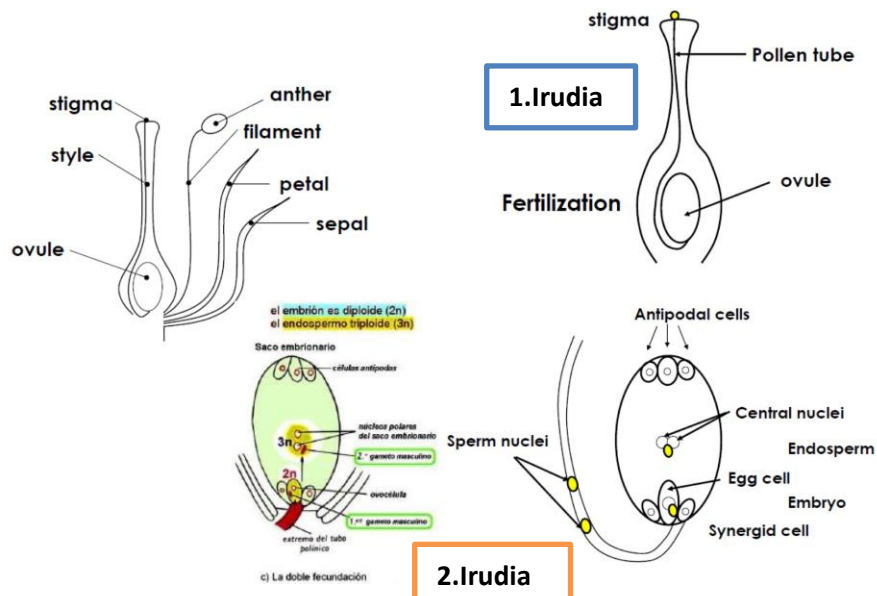


## 9. Gaia. Haziaren eta fruituaren garapena

### 1. OROKORTASUNAK

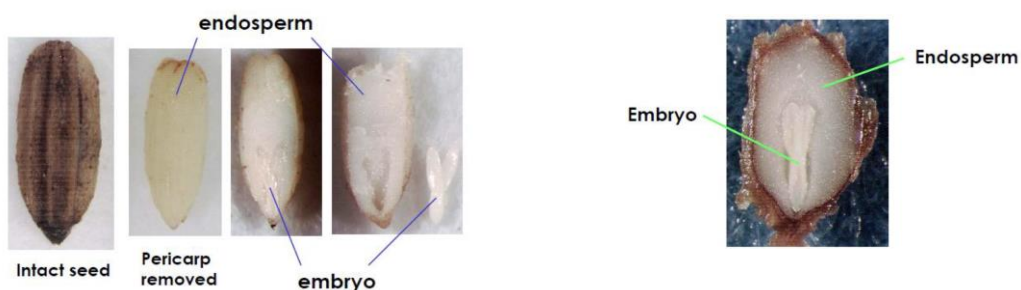
- Noiz ematen da haziaren garapena eta nondik dator hazi hori? Hazia zer da?



Landareen enbriogenesi prozesua desberdina da animalien enbriogenesiarekin konparatuta, ez baita organorik garatzen, ez sustrairik, ez hostorik.

Hazia ernalketa ematen denean sortzen da, nola ematen da ernalketa hau? Obulutegian 8 zelula sortzen dira. Polena estigmara heltzen da eta geratzen du bere tutu polinikoa eta heltzen da obulutegira arte (1.Irudia). Angiospermoetan ernalketa bikoitza ematen da, horrek esan nahi du polenetik 2 nukleo espermatiko ateratzen direla eta horietako bat, obozelularekin elkartu eta ernalduko da enbrioia sortuz (2.Irudia). Gero, bigarren nukleo espermatikoa nukleo polarrekin lotu eta ehun triploide bat osatuko da (3n). Ehun honek aurrerago endospermoa emango du.

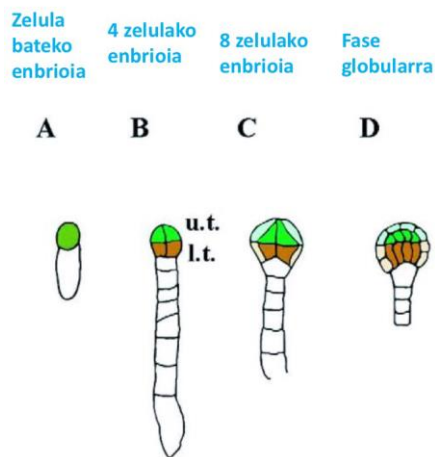
Hazia garatutakoan haxe edukiko dugu: enbrioia, inguruan endosperma, eta kanpoaldean testa (kolore marroia daukana). Endospermorik ez badago kotiledoiak betetzen du erreserba funtzioa; izan ere, endospermoa angiospermoek sortutako ehun triploide horretatik eratuko baita. Soilik angiospermoek garatzen dute, alegia.



## 2. ENBRIOGENESI PROZESUA

Enbriogenesi (haziaren garapenaren zati bat) prozesuan lortzen da:

- Meristemo apikalen desberdintzapena
- Lehenengo ehunen desberdintzapena
- Ardatz ezberdinen ezarpena (axiala eta erradiala) polartasunarekin batera.



**B)** Behin ernalduta, zigotoa asimetriki zatituko da. Zelula txiki bat sortuko da (zitoplasma oso dentsoa, hainbat osagaiekin), **apikala** deitua, eta beste bat, **basala** deitua (handia, bakuolo handiarekin). Zelula ezberdin hauen sorrerak polaritate bat ezartzen du. Zelula apikalak enbrioia sortuko du, eta basalak suspentsorea, ama landarea enbrioiarekin lotuko duena.

Zelula apikalak 2 mitosi jasan ondoren, **lau zeluleta enbrioia** sortzen da eta maila honetan, goiko bi zelula berdeak determinatzen dira eta zurtoineko meristemoa emango dute. Beheko zelula marroiek, aldiz, sustraiko meristemoa zehaztuko dute. Oso ondo gogoratu behar da lau zelula hauen arteko desberdintasun bakarra, posizioa edo kokalekua dela, kokapenaren arabera determinatu eta gero desberdintzatzen dira. Hau da nolabaiteko polaritatea eta kokapena definitzen da, ez desberdintzapena oraindik.

Honekin batera ardatz ezberdinak ezarriko dira enbrioian, esaterako, ardatz axiala (goitik behera doana) eta ardatz ehunen ezarpen erradiala (ehunen patroia ezarriko duen ardatza).

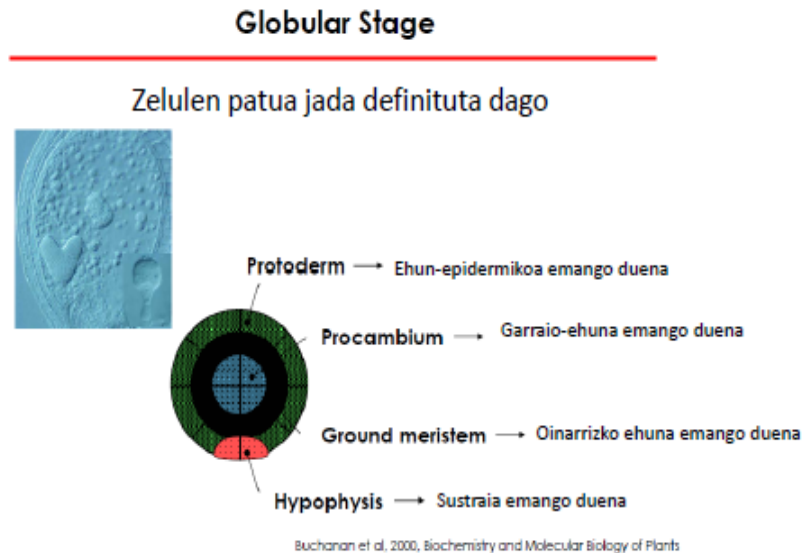
**C)** Zelula apikala, 4 zatitan banatzen da eta gero **8 zeluleta** (fase oktantea) **enbrioia** lortzen da. Azken fase honetan, goiko 4 zelula horiek bideratuak egongo dira kotiledoiak eta zurtoineko meristemoa emateko. Beheko 4 zelulak hipokotiloa eta sustraietako meristemoa emango dute. Hemen auxinak garrantzia daukate, hau da, gradiente bat sortuko da. Behin hau gertatzean **fase globularra** joko dugu.

**D) Fase globularra:** fase honetan, zelulen patua iada definituta dago, eta hauek desberdintzatzen hasten dira ehun desberdinak osatuko dutenak, kokapen desberdinak finkatuta.

- Kanpo azaleko zelulak, protodermoak → ehun epidermikoak emango du.
- Procambium-ak → garraio ehuna emango du.

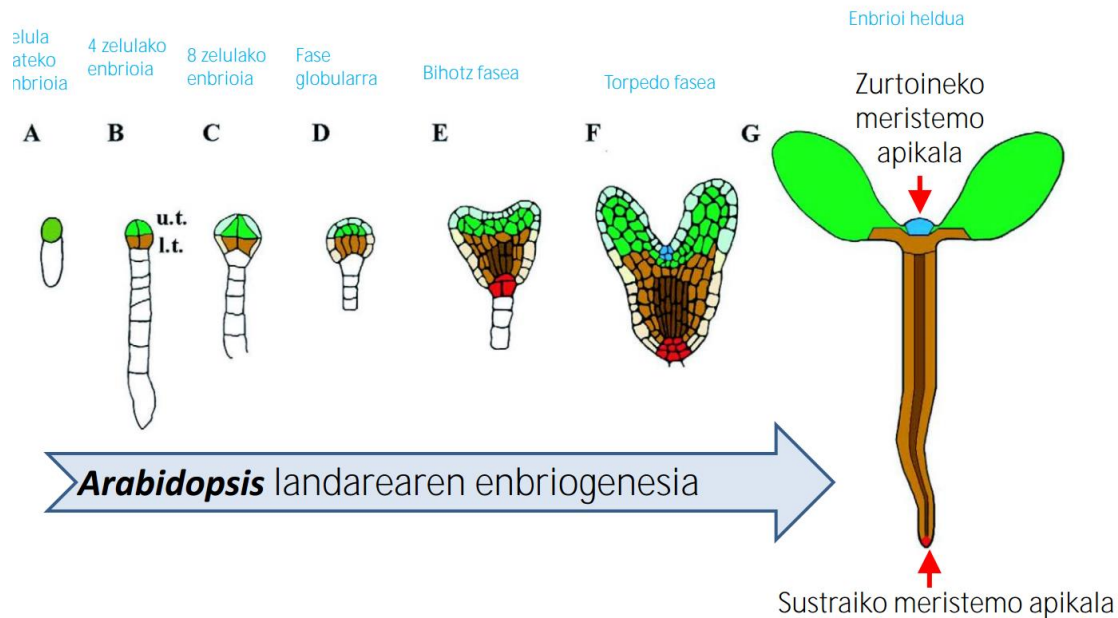
- Oinarrizko meristemoak → kortexa emango du.
- Hipofisia → sustraia emango du.

Irudian, fase globularrean kolore ezberdinak ageri dira, eunak desberdintzatzen hasi direlako. Momentu honetik aurrera ehunak desberdintzatzen hasiko dira kokapen zehatz batetan.

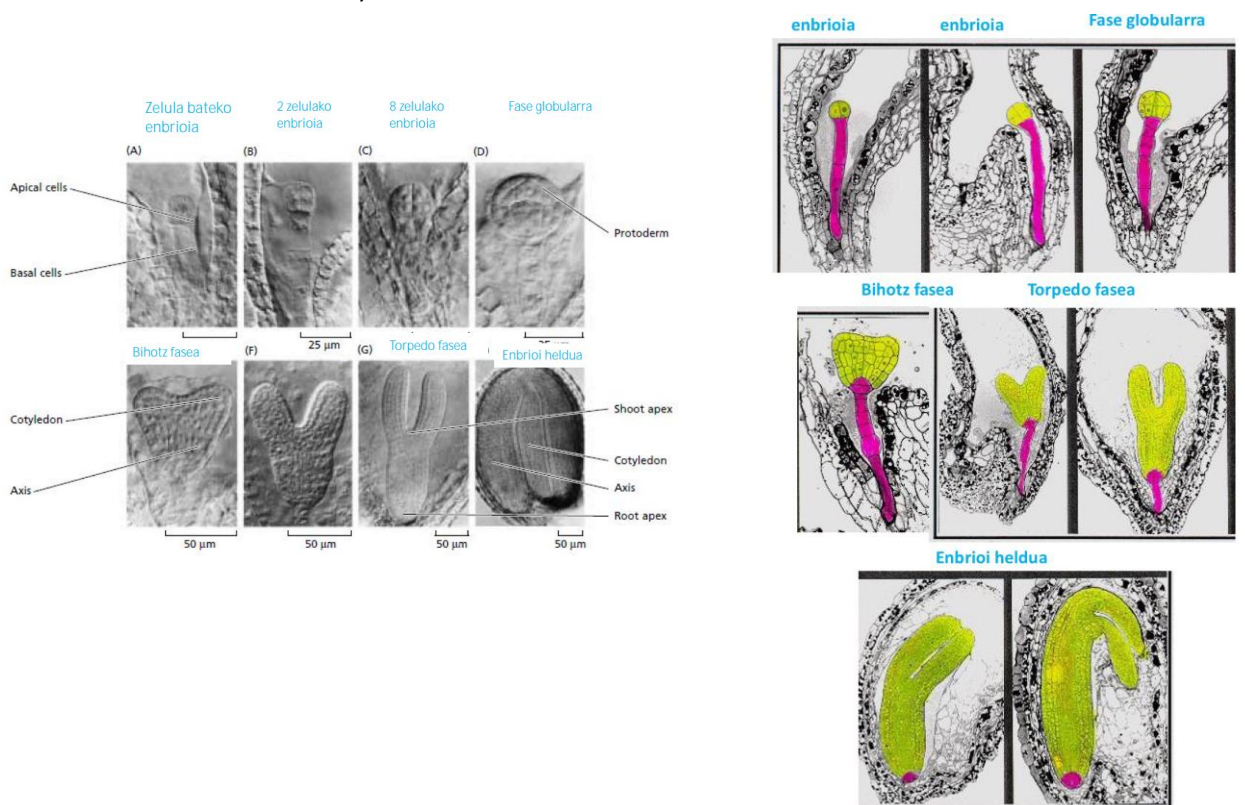


Enbrioiaren lehenengo faseetan polaritatea eta determinazioa ezartzen dutenak, AUXINAK dira. PIN proteinak, auxinen garraio polarrekin lotuta dago, eta PIN proteinek mintzean duten posizioaren arabera, zelula batetik bestera auxina kontzentrazioak desberdinak izango dira. PINen posizioaren arabera, ezarriko dira auxinen gradienteak. **PIN proteinen banaketak auxinek eragindako ereduetan eragina dute.** Auxina diferentzia honek, zelula batetik bestera, ezarriko du zelula horrek patu-ibilbide bat jasotzea edo beste bat. PIN proteinen defizientzia edo arazorik baldin badago, auxina gradienteak ez dira garatzen eta enbrioiaren polaritatea ezabatzen da, ez da desberdintzapenik ematen eta ez dira egitura berdinak garatzen.

**E) Bihotz fasea:** fase honetan enbriogenesiak aurrera doan heinean, zelula apikal txikiaren mitosien ondorioz, kotiledoneoak ( monokotiledoi edo kotiledoi, landarearen arabera) sortuko dira eta pixkanaka simetria bilateral bat ezartzen hasten da.

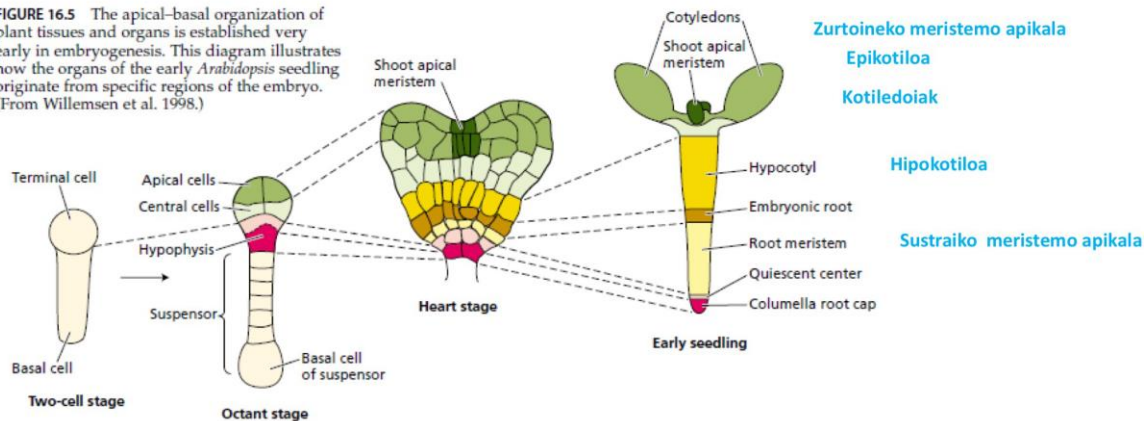


**F) Torpedo fasea:** bihotz fasetik aurrera zatiketa zelularrak jarraitzen dute eta kotiledoiak eta hipokotiloa luzatzen dira, orduan enbrioiak “torpedo” forma hori hartzen du. Fase honetan kotiledoi garatuak sortuko dira, baina ez dira izango benetako hostoak. Ezberdintzatzen hasten dira meristemo apikala eta basala. (Goiko rudian urdin kolorearekin azaltzen direnak). Fase honetan ikus daiteke suspentsorea egoera minimora jo duela eta apurka-apurka desagertzen doala. (alboko irudian arrosaz azaltzen dena).



## Enbriogenesi prozesua

**FIGURE 16.5** The apical-basal organization of plant tissues and organs is established very early in embryogenesis. This diagram illustrates how the organs of the early *Arabidopsis* seedling originate from specific regions of the embryo. (From Willemsen et al. 1998.)



**G) Enbrioi fasea:** egiturak guztiak luzatzen eta hazten joango dira . Osagaiak, goitik beherako ordenean:

- ✓ Zurtoineko meristemo apikala
- ✓ Epikotiloa
- ✓ Kotiledoia/ak
- ✓ Hipokotiloa
- ✓ Sustraiko meristemo apikala.

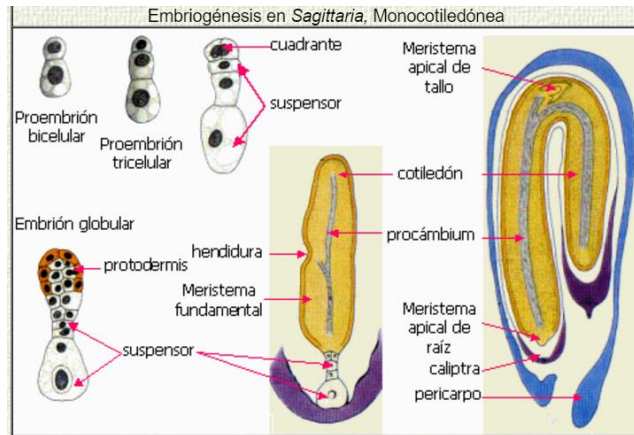
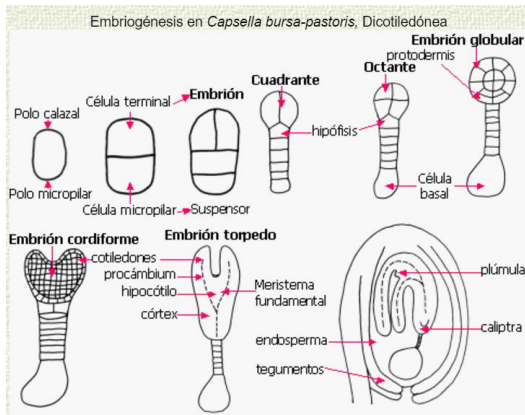
Egoera arrunt batean, goiko puntan zurtoineko meristemo apikala dugu. Horren azpian agertzen da egitura bat deitzen dena epikotiloa, zelula batzuk dira (garrantzitsua da egitura hauen ordena ezagutzea). Ondoren, kotiledoia, bi edo bat izan daitezkeenak, eta horren azpian hipokotiloa. Azkenik, hipokotiloaren azpian, sustraia meristemo apikala.

Auxinak ezinbestekoak dira polaritate hau ezartzeko. Zurtoineko meristemo apikala babesten, koleoptilo izeneko geruza bat agertuko da. Sustraieko meristemoa babesten, beste geruzatxo bat agertzen da koleoriza izenekoa.

Behin endospermoa eta kotiledoia handiak direnean, egitura hauek gai dira hormonak sintetizatzen eta suspentsoreak utzi diezaioke bere funtzioa egiteari, eta momentu horretan zelula basalen garapen horrek bere funtzioa bertan behera uzten du, ez delako behar. Suspentsorea iada ez da beharrezkoa, endospermoak eta kotiledoia kapazak izango lirateke elikatze funtzioa (suspentsorearena zena) betetzeko.

Hazi batzuek ez dute endospermoa garatzen, beraz kotiledoia bere funtzioa beteko dute. Kotiledoien tamaina oso ezberdina da espezie batetik bestera eta espezie batzuetan bi kotiledoi beharrean, kotiledoi bakarra agertu daiteke.

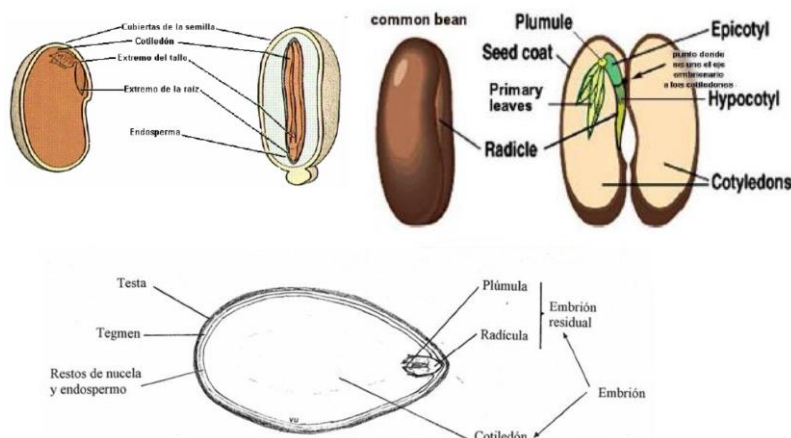




Goiko irudietan landare monokotiledoi baten ( eskuinean) eta dikotiledoi baten (ezkerrean) enbriogenesisia dugu.

Artoak, eta orokorrean zerealak, monokotiledoneoak dira, soilik kotiledoneo bat garatzen dute. Askotan, txikia izaten da eta bere funtzioa suspentsorearen antzekoa izan daiteke, edo besteetan endospermoa eta enbrioiaren arteko zubi bezala, elikagaiak helarazteko.

Landare monokotiledoneoak edo dikotiledoneoak direnaren arabera hazi desberdinak garatuko dituzte, monokotiledoiak beti hazi endospermikoak izango dira eta dikotiledoiak berriz, hazi endospermikoak edo ez-endospermikoak izango dituzte landarearen arabera. Azken hauetan kotiledoiak betetzen dute endospermoaren erreserba funtzioa, kotiledoiak oso garatuak baitaude.

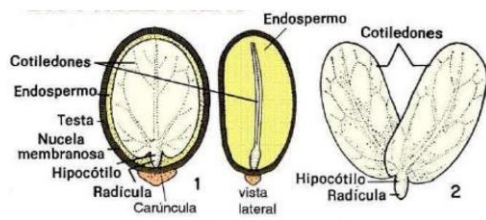


### 3. ENDOSPERMOAREN ERAKETA

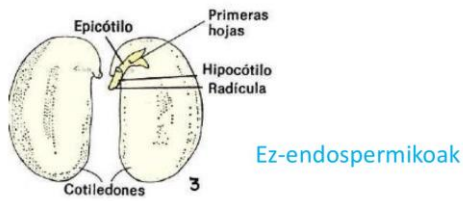
**Endospermoa:** erreserba funtzioa daukan ehuna edo egitura triploidea da. Behin endospermo hasikina izanda, etengabeko zatiketak ematen dira eta zelula kopurua handia denean, erreserbak akumulatzen hasiko dira. Endospermo honetan batez ere karbohidratoak, lipidoak eta proteinak metatzen dira landarearen arabera.

## Endospermoaren eraketa

Landare dikotiledoneoak: ---Endospermikoak  
---Ez-endospermikoak

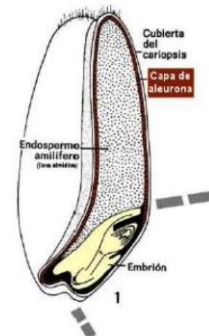


*Ricinus communis*  
Fam.: Euphorbiaceae Endospermikoak



*Phaseolus vulgaris*  
Fam.: Fabaceae

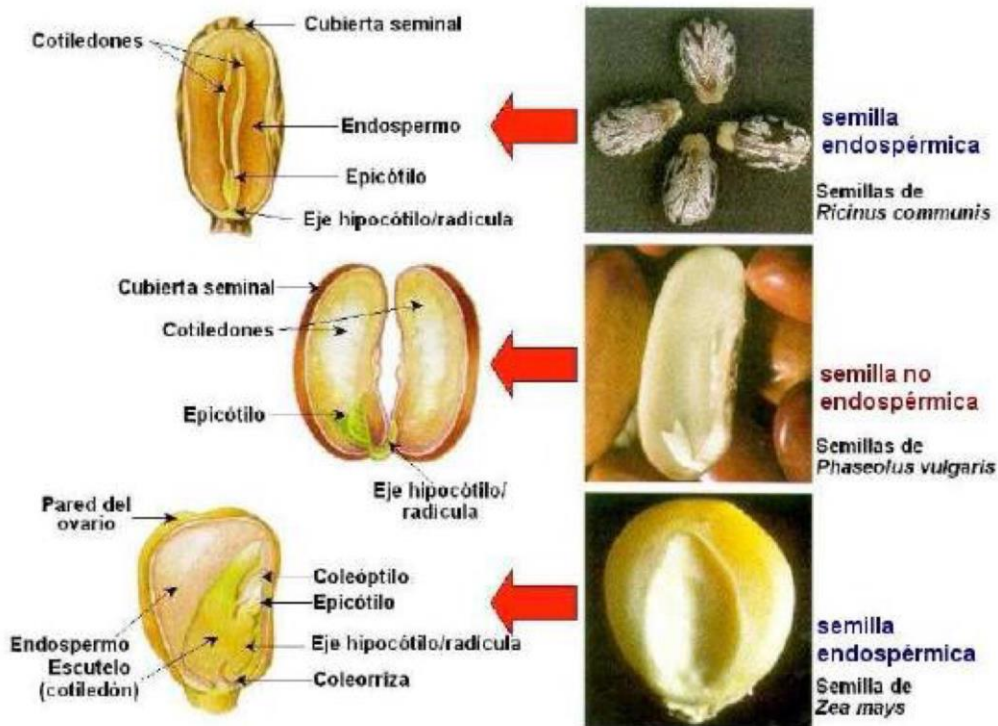
Landare monotiledoneoak:  
---Endospermikoak



género *Triticum*, Fam.: Poaceae

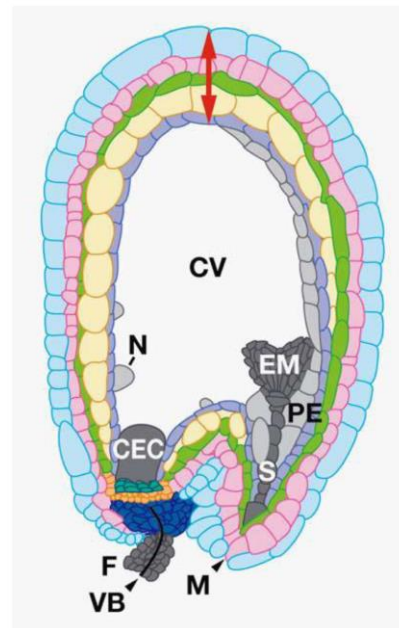
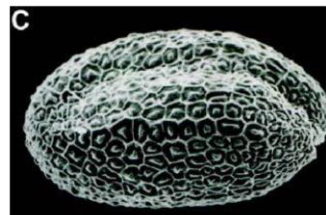
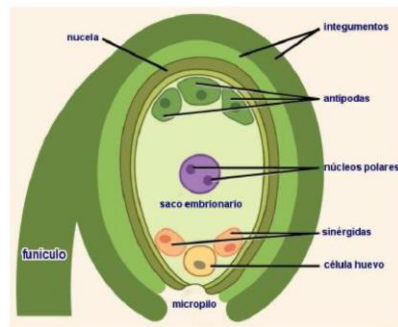
Endospermikoak

Karbohidrato gehienak (pisuaren %75) metatzen dituzten landareak; artoa, garia eta arropa dira, zerealak hain zuzen ere. Artoa batez ere Ameriketara, arropa Asian eta garia Europan. Proteinei dagokionez; Ameriketara indabak garrantzia daukate, Asian soia eta Europan dilistak eta ilarak. Beraz, inguruneak mugatu dezake hazi edo endospermo horren konposizioa.



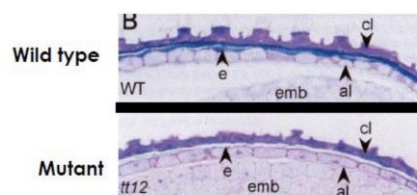
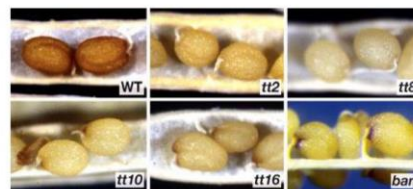
#### 4. TESTAREN ERAKETA

##### Testaren eraketa



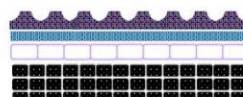
Testa haziaren azala da. Jatorri amatiarra dauka, hau da, testa emateko ez da ernalketa eman behar. Testak minimo bi geruza dauzka eta batzuetan, obuluaren inguruan zein geruza zeudenaren arabera, geruza gehiago ager daitezke. Kutikula duen **geruza oso hidrofobikoa** da, ura hazi barnera ez sartzeko eta gas trukea asko murrizteko. Hozidura emateko geruza hau apurtu beharko da. Epe luzera, etengabe euria egiten badu, testa degradatu daiteke ura lortzeko. Baina oinarrian, testak babes iragazkaitza ematen dio eta askotan konposatu fenoliko asko izaten ditu (tenperaturarekiko, birusekiko...). Gainera ilunak izan ohi dira, pigmentatuta daude, hau da, batzuetan kolorea hartzen dute fenolei esker eta gainera antozianinak (konposatu fenolikoak) egoera normaletan gehiago agertzen dira mutanteetan baino.

##### Testaren eraketa



Reduction in proanthocyanidin deposition in vacuole

Endothelium layer  
(Phenolic compounds)



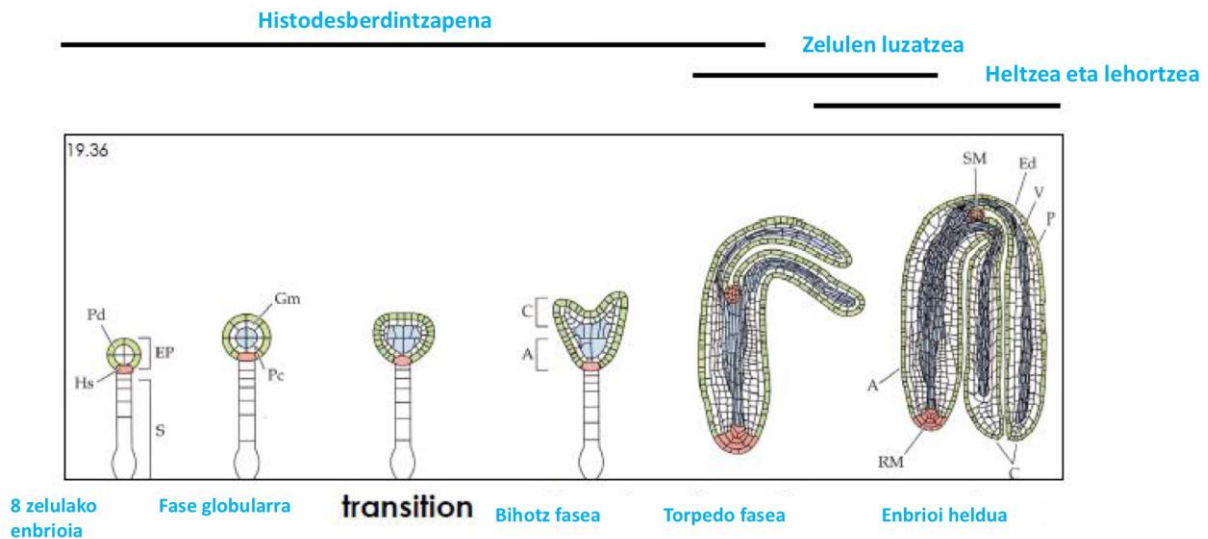
testa  
endosperm  
embryo



## 5. HAZIAREN GARAPENAREN FASEAK

3 fase desberdintzen dira:

- ✓ *Histodesberdintzapena*
- ✓ *Zelulen luzatzea*
- ✓ *Heltzea eta lehortzea*



### ○ 5.1 HISTODESBERDINTZAPENA:

Behin ernalketa emanda, histoderberdintzapena emango da eta testa, endospermo eta enbrioian emango da. Zatiketak ematen dira etengabe, nukleoak eta zelulak banatzen dira eta zelulen kopurua handitzen da. (Normalean, endospermoen zelulen zatiketak azkarragoak dira enbrioia zelulenak baino eta, beraz, bere garapena azkarragoa izango da). Fase honetan parte hartzen duten hormonak auxinak eta zitokininak dira-ez dugu topatuko ez giberelina, ez azido abszisikorik; topatzekotan oso kontzentrazio baxuarekin izango da-. Auxinek enbrioia alde apikala eta basala ezarriko dute, hau da, polaritatea ezarriko dute. Torpedo faserarte ematen da histodesberdintzapena.

Oso zaila da analisi molekular bat egitea, oso zelula gutxi ditugulako.

### ○ 5.2.ZELULEN LUZATZEA ETA ERRESERBEN AKUMULAZIOA

Prozesu honetan zelulen tamaina handitu egiten da, luzatu egiten dira. Prozesu honetako hormonak gibelerinak dira batez ere, auxinak oraindik ere aurkitu daitezke, zitokina kontzentrazioa asko murrizten da eta azido absizikoa oso kontzentrazio baxuetan egongo da. Zitokinekin ez dute horrenbeste garrantzirik, zelula kopurua ezarri delako; orain zelulen tamaina handitu behar da. Oraindik

guztiz argi ez dagoena da ea nondik datozen hormona hauek: enbrioia berak garatzen dituen edo gorputz amatiarretik datozen, espeziearen arabera bi bideak ikusi direlako.

Fase honetan ere erreserben akumulazioa ematen da. Nola heltzen dira hazira edo nondik datoz erreserbak? Azukreak floematik datoz. Azukreak sakarosa gisa metatu daitezke, baina arazoa suposatu dezake, gradiente oso handia sortu daitekeelako. Askotan ikusi da hazian inbertasa entzima sintetizatzen dela, sakarosa degradatu egiten duena glukosa eta fruktosa, eta gradienteak beti mantentzen denez, sakarosa modu honetara metatu daiteke. Behin erreserbak akumulatu direla, azken fasea heltzen da: haziaren heltzea eta lehortzea.

### ○ 5.3. HELTZE EDO LEHORTZE FASEA:

Ziklinak eta CDK-k gelditu egiten dira. Zelula hauen arnasketa tasa izugarri murrizten da eta hazi lehortzen hasten da. Haziak pisua galtzen du, deshidratatzen delako. Hazi honek izan dezakeen ur potentziala -100 MPa-etara heldu daiteke. Nola mantendu daiteke bizirik egoera honetan eta guztiz lehortuta? Azido absizikoari esker; fase honetan izugarrizko metaketa eta kontzentrazio emendioa dago hormona honi dagokionez.

ABAk, enbrioia lehortzetik babesten du. Nahiz eta ur gutxi egon, ABAr esker sintetizatzen dituen proteina eta azukreek osmotikoki babestu egiten du hazi. ABAr esker LEA (Late Embryogenesis Abundant Proteins) proteinak sintetizatzen dira, eta ez-zuzenki estres oxidatzailearekiko entzimak ere sintetizatzen ditu (peroxidasa, superoxido dismutasa). Hauek dira aktibatzen dituen beste substantziak:

- *Osmobabesleak:*
  - ✓ *Azukreak*
  - ✓ *Prolina*
  - ✓ *Glizina betaina*
- *Estres oxidatzailearekiko defentsa erradikal askeak sortzen direlako:*
  - ✓ *Peroxidasa*
  - ✓ *Superoxido dismutasa*
- *Txaperona funtzioa duten proteinak :*
  - ✓ *HSP*
  - ✓ *LEA (late embryogenesis abundant)*

Laburbilduz, ABAk enbrioia bizirik mantentzen du eta bertan dauden egiturak funtzionalak mantentzen ditu nahiz eta ura galdu.

Lehen aipatu dugunez, prozesu metaboliko guztiak minimora jaisten dira fase honetan. Auxinak, gibelerinak eta zitokininak agertzen dira baina forma konjokatuan eta forma konjokatuan daudenean ez dira aktibo. Hala ere, hormona hauek egotea komeni da gero hozidura emateko beharrezkoak baitira. Azkenean, hazia sorgorraldi egoera batean sartzen da eta hor oso garrantzitsua da hormonaren erratioa: ABA/GB altu mantentzen den bitartean hozidura ez da emango eta egon daiteke horrela hilabeteak edo urteak. Aldiz, ABA-k behera egiten duen heinean, giberelinen kontzentrazioak gora egingo du eta hozidura sustatuko da.

## 6. SORGORRALDIA

Haziak beti mugitzen dira heltze lekutik. Zergatik ez dira haziak hozitzen dauden lekuan bertan? ABA da erantzule nagusia. ABAREN kontzentrazio emendioa eta lehortze prozesua ezinbestekoa da. ABAk haziaren heltzea, sorgorraldia eta lehortzea kontrolatzen du.

ABA defizientzia duten enbrioiek edo ABAREKIKO erantzunik sortzen ez duten enbrioiek hozidura goiztiarra pairatzen dute, ez direlako deshidratatzen. ABARI esker, SORGORRALDI izeneko prozesuan sartzen da enbrioia. Sorgorraldi fasea, behin deshidratazioa eman denean sortzen den fasea da, non enbrioia guztiz garatuta dagoen eta hozitzeko prest.

Hazia espezie berean hozitzeari BIBIPARISMOA deritzo, baina ez zaio landareari komeni.

Bi sorgorraldi mota dago, primarioa eta sekundarioa eta motaren arabera sorgorraldi mugatzaile desberdink egongo dira:

### SORGORRALDI MOTAK:

- **Primarioa:** haziaren baldintza endogenoek baldintzatzen duenean hozidura. Haziaren zenbait egitura, faktore edo molekulak inhibitzen dute haziaren hozidura, nahiz eta ingurune baldintzak egokiak izan, eta hozidura eman litekeen. Konkretuki, testak edo enbrioak berak mugatzen du. Kanpo baldintzak izan daitezke egokiak baina hozidura ez da emango, enbrioia edo testak kontrolatzen duelako.

#### 1. Estalkiak eragindako sorgorraldia

#### 2. Enbrioak eragindako sorgorraldia

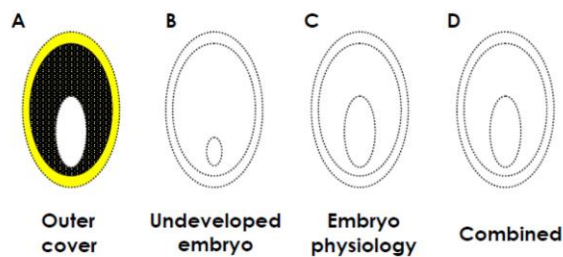
Haziak uda partean garatu direnean, ingurune baldintzak oso onak izan daitezke hozitzeko, baina landareak daki ez zaiola komeni, datozen garaia desfavoragarriak direlako. Horregatik, sorgorraldi primarioan sartzen da. Baldintzak aldatzen direnean, hazia guztiz heldu da eta hozitu daiteke, baina dagoeneko kanpoko baldintzak ez dira egokiak izango (neguan gaudelako). Hazi hau hartuko bagenu eta baldintza favoragarrian landuko bagenu, hozituko litzateke. Aldiz, udan hartzeen badut hazi hori eta ingurune baldintza optimoetan landatzen badut, ez da haziko, sorgorraldi primarioan dagoelako hazia eta bere barne faktoreek hozidura inhibitzen dutelako.

- **Sekundarioa:** kasu honetan, hazia gai da endogenoki hozitzeko, baina inguruneke baldintzak (tenperatura, hezetasuna..) ez direnez egokiak, ez da hozidurarik ematen (nahiz eta baldintzak onak izan, hazia gai izan hozitzeko).

### 3. Kanpo inguruneke baldintzek eragindako sorgorraldia

Sorgorraldiak abantaila ebolutibo handia dauka, batez ere klima epeletan. Udaberri/uda. Hasten denean haziaren garapena eta udazkenean lurrera jausten direnean, tenperatura hotzak heltzen dira. Nahiz eta ura egon, landareari ez zaio komeni hazia hozitzea, ezingo dituelako neguan datozen tenperatura hotzak jasan eta hauei aurre egin.

#### 1.Estalkiak eragindako sorgorraldia:



☐ Nola?

☐ Tratamenduak: Eskarifikazioa

Testak negatiboki eragingo du. Alde batetik, ez du ura sartzen uzten eta horregatik, hazia isolatuta eta deshidratatuta mantenduko da. Iragazkaitza izateaz gain, testa oso gogorra da eta barrera mekanikoa da enbrioia hazkuntzarako, bere aktibitate minimoan mantenduko da, alegia.

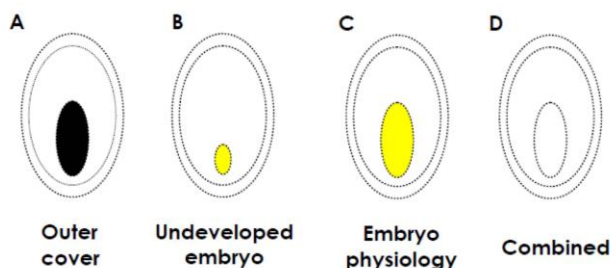
Estalkian edo testan egon daitezke inhibizioan parte hartzen duten beste konposatu batzuk. Testa iragazkaitza bada, ez da posible izango konposatu inhibitzaile hauek kanporatzea, orduan bertan geratuko dira eta hozidura inhibituko dute. Normalean ura sartzen denean hazian, inhibitzaileak uretan diluitu eta hoziura aurrera eraman daiteke; kasu honetan, testa dela eta, ez da ezta urik ere ez sartuko hazi barrura, beraz ez dira inhibitzaileak inhibituko.

Batzutan, estalkiak kanpotik ere inhibitzaileak izan ditzake, adibidez, landare pirofitoetan. Ikerketa batean testa apurtu eta enbrioia aterako bagenu, enbrioia garatuko litzateke bideragarria delako. Hori dela eta erabiltzen da ESKARIFIKAZIOA: testa biguntzea edo higatzea, horrela ura eta gasak sar daitezke eta mugimendua eman; gainera enbrioia egin beharko lukeen indarra gutxiagoa da.



Basoetan suteak daudenean, hainbat hozi hasten dira hozitzen eta garatzen. Alde batetik, argi gehiago sartzen dela baso kaltetu horretara. Baina baita ere, suteak ematean, hozi hauen testan dauden inhibitzaile horiek degradatu egiten dira eta hazia oraindik bizirik baldin badago, hozidura ematen da.

## **2. Enbrioia eragindako sorgorraldia:**



### ☐ **Nola?**

### ☐ **Tratamendua: Estratifikazioa**

- **Fisiologikoa:** enbrioia guztiz garatua dago baina inguruan ekoiztu ditu inhibitzaile gehiegi (ABA), ez dutenak uzten enbrioia hazkuntza baimentzen. Orduan, ABak jarduten du haziaren hoziduraren inhibizioan.
- **Morfologikoa:** enbrioia ez dago guztiz garatua oraindik eta tamaina txikiegia dauka hozidura eman ahal izateko. Nolabait egin behar dira tratamendu batzuk hozidura eman ahal izateko testak eraginik ez duelako.

Hozidura emateko, giberelinak ezinbestekoak dira. DELLA proteinak transkripzio faktoreak dira, inhibitzaileak, eta DNAr txertatua daude, zenbait geneen promotorean. Giberelinak daudenean kontzentrazio altutan, DELLA TFak ubikitinizatzen dira, ondorioz inhibitzen zuten genea aktibatzean, genea transkribatu eta beharrezko proteinak sortzen dira, adibidez, amilasen sintesia. Amilasen sintesia eragingo du glukogeno eta almidoia hidrolizatzea azukre monomero txikietan, enbrioia erabil ditzan eta hozidura eman dadin. Giberelinek betifuntzionatuko dute modu honetan.

ABak antagonikoki funtzionatzen du giberelinekiko. ABA oso altua denean, giberelinak oso kontzentrazio baxuan egoten dira. Baldintzak aldatu heinean, denbora aurrera doala, ABA degradatu edo diluitzen denean bere kontzentrazioa jaisten da eta giberelinena handitu egiten da.

### **3. Kanpo inguruneke baldintzek eragindako sorgorraldia**

Kanpo baldintza jakin batzuk eman beharko dira: T egokia, argitasun konkretu bat, O<sub>2</sub> kopuru egokia.

Haziaren garapenarekin batera fruituaren garapena ematen da eta haziak kontrolatzen du fruituaren garapena.

Kasu hauetan ESTRATIFIKAZIO tratamendua egiten da. Landarea ingurune baldintza jakin batzuen pean jartzen da enbrioi horien garapena sustatu eta hozidura eman ahal izateko. Hau da, egoera heze batean edo hotzetan jartzen da, hau da, inguruneke baldintzak moldatzen dira haziaren hozidura emateko.